



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

SISTEMÁTICA SUPRAESPECÍFICA
DEL GÉNERO *PARANOMALA* CASEY
EN NORTE Y CENTROAMÉRICA
(COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE:
RUTELINAE: ANOMALINI)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ANDRÉS RAMÍREZ PONCE

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL ANGEL MORÓN RÍOS

COMITÉ TUTOR: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2012



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

SISTEMÁTICA SUPRAESPECÍFICA
DEL GÉNERO *PARANOMALA* CASEY
EN NORTE Y CENTROAMÉRICA
(COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE:
RUTELINAE: ANOMALINI)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ANDRÉS RAMÍREZ PONCE

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MIGUEL ANGEL MORÓN RÍOS

COMITÉ TUTOR: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

MÉXICO, D.F.

JUNIO, 2012

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de abril de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de del alumno **RAMÍREZ PONCE ANDRÉS** con número de cuenta **506012093** con la tesis titulada: **"SISTEMÁTICA SUPRAESPECÍFICA DEL GÉNERO *PARANOMALA* CASEY EN NORTE Y CENTROAMERICA (COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE: RUTELINAE: ANOMALINI)"**, realizada bajo la dirección del **DR. MIGUEL ANGEL MORÓN RÍOS**:

Presidente:	DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Vocal:	DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Secretario:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Suplente:	DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
Suplente	DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 11 de junio de 2012.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo otorgado durante mis estudios en dicha universidad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante los estudios de Doctorado (número de becario 198007).

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial. Al Doctor Miguel Ángel Morón Ríos por la destacada dirección de la tesis, por brindarme además su confianza y apoyo incondicional en todo momento, muchas gracias por sus buenos consejos y su tiempo de tan extraordinaria calidad y calidez. Así mismo, a Santiago Zaragoza Caballero y Juan José Morrone Lupi por su tiempo, consejos y correcciones permitiendo mejorar significativamente el trabajo además de mí persona. La participación conjunta de tan destacados investigadores en las evaluaciones, revisiones e interacción personal ha influido notablemente en mi formación.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Un sincero agradecimiento a los miembros del jurado, Gabriela Castaño Meneses, Atilano Contreras Ramos y Helga Ochoterena Booth quienes con su participación en el examen de candidatura y sus comentarios y sugerencias en el escrito final me permitieron entender mejor el problema y mejorar su contenido. ¡Cómo olvidar ese famoso y tan temido examen de candidatura!

Agradezco también a Harry Brailovsky y Santiago Zaragoza por su confianza para permitirme el acceso a la Colección Nacional de Insectos y disponer del material que me resultó interesante.

A David Salinas Torres (aula de computo y microscopia, Facultad de Ciencias) y a Susana Guzman (UNIBIO, Instituto de Biología) por su apoyo con asistencia técnica y préstamo de equipo de micorscopía y fotografía.

A los amigos Jesus Juan, Daniel Curoe y Alberto Bittar, quienes me ayudaron en el trabajo prestándo o donando material entomológico importante para los análisis.

Nuevamente, expreso mi gratitud a Miguel Angel Morón Ríos por acompañarme durante más de ocho años en esta gran aventura, distingueindome con su confianza y amistad y de quien he podido disfrutar y aprender por su vasta experiencia, con su amena y muy extensa plática.

Por supuesto, mi gratitud eterna a toda mi familia de quienes recibí apoyos de muy diversas maneras. En especial a Jazive, mi hermosa y amada esposa por su tiempo, paciencia y comprensión ante tanta ausencia, por su compañía incondicional e iniciativa, que ha hecho mi vida mucho más alegre. A mi bella madre quein es siempre un ejemplo de bondad, tenacidad y fortaleza y a mi padre que despertó en mí el interés por el conocimiento y me mostró maravillas naturales. A mis hermanos a quienes amo intensamente.

Mención especial merece mi otra familia. Mis suegros Rogelio y Clara han significado para mí un pilar del que siempre he hechado mano, por sus tantas y tan constantes atenciones y en general a todos los demás integrantes por las mismas razones, a mis cuñados, tíos y primos, todos hacen una extraordinaria familia en la que me siento muy reconfortado.

Finalmente, a quienes me han ayudado a salir de pequeños y grandes problemas facilitándome notablemente este recorrido. A las abuelas Elena y Rosa, a las tías Esperanza Dávila, Anita Galán y Maura García y a todos

A mi esposa,
motivo e inspiración de mi búsqueda

INDICE

I.	INTRODUCCIÓN	16
II.	JUSTIFICACIÓN	20
III.	OBJETIVOS	22
IV.	METAS	22
V.	ANTECEDENTES	23
	5.1. Historia taxonómica.....	23
	5.2. Tratamiento taxonómico y arreglos supraespecíficos de <i>Paranomala</i> Casey....	25
	5.3. Posición taxonómica.....	40
	5.5. Diversidad específica y distribución.....	41
	5.6. Historia natural.....	43
VI.	MATERIALES Y MÉTODOS	45
	6.1. Materiales y métodos taxonómicos.....	45
	6.1.1. Disección de ejemplares y técnicas de estudio morfológico.....	46
	5.1.2.1. Apéndices bucales.....	47
	5.1.2.3. Alas metatorácicas.....	49
	5.1.2.2. Genitalia	50
	6.2. Ejemplares de estudio, muestreo de taxones y colecciones.....	53
	6.3. Métodos filogenéticos.....	56
	5.2.1. Selección y definición de caracteres.....	56
	5.2.2. Tratamiento de caracteres y análisis cladístico.....	57
VII.	RESULTADOS	59
	7.1. Aspectos generales y discusión entre géneros.....	60
	7.1.1. Tratamiento de los clados a nivel de géneros.....	63
	7.1.2. Caracteres diagnósticos a nivel de géneros en Anomalini americanos....	80
	7.1.3. Clave para la determinación de géneros americanos de Anomalini.....	87
	7.2. Taxonomía y sistemática supraespecífica de <i>Paranomala</i>	90
	7.2.1. Caracteres diagnósticos supraespecíficos en <i>Paranomala</i>	101
	7.2.2. Clave para separar subgéneros y grupos de especies de <i>Paranomala</i> ...	104

VIII.		
	DISCUSIÓN	109
	8.1. Análisis filogenético.....	109
	8.2. Cambios nomenclaturales.....	110
	8.3. Caracteres taxonómicamente informativos.....	112
IX.	CONCLUSIONES	115
X.	BIBLIOGRAFÍA	117

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1.	Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Burmeister (1844, 1855) para las especies americanas del género <i>Anomala</i> Samouelle.....	28
Cuadro 2.	Arreglo sistemático supraespecífico del género <i>Anomala</i> propuesto por Blanchard (1850) en comparación con el arreglo de Burmeister (1844, 1855).....	30
Cuadro 3.	Arreglo sistemático supraespecífico del género <i>Anomala</i> propuesto por Bates (1888).....	32
Cuadro 4.	Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Casey (1915) para <i>Paranomala</i> y géneros relacionados (I).....	34
Cuadro 5.	Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Casey (1915) para <i>Paranomala</i> y géneros relacionados (II).....	35
Cuadro 6.	Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Ohaus (1918).....	36
Cuadro 7.	Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Machatschke (1972).....	38
Cuadro 8.	Resumen de la historia taxonómica supraespecífica de <i>Paranomala</i> Casey y géneros relacionados.....	39
Cuadro 9.	Especies de <i>Paranomala</i> para el análisis sistemático supraespecífico.....	54
Cuadro 10.	Caracteres distintivos de los géneros de Anomalini americanos.....	85
Cuadro 11.	Esquemas clasificatorios a nivel de géneros en Anomalini americanos incluyendo los cambios basados en los resultados del presente trabajo.....	85

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Gráfica de la descripción y autoría de especies de <i>Paranomala</i> Casey indicando especies válidas y sinonimias.....	25
Figura 2. Distribución de especies de <i>Paranomala</i> registradas por país.....	42
Figura 3. Vista lateral del tegmen de <i>Anomala</i> sp.....	51
Figura 4. Cladograma de consenso estricto a partir de 26 cladogramas igualmente parsimoniosos basado en una búsqueda heurística con la estrategia TBR.....	78
Figura 5. Único cladograma más parsimonioso resuelto con nuevas tecnologías implementadas en TNT y bajo el criterio de pesos implicados.....	79
Figura 6-17. Aspecto dorsal de los géneros de Anomalini americanos.....	83
Figura 18-38. Caracteres diagnósticos de los géneros Anomalini americanos.....	84
Figuras 39-44. Mapeo de caracteres diagnósticos del pronoto, élitros y esternón útiles a nivel de géneros.....	86
Figura 45. Cladograma que muestra una hipótesis de relación entre taxones supraespecíficos de <i>Paranomala</i> Casey, elaborado en Winclada colapsando nodos bajo la instrucción de Edith/mouse-Hide node mode.....	90
Figura 46. Análisis de componentes principales con dos variables (tamaño y densidad de puntuación en pronoto) a partir de una matriz de correlación.....	102
Figura 47. Análisis de componentes principales con dos variables (proporciones del clípeo y número de diámetros interoculares frontales) a partir de una matriz de varianza-covarianza.....	202
Figuras 48-63. Aspecto dorsal de especies representantes de subgéneros y grupos de especies de <i>Paranomala</i> spp.....	103
Figura 64. Aspecto dorsal de <i>Paranomala</i> sp.....	139
Figuras 65-70. Cabeza.....	140
Figuras 71-76. Dorso de cabeza y pronoto.....	141
Figuras 77-80. Antenas.....	142
Figuras 81-92. Mandíbula derecha.....	143
Figuras 93-96. Área molar frontal.....	144
Figuras 97-100. Maxila derecha en vista ventral.....	145
Figuras 101-102. Maxila izquierda.....	146

Figuras 103-104. Palpo maxilar.....	147
Figuras 105-107. Labro en vista ventral.....	148
Figuras 109-112. Labro en vista ventral y corte longitudinal en vista lateral.....	149
Figuras 113-114. Labio en vista ventral.....	150
Figuras 115-124. 115-120. Labio en vista ventral.....	151
Figuras 121-124. Labio en vista lateral.....	152
Figuras 126-126. Pronoto y élitros en vista lateral.....	153
Figuras 127-129. Posición de los mesepímeros respecto al húmero elitral.....	154
Figuras 130-134. Forma del ángulo anterior derecho del pronoto.....	155
Figuras 135-137. Proyección proesternal.....	156
Figuras 138-144. Metaesternón.....	157
Figuras 145. Vista lateral de <i>C. pyropygus</i>	158
Figuras 146-159. Alas metatorácicas.....	159
Figuras 160-164. Protibias y protarsos.....	160
Figuras 165-167. Superficie unguinal respecto a su eje longitudinal.....	161
Figuras 168-169. Aspecto lateral de la metatibia.....	162
Figuras 170-177. Quinto protarsómero izquierdo mostrando detalles de las uñas y del denticulo ventral.....	163
Figuras 178-181. Vista lateral interna del quinto mesotarsómero y uñas.....	164
Figuras 182-183. Metatarso apical y uñas.....	165
Figuras 184-187. Abdomen en vista ventral.....	166
Figuras 188-189. Vista lateral de los esternitos abdominales derechos.....	167
Figuras 190-192. Detalle del costado de los esternitos abdominales.....	168
Figuras 193-200. Placa pigidial.....	169
Figuras 201-209. Vista lateral de la cápsula genital masculina.....	170
Figuras 210-216. Vista dorsal de la cápsula genital masculina.....	171
Figuras 217-220. Vista latero-ventral y ventral de la porción distal de la cápsula genital masculina con detalle de los parámetros.....	172

Figura164. Aspecto dorsal de <i>Anomala communis</i>	160
Figura165. Aspecto dorsal de <i>Mimela auronitens</i>	160
Figura166. Aspecto dorsal de <i>Callistethus mimmeloides</i>	160
Figura167. Aspecto dorsal de <i>Paranomala delicata</i>	160
Figura 225. Aspecto lateral de <i>P. atommograma</i>	161
Figura 226. Aspecto lateral de <i>P. semicincta</i>	161
Figura 227. Aspecto lateral de <i>Pachystethus</i> sp.	161
Figura 228. Aspecto lateral de <i>Paranomala (Bucaphallanus)</i> sp.	161
APÉNDICE I. Lista de caracteres.....	125
APÉNDICE II. Ilustraciones y fotografías.....	139
APÉNDICE III. Matriz de caracteres morfológicos.....	162
APÉNDICE IV. Artículo aceptado en la revista Zootaxa.....	178

RESUMEN

El género *Anomala* Samouelle es uno de los grupos más diversos del reino animal con más de 1000 distribuidas por casi todo el mundo. La mayor parte de las especies americanas fueron separadas en un género denominado *Paranomala* Casey. Estos géneros tienen gran importancia ecológica y económica por su diversidad, abundancia, amplia distribución y diversidad de hábitos alimenticios, pudiendo repercutir negativamente en actividades agrícolas. Sin embargo, para la mayoría de las especies no existen trabajos que faciliten su determinación, hay discrepancias sobre la importancia de las estructuras morfológicas, inestabilidad nomenclatural y dudas sobre sus límites. Este trabajo, basado en análisis cladísticos morfológicos, se centró en proponer una clasificación supraespecífica en *Paranomala*, definiendo grupos naturales y sus relaciones, además, respecto a los otros géneros de Anomalini, principalmente americanos. Los resultados indican que *Paranomala* es polifilético pues existen tres diferentes clados fuera de *Paranomala* con especies de este género, además, dos géneros se ubican dentro de *Paranomala*, por lo que su estatus taxonómico y límites han sido reinterpretados. Ha sido posible reconocer cinco subgéneros y 14 grupos de especies en *Paranomala* que se corresponden parcialmente con clasificaciones previas y se han adecuado asignándoles nuevos niveles taxonómicos y redefiniendo sus límites taxonómicos. Se discuten los caracteres morfológicos útiles para las diagnosis genéricas y específicas, se adicionan dibujos y fotografías de las estructuras morfológicas, de los géneros, subgéneros y grupos de especies tratados, así como claves dicotómicas y comentarios de cada uno de los taxones.

ABSTRACT

The genus *Anomala* Samouelle is one of the largest groups in the animal kingdom with over 1000 species distributed widely in almost everyone. The majority of the members of Anomalini of the American fauna were assigned in the genus *Paranomala* Casey. These genera present a great importance ecological and economical by its diversity, abundance, widespread distribution and different eating habits and may even adversely affect agricultural activities. However, there is no taxonomic works that will bring about suitable determination for the majority of species, plus, there are discrepancies about the importance on different morphological structures, nomenclatural instability and discussions about its taxonomic limits. The main purpose of this study focused on a cladistic morphological analysis to propose a supraspecific systematic arrangement in *Paranomala*, trying to define the natural groups at different levels and their phylogenetic relationships within the group. The results indicate that the genus *Paranomala* is polyphyletic because there are three different clades outside *Paranomala* which houses species of this genus. In addition, two different genera are included within the clade of *Paranomala*, so their taxonomic status has been reinterpreted. Has been possible to recognize five subgenera and 14 species groups within *Paranomala*, which partly corresponds with previous classificatory schemes, assigning new taxonomic levels and redefining their taxonomic limits. The morphological characters for diagnosis at generic and subgeneric level are discussed and are added drawings and photographs of the morphologic structures and of the genera, subgenera and species groups as well as dichotomous keys and comments from each of the taxa.

I. INTRODUCCIÓN

El género *Anomala* ha sido considerado como uno de los grupos más grandes en riqueza de especies en el reino animal y el más diverso de la familia Melolonthidae, asignándole más de 1000 especies que se distribuyen ampliamente en casi todo el mundo exceptuando Madagascar, Nueva Zelanda, Australia, la Patagonia, Groenlandia y Alaska.

Anomala pertenece a la tribu Anomalini, una de las secciones más importantes de la subfamilia Rutelinae, que es la más diversa de las seis tribus que conforman a la subfamilia (Anomalini, Adoretini, Anoplognathini, Geniatiini, Rutelini y Spodochlamyini) y representa a uno de los grupos de escarabajos con más problemas taxonómicos. La tribu está conformada por 17 géneros y cerca de 300 especies en América, y unos 52 géneros y casi 2000 especies en el mundo (Machatschke, 1972).

El género *Anomala* es interesante no sólo por su diversidad, sino que debido a otras características como su abundancia, amplia distribución, y diversos hábitos alimenticios hacen del grupo un componente importante ecológica y económicamente, además, como muchos otros invertebrados abundantes, influyen en numerosos ciclos biogeoquímicos, procesos ecológicos y cadenas alimenticias de la mayoría de los ecosistemas, e incluso pueden repercutir negativamente en actividades antropogénicas, pues los adultos se alimentan activamente de follaje y partes florales y frutos y las larvas de raíces de diversos cultivos y plantas ornamentales, e incluso se pueden constituir en severas plagas en lugares donde las especies no son originarias y que han sido introducidas de forma accidental (Potter & Held, 2002), por ejemplo, los cálculos estiman que tan sólo en los Estados Unidos los costos anuales para el control de adultos y larvas de *Popillia japonica* Newman, una especie introducida accidentalmente, superan más de 460 millones y otros 156 millones en daños al césped (Oliver et al, 2008).

Sin embargo, a la fecha no se cuenta con trabajos taxonómicos que permitan lograr una adecuada determinación específica para la gran mayoría de las especies (Jameson *et al.*, 2003), lo que dificulta la aplicación de técnicas de manejo por medio de control biológico o

químico de forma efectiva pues uno de los factores determinantes para el éxito de estos métodos es la identidad específica y su biología, facilitando además el conocimiento del comportamiento de cada especie ante los agentes biológicos y/o tóxicos empleados (Morón, 1986).

Entre los principales problemas para el estudio del género *Anomala*, además de su diversidad, encontramos homogeneidad y simpleza en los caracteres morfológicos estructurales externos e internos (genitales), amplia variación en los patrones de pigmentación, y el que muchas especies fueron descritas basándose en uno o pocos ejemplares con datos de colecta inexactos (Morón *et al*, 1997; Morón y Nogueira, 2002). Estos hechos han repercutido en una pobre base taxonómica, reforzada por las amplias discrepancias sobre los conceptos genérico y específico que han prevalecido entre los taxónomos y sobre la importancia y/o utilidad de diferentes caracteres o estructuras morfológicas utilizadas para las diagnosis, incluso a muy diferentes niveles de la jerarquía clasificatoria, lo que ha provocado inestabilidad nomenclatural e incrementado las discusiones sobre el alcance de sus límites (Jameson *et al.*, 2003).

La falta de una definición morfológica objetiva y el desconocimiento de sus límites han hecho que este problema se extienda a otros géneros de la tribu, convirtiéndolo en un taxón polifilético o “basurero”, ya que muchas especies han sido ubicadas en *Anomala* sin seguir un criterio morfológico mínimo y sólo se hace por el simple hecho de que muchas de estas especies no encajan del todo en los otros géneros de la tribu (Potts, 1977b). Previo a la separación de la fauna americana de *Anomala* se había manifestado que podría contener una gran cantidad de homonimias secundarias y sinonimias principalmente en el Viejo Mundo, también que los elementos discordantes que lo conforman podrían representar a un complejo grupo a nivel de subtribu o de supergénero más que a un género verdadero (Casey, 1915; Ohaus, 1918). Es por ello, que el trabajo taxonómico que se requiere para lograr una clasificación supraespecífica estable, sólida y predictiva es considerablemente complejo.

Casey (1915) consideró que el género *Anomala* podría ser dividido en varios géneros considerando la gran variedad de formas corporales, coloración y lustre, además de

observar que el conjunto de las especies americanas difiere marcadamente de las europeas en el aspecto dorsal general, que se complementa por una diferenciación radical en los caracteres sexuales masculinos. Sin embargo, la distribución casi mundial, la uniformidad morfológica y la riqueza de especies hacen muy difícil una revisión completa del género *Anomala*, es por ello que en algunos casos se han estudiado especies principalmente con enfoques faunísticos regionales o subcontinentales (Arrow, 1917; Bates, 1888; Casey, 1915; Paulian, 1959; Potts, 1977) y en pocos casos se han realizado revisiones taxonómicas detalladas de grupos de especies (v. g. Zorn, 2006).

En algunos trabajos sobre la fauna americana se ha tratado de abordar el problema parcialmente, realizando arreglos supraespecíficos basados en diferentes estructuras. Bates (1888) dividió en tres linajes al género en América Central, considerando la forma de las uñas tarsales, y al primero de ellos lo subdividió en cinco secciones según la estructura del mesoesternón. Casey (1915) hizo una revisión de las especies Norteamericanas y dividió al género en tres subgéneros basándose principalmente en la longitud y forma de las tibias anteriores, y al primer grupo, denominado *Paranomala*, lo subdividió en cinco secciones en donde incluyó a la gran mayoría de las especies que estudió, considerando para este arreglo estructuras corporales como la variación de las piezas bucales, uñas, antenas, entre otros. En su catálogo mundial de la tribu, Machatschke (1972) dividió a las especies americanas en 15 grupos sin especificar los criterios de tal reestructuración, por lo que su propuesta necesita ser revisada y fundamentada. Finalmente, Potts (1977) realizó un trabajo taxonómico sobre las 35 especies distribuidas entre Canadá y Estados Unidos, incluyendo una clave dicotómica para la determinación de éstas.

En un estudio filogenético reciente sobre los Anomalini basado en una muestra de 16 géneros y 44 especies de diversas partes del mundo (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), se encontraron evidencias para separar a la mayoría de las especies americanas de *Anomala* en un género diferente denominado "*Paranomala*", reforzando las ideas manifestadas por Ohaus (1918) y Casey (1915) respecto a la marcada diferenciación morfológica existente entre las especies americanas de las del resto del mundo y siendo congruentes con la

propuestas clasificatorias de Casey (1915). Con este criterio taxonómico, cerca de 200 especies americanas se ubicaron en este género, además, se logró redefinir a *Paranomala* y *Anomala* y separarlos de sus géneros hermanos, estableciendo caracteres diagnósticos útiles para cada una de estas unidades taxonómicas, logrando de esta manera, una aproximación parcial a la solución del problema taxonómico y sistemático de la tribu.

Aunque a menor escala, los problemas taxonómicos y nomenclaturales expuestos de *Anomala* siguen estando presentes en el género *Paranomala* aunque a menor escala por su menor diversidad (aprox. 200 especies en america y unas 800 especies en *Anomala*). Es por ello que debido a las características, el estado de su conocimiento, los problemas antes mencionados y los avances logrados en el análisis previo, la presente investigación pretende realizar un análisis cladístico que permita proponer un arreglo sistemático supraespecífico en *Paranomala*, explorando los caracteres taxonómicos propuestos previamente por los diversos autores así como otros nuevos caracteres localizados en estructuras morfológicas que no han sido analizadas a detalle (como las alas metatorácicas, las piezas bucales, genitales y coloración), tratando de definir los grupos naturales a diferentes niveles y sus relaciones filogenéticas al interior del grupo. Para ello se escogieron especies representativas de los principales grupos subgenéricos propuestos en las clasificaciones previas, principalmente respecto a los criterios usados por Bates (1888), Machatschke (1972) y Casey (1915).

De esta manera, se pretende avanzar en los aspectos básicos y comparativos del género *Paranomala*, abordando el problema a una escala parcial (Norte y Centroamérica), confirmando series de caracteres que soporten a cada grupo, obteniendo evidencia de sus posibles relaciones, y comparando los resultados con la clasificación actual. Finalmente, al analizar el taxón haciendo una reordenación en grupos supraespecíficos, se espera aportar una buena base taxonómica y sistemática elemental que permita en un futuro, hacer revisiones de cada conjunto supraespecífico, para ir incluyendo la mayoría de las especies americanas y hacer los estudios comparativos pertinentes con los otros taxones del mundo, así como plantear y responder a otros cuestionamientos biológicos, ecológicos y biogeográficos.

II. JUSTIFICACIÓN

El propósito inicial de esta investigación fue el de generar conocimientos básicos sobre la taxonomía y filogenia de Anomalini debido al continuo debate y desacuerdos sobre los problemas de validez y límites a nivel de géneros dentro de la tribu y segundo, sobre la definición de grupos naturales supraespecíficos dentro del género *Paranomala* Casey. Avances del primer problema fueron registrados en los resultados expuestos en Ramírez-Ponce y Morón (2009).

La presente investigación se ha centrado en el segundo problema, en la taxonomía y sistemática supraespecífica de *Paranomala* pero sin olvidar los problemas de delimitación genérica de la tribu, pues cómo quedara de manifiesto, aún muchas especies ubicadas en *Paranomala* pertenecen a otros géneros, mientras que especies de otros géneros se incluyen en *Paranomala* en los análisis filogenéticos.

Con estas etapas estructuradas pretendemos que el estudio comparativo detallado del género *Paranomala* permitirá entender mejor el alcance del mismo, con la expectativa de disipar dudas respecto al nivel taxonómico adecuado de los conjuntos de especies que han sido sugeridos para rangos taxonómicos genéricos, así como también, para resolver dudas respecto a las situaciones de parafilia y polifilia, pues se ha argumentado en trabajos previos, y demostrado con evidencia filogenética, muchas especies pertenecen a otros géneros.

También, al definir los grupos naturales de especies en el género *Paranomala* y establecer sus relaciones al interior del taxón se podrán realizar posteriormente estudios taxonómicos detallados de cada uno de los grupos en América, pues sólo se cuenta con un trabajo taxonómico minucioso sobre las 35 especies de *Anomala* distribuidas entre Canadá y Estados Unidos donde se incluyó una clave para su identificación (Potts, 1977b).

Con el análisis filogenético y el análisis de la morfología del género *Paranomala* y su comparación con los otros géneros de la tribu, ayudará a una mejor comprensión de la

taxonomía y filogenia de la tribu, y permitirá homogeneizar criterios sobre la importancia de estructuras morfológicas útiles para la diagnosis a diferentes niveles taxonómicos aun con estructuras corporales que no han sido abordados en estudios de morfología comparada como las piezas bucales, los genitales y las alas metatorácicas.

Finalmente, el estudio morfológico, taxonómico y sistemático integral en los diferentes niveles, genéricos y específicos, será determinante no sólo para abordar otros tipos de problemas y planteamientos evolutivos, ecológicos y biogeográficos, sino que, considerando su importancia y su frecuente asociación con plantas cultivadas, resulta apremiante resolver los problemas referentes a la determinación específica de adultos y con ello facilitar el reconocimiento de las especies con importancia económica. Posteriormente esto permitirá establecer la relación entre estadios larvales y adultos que facilitarán el desarrollo de métodos más efectivos para el control de estas plagas y aminorar su impacto sobre los cultivos agrícolas.

III. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Conocer los límites del género *Paranomala* Casey y su relación con los otros géneros de Anomalini en América, incluyendo los grupos supraespecíficos de *Paranomala*, para proponer un esquema de clasificación general.

3.2. Objetivos específicos

- Redefinir el género *Paranomala* con énfasis en las especies de Norte y Centroamérica.
- Conocer las relaciones filogenéticas entre *Paranomala* y los otros géneros de la tribu.
- Definir los grupos naturales supraespecíficos del género *Paranomala* Casey y establecer sus relaciones al interior del taxón.

IV. METAS

- Proporcionar las bases teóricas para ampliar el estudio sistemático de las especies de *Paranomala* americanas a detalle en grupos supraespecíficos, que permitan además estudios comparativos posteriores con otros géneros de Anomalini americanos y del resto del mundo.

V. ANTECEDENTES

5.1. Historia taxonómica

El primer autor en reconocer a los rutelinos asignándoles el nivel de familia fue MacLeay (1819), separando a esta familia y otras cuatro (Cetoniidae, Glaphyridae, Melolonthidae y Anoplognathidae) por alimentarse de materia vegetal viva de otras cinco familias con hábitos alimenticios saprófagos (Geotrupidae, Scarabaeidae, Aphodiidae, Trogidae y Dynastidae). En esta familia se reconocieron algunas especies de géneros americanos como *Rutela* y *Pelidnota*, pero no se asociaron con las especies orientales que fueron ubicadas dentro de Melolonthidae. Sin embargo, fue en la obra de Burmeister (1844) donde se presenta la definición formal y subdivisión de esta familia bajo el nombre de “*Phyllophaga metallica*”, que con algunos cambios menores se siguió utilizando en los mayores catálogos del siglo XIX como los de Blanchard (1850), Lacordaire (1856) y Gemminger & Harold (1869) y se ha continuado hasta la actualidad (Micó, 2001).

La asignación del nivel taxonómico de este grupo ha variado en posteriores propuestas clasificatorias; Blanchard (1850) y Janssen (1949) la consideraron como subfamilia de Scarabaeidae, mientras que Balthasar (1963) la ubica como una familia de Scarabaeoidea y Endrodi (1966) la coloca como subfamilia de Melolonthidae, ésta última es la propuesta más aceptada en Latinoamérica (Morón et al, 1997). La mayor contribución al grupo fue realizado por Ohaus (1918, 1934; en Kohlmann y Morón, 2003) con la adición de un gran número de nombres genéricos y la formalización nomenclatural de las tribus y subtribus, los cuales se adoptaron sin cambio alguno en los catálogos mundiales de Machatschke (1972, 1974).

Streubel en 1839 designó a *Anomala* Samouelle como el género tipo del grupo que denominó Anomalidae (Smith, 2006). Posteriormente Burmeister (1844) dividió los “*Phyllophaga metallica*”, al primer grupo lo denominó Anisopliadae donde incluyó seis géneros (*Anisoplia*, *Rhinyptia*, *Anomala*, *Mimela*, *Popillia* y *Strigoderma*), luego Blanchard, en 1851 creó el grupo denominado Anomalitae para ubicar a 13 géneros

(*Anisoplia*, *Tropiorhynchus*, *Callirhinus*, *Rhinyptia*, *Phyllopertha*, *Epectinaspis*, *Anomala*, *Mimela*, *Callistethus*, *Popillia*, *Pharaonus*, *Pachystethus*, y *Strigoderma*), Streubel (1839 en Smith, 2006) designó al grupo en el nivel de familia, pero Bates (1888) lo clasificó como una subfamilia de Rutelidae y finalmente, Peringuey (1902) designó al grupo como una tribu de Rutelinae, denominándolo Anomalini y publicó una clave para las tribus de esta subfamilia presentes en Sudáfrica (Paucar-Cabrera y Jameson, 2003).

En 1819, Samouelle estableció el género *Anomala* designando como especie tipo a *Melolontha frischii* (Fabricius), en esta acción le atribuye la autoría a Köpe del que se desconocen trabajos escritos (Micó, 2001), aunque en la gran mayoría de los trabajos sobre este género se indica como autor a Samouelle.

Siguiendo las reglas de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, se suprimió el género de himenópteros *Anomala* Von Block, 1799 siguiendo los principios de prioridad y de homonimia y se colocó *Anomala* Samouelle, 1819 en la lista oficial de nombres genéricos zoológicos, lo que le dio estabilidad al nombre de este género de escarabajos y prioridad nomenclatural sobre *Anomala* Von Block (Jameson *et al*, 2003; Smith, 2006).

Debido a las deficiencias sobre la caracterización morfológica del género, se han creado muchas sinonimias en la historia taxonómica de *Anomala* Samouelle y en algunos casos se ha sugerido que este complejo conjunto de especies podría corresponderle un nivel taxonómico de subtribu más que un género verdadero. Recientemente Ramírez-Ponce y Morón (2009) desarrollaron un ejercicio de inferencia filogenética incluyendo géneros de Anomalini americanos y de otras partes del mundo y basándose los resultados obtenidos propusieron separar a las especies de *Anomala* del Viejo Mundo de las americanas a las que denominaron genéricamente *Paranomala* siguiendo en cierta medida la propuesta del esquema clasificatorio de Casey (1915) donde divide subgenéricamente al taxón y asigna en *Paranomala* a la gran mayoría de las especies americanas de su estudio.

La primera especie descrita de la fauna americana que fuera posteriormente sinonimizada con el género *Anomala* Samouelle y luego transferida al género *Paranomala* Casey, fue *Melolontha lurida* Fabricci, 1775 [syn. *Paranomala inconstans* (Burmeister)]. Desde esta época se han descrito casi 350 especies y subespecies, de las que ha resultado en sinonimia un 20 % (70 especies aproximadamente) en 83 obras y donde han colaborado 34 autores, siendo la época más prolífica un periodo de 75 años, que abarcan desde poco antes de la segunda mitad del siglo XIX con Nonfried (sus trabajos van desde 1839 a 1894) hasta principios del siglo XX con Casey, quien elaboró la última gran contribución y fue el autor que más especies describió (68) seguido de Bates (61) y Ohaus (56), aunque se le han sinonimizado más de la mitad de sus especies descritas (Fig. 1). Por la sinonimia descrita de *M. lurida*, el primer nombre científico aplicable a *Paranomala* actualmente válido es *Melolontha marginata* Fabricius, 1792, designada como el tipo genérico por Ramírez-Ponce y Morón (2009).

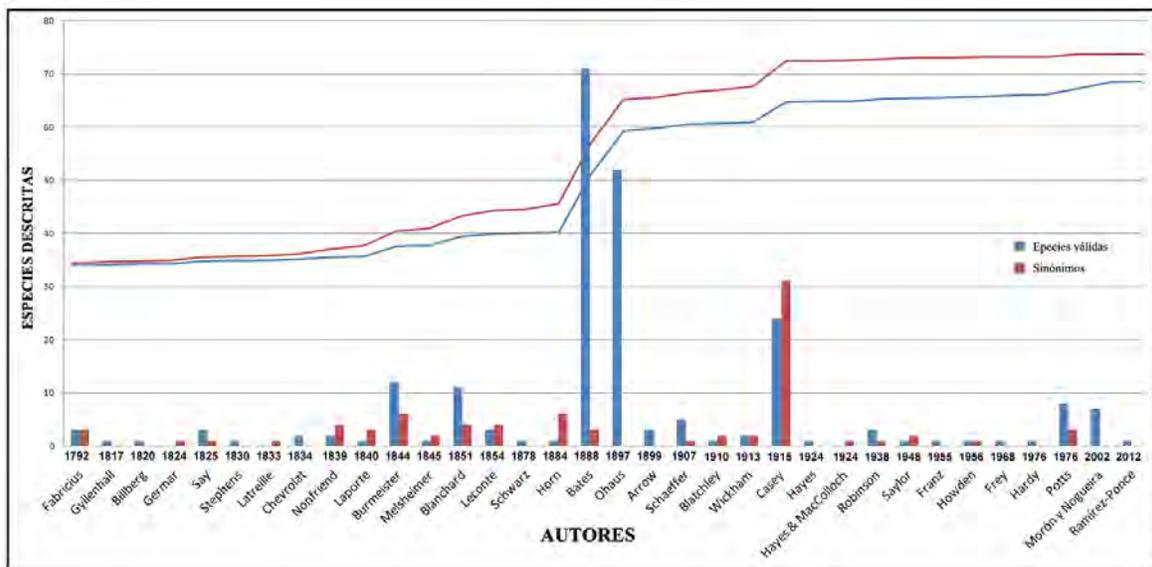


Figura 1. Descripción de especies de *Paranomala* Casey, indicando autores, fechas y sinónimias.

5.2. Tratamientos taxonómicos y arreglos supraespecíficos del género *Paranomala* Casey

El presente estudio comparativo histórico de las clasificaciones supraespecíficas del género *Paranomala* abarca desde la obra de Burmeister (1844, 1855) hasta la propuesta de

Machatschke (1972), donde se ha podido comprobar que la definición de algunos grupos ha permanecido en términos generales estable, o al menos, representan unidades taxonómicas congruentes entre la mayoría de los autores a diferencia de lo que comúnmente se cita debido a que en la mayoría de los textos modernos sólo se consideran las más recientes propuestas y que son por supuesto, las de mayor trascendencia por el número de especies tratadas y descritas aunque el esquema general pueda no ser muy objetivo (v.g. Bates, 1888 o Machatschke, 1957; 1972). Por ello algunas de estas agrupaciones pueden tratarse como grupos naturales con una nueva definición a la luz de evidencia filogenética (v.g. *Spilota*).

Además de proporcionar evidencia sobre las posibles agrupaciones, los criterios usados para designar los diferentes niveles taxonómicos y la forma de organizar la fauna, esta comparación también permite conocer cuáles fueron los primeros nombres para algunas agrupaciones especiales y así poder emplearlos en la presente propuesta siguiendo las reglas de prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Estas obras que abordaron sistemáticamente la fauna americana de Anomalini lo hicieron con el conjunto de especies del Viejo Mundo, debido a que trataban de organizar el conocimiento de la fauna mundial, asignando subgéneros, divisiones y secciones que fueron cambiando con el tiempo, tratando series de especies que ahora representan una pequeña fracción de la fauna conocida (v.g. Burmeister, 1844 o Blanchard, 1851), o bien, abordando el grupo respecto a una zona específica (v.g. Bates, 1888; Casey, 1915 o Potts, 1974; 1977a, b). Es por ello que resulta difícil hacer una comparación objetiva desde las obras publicadas en la primera mitad del siglo XVII hasta las recientes, principalmente por los contrastantes cambios nomenclaturales que han sufrido los género *Anomala* y *Paranomala*, a los diferentes criterios usados por los autores para su arreglo a través de la historia y por los alcances u objetivos de las mismas obras.

La diferencia en el conocimiento de las diferentes faunas locales, la gran variación morfológica en unos casos o la homogeneidad en otros y amplios desacuerdos referentes a las definiciones genéricas y específicas entre los taxónomos que han provocado la asignación de un gran número de géneros y subgéneros que, posteriormente con frecuencia son sinonimizados sin mediar explicación alguna, causando mayor confusión (Morón y Nogueira, 1998). Un ejemplo notable de lo anterior se da en el catálogo mundial de la

subfamilia *Rutelinae* realizado por Machatschke (1957), pues establece la sinonimia de 30 géneros y subgéneros descritos en los últimos cien años simplificando excesivamente el género (Micó, 2001) y cuya propuesta ha tenido gran impacto debido a que es el último tratamiento de este grupo en su tipo y por supuesto, es de consulta y referencia obligada. Sin embargo, en estudios posteriores se han revalidado algunos de estos taxones aportando caracteres diagnósticos precisos para su identificación, como ha sucedido con los géneros *Callistethus* Burmeister y *Pachystethus* Blanchard (véase Ramírez-Ponce y Morón, 2009).

Siguiendo con un orden cronológico, las principales obras en las que se incluyen especies americanas y se propone algún tipo de arreglo sistemático supraespecífico son las siguientes:

Burmeister (1844, 1855). Sus mayores contribuciones fueron escritas entre 1832 y 1855 con el propósito inicial de estudiar a todos los insectos que se conocían hasta ese momento (Kolhmann y Morón, 2003). En la obra de 1844, propone un arreglo detallado de cada uno de los seis géneros de Anomalini (Cuadro 1). Para *Anomala* incluye nueve subgéneros catalogando 74 especies de diversas partes del mundo. A las especies americanas las clasifica en dos de estos subgéneros (*Anomala* Samouelle y *Spilota* Dejean). Las principales estructuras que considera para la separación supraespecífica son la forma de las uñas tarsales, el desarrollo del mesoesternón, la forma del mentón y el margen elitral.

El subgénero *Anomala* Samouelle (formado por 25 especies) lo subdividió en tres grupos, denominándolos por letras y números e incluyó tanto especies americanas como del sur y este de Asia (Java, China y Japón) y de Europa, describiendo 7 de las 16 especies americanas. En el subgénero *Spilota* Dejean (formado por 11 especies) incluyó de igual manera especies americanas y asiáticas conformado por ocho especies americanas (describiendo a cinco de ellas) y sólo tres asiáticas.

En la obra de 1855, divide a los subgéneros en secciones de tal manera que el subgénero *Anomala* queda dividido en tres secciones pero con considerables cambios. En la sección I incluyó ocho especies, cinco de las cuales fueron americanas y tres asiáticas que corresponderían con el grupo A1 de la obra de 1844 pues sigue manteniendo las mismas especies debido a que Machatschke (1972) sinonimizó con *A. undulata* las cuatro especies

nuevas para esta sección quedando como en la primera propuesta (Cuadro 2). En la sección II separó a las especies americanas de las asiáticas así que de igual forma, considerando a las americanas, los grupos B2 de 1844 y sección II-1 de 1855 se corresponden exactamente salvo la descripción de dos especies más (cuadro 2).

En el subgénero *Spilota* Dejean no hace cambios y finalmente, describe a *A. chromicolor* de Brasil, asignada en el subgénero *Euchlora* Macleay junto con otras tres especies asiáticas, subgénero en el que previamente no había especies americanas.

Cuadro 1. Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Burmeister (1844, 1855) para las especies americanas del género *Anomala* Samouelle.

SUBGÉNERO	BURMEISTER, 1844		BURMEISTER, 1855	
	GRUPO	ESPECIES	SECCIÓN	ESPECIES
<i>Anomala</i> Samouelle	A. 1.	<i>A. parvula</i> <i>A. collaris</i> <i>A. varians</i> (= <i>undulata</i>)	I	<i>A. peruviana</i> <i>A. notata</i> <i>A. parvula</i> <i>A. collaris</i> <i>A. varians</i>
	B. 2.	<i>A. minuta</i> (= <i>innuba</i>) <i>A. flavipennis</i> <i>A. brunnipennis</i> (= <i>catoxantha</i>) <i>A. inconstans</i> <i>A. gemella</i>	II. Americanas	<i>A. minuta</i> <i>A. flavipennis</i> <i>A. brunnipennis</i> <i>A. insularis</i> <i>A. catoxantha</i> <i>A. lurida</i> <i>A. gemella</i>
	B. (3).	<i>A. viridicollis</i> (= <i>cincta</i>) <i>A. chloroptera</i> <i>A. binotata</i> <i>A. pupillata</i> <i>A. cupricollis</i> <i>A. valida</i> <i>A. microcephala</i> <i>A. violácea</i>		
<i>Spilota</i> Dejean		<i>A. marginata</i> <i>A. surata</i> <i>A. collaris</i> <i>A. virescens</i> <i>A. micans</i> <i>A. lucicola</i> <i>A. innuba</i> <i>A. lepida</i>		
<i>Euchlora</i> MacLeay				<i>A. chromicolor</i>

Blanchard (1850). Elaboró el catálogo de los coleópteros depositados en la colección del Museo de Historia Natural de París. Trata a 14 géneros de Anomalini y destacadamente describe como nuevos a siete de ellos que aún se consideran válidos, de estos nuevos géneros, *Callistethus* tiene representantes tanto en América como en el Viejo

Mundo, *Epectinaspis* y *Pachystethus* son endémicos de América y *Callirhinus* es endémico de México, por lo que esta obra resultó de gran importancia para los estudios posteriores de la fauna del Nuevo Mundo.

Al igual que Burmeister, este autor divide complejamente el género *Anomala* detallando caracteres que soportan a cada división. En algunos casos estas divisiones no reciben nombre, mientras que en otros casos las designa como las había nombrado Burmeister para indicar que se trata del mismo grupo aunque con muchas más especies descritas, o bien, reciben otros nombres usados previamente a Burmeister e incluso propone otros nuevos. Sin embargo, a pesar de ésto y de emplear el nombre de *Anomala* para una división igual que el autor previo, excluye las 40 especies americanas que estudia para reacomodarlas en tres nuevas divisiones a las que no les asigna nombre. Muchas de las especies que trabajó Burmeister no son tratadas por este autor, debido a que su catálogo es algo más modesto que las grandes obras del otro autor, por tratarse de una sola colección y seguramente no estaban representadas todas las especies, sin embargo, de estas especies, 18 fueron descritas en esta obra.

Esta propuesta parece algo más compleja y mejor que el esquema anterior debido a que incluye más divisiones basándose en mayor número de características morfológicas y trata de no mezclar especies en sus divisiones provenientes de partes distantes del mundo. Sus principales criterios morfológicos son la forma de los tarsos y uñas, la forma del labio y de los palpos, la forma y tamaño corporal, el desarrollo mesoesternal y las estrías elitrales.

La división VII la conforma solamente una nueva especie, *A. rhizotrogoides* proveniente de México. La división VIII está compuesta por 29 especies de todo el continente al igual que la división IX donde trata 11 especies.

El arreglo entre estos dos autores es muy similar pues la división VIII y IX de Blanchard se corresponden a los subgéneros *Anomala* y *Spilota* de Burmeister respectivamente (Cuadro 2). Las únicas diferencias radican en que el segundo autor no considera el subgénero *Euchlora* y añade una nueva división para incluir a *A. rizotrogoides*.

Un hecho que genera confusión es que Burmeister describe dos especies con el mismo nombre [*Anomala (Anomala) collaris* Burm. (pag. 247) y *Anomala (Spilota)*

collaris Burm. (pag. 268)] y las ubica en los subgéneros diferentes, *Anomala* y *Spilota*. Blanchard sinonimiza *A. (Spilota) collaris* con *A. thoracica* por lo que se soluciona este error.

Cuadro 2. Arreglo sistemático supraespecífico del género *Anomala* propuesto por Blanchard (1851) y comparación con el arreglo de Burmeister (1844, 1855). Las especies en negrita se comparten entre ambas propuestas clasificatorias.

BURMEISTER			BLANCHARD		
SUBGÉNERO	SECCIÓN	ESPECIES	ESPECIES	DIVISIÓN	
			A. rizotrogoides	VII	
<i>Anomala</i>	I	<i>A. collaris</i> <i>A. notata</i> <i>A. parvula</i> <i>A. peruviana</i> <i>A. varians</i>	<i>A. aeneipennis</i> <i>A. bimaculata</i> <i>A. binotata</i> <i>A. chalcosoma</i> <i>A. collaris</i> <i>A. cupricollis</i> <i>A. flavipennis</i> <i>A. fulgidicollis</i> <i>A. inconstans</i> <i>A. irritata</i> <i>A. latreillei</i> <i>A. limbaticollis</i> <i>A. luciae</i> <i>A. microcephala</i> <i>a</i>	<i>A. peruviana</i> <i>A. porcata</i> <i>A. punctatipennis</i> <i>A. sticticoptera</i> <i>A. strigidoides</i> <i>A. surinama</i> <i>A. tessellatipennis</i> <i>A. testaceipennis</i> <i>A. valida</i> <i>A. varians</i> <i>(undulata)</i> <i>A. variegata</i> <i>A. violacea</i> <i>A. violaceipennis</i> <i>A. viridicollis</i>	VIII
	II	<i>A. bruneiipennis</i> <i>A. flavipennis</i> <i>A. gemella</i> <i>A. inconstans</i> <i>A. insularis</i> <i>A. lurida</i> <i>A. minuta</i>			
	III	<i>A. binotata</i> <i>A. chloroptera</i> <i>A. cupricollis</i> <i>A. microcephala</i> <i>A. pupillata</i> <i>A. valida</i> <i>A. violacea</i> <i>A. viridicollis (= cincta)</i>			
<i>Spilota</i>		<i>A. collaris</i> <i>A. innuba</i> <i>A. lepida</i> <i>A. lucicola</i> <i>A. marginata</i> <i>A. micans</i> <i>A. surata</i> <i>A. virescens</i>	<i>A. collaris</i> <i>A. cuadromaculata</i> <i>A. innuba</i> <i>A. levii</i> <i>A. lucicola</i> <i>A. marginata</i> <i>A. micans</i> <i>A. nitidula</i> <i>A. pulchra</i> <i>A. thoracica (= collaris)</i> <i>A. virescens</i>	IX	
<i>Euchlora</i>		<i>A. chromicolor</i>			

Bates (1888). En la Biología Centrali Americana trata solamente la fauna de México y Centroamérica incrementándose significativamente el conocimiento del grupo. Se

describen 65 especies nuevas llegando a 108 especies en la zona de estudio (sin incluir Norte y Sudamérica). El arreglo propuesto difiere considerablemente de los anteriores pues por un lado, el género se vuelve más complejo al tratar mayor cantidad de especies, pero por el otro, al tratarse de un estudio subcontinental, la fauna se presenta mucho más homogénea en su morfología respecto a las previas donde se incluyeron y mezclaron especies americanas, europeas, asiáticas y africanas.

El arreglo sistemático es un poco simple, separó a la fauna en tres grandes grupos de acuerdo con la forma de las uñas tarsales. Al primero de estos grupos lo subdividió en cinco secciones basándose en el desarrollo y forma del mesoesternón (Cuadro 3).

En este criterio se observa una constancia morfológica fácilmente reconocible entre los grupos propuestos, sin embargo, parece un tanto simple. La importancia que le dió a una de las estructuras morfológicas que definen las cinco secciones del primer linaje (el desarrollo del mesometaesternón) puede ser muy similar entre especies que presentan otras características morfológicas diferentes y está presente incluso en otros géneros de la tribu o incluso en otras familias. Esto hace pensar que el arreglo de los tres linajes considerando las uñas tarsales es bueno pero las secciones podrían subdividirse y redefinir sus especies considerando otras estructuras morfológicas debido a que el desarrollo y forma del carácter diagnóstico que empleó para definirlos como se ha comentado es bastante común y variable entre especies con otras características diferentes e incluso, en algunos casos, hay especies para las que no corresponde la definición de la sección donde está ubicada atendiendo solamente la forma y desarrollo de la proyección mesometaesternal.

Es difícil comparar esta clasificación con las anteriores pues se trata un arreglo completamente diferente, sin embargo, existen algunas similitudes entre los grupos. Las secciones I y II de Bates serían las denominadas como *Anomala* sección II y III y División VIII por Burmeister y Blanchard respectivamente, aunque los grupos que comparten la mayor parte de las especies son las secciones II de ambos autores.

Las especies que Burmeister incluyó en el subgénero *Spilota* Dejean y las que Blanchard ubicó en su división IX están agrupados en las secciones 4 y 5 del primer linaje de Bates, caracterizados por el mesoesternón largo.

Cuadro 3. Arreglo sistemático supraespecífico del género *Anomala* propuesto por Bates (1888).

LINAJES Y SECCIONES		ESPECIES		
LINAJE I Tarsos anteriores y medios con una de las uñas hendida o bifurcada, pero en los machos el denticulo superior nunca está muy reducido	SECCIÓN I Mesoesternón angosto, sólo con el ápice prominente	<i>P. foraminosa</i> Bates, 1888	<i>P. histrionella</i> Bates, 1888	
		<i>P. atomogramma</i> Bates, 1888	<i>P. hopfneri</i> Bates, 1888	
		<i>P. barbicollis</i> Bates, 1888	<i>P. inconstans</i> Burmeister, 1844	
		<i>P. binotata</i> Gyllenhal, 1817	<i>P. irrorata</i> Blanchard, 1850	
		<i>P. calligrapha</i> Bates, 1888	<i>P. megalops</i> Bates, 1888	
		<i>P. centralis</i> LeConte 1863	<i>P. millepora</i> Bates, 1888	
		<i>P. championi</i> Bates 1888	<i>P. ochrogastra</i> Bates, 1888	
		<i>P. chevrolati</i> Bates, 1888	<i>P. ochroptera</i> Bates, 1888	
		<i>P. chiriquina</i> Bates, 1888	<i>P. polygona</i> Bates, 1888	
		<i>P. compressicollis</i> Bates, 1888	<i>P. punctatipennis</i> Blanch., 1850	
		<i>P. cribriceps</i> Bates, 1888	<i>P. retusicollis</i> Bates, 1888	
		<i>P. decolor</i> Bates, 1888	<i>P. ruatana</i> Bates, 1888	
		<i>P. denticollis</i> Bates, 1888	<i>P. sejuncta</i> Bates, 1888	
		<i>P. discoidalis</i> Bates 1888	<i>P. sticticoptera</i> Blanchard, 1850	
		<i>P. guatemalena</i> Bates 1888	<i>P. tolensis</i> Bates, 1888	
		<i>P. eulissa</i> Bates, 1888	<i>P. trapezifera</i> Bates, 1888	
		<i>P. flavilla</i> Bates, 1888	<i>P. undulata</i> Melsheimer, 1844	
		<i>P. flavizona</i> Bates, 1888	<i>P. veraecrucis</i> Bates, 1888	
		<i>P. gemella</i> Say, 1835	<i>P. zapotensis</i> Bates, 1888	
		<i>P. hispidula</i> Bates, 1888		
	SECCIÓN 2 Mesoesternón amplio, con el ápice más o menos incrementado	<i>P. ampicoma</i> Bates, 1888	<i>P. plurisulcata</i> Bates, 1888	
		<i>P. chrysolina</i> Bates 1888	<i>P. praececellens</i> Bates, 1888	
		<i>P. cincta</i> Say, 1835	<i>P. pupillata</i> Burmeister, 18	
		<i>P. cnetropyga</i> Bates, 1888	<i>P. rhodope</i> Bates, 1888	
		<i>P. costaricae</i> Bates, 1888	<i>P. semicincta</i> Bates, 1888	
		<i>P. cupricollis</i> Chevrolat 18	<i>P. semitonsa</i> Bates, 1888	
		<i>P. doryphorina</i> Bates, 1888	<i>P. sulcans</i> Bates, 1888	
		<i>P. eucoma</i> Bates, 1888	<i>P. sylphis</i> Bates, 1888	
		<i>P. forreri</i> Bates, 1888	<i>P. valida</i> Burmeister 18	
		<i>P. laesicollis</i> Bates, 1888	<i>P. variolata</i> Bates, 1888	
		<i>P. megalia</i> Bates, 1888		
		SECCIÓN 3 Mesoesternón ancho, con el ápice cónico y alargado	<i>P. calonota</i> Bates, 1888	<i>P. nitescens</i> Bates, 1888
			<i>P. granulipyga</i> Bates, 1888	<i>P. vanpatteni</i> Bates, 1888
	<i>P. marginicollis</i> Bates, 1888			
	SECCIÓN 4 Mesoesternón muy alargado	<i>P. chlorotoides</i> Bates, 1888	<i>P. phosphora</i> Bates, 1888	
		<i>P. chrysanthe</i> Bates, 1888	<i>P. specularis</i> Bates, 1888	
		<i>P. lepida</i> Burmeister, 1844	<i>P. xiphostetha</i> Bates, 1888	
	SECCIÓN 5 Mesoesternón brevemente alargado, cónico.	<i>P. micans</i> Burmeister, 1847	<i>P. vidua</i> Blanchard, 1851	
		<i>P. nitidula</i> Blanchard, 1851	<i>P. villosella</i> Blanchard, 1851	
		<i>P. nutans</i> Bates, 1888	<i>P. xantholea</i> Bates, 1888	
	LINAJE 2 Uñas de tarsos anteriores no hendidas, denticulo superior setiforme; uñas de tarsos medios poco hendidas con el denticulo superior pequeño o simple.		<i>P. attenuata</i> Bates, 1888	
			<i>P. castaniceps</i> Bates, 1888	
			<i>P. rhizotrogoides</i> Blanchard, 1851	
	LINAJE 3 Todas las uñas simples, no hendidas.		<i>P. carinifrons</i> Bates, 1888	
	<i>Insertae sedis</i>		<i>P. tessellatipennis</i> Blanchard, 1851	

Otras dos particularidades son que Bates no pudo agrupar a *A. tessellatipennis* y la dejó en posición incierta, sin argumentar el criterio usado a pesar de que previamente Blanchard (1851) había tratado a la misma especie junto a la gran división VIII que es la misma denominada por Burmeister como el subgénero *Anomala*, mientras que *A. rizotrogoides* queda aislada en la división VII de Blanchard y Bates la sigue considerando en un grupo aparte a los previamente establecidos junto con dos nuevas especies (*A. castaniceps* y *A. capito*) formando el segundo linaje, que como se discutirá posteriormente, forman un grupo diferente de *A. rizotrogoides*.

Casey (1915). Es considerado por algunos como el sistema clasificatorio más elaborado y fue desarrollado previamente a la propuesta más simplista generada por Machatschke (1957). Se basa principalmente en ejemplares representados en la colección personal de este autor con ejemplares de casi toda América aunque con mayor representación en la fauna de Norteamérica. En este esquema de clasificación se proponen varios géneros nuevos para la tribu a partir de especies consideradas previamente como *Anomala* (v.g. *Rhombonalia* Casey, *Anomalepta* Casey, *Anomalacra* Casey, *Lamoana* Casey y *Alamona* Casey), con excepción de *Strigodermella* Casey [a partir de *Strigoderma pigmea* (Fabricius)]. Respecto al género *Anomala* reconoce tres nuevos subgéneros (*Paranomala* Casey, *Oliganomala* Casey y *Anomalopus* Casey), dividiendo al primero de ellos en cuatro secciones, además de considerar a *Spilota* a nivel de género tal como lo había hecho Dejean hacia la primera mitad del siglo XIX y lo analiza en base a cuatro subgéneros (cuadro 4 y 5).

Una de las principales ventajas de este esquema y que queda muy bien indicada en los cuadros 4 y 5, es que expresa detalladamente los criterios morfológicos empleados para cada una de las divisiones tanto a nivel de género como subgénero y sección, considerando de gran importancia el aspecto general de la forma y tamaño corporal, detalles de las uñas, patas, meso y metaesternón y piezas bucales, escultura, coloración y distribución geográfica. Para muchos autores posteriores a Casey su propuesta es muy compleja y consideran que se sobrevaloró la importancia de las estructuras para la definición de las categorías por lo que varios de los géneros y subgéneros propuestos por este autor han sido

sinonimizando, aunque es posible que parte de esta propuesta sea revalidada una vez que se consideren las diferencias morfológicas expresadas en sus claves.

Para algunos géneros nuevos propuestos en este esquema no hay posibilidad de comparación con los esquemas previos, ya que se trata de taxones descritos después de la obra de Bates, aunque las especies tipo de *Rhombonalia* y *Anomalepta* de Casey las enlista Ohaus (1918) en el subgénero *Anomala*.

Cuadro 4. Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Casey (1915) para *Paranomala* y géneros relacionados.

CARACTERÍSTICAS		GÉNEROS	ESPECIES	
Epimeros mesoesternales no ascendiendo sobre el húmero elítral.	Ligula pequeña y delgada, entera en el borde; todas las uñas tarsales enteras, nunca hendidas.	<p><i>Rhombonalia</i> Casey Tipo: <i>Anomala cavifrons</i> Lec.</p>	<p><i>R. cavifrons</i> Lec. <i>R. comes</i> Casey <i>R. cochiseana</i> Casey <i>R. transversa</i> Casey <i>R. carinifrons</i> Bates <i>R. apacheana</i> Wick. <i>R. camancha</i> Wick.</p>	
		<p><i>Anomalepta</i> Casey Tipo: <i>Anomala semilivida</i> Lec.</p>	<p><i>A. semilivida</i> Lec. <i>A. flaccida</i> Casey</p>	
	Ligula larga y ancha, generalmente más o menos sinuada en el borde.	<p>Labro severamente inflexo, el borde expuesto delgado; clipeo algo largo, el ápice ascendente ligeramente sinuado medialmente; ligula muy larga y transversal, amplia y angularmente emarginada en el ápice; cuerpo cuneiforme, con integumento pálido y delgado; uñas largas del primero y segundo tarso no propiamente hendidas sino con un agudo diente inclinado debajo y próximo al ápice. Sonora.</p>	<p><i>Anomalacra</i> Casey Tipo: <i>Anomala cuneata</i> Casey</p>	<p><i>A. cuneata</i> Casey</p>
		<p>Labro no muy inflexo, el borde expuesto obtuso, integumento, uñas y aspecto dorsal ampliamente diversificado.</p>	<p>Mesoesternón con el espacio intercoxal plano o débilmente convexo, sutura mesometaesternal siempre evidente. Cosmopolita</p>	<p><i>Anomala</i> Samouelle Tipo: <i>Scarabaeus aeneus</i> DeG.</p>
	<p>Mesoesternón desarrollado y con el espacio intercoxal uniforme, más o menos prominente anteriormente y a veces grandemente producido, gradualmente acuminado y anteriormente estirado; sutura mesometaesternal borrosa; cuerpo más grueso e integumento más metálico que las especies americanas de <i>Anomala</i>. Norte y Sudamérica.</p>	<p><i>Spilota</i> Dejean Tipo: <i>Melolontha marginata</i> Fabr.</p>	<p>VARIOS SUBGENEROS (cuadro 5)</p>	

El subgénero *Paranomala* es el más diverso dentro de *Anomala*. Algunas de sus especies están asignadas en las tres secciones de Burmeister y en la división VII de Blanchard pero no es posible establecer algún patrón o criterio concordante por las amplias diferencias de las propuestas. Un criterio constante entre Blanchard, Bates y Casey es el de

reconocer a *rizotrogoides* en un grupo aparte a los demás; Blanchard lo describe en la división VII de forma independiente, Bates lo ubica en el linaje 2 junto con otras dos especies y Casey lo propone como la especie tipo del género nuevo que denomina *Anomalopus* junto con *A. tibialis* Schaeffer.

Otra concordancia entre estos autores es el reconocimiento de *Spilota* a nivel de subgénero, género o sección, con el principal criterio morfológico del desarrollo considerable y forma semirecta del proceso mesometasternal, aunque los límites, distribución y diversidad varían ampliamente.

Ohaus (1918). Dos de los tres últimos catálogos mundiales donde se aborda el estudio de la tribu son los de la serie alemana *Coleopterorum Catalogus* (Ohaus, 1918 y Machatschke, 1972). De notable importancia resultan estos trabajos pues son el último intento que se realiza por catalogar a todos los coleópteros del mundo, siendo una de las mayores contribuciones el número de taxones descritos que se incrementa drásticamente. Específicamente para la subfamilia Rutelinae pasa de 818 a 3073 especies descritas (Kohlmann y Morón, 2003).

El arreglo que hace Ohaus de la tribu Anomalini se basa en designar los grupos a nivel de subgéneros asignándoles nombres previamente usados para grupos de especies tal como lo hacía Burmeister. Al género *Anomala* lo divide en cuatro subgéneros (*Aprosterna* Hope; *Anomala* Samouelle; *Euchlora* MacLeay y *Spilota* Burmeister) donde cataloga casi 700 especies. Cada uno de estos subgéneros los subdivide por regiones biogeográficas considerando tres subgéneros respecto a las especies americanas (Cuadro 6).

Un aspecto interesante es que considera al subgénero *Aprosterna* Hope como presente en América tropical donde enlista siete especies. En las propuestas clasificatorias previas, tanto Burmeister como Blanchard habían considerado a este género sólo para Asia y por el contrario, en el subgénero *Spilota* Dejean, que previamente se habían considerado especies americanas y/o asiáticas, Ohaus considera también algunas especies australianas y africanas.

Cuadro 6. Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Ohaus (1918).

1. Subgénero *Aprosterna* Hope

Región Neotropical

<i>A. antica</i>	<i>A. flavilla</i>	<i>A. hondurae</i>	<i>A. megalops</i>
<i>A. bruchiana</i>	<i>A. gemella</i>	<i>A. juquilensis</i>	

2. Subgénero *Anomala* Samouelle

Región Neotropical

<i>A. aequatorialis</i>	<i>A. chrysomelina</i>	<i>A. histrionella</i>	<i>A. repressa</i>
<i>A. amphicoma</i>	<i>A. cicatricosa</i>	<i>A. hoegei</i>	<i>A. retusicollis</i>
<i>A. antis</i>	<i>A. cincta</i>	<i>A. hoepfneri</i>	<i>A. rhizotrogoides</i>
<i>A. arara</i>	<i>A. cnetropyga</i>	<i>A. hylobia</i>	<i>A. rhodope</i>
<i>A. arrawaka</i>	<i>A. cuerulea</i>	<i>A. inconstans</i>	<i>A. ruatana</i>
<i>A. atomogramma</i>	<i>A. columbica</i>	<i>A. insularis</i>	<i>A. salticola</i>
<i>A. atropurpurea</i>	<i>A. comprasicollis</i>	<i>A. jansonii</i>	<i>A. sejuncta</i>
<i>A. attenuata</i>	<i>A. condrati</i>	<i>A. laesicollis</i>	<i>A. semicincta</i>
<i>A. balzapambae</i>	<i>A. cribriceps</i>	<i>A. latitarsis</i>	<i>A. semitonsa</i>
<i>A. barbicollis</i>	<i>A. crinicollis</i>	<i>A. ligulipes</i>	<i>A. semillima</i>
<i>A. batesi</i>	<i>A. cupricollis</i>	<i>A. limbata</i>	<i>A. Sticticoptera</i>
<i>A. beckeri</i>	<i>A. decolor</i>	<i>A. limbaticollis</i>	<i>A. strigicollis</i>
<i>A. bimaculata</i>	<i>A. denticollis</i>	<i>A. luciae</i>	<i>A. strigidoides</i>
<i>A. biolleni</i>	<i>A. discoidalis</i>	<i>A. megalia</i>	<i>A. subaenea</i>
<i>A. boliviana</i>	<i>A. donovani</i>	<i>A. mesocnemis</i>	<i>A. sulcans</i>
<i>A. brunnipennis</i>	<i>A. doryphorina</i>	<i>A. microcephala</i>	<i>A. sulcipennis</i>
<i>A. buchwaldiana</i>	<i>A. eekhardti</i>	<i>A. millephora</i>	<i>A. sylphis</i>
<i>A. calceata</i>	<i>A. eucoma</i>	<i>A. mutabilis</i>	<i>A. tesellatipennis</i>
<i>A. calligrapha</i>	<i>A. eulissa</i>	<i>A. migroaenea</i>	<i>A. testaceipennis</i>
<i>A. capito</i>	<i>A. flavizona</i>	<i>A. ochrogastra</i>	<i>A. tolensis</i>
<i>A. carinifrons</i>	<i>A. flavofemorata</i>	<i>A. achroptera</i>	<i>A. toluhana</i>
<i>A. castaniceps</i>	<i>A. flohri</i>	<i>A. oreas</i>	<i>A. trapezifera</i>
<i>A. catoxantha</i>	<i>A. foraminosa</i>	<i>A. panamensis</i>	<i>A. undulata</i>
<i>A. caucana</i>	<i>A. forreri</i>	<i>A. pernambucana</i>	<i>A. valida</i>
<i>A. chalcosoma</i>	<i>A. forsströmi</i>	<i>A. plagiata</i>	<i>A. variolata</i>
<i>A. championi</i>	<i>A. foveiceps</i>	<i>A. polígona</i>	<i>A. veracruzis</i>
<i>A. chevrolat</i>	<i>A. fulgidicollis</i>	<i>A. popayana</i>	<i>A. vespertilio</i>
<i>A. chiriquina</i>	<i>A. fulvocostata</i>	<i>A. praescellens</i>	<i>A. violácea</i>
<i>A. chloroptera</i>	<i>A. guatemalena</i>	<i>A. punctatipennis</i>	<i>A. vulcanicola</i>
<i>A. chloropyga</i>	<i>A. hispidipennis</i>	<i>A. pupillata</i>	<i>A. zapotensis</i>
<i>A. chromicolor</i>	<i>A. hispidula</i>	<i>A. quiché</i>	

Región Neoboreal

<i>A. antennata</i>	<i>A. clypealis</i>	<i>A. minuta</i>	<i>A. semilivida</i>
<i>A. binotata</i>	<i>A. flavipennis</i>	<i>A. parvula</i>	<i>A. tibialis</i>
<i>A. cavifrons</i>	<i>A. innuba</i>	<i>A. peninsularis</i>	
<i>A. centralis</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. pubescens</i>	

3. Subgénero *Euchlora* Mac Leay

Sin especies Americanas

4. Subgénero *Spilota* Burmeister

Región Neotropical

<i>A. benicola</i>	<i>A. ladina</i>	<i>A. nitescens</i>	<i>A. specolaris</i>
<i>A. bogotensis</i>	<i>A. lepida</i>	<i>A. nitidula</i>	<i>A. surata</i>
<i>A. calonota</i>	<i>A. leweyi</i>	<i>A. mutans</i>	<i>A. tricosulata</i>
<i>A. cayapo</i>	<i>A. marginata</i>	<i>A. phosphora</i>	<i>A. vapanteni</i>
<i>A. chlorotoides</i>	<i>A. marginicollis</i>	<i>A. pilosipennis</i>	<i>A. vidua</i>
<i>A. chontalensis</i>	<i>A. medellina</i>	<i>A. porcata</i>	<i>A. villosella</i>
<i>A. chrysanthe</i>	<i>A. micans</i>	<i>A. pulchra</i>	<i>A. virescens</i>
<i>A. collaris</i>	<i>A. mimeloides</i>	<i>A. piritosa</i>	<i>A. xantholea</i>
<i>A. granulipyga</i>	<i>A. minima</i>	<i>A. pyropyga</i>	<i>A. xiphostetha</i>
<i>A. jordani</i>	<i>A. moja</i>	<i>A. rusemberg</i>	
<i>A. kolbei</i>	<i>A. naponensis</i>	<i>A. rufomicans</i>	

Región Neoboreal

<i>A. lucicola</i>	<i>A. oblivia</i>
--------------------	-------------------

El problema con ese esquema es que no especifica el criterio usado para separar a las especies en los subgéneros por lo que es de suponerse que se debe atender a los criterios de los autores que designaron los nombres de éstos. E otro aspecto en contra es que los subdivide de acuerdo a la región biogeográfica y esto no siempre resulta adecuado ya que no es posible sistematizar los grupos por su distribución sin hacer referencia a sus similitudes morfológicas, es por esta razón que se deben considerar sólo como catálogo y no como tratado clasificatorio al igual que la propuesta del siguiente autor.

Machatschke (1957, 1972). Establece la sinonimia de 30 géneros y subgéneros descritos en los últimos cien años simplificando excesivamente el género (Micó, 2001), sin embargo, esta propuesta ha tenido gran impacto debido a que es el último tratamiento de este grupo en su tipo y por supuesto, es de consulta y referencia obligada. En estudios posteriores se han revalidado algunos de estos taxones aportando caracteres diagnósticos precisos para su identificación como lo sucedido con los géneros *Callistethus* Burmeister y *Pachystethus* Blanchard en el trabajo realizado por Ramírez-Ponce y Morón (2009).

Cuadro 7. Arreglo sistemático supraespecífico propuesto por Machatschke (1972).

CLASIFICACIÓN SUPRAESPECÍFICA DE ANOMALA Y CALLISTETHUS AMERICANAS (MACHATSCHKE, 1972)						
ANOMALA			CALLISTETHUS			
GRUPO	ESPECIES		GRUPO	ESPECIES		
ANOMALA	BINOTATA	<i>A. barbicollis</i>	<i>A. hoppi</i>	CAVIFRONS	<i>A. cavifrons</i>	
		<i>A. binotata</i>	<i>A. hylobia</i>	SYLPHIS	<i>A. amphicoma</i>	<i>A. repressa</i>
		<i>A. brunnipennis</i>	<i>A. laesicollis</i>		<i>A. balzapambae</i>	<i>A. semitonsa</i>
		<i>A. calligrapha</i>	<i>A. ligulipes</i>	CINCTA	<i>A. eucoma</i>	<i>A. sylphis</i>
		<i>A. chloropyga</i>	<i>A. obovata</i>		<i>A. barbarae</i>	<i>A. rhodope</i>
		<i>A. columbica</i>	<i>A. praecellens</i>	<i>A. cincta</i>	<i>A. testaceipennis</i>	
		<i>A. compressicollis</i>	<i>A. tesselatipennis</i>	<i>A. limbaticollis</i>	<i>A. vayana</i>	
		<i>A. crinicollis</i>	<i>A. variolata</i>	<i>A. plurisulcata</i>	<i>A. violacea</i>	
		<i>A. denticollis</i>	<i>A. variolosa</i>	<i>A. quirina</i>		
		<i>A. hispidipennis</i>	<i>A. zapotensis</i>			
SUBAENEA	<i>A. histrionella</i>	<i>A. subaenea</i>	CALCEATA	<i>A. arara</i>	<i>A. millepora</i>	
	<i>A. hoegei</i>			<i>A. atomogramma</i>	<i>A. ochroptera</i>	
INNUBA	<i>A. chiriquina</i>	<i>A. pernambucana</i>	LUCICOLA	<i>A. calceata</i>	<i>A. quiche</i>	
	<i>A. discoidalis</i>	<i>A. undulata</i>		<i>A. clathrata</i>	<i>A. salticola</i>	
	<i>A. eulessa</i>	<i>A. vicenti</i>		<i>A. foraminosa</i>	<i>A. semicincta</i>	
	<i>A. guatemalena</i>			<i>A. forreri</i>	<i>A. turrialbana</i>	
	<i>A. innuba</i>			<i>A. mesocnemis</i>		
CHROMICOLOR	<i>A. chromicolor</i>		ANTENNATA	<i>A. flohri</i>	<i>A. oblivia</i>	
PARVULA	<i>A. attenuata</i>	<i>A. punctipennis</i>		<i>A. lucicola</i>	<i>A. pilosipennis</i>	
	<i>A. cribriceps</i>	<i>A. rhizotrogoides</i>	<i>A. micans</i>	<i>A. vidua</i>		
	<i>A. minuta</i>	<i>A. semilivida</i>	<i>A. nitidula</i>	<i>A. villosella</i>		
	<i>A. parvula</i>		<i>A. nutans</i>	<i>A. xantholea</i>		
CAPITO	<i>A. capito</i>	<i>A. castaniceps</i>	Isertae sedis	<i>A. antennata</i>	<i>A. mendica</i>	
DONOVANI	<i>A. arawaka</i>	<i>A. fulvocostata</i>		<i>A. arida</i>	<i>A. moquina</i>	
	<i>A. batesi</i>	<i>A. mutabilis</i>		<i>A. clypealis</i>	<i>A. nigropicta</i>	
	<i>A. donovani</i>	<i>A. simillima</i>		<i>A. colonica</i>	<i>A. nimboza</i>	
	<i>A. flavipennis</i>	<i>A. sticticoptera</i>		<i>A. compacta</i>	<i>A. paoagoana</i>	
	<i>A. foveiceps</i>	<i>A. tolensis</i>		<i>A. crassisura</i>	<i>A. peninsularis</i>	
	<i>A. fulgidicollis</i>	<i>A. veraecrucis</i>		<i>A. crucialis</i>	<i>A. sagax</i>	
CHRYSANTHE	<i>A. chrysanthe</i>	<i>A. jordani</i>		<i>A. delicata</i>	<i>A. sevilis</i>	
GEMELLA	<i>A. antica</i>	<i>A. insularis</i>		<i>A. digressa</i>	<i>A. similans</i>	
	<i>A. beckeri</i>	<i>A. juquilensis</i>		<i>A. ellipsis</i>	<i>A. subquadrata</i>	
	<i>A. boliviana</i>	<i>A. megalops</i>	<i>A. longipennis</i>	<i>A. tenera</i>		
	<i>A. bruchiana</i>	<i>A. oreas</i>	<i>A. ludoviciana</i>	<i>A. umbra</i>		
	<i>A. championi</i>	<i>A. polygona</i>	<i>A. medorensis</i>			
	<i>A. chevrolati</i>	<i>A. popayana</i>				
	<i>A. decolor</i>	<i>A. ruatana</i>				
	<i>A. flamina</i>	<i>A. sejuncta</i>				
	<i>A. flavilla</i>	<i>A. strigicollis</i>				
	<i>A. flavizona</i>	<i>A. tolocana</i>				
<i>A. gemella</i>	<i>A. trapezifera</i>					
<i>A. hoepfneri</i>	<i>A. vespertilio</i>					
<i>A. hondurae</i>	<i>A. vulcanicola</i>					
<i>A. inconstans</i>						
VALIDUS	<i>C. antis</i>	<i>C. megalus</i>	MICROCEPHALUS	<i>C. atropurpureus</i>	<i>C. nigroaenus</i>	
	<i>C. bimaculatus</i>	<i>C. panamensis</i>		<i>C. caucanos</i>	<i>C. porcatus</i>	
MARGINATUS	<i>C. cicatricosus</i>	<i>C. plagiatius</i>	SULCANS	<i>C. flavofemoratus</i>	<i>C. strigidoides</i>	
	<i>C. cupricollis</i>	<i>C. pupillatus</i>		<i>C. fulvopiceus</i>	<i>C. sulcipennis</i>	
	<i>C. eckardti</i>	<i>C. validus</i>	<i>C. kulzeri</i>	<i>C. suratus</i>		
	<i>C. benicolus</i>	<i>C. naponensis</i>	<i>C. microcephalus</i>			
	<i>C. calonotus</i>	<i>C. penai</i>				
	<i>C. cayapo</i>	<i>C. pulcher</i>				
	<i>C. chlorotoides</i>	<i>C. puncticollis</i>				
	<i>C. chontalensis</i>	<i>C. pyritosus</i>				
	<i>C. collaris</i>	<i>C. pyropygus</i>				
	<i>C. granulipyga</i>	<i>C. rosenbergi</i>				
<i>C. hiekei</i>	<i>C. rufomicans</i>					
<i>C. kolbei</i>	<i>C. schneideri</i>					
<i>C. lewyi</i>	<i>C. specularis</i>					
<i>C. marginatus</i>	<i>C. tricostulatus</i>					
<i>C. marginicollis</i>	<i>C. vanpatteni</i>					
<i>C. mojo</i>	<i>C. virescens</i>					
				<i>C. aequatorialis</i>	<i>C. ladino</i>	
				<i>C. biolleyi</i>	<i>C. nucusus</i>	
				<i>C. buchwaldianus</i>	<i>C. sulcans</i>	
				<i>C. chalcosomus</i>	<i>C. jansoni</i>	
				<i>C. coerules</i>	<i>C. ochrogastrus</i>	

Este esquema de clasificación es el más sencillo pues consideró a la gran mayoría de las especies americanas como integrantes del género *Anomala*, transfiere unas pocas especies al género *Callistethus* descrito por Blanchard para una especie asiática y sinonimiza un buen número de generos. Respecto al interior de *Anomala* realizó un arreglo un tanto elaborado porque propuso 15 grupos pero el inconveniente es que no definió el criterio usado para tal clasificación (Cuadro 7).

Es de suponerse que los grupos son nombrados de acuerdo con la primera especie descrita y que mejor representa las diferencias morfológicas de cada agrupación, aunque ésto se cumple de forma parcial ya que en algunos grupos se incluyen especies que presentan características morfológicas bastante disímiles al de la especie designada como tipo y en tales casos se puede suponer que otro criterio usado para el arreglo fue la distribución, por lo que resulta necesario redefinir y reasignar a las especies de cada agrupación.

De ésta manera, a pesar de que los trabajos expuestos son considerablemente diferentes en tiempo, y siguen propósitos y criterios diferentes, es posible, reconocer al menos, algunos conjuntos de especies que redefinidos en cuanto a su composición de especies, pueden representar grupos naturales en diferentes niveles taxonómicos. Es interesante también notar que incluso en obras casi contemporáneas, los criterios y esquemas pueden llegar a ser contrastantemente diferentes, siendo la propuesta de Casey el arreglo más elaborado, mientras que el de machatschke, el más simplista (Cuadro 8).

Cuadro 8. Resumen de la historia taxonómica supraespecífica de *Paranomala* Casey y géneros relacionados.

Burmeister 1844, 1855	Blanchard 1851	Bates 1888	Casey 1915	Ohaus 1918	Machatschke 1957, 1972
<i>Anomala</i> (29) <i>Anomala</i> Sección I Sección II Sección III <i>Euchlora</i>	<i>Anomala</i> (39) División VII División VIII División IX	<i>Anomala</i> (72) Linaje 1 Sección 1 Sección 2 Sección 3 Sección 4	<i>Anomala</i> (42) <i>Paranomala</i> Sección <i>binotata</i> Sección <i>minuta</i> Sección <i>flavipennis</i> Sección <i>parvula</i>	<i>Anomala</i> <i>Anomala</i> <i>Aprosterna</i> <i>Euchlora</i> <i>Spilota</i>	<i>Anomala</i> <i>Callistethus</i>

<i>Spilota</i>		Sección 5 Linaje 2 Linaje 3	<i>Oliganomala</i> <i>Anomalopus</i> <i>Spilota</i> <i>Spilota</i> <i>Pachystethus</i> <i>Hemispilota</i> <i>Zaspilota</i> <i>Alamona</i> <i>Anomalacra</i> <i>Anomalepta</i> <i>Lamoana</i> <i>Rhombonalia</i>		
----------------	--	-----------------------------------	--	--	--

5.3. Posición taxonómica

Dominio Eukaryota Chatton, 1925

Reino Animalia Linnaeus 1758

Subreino Eumetazoa Bütschli, 1910

Phylum Arthropoda Latreille, 1829

Subphylum Euartropoda

Superclase Mandibulata

Clase Insecta

Subclase Pterygota

División Neoptera

Subdivisión Endopterygota u Holometabola

Orden Coleoptera Linnaeus 1758

Suborden Polyphaga Emery 1886

Serie Scarabaeiformia Crowson 1960

Superfamilia Scarabaeoidea Latreille 1802 o Lamelicornia Duméril 1800

Familia Melolonthidae MacLeay 1819 / Scarabaeidae Pleurosticti Erichson 1848

Subfamilia Rutelinae MacLeay 1819

Tribu Anomalini Peringuey 1902

Subtribu Anomalina Streubel 1839

Género *Paranomala* Casey 1915

5.4. Diversidad específica y distribución

La subfamilia Rutelinae comprende seis tribus, de las cuales Anomalini al igual que otras dos tribus (Rutelini, Anoplognathini) habitan tanto en América como en el Viejo Mundo, Geniatini y Spodochlamini son endémicas de Centro y Sudamérica y sólo Adoretini está restringida al Viejo Mundo.

Anomalini está formada por más de 50 géneros y aproximadamente 1800 especies en el mundo, para América se han registrado 17 géneros con unas 320 especies (Machatschke, 1974).

El género *Paranomala* está formado por aproximadamente 200 especies ampliamente distribuidas por casi todos los hábitats con excepción de los Alaska, los Andes y Chile. Se han registrado 48 especies para Norteamérica, 85 especies para México, 106 especies para Centroamérica y unas 40 especies para Sudamérica y las Antillas (Machatschke, 1972; Morón y Nogueira, 1998; Paucar-Cabrera, 2003; Jameson *et al.*, 2003; Figura 2). Sin embargo, este número de especies descritas es conservador debido a que algunos otros grupos de Melolonthidae moderada o adecuadamente trabajados, el número de especies descritas posteriores a las obras clásicas igualó o superó a los listados anteriores.



Figura 2. Mapa del registro de especies de *Paranomala* por país (Basado en Blackwelder, 1944; Machatschke, 1972; Morón *et al*, 1997; Morón, 2005).

5.5. Historia natural

Los hábitos alimenticios y preferencias ecológicas del género *Paranomala* son muy variados. Muchas especies vuelan activamente durante el día visitando flores, frutos y follaje, o bien, son crepusculares o nocturnas y frecuentemente atraídos a las luces eléctricas. Muchas especies en estado adulto consumen activamente partes florales, hojas y frutos, causando pérdidas considerables a los cultivos agrícolas y plantas ornamentales. Muchas especies están asociadas con el complejo rizófago denominado “gallina ciega”, que de igual forma constituyen un problema severo para la agricultura pues la densidad poblacional que pueden presentar es tan alta que se han registrado pérdidas considerables en cultivos de algunas localidades de México (Morón y Aragón, 2003), sin embargo, también son importantes recicladores de materia orgánica en los ecosistemas. Para algunas especies no se ha documentado actividad alimentaria en estado adulto y debido a que tienen sus estructuras bucales y órganos digestivos reducidos y es muy probable que no se alimenten (Ritcher, 1958; Jameson *et al*, 2003).

Respecto a sus ciclos de vida poco se sabe aunque debido a su importancia agrícola se han realizado estudios con el propósito de documentar estos aspectos en algunas especies americanas (Jameson *et al*, 2003), sin embargo, en realidad han sido pocas las aportaciones sobre la descripción de los estadios inmaduros. Para algunas especies como *P. kansana* Hayes & McColloch, *P. innuba* Fabricius y *P. nigropicta* Casey se ha documentado el desarrollo de su ciclo de vida en un año mientras que para otras especies de *Anomala* del Viejo Mundo se han registrados ciclos anuales y bianuales, e incluso, en otros casos dependiendo de la zona geográfica, el ciclo de vida de una especie puede completarse en uno o dos años como el escarabajo exótico *A. orientalis* Waterhouse (Friend, 1929, citado en Ritcher, 1958), pudiendo influir para esta situación tanto factores ambientales como disponibilidad de recursos. Rodríguez del Bosque (1998) estudió la biología de *P. flavipennis* Burmeister en el norte de Tamaulipas y confirmó que se desarrollan dos generaciones por año (ciclo bivoltino). Los documentos más recientes sobre los inmaduros de Anomalini americanos son los de Micó *et al.*, (2003) en donde describen estadios larvales de cinco especies de *Paranomala* y la pupa de *P. cincta*, además de aportar datos

biológicos interesantes y una clave para 20 larvas de cinco géneros descritos hasta esa fecha, de los cuales 15 son especies del género *Paranomala*, Ramírez-Salinas et al. (2004) donde se describe la larva de tercer estadio de *P. inconstans*, donde se incluye información sobre los caracteres diagnosticos con respecto a otras larvas de *Paranomala* descritas, y el de Ramírez-Salinas et al. (2011) en el que se describen las larvas de tercer estadio de *P. trapezifera* y *P. denticollis*.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Materiales y métodos taxonómicos

Esta investigación consiste básicamente de dos partes, una taxonómica y otra sistemática. En la primera se ubicaron con precisión las especies del género consultando descripciones originales, material correctamente identificado y evaluando nuevos caracteres morfológicos, en la segunda, se investigaron las relaciones de las especies para formar grupos o conjuntos monofiléticos respaldados por caracteres comunes que permitieron proponer hipótesis filogenéticas y evaluar su posición en el esquema de clasificación del grupo. Todo esto con el propósito de generar evidencias suficientes para proponer nuevos arreglos en diferentes niveles taxonómicos (géneros, subgéneros y grupos de especies) interpretando las topologías que se puedan obtener. La distribución geográfica y/o ecológica ha quedado como un elemento externo al análisis que ayudará a validar los resultados de los análisis filogenéticos.

Para las definiciones de estas agrupaciones se han empleado los criterios considerados por Morón (1986):

a) **NIVEL SUBGENÉRICO.** “Conjuntos de especies que reúnen todos los caracteres diagnósticos del género, pero muestran caracteres estructurales subordinados y constantes suficientemente disímiles entre los conjuntos”.

b) **NIVEL DE GRUPO DE ESPECIES.** “Conjunto de especies que además de reunir todos los caracteres subgenéricos muestran caracteres estructurales subordinados constantes y suficientemente disímiles entre los conjuntos de su mismo nivel y subgénero”.

Para presentar una hipótesis sobre la relación de las especies de *Paranomala* en conjuntos supraespecíficos válidos, y proporcionar un mejor entendimiento sobre la clasificación supragenérica y genérica del mismo, realizando una reconstrucción filogenética basada en caracteres morfológicos, siguiendo los siguientes pasos, 1)

documentación y selección de taxones, 2) obtención y disección de ejemplares para examinar caracteres, 3) selección y comparación de caracteres taxonómicos externos e internos para caracterizar grupos, 4) codificación de caracteres y 5) el análisis cladístico.

6.1. Disección de ejemplares y técnicas de estudio morfológico

Entre los caracteres taxonómicos actualmente empleados en la descripción y determinación de las especies de este género se encuentran la estructura del mentón, las uñas tarsales, el mesoesternón, el margen de los élitros y, en menor grado, a diferencia de muchos otros grupos de Melolonthidae, la cápsula genital masculina, que se ha observado mantiene cierta constancia estructural. La observación y comparación de los ejemplares permitió definir caracteres diagnósticos nuevos para la validación de las entidades supraespecíficas y en su caso para la determinación específica precisa (los actualmente usados puede ser que hayan sido subvalorados o sobrevalorados).

Para todas las especies además del estudio de la morfología externa de todo el cuerpo, se analizaron las estructuras bucales y genitales de ambos sexos y las alas metatorácicas de los machos únicamente, ya que no se han descrito especies dentro de este grupo que presenten diferenciación en el desarrollo de las estructuras alares membranosas como puede suceder en otros grupos donde las hembras son ápteras o con capacidades de vuelo deficientes.

Para cada una de estas estructuras, y algunas otras de la morfología externa (v. g. antenas, patas, abdomen y escleritos de la cabeza) se hicieron revisiones bibliográficas que detallan y/o comparan la morfología o la usan para hacer inferencias de tipo filogenético. Ésto ha facilitado homogeneizar los criterios nomenclaturales de cada una de las partes de las estructura, su importancia para determinación de las relaciones entre grupos cercanos y conocer mejor los procedimientos y técnicas para su estudio que se detallan en cada apartado.

Debido a que todos los ejemplares usados para la presente investigación han estado conservados en seco, fue necesario para su preparación y disección el reblandecimiento por medio de humedad. Inicialmente se colocan en un recipiente con agua hirviendo por dos o tres minutos lo que permite reblandecer todas las estructuras y extraer las piezas bucales, genitales y alas membranosas sin deteriorar los especímenes.

Apéndices orales

Debido a la complejidad estructural que presenta, la cabeza y sus apéndices, incluyendo su desarrollo embrionario, han sido ampliamente usados en estudios con enfoques filogenéticos desde niveles de clase (v.g. Crustacea e Insecta), hasta especies (Crampton, 1921).

Dentro del género *Paranomala* se pueden reconocer un buen número de combinaciones de caracteres morfológicos peculiares entre especies que se ajustan parcialmente a algunos de los grupos supraespecíficos propuestos por autores previos. Ejemplos de esta condición son los denominados *capito*, *antennata* o *lucicola* por Machatschke (1957; 1972) que junto con combinaciones de caracteres de otras estructuras de la cabeza como la antena, pueden ayudar a definir morfológicamente a ciertos grupos de forma más o menos precisa.

Las piezas bucales tienen una amplia gradación de formas y modificaciones que puede ser importante para reconocer grupos a diferentes niveles taxonómicos, dependiendo de las características que se utilicen para codificar debido a la complejidad morfológica de este conjunto de estructuras y al alto grado de variación adaptativa según varios autores (v.g. Browne & Scholtz ,1995). Estas estructuras han sido ampliamente usadas en estudios filogenéticos en diferentes niveles taxonómicos del orden Coleoptera (v. g. Nel & Scholtz, 1990; Browne & Scholtz ,1995; Beutel & Haas, 2000; Sanmartín y Martín-Piera, 2003; Ahrens, 2006; Jameson, 1998).

De acuerdo con Niel & Scholtz (1990, en Sanmartín & Martín-Piera, 2003), existen tres tipos diferentes de estructuras bucales definidas por el grado de desarrollo de las mismas y que están directamente relacionados con distintos hábitos alimenticios

(estructuras bucales bien desarrolladas, poco desarrolladas y muy reducidas o simples). En los Anomalini encontramos expresiones extremas de estos tres tipos de desarrollos que aunque se conoce poco respecto a los hábitos alimenticios de la mayoría de las especies, se ha documentado que pueden relacionarse con su tipo de alimentación. Algunas especies de las zonas secas del sur de Estados Unidos y Norte de México presentan estructuras bucales reducidas (v. g. *Leptohoplia* Saylor, *Paranomala* (*Antennata*) sensu Machatschke) que podría no alimentarse o hacerlo limitadamente. En el otro extremo se encuentra el género *Chelilabia* Morón y Nogueira, que es la especie con la mayor modificación y desarrollo de las estructuras bucales, los autores que la describieron argumentaron que se trata de una adaptación para la alimentación especializada de las acículas de especies de *Pinus* (Morón y Nogueira, 2002).

La extracción de las piezas bucales se realizó con la ayuda de las pinzas entomológicas de punta fina, iniciando por la estructura más externa, el labio, posteriormente las maxílas, mandíbulas y finalmente la estructura más interna y delicada, el labro. Para ello se colocó al ejemplar con el plano ventral hacia arriba y metiendo la pinza en la abertura oral para empujar el labio hacia afuera y posteriormente separarlo cuidadosamente de la gula por la inserción de la pinza en la sutura de ambas estructuras. Las maxílas se separaron de la misma forma, por la fuerza que ejerce la pinza cuando se sitúan entre ellas haciendo que parcialmente se desprendan por los lados o cuándo se sitúa la pinza entre el cardo y el submentón para luego jalarlas cuidadosamente con un gancho fino, hecho con un alfiler entomológico al cual se le ha doblado la punta. Las mandíbulas se pueden extraer primero separándolas y desprendiéndolas por la fuerza de apertura de la pinza al colocarla entre ellas apoyada en las áreas molares o bien colocando la pinza entre la maxíla y el espacio oculo-malar y jalándolas hacia delante con las mismas pinzas o con el gancho formado por el alfiler doblado. Es importante tener cuidado con la cabeza que fácilmente puede desprenderse por lo cual es recomendable mantenerla firme con otra pinza sostenida por la otra mano. La ultima estructura, el labro, se separa insertando de manera frontal la pinza entre esta estructura y el clipeo para despegar toda la superficie de contacto entre estas, con las pinzas se separan los tormae de la superficie interna del clipeo para finalmente extraer toda la estructura completa del orificio bucal.

Las estructuras extraídas eran colocadas en una caja de Petri con agua destilada para limpiarlas, quitar restos de membranas que dificultaran su observación y restos de materia vegetal principalmente entre las quillas molares, dientes maxilares y epifaringe. Finalmente, todas las piezas bucales fueron pegadas en una pieza de cartulina opalina modificando el orden de las estructuras según el método descrito por Ohaus (1934) y montadas en un alfiler entomológico asociándolo con el ejemplar de origen. Esto permite observar y comparar características en éstas estructuras no visibles fácilmente en los ejemplares.

Alas metatorácicas

En el orden Coleoptera, el uso de la venación y articulación alar en estudios filogenéticos ha sido muy escaso debido, entre otras cosas, a la complejidad del doblez y al efecto de éste en los patrones de venación (Kukalová-Peck & Lawrence, 1993).

Las diferencias morfológicas de la venación y articulaciones basales de las alas metatorácicas han sido usadas en algunos estudios de filogenias a niveles taxonómicos altos en esta superfamilia con buenos resultados, permitiendo considerar a esta estructura más conservativa que otras como la genitalia o las estructuras bucales (Browne & Scholtz, 1995), las cuáles podrían ser más adaptativas y contener un fuerte control genético. Sin embargo, a pesar de que existen pocos estudios dentro de esta tribu y de otros linajes cercanamente relacionados donde se han incluido esta estructura en análisis, se ha demostrado que puede contener caracteres filogenéticamente informativos incluso a niveles menos inclusivos, permitiendo separar y caracterizar géneros (Jameson, 1998; Paucar-Cabrera, 2003).

El estudio y comparación de estas estructuras sólo se limitó al ala metatorácica derecha de los ejemplares masculinos de cada especie, debido a que en este grupo no se han documentado diferencias en el desarrollo alar o en las capacidades de vuelo entre los sexos de las mismas especies, a diferencia de lo que puede suceder en otros grupos de escarabajos donde las hembras son ápteras o con desarrollos alares vestigiales.

Par extraer estas estructuras, es necesario tener el ejemplar reblandecido para poder levantar los élitros y tener acceso a la zona basal del ala de donde se desprende del cuerpo sujetando en los escleritos basales, para ello se necesita fijar fuertemente las estructuras basales conspicuas con unas pinzas y jalar de ella para separarla. Posteriormente, en una caja de Petri se coloca el ala y se extiende perfectamente con ayuda de las pinzas entomológicas (aprovechando la adherencia de la película de agua que se forma entre la superficie de la caja y el ala) esperando a que seque para que conserve esa forma y se separa con ayuda de una delgada aguja flexible que se desliza gradualmente, finalmente se sujeta de la zona basalar o de la vena costal y se coloca en una cartulina humedecida con goma entomológica para dejarla secar antes de montarla junto con el ejemplar completo.

Genitalia

Los órganos sexuales son unas de las estructuras que mayor diversidad morfológica presentan en los animales con fecundación interna y se acentúa notablemente en los insectos, es por ello que una buena parte de las aportaciones taxonómicas estén basadas en los caracteres de la genitalia, demostrando en diversos trabajos, ser una estructura valiosa para la caracterización de taxones, especialmente a nivel genérico y específico (Eberhard, 1985, en Córdoba-Aguilar, 2000) y su valor para estudios filogenéticos ha sido reconocido desde hace varios años (D'Hotman and Scholtz, 1990 a, b).

Esta especificidad y las posibles causas evolutivas que han derivado en la gran complejidad morfológica han sido discutidas y explicadas mediante tres hipótesis principales argumentando con éstas, un papel evolutivo mayor que la sola función de transferencia-recepción de esperma atribuida hace tiempo; la hipótesis de llave-cerradura, la pleiotropía y la selección sexual (Córdoba-Aguilar, 2000; Arnqvist, 1997). A pesar de que se ha discutido sobre el alto grado adaptativo de esta estructura (Browne & Scholtz, 1995), en algunos estudios evolutivos se indica que los rasgos característicos de los genitales proporcionan datos más confiables para el estudio de relaciones filogenéticas debido a una gran estabilidad (Eberhard, 1992 y Zunino, 1983 en Micó, 2001).

La nomenclatura de la genitalia masculina se basó en los criterios de D'Hotman and Scholtz (1990 a, b) y Sanmartín & Martín-Piera (2003). La forma de la capsula genital masculina dentro del género *Paranomala* es de tipo bilobada (*sensu* D'Hotman & Scholtz, 1990b). El tegmen es simétrico, está bien desarrollado aunque en general existe una simplificación notable en el desarrollo y complejidad de los parámeros. También se presenta una notable reducción de la esclerotización de las estructuras adicionales como el saco interno del edeago, de considerable longitud, generalmente tiene laminillas esclerosadas, espinas y setas pero en comparación con otros grupos, es simple y delicado por lo que resulta difícil extraerlo sin dañarlo para su análisis (Fig. 3). A la capsula genital está asociada siempre el noveno segmento abdominal denominado *spiculum gastrale* que tiene forma de "Y" con esternitos vestigiales setosos en forma de laminas medias independientes de los escleritos laterales (D'Hotman & Scholtz, 1990a).

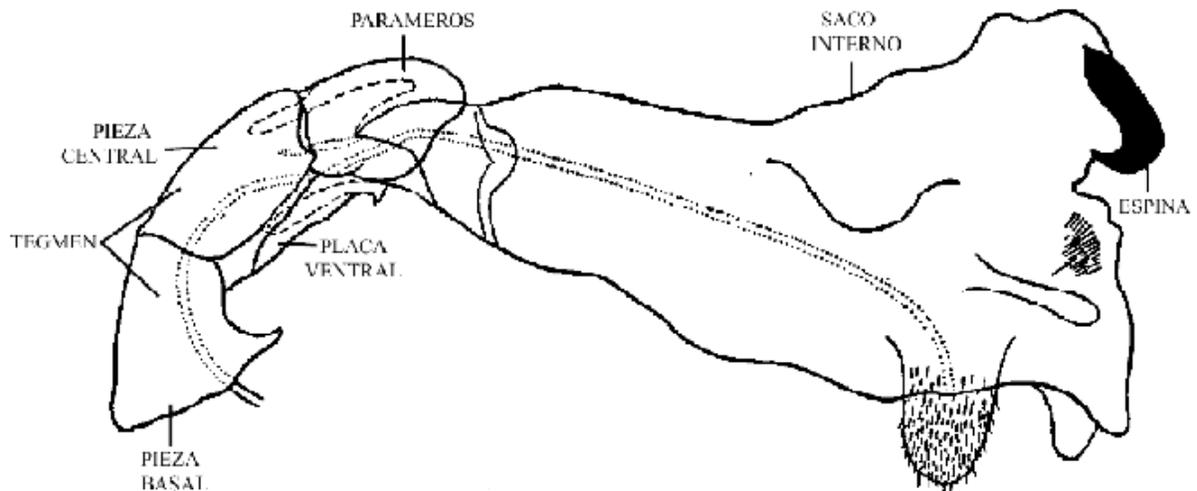


Figura 3. Vista lateral del tegmen de *Anomala* sp. mostrando las principales estructuras (Modificado de Machatschke, 1957).

Existen pocos estudios de grupos de Anomalini donde se ha abordado parcialmente la morfología genital como estructura filogenéticamente informativa, tal es el caso de la revisión del género *Epectinaspis* Blanchard (Paucar-Cabrera, 2003), donde se describe el nuevo género americano *Balanogonia* Paucar-Cabrera a partir de algunas especies ubicadas

en *Paranomala* y en las cuales, existen caracteres diagnósticos precisos de la genitalia masculina, principalmente respecto a la forma, disposición y vestidura de los parámetros.

El *spiculum gastrale* ha sido considerado en un estudio filogenético de varios géneros de Anomalini demostrando diferencias considerables a nivel genérico (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), mientras que a nivel específico se considera de poco valor diagnóstico (D'Hotman & Scholtz, 1990a). El saco interno del edeago no ha sido utilizado más que para la descripción de algunas pocas especies debido a que particularmente en Anomalini, la ornamentación y estructuras esclerosadas es pobre y generalmente se encuentra invertido dentro de la capsula genital masculina.

Respecto a la genitalia femenina no existen trabajos que hayan considerado estos órganos dentro del grupo o grupos relacionados a pesar de que se ha demostrado que pueden ser muy útiles en trabajos de inferencia filogenética abordando las estructuras genitales internas y externas (v.g. Sanmartín & Martín-Piera, 2003; Mico, 2001). A pesar de que se disectaron y analizaron los genitales femeninos siguiendo la nomenclatura de Dupuis (2005), Sanmartín & Martín-Piera (2000) y Coca-Abia *et al.*, (1993), la consideración de esta estructura en los análisis no fue incluida debido a una notable simplicidad y escaso desarrollo de su morfología aún cuando existen diferencias en la forma, tamaño y vestidura.

La disección de los genitales se realiza ampliando la abertura ano-genital con ayuda de un microscopio estereoscópico y el uso de unas pinzas entomológicas. En el caso de los machos, la capsula genital se extrae completamente jalándola con las pinzas o un gancho y el esclerito asociado, el *spiculum gastrale* se separa cuidadosamente rompiendo las membranas que lo unen al abdomen. En algunos casos, cuando los ejemplares son muy pequeños o están frágiles, es conveniente separar cuidadosamente el abdomen del ejemplar y extraer estas estructuras por la abertura anterior.

Una vez que las estructuras sexuales han sido extraídas, se colocan en una caja de Petri con agua destilada para limpiar y separar los restos de materia orgánica que pudieran tener pegado u otras estructuras abdominales, como las del tubo digestivo, estómago, intestinos y glándulas. Los ejemplares se secaron sobre toallas de papel absorbente y

montados nuevamente con alfileres entomológicos sobre una placa de unicel forrada de papel lustre para evitar que las patas se atoren y se rompan, se acomodaron de tal forma que los detalles de la cabeza, antenas, tórax, abdomen, patas y élitros pudieran observarse fácilmente.

6.2. Ejemplares de estudio, muestreo de taxones y colecciones

Para el establecimiento de los límites del género *Paranomala*, la definición de los grupos naturales a niveles supraespecíficos, la fundamentación de la separación entre éstos y para el conocimiento de sus relaciones filogenéticas mediante análisis cladísticos se han analizado 111 especies que representan a 13 de los 15 grupos propuestos por Machatschke (1957; 1972) y los tres linajes y las cinco secciones del primero de éstos que Bates (1888) propuso para el género (Cuadro 9), 25 de estas especies pertenecientes al género *Paranomala* sin identidad específica pero que representan a grupos claramente reconocidos, y que representan además el 46 y 58.5 % respectivamente del total de especies descritas, por lo que el muestreo de terminales se considera adecuado. Los únicos grupos de Machatschke que no están representados son *chromicolor* y *cavifrons* con una especie cada uno y *chrysanthe* con dos especies. Se han incluido también representantes de otros géneros americanos y del Viejo Mundo que frecuentemente han sido asociados con géneros cuyos límites o validez son cuestionables. *Ancognatha sellata* Arrow y *Plusiotis adelaida* Hope han sido seleccionados como grupo externo, el primero representante de Dynastinae, la subfamilia hermana de Rutelinae y el segundo pertenece a Rutelini, la tribu hermana de Anomalini (Jameson, 1997) (Cuadro 9).

Esta representatividad supraespecífica de los principales criterios asegura tener una muestra completa de la variación morfológica del grupo y al mismo tiempo, tener representados todos los criterios de los autores previos, por lo que su observación y análisis permitirá validar o reestructurar los arreglos sistemáticos previos con ayuda de la exploración de más caracteres a los ya utilizados y de otras estructuras que no se han estudiado de forma comparativa, como los genitales, alas membranosas y estructuras bucales.

Todo el material estudiado ha sido prestado por las siguientes colecciones: Colección Nacional de Insectos, UNAM, México (CNIN), Colección Entomológica del Instituto de Ecología A. C., México (IEXA), Natural History Museum, London (NHM), National Collection of Insects and Related Arthropods, Ottawa, Canadá (CNC), Colección de la Universidad de Costa Rica, Colección particular Miguel Ángel Morón, México (MXAL), Colección particular Daniel Curoe, Distrito Federal, México (DCC), Colección particular Alberto Bitar, Distrito Federal, México (CABS) y Colección particular Andrés Ramírez Ponce (CARP).

Cuadro 9. Especies de *Paranomala* para el análisis sistemático supraespecífico.

ESPECIES	PAÍS	GRUPO Y/O SECCIÓN	
		MACHATSCHKE	BATES
<i>Paranomala denticollis</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>binotata</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala variolosa</i> Ohaus, 1928	México	Grupo <i>binotata</i>	----
<i>Paranomala histriionella</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>subaenea</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala subaenea</i> Nonfriend, 1893	México	Grupo <i>subaenea</i>	----
<i>Paranomala undulata</i> Melsheimer, 1844	México	Grupo <i>innuba</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala guatemalena</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>innuba</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala cribriceps</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>parvula</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala attenuata</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>parvula</i>	Linaje II
<i>Paranomala castaniceps</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>capito</i>	Linaje II
<i>Paranomala capito</i> Ohaus, 1897	México	Grupo <i>capito</i>	----
<i>Paranomala sticticoptera</i> Blanchard, 1850	México	Grupo <i>donovani</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala donovani</i> Stephens, 1830	México	Grupo <i>donovani</i>	----
<i>Paranomala flavipennis</i> Burmeister, 1844	México	Grupo <i>donovani</i>	----
<i>Paranomala</i> sp. aff. <i>veracruzis</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>donovani</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala inconstans</i> Burmeister, 1844	México	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala chevrolati</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala flavilla</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala hoepfneri</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala megalops</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala trapezifera</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala</i> sp. aff. <i>sejuncta</i> Bates, 1888	Guatemala	Grupo <i>gemella</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala cavifrons</i> LeConte, 1868	México	Grupo <i>cavifrons</i>	----
<i>Paranomala eucoma</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>sylphis</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala sylphis</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>sylphis</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala cincta</i> Say, 1835	México	Grupo <i>cincta</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala polychalca</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>cincta</i>	----
<i>Paranomala violácea</i> Burmeister	México	Grupo <i>cincta</i>	----
<i>Paranomala plurisulcata</i> Bates, 1888	Panamá	Grupo <i>cincta</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Leptohoplia carlsoni</i> Hardy	E. U.		
<i>Paranomala foraminosa</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>calceata</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala semicincta</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>calceata</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala</i> sp. aff. <i>ochroptera</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>calceata</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala atomogramma</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>calceata</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala millephora</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>calceata</i>	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala xantholea</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>lucicola</i>	Linaje I, Sección 5
<i>Paranomala nitidula</i> Blanchard, 1851	México	Grupo <i>lucicola</i>	Linaje I, Sección 5
<i>Paranomala micans</i> Burmeister, 1844	México	Grupo <i>lucicola</i>	Linaje I, Sección 5

<i>Paranomala villosella</i> Blanchard, 1850	México	Grupo <i>lucicola</i>	Linaje I, Sección 5
<i>Paranomala doryphorina</i> Schaeffer, 1906	E. U.	Grupo <i>antennata</i>	----
<i>Paranomala clypealis</i> Schaeffer, 1907	México	Grupo <i>antennata</i>	----
<i>Paranomala párvula</i> Burmeister	México	Grupo <i>parvula</i>	
<i>Paranomala delicata</i> Casey, 1915	Arizona	Grupo <i>antennata</i>	----
<i>Paranomala peninsularis</i> Schaeffer, 1906	México	Grupo <i>antennata</i>	----
<i>Paranomala nimbosea</i> Casey, 1915	E. U.	Grupo <i>antennata</i>	----
<i>Paranomala rhizotrogoides</i> Blanchard	México		Linaje II
<i>Paranomala moquina</i> Casey, 1915	E. U.	Grupo <i>antennata</i>	----
<i>Paranomala carinifrons</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>antennata</i>	Linaje III
<i>Paranomala valida</i> Burmeister	México	Grupo <i>validus</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala cupricollis</i> Chevrolat, 1834	México	Grupo <i>validus</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala bimaculatus</i> Blanchard, 1850	México	Grupo <i>validus</i>	----
<i>Paranomala marginicollis</i> Bates, 1888	México	Grupo <i>marginatus</i>	Linaje I, Sección 3
<i>Paranomala marginata</i> Fabricius, 1792	Brasil	Grupo <i>marginatus</i>	----
<i>Paranomala granulipyga</i> Bates	México	Grupo <i>marginatus</i>	Linaje I, Sección 3
<i>Paranomala valdecostata</i> Bates	Panamá	Grupo <i>marginatus</i>	Linaje I, Sección 3
<i>Paranomala chrysomelina</i> Bates, 1888	México	<i>Insertae sedis</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala doryphorina</i> Bates, 1888	Guatemala	<i>Insertae sedis</i>	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala nitescens</i> Bates, 1888	México	<i>Insertae sedis</i>	Linaje I, Sección 3
<i>Paranomala medellina</i> Ohaus, 1897	Colombia	<i>Insertae sedis</i>	----
<i>Paranomala adscita</i> Robinson, 1941	E. U.	Sin grupo	----
<i>Paranomala imperialae</i> Potts, 1976	E. U.	Sin grupo	----
<i>Paranomala suavis</i> Potts, 1976	E. U.	Sin grupo	----
<i>Paranomala centralis</i> LeConte, 1863	México	Sin grupo	Linaje I, Sección 1
<i>Paranomala sulcans</i> Bates, 1888	Costa Rica	Sin grupo	Linaje I, Sección 2
<i>Paranomala granulipyga</i> Bates, 1888	México	Sin grupo	Linaje I, Sección 3
<i>Paranomala chapini</i> Linell	Panamá	-----	----
<i>Paranomala hardyorum</i> Potts, 1976	E. U.	-----	----
<i>Paranomala kanei</i> Potts, 1976	E. U.	-----	----
<i>Paranomala terroni</i> Morón y Nogueira, 1998	México	-----	----
<i>Paranomala terronoides</i> Morón y Nogueira, 1998	México	-----	----
<i>Paranomala zaragozai</i> Ramírez-Ponce, 2010	México	-----	----
<i>Anomala dubia</i> Scopoli, 1763	Francia	Grupo <i>vitis</i>	----
<i>Anomala communis</i> Burmeister	India		
<i>Pachystethus viduus</i> (Newman)	México		
<i>Callistethus mimeloides</i> Ohaus	Costa Rica		
<i>C. pseudolepidus</i> Morón y Nogueira 2002	México		
<i>Callistethus chontalensis</i> Bates, 1888	Costa Rica	Grupo <i>marginatus</i>	
<i>Callistethus lepida</i> Burmeister, 1844	México	<i>Insertae sedis</i>	Linaje I, Sección 4
<i>Callistethus chrysanthe</i> Bates	Costa Rica		Linaje I, Sección 4
<i>Callistethus specularis</i> Bates	Costa Rica	Grupo <i>marginatus</i>	Linaje I, Sección 4
<i>Callistethus xiphostethus</i> Bates	Costa Rica		Linaje I, Sección 4
<i>Callistethus phosphora</i> Bates	Panamá		Linaje I, Sección 4
<i>Callistethus tlapanecus</i> Ramírez-Ponce y Morón	México		
<i>Callistopopillia iris</i> Candeze, 1869	India		
<i>Chelilabia phiniphaga</i> Morón y Nogueira, 1998	México		
<i>Strigoderma sucipennis</i> Burmeister, 1844	México		
<i>Mimela holoserica</i> Fabricius 1787	Nepal		
<i>Nayarita viridinota</i> Morón y Nogueira, 1998	México		
<i>Epectinaspis mexicana</i> Burmeister	México		
<i>Plusiotis adelaida</i> Hope	México	Grupo externo	
<i>Ancognatha sellata</i> Arrow	México	Grupo externo	

6.3. Métodos filogenéticos

6.3.1. Selección y definición de caracteres y estados de caracter

Uno de los propósitos dentro de esta sección ha sido la exploración de caracteres morfológicos que no han sido empleados para este grupo con fines cladísticos y que complementarían los usados en los trabajos previos. Tal selección se centró en los patrones de pigmentación, vestidura corporal, detalles de las estructuras bucales y genitales, además, como nueva estructura codificada, están las alas metatorácicas. Ésto se justifica debido a que en trabajos previos se ha indicado que muchas de las estructuras usadas para definir géneros o subgéneros pueden haber sido interpretadas erróneamente, sub o sobrevalorándolas, lo que daría como resultado asignaciones a niveles taxonómicos erróneos.

Se seleccionaron 212 caracteres morfológicos (127 binarios y 86 multiestado), la gran mayoría propuestos o modificados de Ramírez-Ponce y Morón (2009), Paucar-Cabrera (2003) y Jameson (1997), codificados de la cabeza, pronoto, esternón, patas, élitros, escutelo, alas metatorácicas, abdomen, genitalia y coloración (apéndice I). De éstos, 22 fueron morfométricos. La disección de los especímenes se realizó ablandándolos en agua caliente, extrayendo piezas bucales y genitales y colocadas en piezas de cartulina opalina fijadas con goma entomológica. La definición de los caracteres y estados se realizó siguiendo los criterios expuestos por Sereno (2007) separando caracteres neomórficos de los transformacionales (Apéndice 1). Los caracteres morfológicos, términos y criterios para el tratamiento taxonómico son los establecidos por Morón y Nogueira (1998) y Ramírez-Ponce y Morón (2009). Para efectos metodológicos se utilizó el concepto de especie filogenética propuesto por Wheeler & Platnick (2000): “la menor agregación de poblaciones sexuales diagnosticables por una única combinación de estados de carácter”.

La selección de caracteres y la codificación de estados se realizaron con el uso de un microscopio estereoscópico, observando series de ejemplares de la misma especie para evaluar variación intraespecífica y haciendo comparaciones entre especies para seleccionar

caracteres y definir sus estados correspondientes, además de hacer mediciones morfométricas, ilustraciones y fotografías. La ilustración de las estructuras diagnosticas se hicieron con ayuda de un microscopio Olympus SZH10, 8-50X y una cámara clara asociada y las medidas se obtuvieron con un micrómetro ocular. Las fotografías se realizaron con un microscopio multifocal Leica Z16AP0A y una cámara Leica DFC 490 usando el software Leica Applications Suite. Las imágenes fueron editadas con el programa Photoshop CS5.

6.3.2. Tratamiento de caracteres y análisis cladístico

Para la construcción de la matriz de datos morfológicos se usó el programa Winclada ver 1.00.08 (Nixon, 2002) y el análisis filogenético se realizó empleando el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1999) que funciona en asociación con Winclada. La estrategia del análisis fue mediante una búsqueda heurística por permutación de ramas con la estrategia Multiple TBR + TBR bajo el principio de parsimonia y parsimonia de matraca, variando ampliamente entre el número de árboles para cada punto de partida (2-5,000) y entre el número de árboles retenidos en cada replica (5-10,000), tratando a todos los caracteres con el mismo peso. También se hicieron análisis mediante parsimonia, parsimonia de matraca y pruebas basadas en estrategias de búsqueda que funcionan con nuevas tecnologías implementadas en el programa TNT que consisten en búsqueda sectorial, deriva de árboles y fusión de árboles (Goloboff et al, 2008). Para estos análisis se implementó además el peso implícito, que en términos generales, representa una medida de la función de su homoplasia, pues el peso de cada uno de los caracteres es, así mismo, una función de su propio ajuste a un cladograma, por lo que los caracteres con el mejor ajuste (y menor homoplasia), tendrán valores de ajuste mayor. Este análisis incluyó diferentes valores de concavidad de entre 1 a 14 para observar el ajuste total (Goloboff, 1993).

Los caracteres ausentes se codificaron con “?” mientras que los inaplicables con el guión medio “-”. Se han preferido los caracteres binarios respecto de los polimórficos en la medida de lo posible, estos últimos han sido tratados como desordenados y todos con el mismo peso. El mapeo de caracteres se realizó en ambos programas mientras que el cladograma de las relaciones entre grupos de especies (Fig. 45) se editó con los programas

Winclada con la opción Edith/mouse-Hide node mode y Photoshop CS5.

Los estados de carácter se polarizaron por la comparación con el grupo externo (Nixon & Carpenter, 1993). La optimización ambigua en el mapeo de la transformación de los caracteres se resolvió utilizando la transformación acelerada (ACCTRAN), donde las transformaciones de los caracteres en el paso hacia arriba se colocan más cerca de la raíz, favoreciendo para la explicación de la homoplasia las reversiones hacia el estado plesiomórfico en lugar de los paralelismos y convergencias.

En el análisis de los caracteres morfométricos se transformaron las variables estandarizando sus valores para hacerlos comparables entre sí mediante la sustracción de su media. Se hicieron además análisis de componentes principales de dos variables para identificar patrones de expresión morfométrica que pudieran usarse para argumentar la expresibilidad de la variación de ciertas estructuras morfológicas en las diagnósticos genéricas y específicas. Se seleccionaron matrices de varianza-covarianza o correlación para las gráficas de los datos y tanto los análisis como la edición de las gráficas se desarrollaron con el programa PAST (Hammer et al, 2001).

VII. RESULTADOS

El análisis heurístico en NONA basado en parsimonia generó 26 cladogramas de 2185 pasos, con un índice de consistencia de 0.16 y un índice de retención de 0.60 (en cladograma 1 se muestra el consenso estricto), mientras que en TNT bajo nuevas tecnologías se obtuvieron nuevamente tres cladogramas de 2182 pasos que reanalizándolos bajo pesos implicados con valores de concavidad entre 3-14 produjeron siempre un solo cladograma totalmente resuelto, aunque con diferentes valores de ajuste, siendo el cladograma bajo el valor de concavidad de $K=1$ el de mayor ajuste total (160.79), medida como una función del ajuste de los caracteres en el cladograma y por lo tanto, con el menor grado de homoplasia (cladograma 2) (Goloboff, 1993).

Ambos resultados son en términos generales congruentes entre sí, respecto a los clados basales se aprecia una exacta correspondencia entre sí mostrando al género *Paranomala* Casey como polifilético, pues existen tres diferentes clados fuera de *Paranomala* compuestos con especies que han sido consideradas dentro de este género. Dicho planteamiento se corresponde con las ideas expresadas por Casey (1915), Frey (1968) y Paucar-Cabrera (2003), respecto a las afinidades de estas especies en particular con otros linajes diferentes de *Paranomala* Casey.

Respecto a las relaciones entre los grupos de especies en *Paranomala* Casey, a pesar de que cada taxón supraespecífico presenta la misma composición de especies, existen tres principales diferencias: a) posición incierta para los subgéneros *P. (Tergustigma)* y *P. (Gemella)* (para el caso del análisis tradicional sin pesos), b) la separación de especies típicas de *Gemella* en varios clados (*P. flavilla* y *P. sejuncta*, para el caso del análisis bajo nuevas tecnologías e implementando pesos implicados), y c) la composición más inclusiva del clado apical, donde se muestran como taxones hermanos de *Pulvincola* a *Tergustigma*, *Macundina*, *Bucaphallanus*, *Chelilabia* y *Gemella* (para el caso del análisis bajo nuevas tecnologías), mientras que en el otro, el primero de estos grupos queda fuera del clado apical.

La ubicación de *Chelilabia* Morón y Nogueira 1998 dentro de *Paranomala* Casey implica consideraciones nuevas sobre la definición y alcances del género, pues junto con el grupo *castaniceps*, representan linajes con modificaciones extremas en las estructuras bucales, uñas y abdomen.

Finalmente, los resultados del presente análisis en términos generales difieren poco de los obtenidos en el trabajo previo (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), siendo las principales discrepancias la posición de *P. xantholea* Bates dentro de *Paranomala* Casey y la posición de “*Anomala carlsoni* Hardy” fuera de *Paranomala*. En este sentido, se ha trabajado mucho sobre los efectos del tamaño de muestreo en la inferencia filogenética (v.g. Hillis, 1998; Poe, 1998; Pollock et al, 2002; Zwickl & Hillis, 2002; Pol & Escapa, 2009;) el incremento en el muestreo de taxones incide positivamente en la definición, estabilidad de nodos y relación de taxones. Consideramos que en este caso, que el incremento de un 10 % a cerca del 40 % de la representatividad del muestreo de terminales de *Paranomala* ha influido notablemente por lo que los resultados del presente análisis son mejores, además de que los resultados derivados de diferentes tipos de análisis (tradicionales, con nuevas tecnologías y con pesos implicados) generan hipótesis de relaciones muy parecidas congruentes entre sí.

A continuación se realiza la discusión sobre los aspectos morfológicos que justifican las posiciones de los terminales dentro de cada clado, principalmente con los géneros americanos, y los actos nomenclaturales necesarios.

7.1. Aspectos generales y discusión entre géneros

Dentro de los clados basales de Anomalini americanos están representados cinco taxones a nivel de género dentro de los cuáles han existido problemas nomenclaturales debido a que están formados por especies ubicadas como verdaderas *Paranomala* (v.g. “*Xochicotlia*”, *Strigoderma*, *Pachystethus*, etc.), exhibiendo parafilia dentro de los mismos, así mismo, se han planteado hipótesis de relaciones filéticas más estrechas entre algunos de éstos géneros

con *Paranomala* aunque sea claro que sus grupos hermanos sean otros géneros (v.g. *Nayarita*).

El primer linaje con una especie americana de Anomalini está conformado por el género *Nayarita*, que se relaciona en la topología con los géneros *Mimela* y *Anomala* (*sensu stricto*), cuyas afinidades biogeográficas son Oriental y Paleártica respectivamente (Figs. 4 y 5).

El clado que inicia con “*Spilota*” representa a uno de los dos linajes más importantes de la tribu pues está conformado por los géneros *Epectinaspis*, *Strigoderma*, *Pachystethus* y *Callistethus* y donde seguramente se incluirían *Popillia*, *Dilophochila*, *Callirhinus* y *Balanogonia*. Los cuatro primeros géneros han sido un tanto problemáticos taxonómicamente pues frecuentemente se les han incluido especies de otros géneros, como se indica en el cladograma para el caso de *P. xantholea*, *P. micans*, *P. nitidula* y *P. villosella*, por lo que es necesario proponer cambios nomenclaturales a nivel de géneros como se detallará en los siguientes párrafos.

En el caso de *P. nitidula* es posible reconocer que su forma corporal voluminosa, las patas anchas y cortas y sobre todo la forma de la cabeza y clipeo se asemejan más al género *Epectinaspis*, sin embargo, destaca de manera especial y contrastante la lustrosa cutícula brillante y verdosa. Las sinapomorfias que definen este nodo son los parámetros setosos y la disposición de éstos en forma perpendicular con respecto a la pieza basal, además de la superficie del canto ocular setoso, quillas molares inferiores tan largas como la región molar, dientes maxilares cortos, vestidura de la galea setosa, prementón y mentón rugoso-punteado, extensión incompleta de la estructura laminar cuticular del margen anterior del pronoto, notable ensanchamiento protibial de los machos, desarrollo nulo del denticulo ventral del quinto protarsomero, metatarsos reducidos, bifurcación superior de la uña protarsal interna más corta que la inferior, con la bifurcación de esta uña estrecha, proyección epipleural lateral de hembras amplio, el desarrollo de la vena media posterior 4 de las alas metatorácicas completo, abundante vestidura de la superficie del pigidio,

parámetros aplanados dorso-ventralmente, desarrollo del apodema de la falobase discreto y contrastante coloración entre el pronoto y los élitros.

Las especies *P. xantholea* y *P. medellina* representarían al linaje denominado por muchos autores con el nombre de *Spilota* el cual ha sufrido muchos cambios respecto al número de especies que lo integran y de la amplitud de su distribución geográfica. Inicialmente fue propuesto por Dejean para incluir a la especie asiática *S. irrorella* De Haan, sin embargo, posteriormente Burmeister (1844, 1855) incluyó tanto a especies asiáticas como americanas, Blanchard (1851) y Casey (1915) sólo consideraron especies americanas por los propios propósitos de sus trabajos, mientras que Ohaus incluyó además de especies asiáticas y americanas, a especies de las regiones Palearctica, Australiana y Etíope. A reserva de confirmar si *S. irrorella* y las especies americanas afines a *P. xantholea* y *P. micans* pudieran pertenecer al mismo género se ha decidido asignarlas a un género nuevo que se ha denominado "*Xochicotlia*". Las sinapomorfías entre estas especies son los mesepímeros expuestos sobre el húmero elitral, bifurcación profunda y estrecha de la uña protarsal interna masculina, estrías muy profundas, definidas por surcos punteados y el perfil lateral del pigidio casi plano.

Finalmente, el género *Callistethus* queda muy bien definido y separado de los otros géneros con los que se había asociado y/o sinonimizados (v.g. *Paranomala*, *Anomala*, *Pachystethus*), conformado por especies asiáticas y americanas acorde con la redescrición y diagnóstico de Ramírez-Ponce y Morón (2009). Sus caracteres distintivos son la forma tuberculiforme del espiráculo abdominal, la proyección mesometaesternal muy larga, aguda y curvada ventro-dorsalmente, llegando a las procoxas, el cuerpo convexo con la superficie dorsal brillante y completamente glabra. Otras características son: corta elevación del borde anterior del clipeo, textura de la frente ligeramente punteada, margen ocular interrumpido en vista ventral, mayor anchura posterior del pronoto respecto a la mesial, superficie de los metatarsos completamente lisos, sin rebordes, estrías o puntuación, la porción basal del *spiculum gastrale* fusionada y la coloración del pronoto igual que la de los élitros.

7.1.1. Tratamiento de los clados a nivel de género

El siguiente apartado está basado principalmente en la información de las publicaciones originales de especies y géneros y tratamientos recientes (Morón y Nogueira, 1999; Jameson et al., 2003; Paucar-Cabrera, 2003 y Ramírez-Ponce y Morón, 2009), además de la información generada en el presente análisis. El género *Popillia* Dejean está representado en América por sólo una especie introducida, mientras que *Phyllopertha* Stephens es considerado por Jameson et al. (2003) como *incertae sedis* al no conocerse el tipo ni tener material que se ajuste a la descripción original. Ambos géneros fueron discutidos en dicha obra y no se consideran en la siguiente sección.

Género *Nayarita* Morón y Nogueira, 1998

(Figuras 6, 18, 31)

Especie tipo: *Nayarita viridinota* Morón y Nogueira, 1998: 16. Monobásico.

Diagnosis. Talla corporal grande; cuerpo deprimido; clípeo con borde anterior grueso; cinco dientes maxilares; pronoto sin margen en borde posterior y anterior; notable y profunda puntuación pronotal; ápice de sutura elitral redondeada; epipleura muy amplia; mesometaesternón proyectado; uñas medias y posteriores simples; coloración dorsal contrastante verde intenso; parámetros distalmente curvados; placa ventral larga, bilobulada, separada de los parámetros.

Distribución. Región del volcán Tepetiltic, Santa María del Oro, Nayarit y San Sebastian del Oeste, Jalisco, México.

Comentarios. Respecto a su afinidad con el resto de la fauna en la descripción original se relacionó con *Callistethus* y *Anomala*, sin embargo, por su posición en el cladograma y los conspicuos caracteres que comparte principalmente con *Mimela* y *Anomala* es claro que representa un taxón con estrecha afinidad paleártica (Figs. 4, 5). Los caracteres compartidos con ambos géneros son la ausencia del margen posterior y la amplia y profunda puntuación del pronoto, mientras que con *Mimela* sólo comparte la ausencia del margen anterior del pronoto, la forma de la cápsula genital masculina con los parámetros sub-cilíndricos y dispuestos como pinzas, la forma bilobulada de la placa ventral y la talla corporal.

Género *Pachystethus* Blanchard, 1851

(Figuras 10, 26, 74, 104, 133, 162, 175, 180, 227)

Especie tipo: *Popillia vidua* Newman, 1838 por monotipia.

Diagnosis. Talla corporal pequeña; cuerpo deprimido, robusto; seis dientes maxilares; pronoto sin margen en borde posterior e incompleto en el anterior; superficial a moderada puntuación pronotal; ápice de sutura elitral espiniforme; epipleura muy amplia; mesometaesternón proyectado, amplio; coloración dorsal contrastante o negra; parámetros sagitalmente separados; placa ventral unida completamente con parámetros.

Distribución. Este y sureste de México hasta Guatemala.

Comentarios. Este género recientemente revalidado incluye seis especies, tres de ellas recientemente publicadas (Ramírez-Ponce y Morón, 2012), ha tenido una complicada historia taxonómica debida a la errónea identificación de sexos y a las amplias variaciones de coloración. La evidencia filogenética indica que comparte caracteres con especies con las cuáles se había asociado previamente (Ramírez-Ponce and Morón, datos no publicados), por lo que es probable que otras especies no consideradas en este trabajo pertenezcan a este género. Además, presenta una combinación de caracteres propios de los géneros *Callistethus* Blanchard, *Strigoderma* Burmeister, *Balanogonia* Paucar-Cabrera, *Epectinaspis* Blanchard, *Popillia* Dejean y *Callirhinus* Blanchard, como la proyección mesometaesternal ancha e incrementada, el cuerpo deprimido, los élitros reducidos hacia el ápice, los protarsos y protibias notablemente ensanchadas, el ápice de la sutura elitral espiniforme, entre otros.

Genero *Strigoderma* Burmeister, 1844

(Figuras 14, 23, 38, 69, 76, 118, 129, 134, 168, 173, 187, 200)

Especie tipo: *Strigoderma sulcipennis* Burmeister, 1844

Diagnosis. Talla corporal mediana; cuerpo ligeramente adelgazado hacia la mitad anterior; seis dientes maxilares; pronoto generalmente con margen completo en borde posterior y anterior, anchura posterior menor a la de la base de los élitros; mesepímeros normalmente prominentes y ascendentes; puntuación dorsal variable pero generalmente notable; ápice de sutura elitral espiniforme; epipleura amplia; mesometaesternón ancho, protuberante; coloración variable; placa ventral libre de los parámetros.

Distribución. Desde Estados Unidos hasta Sudamérica.

Comentarios. Han sido repetidas las opiniones sobre la problemática delimitación de este género ya que en general, los caracteres diagnósticos de *Strigoderma* se encuentran repetidos en algunos otros géneros. Casey (1915) manifiesta que es muy útil el uso de la apariencia general pero en el caso de especies atípicas, el criterio es arbitrario pues en algunos casos son tan similares a especies del Viejo Mundo que sería posible que dichas especies se agrupen mejor en *Strigoderma* (Potts, 1974). Bader (1992) realizó la revisión del género con el comentario de que no es un grupo natural. Los dos principales caracteres diagnósticos han sido la protuberancia del mesometasternón y el desarrollo de los mesepímeros, sin embargo, existen especies ubicadas en *Paranomala* o transferidas de *Strigoderma* a otros géneros por no tener esos rasgos tan desarrollados, aunque posteriormente han sido sinonimizadas con *Strigoderma* o con *Anomala*. En tal caso, parece más adecuado ubicar a esas especies dentro de este taxón pues expresan todos los demás rasgos distintivos, incluyendo la apariencia de los apéndices orales y genitales y la típica forma del cuerpo de *Strigoderma*. Proponemos el siguiente cambio de una especie ubicada en el género *Anomala*.

***Strigoderma villosella* (Blanchard, 1851) nov. comb.**

Basónimo: *Phyllopertha villosella* (Blanchard, 1851: 179)

Comentarios. La abundante vestidura dorsal y ventral, el incremento de la densidad de puntuación, el ensanchamiento protibial, la reducción de la longitud de los primeros cuatro protarsos, la amplitud del espacio intercoxal, la reducción apical de la anchura de los élitros, la exposición sutil de los mesepímeros sobre el húmero elitral, entre otras características excluyen con mucha facilidad a esta especie de *Paranomala* Casey y la ubican dentro del linaje *Strigoderma-Epectinaspis*, sin embargo, la mayor amplitud del espacio intercoxal, la reducción del tamaño de la cabeza y de la silueta corporal además de un incremento de longitud del pronoto y reducción del ensanchamiento posterior del mismo permiten separarla de *Epectinaspis* y *Balanogonia*. Presenta además la misma constitución de la cápsula genital masculina de varias de estas especies, con los parámetros setosos y dispuestos perpendicularmente respecto a la pieza basal, tal como había sido observado por Paucar-Cabrera (2003).

Género *Epectinaspis* Blanchard

(Figuras 13, 65, 75, 111, 126)

Especie tipo: *Anomala (Phyllopertha) mexicana* Burmeister, 1844

Diagnosis. Talla corporal mediana; cuerpo ligeramente deprimido, robusto; seis dientes maxilares; pronoto con margen completo en borde anterior y posterior, ángulos anteriores agudos, cubriendo un tercio del ojo; ápice de sutura elitral espiniforme; epipleura amplia; mesometaesternón no producido, sólo protuberante; mesepímeros parcialmente visibles sobre la base elitral; clípeo en machos moderadamente elevado; parámetros y placa ventral separados.

Distribución. Sur de México hasta el norte de Venezuela.

Comentarios. Paucar-Cabrera (2003) hizo la revisión y filogenia del género encontrando que una especie no formaba parte del clado *Epectinaspis*, separandola para formar el nuevo género *Balanogonia*. Ambos géneros junto con *Strigoderma* tienen un conjunto de características muy similares aunque es posible separarlas por un conjunto de pocos caracteres diagnósticos. Con base en el ejercicio filogenético es posible inferir que forma parte de un linaje bastante complejo junto con *Strigoderma* pues su apariencia general incluyendo la forma del pronoto, el desarrollo de los mesepímeros y la estriación elitral recuerdan la forma corporal de especies del Viejo Mundo.

En el análisis también se encontró evidencia de que "*Paranomala*" *nitidula*, una especie "aberrante" según Casey (1915), se ubica próxima al clado que *Epectinaspis* y *Strigoderma*. El gran número de caracteres sinapomórficos de este clado no dejan duda respecto a la afinidad que muestra esta especie, sin embargo, también posee un conjunto de características muy peculiares y, debido a que con la evidencia que se tiene a la mano no es posible definir una posición definitiva, preferimos dejarla en posición incierta.

Género *Balanogonia* Paucar-cabrera, 2003

Especie tipo: *Epectinaspis freudei* Frey, 1968:14

Diagnosis. Talla corporal pequeña; ligeramente elongada; seis dientes maxilares; pronoto con margen completo en borde anterior y posterior; ángulos anteriores no agudos; epipleura no muy desarrollada; mesometaesternón no producido; mesepímeros con la base ligeramente expuesta sobre la base elitral; parámetros setosos, perpendiculares con respecto

a la pieza basal; placa ventral y parámetros separados.

Distribución. Suroeste de México, siendo el único registro preciso para el Volcán de Colima, Jalisco, México.

Comentarios. Este género compuesto por dos especies fue delimitado por una combinación de caracteres, entre los que destacan los parámetros setosos y en posición perpendicular respecto a la cápsula genital, caracteres que, como sucede en la mayoría de los casos, se repiten en grados variables en otros géneros, principalmente con *Strigoderma*, *Mazahuapertha*, *Callirhinus*, algunos elementos mal asignados a *Paranomala*, y seguramente con algunos otros taxones del Viejo Mundo como *Popillia* o *Anomala*. Debido a esto, es adecuado pensar que estos caracteres son taxonómica y filogenéticamente informativos pero por arriba del nivel de género, así como el dimorfismo sexual, el cuerpo deprimido, el desarrollo de los mesepímeros y de la proyección mesometaesternal, o la presencia-ausencia de los márgenes del pronoto. Desafortunadamente no se tuvo a la mano representantes de *Balanogonia* pues sería interesante ver el comportamiento de este género en un análisis con una muestra más amplia, ya que en el análisis cladístico de Paucar-Cabrera (2003) llama la atención el hecho de que el clado *Balanogonia* + *Phyllopertha* aparezca separado de *Epectinaspis* + *Strigoderma* por el género *Paranomala*. Existen caracteres más distintivos entre *Balanogonia* y *Epectinaspis-Strigoderma* (como la forma de la cápsula genital, del labio y de las uñas protarsales, la puntuación de la cabeza, las proporciones de las patas, entre otros) que entre éstos últimos y *Paranomala*.

Género “*Xochicotlia*” Ramírez-Ponce y Morón gen. nov.

(Figura 11, 21, 32, 132)

Especie tipo: *Anomala (Spilota) micans* (Burmeister, 1844: 269), por la presente designación.

Diagnosis. Talla moderada; cuerpo muy deprimido y ancho; cuarto artejo antenal muy largo, mayor a 5 veces la longitud del 5°; pronoto y élitros notablemente reducidos hacia el área distal, glabros; anchura posterior del pronoto ligeramente más angosta que la base de los élitros; mesepímeros sutilmente expuestos; élitros planos, estrías muy profundas con muy amplia puntuación; sutura elitral completamente elevada, con el ápice espiniforme; alas metatorácicas con la vena media posterior 4 corta; margen basal con lóbulos inter-

radiales notables; espacio intercoxal mesometasternal amplio y protuberante; propigidio parcialmente expuesto; espolones meso y metatibiales ligeramente curvos y similares en longitud; metatarsos 1-5 similares o mayores que la longitud de la metatibia; metatibias notablemente ensanchadas en el área mesial; parámetros sub-cilíndricos, de longitud mayor a la mitad del largo del tecto y parcialmente unidos a la pieza basal.

Distribución. Centro y sur de México. Bates (1888) cita a *Anomala xantholea* para Panamá y Nicaragua.

Comentarios. Las consideraciones sobre la validez, diversidad, rango geográfico y posición taxonómica del *Spilota* Dejean han sufrido muchos y contrastantes cambios. Inicialmente fue propuesto para acomodar a la especie asiática *S. irrorella* De Haan, sin embargo, Burmeister (1844, 1855) incluyó tanto a especies asiáticas como americanas a nivel de subgénero, Blanchard (1851) y Casey (1915) solo consideraron especies americanas, mientras que Ohaus (1918) incluyó además a especies de Australia y África. Machatschke (1957, 1972) lo sinonimizó bajo *Anomala* pero Frey (1968) volvió a validarlo con un buen número de especies americanas que se han ido acomodando de manera formal entre los géneros *Pachystethus*, *Callistethus* y *Balanogonia*. Sería necesario confirmar si *S. irrorella* y estas especies americanas representan el mismo género y entonces confirmar esta propuesta. Es muy probable que algunas especies asignadas a *Spilota* por Burmeister, Blanchard, Casey o Frey y que actualmente están consideradas como *Paranomala* formen parte de este género. Respecto a su afinidad es claro que presenta una combinación de caracteres de otros géneros; la constitución de los parámetros sutilmente unidos con la placa ventral lo relaciona con *Pachystethus* (aunque en este la unión es completa), la estriación elitral es parecida a algunas especies de *Strigoderma* aunque notablemente más grande y la exposición parcial del propigidio lo comparte con algunas especies de *Callistethus*.

Género *Callirhinus* Blanchard, 1851

(Figuras 12, 22, 24)

Especie tipo: *Callirhinus metallescens* Blanchard, 1851: 176, monobásico.

Diagnosis. Talla corporal media; cuerpo deprimido, robusto; clípeo reducido y recurvado distalmente a manera de proyección laminar; seis dientes maxilares; pronoto con margen en borde posterior y anterior, puntuación amplia y homogénea; ápice de sutura elitral

espiniforme; epipleura amplia; mesometaesternón prominente, protuberante y espacio intermesometaesternal amplio; coloración dorsal muy variable, contrastante con cabeza verde metálico, pronoto negro o verde metálico y márgenes amarillentos y élitros con la mitad anterior amarillenta y la distal negra, o todo el cuerpo negro o amarillento moteado; parámetros laminares, setosos y perpendiculares con respecto a la pieza basal; placa ventral larga, separada de los parámetros.

Distribución. Occidente de México.

Comentarios. Después de la descripción de *C. metallescens* por Blanchard (1851), Casey (1915) describió otra especie con base en la variación en el tamaño, coloración y clípeo más estrecho, pero Machatschke (1957) solo considero una especie válida con amplia variación en los patrones de pigmentación. Bates (1888) describe cinco variedades basándose en los patrones de coloración. Esta información es enriquecida por Morón y Hernández-Rodríguez (1996), quienes describen e ilustran la variación cromática con base a una serie grande de ejemplares y añaden información sobre sus hábitos. Este género ha sido considerado como perteneciente a la subtribu Anisopliina, la cual reúne géneros en el Viejo Mundo con amplia distribución paleártica, neártica, oriental y etiópica (Machatschke, 1972). También el género *Anomalacra* Casey había sido ubicado dentro de Anisopliini por Potts (1974) basándose en el clípeo estrecho y el labro reducido, remarcando una estrecha relación con *Callirhinus*. Morón et al (1997) consideran a éste como un elemento relictual de Anisopliina y a *Anomalacra* como Anomaliina, sin embargo, resultados de análisis filogenéticos de la subtribu realizados por Jameson et al (1997) no presentaron soporte confiable para incluir a *Callirhinus* dentro de Anisopliina indicando que es necesaria información adicional para aclarar la relación de este género con respecto a Anisopliina (asi como fuerte evidencia de que *Anomalacra* no pertenece a los Anomalina), aunque Paucar-Cabrera (2003), con un análisis más modesto en el muestreo había obtenido evidencia de la afinidad entre estos taxones al ubicarse en un mismo clado los géneros *Callirhinus* y *Anisoplia*. Finalmente, Ramírez-Ponce y Morón (2009) volvieron a encontrar evidencia filogenética de la pertenencia de *Anomalacra* en Anomalina e hicieron el cambio taxonómico.

Género *Mazahuapertha* Morón y Nogueira, 1999

(Figuras 15, 28)

Especie tipo: *Phyllopertha toluicana* Bates, 1888: 216. Monobásica.

Diagnosis. Talla corporal pequeña; cuerpo ancho; quinto artejo antenal con notable y delgado incremento ventral de forma cuadrangular; espolón protibial ausente; lacinia maxilar reducida, con tres dientes; pronoto margen completo en borde posterior y anterior, con abundante vestidura, anchura posterior similar a la de la base de los élitros; mesepímeros ocultos; puntuación dorsal amplia; ápice de sutura elitral redondeada; epipleura discreta; mesometaesternón estrecho, ligeramente proyectado; coloración de cabeza, pronoto y escutelo verde metálico oscuro y élitros amarillento oscuro; parámetros laminares, perpendiculares a la pieza basal; placa ventral alargada, no unida con los parámetros.

Distribución. Sólo se conoce la serie tipo del estado de México (Toluca).

Comentarios. Bates en la descripción original comenta con amplias dudas que ésta es la única especie del Nuevo Mundo que se asemeja a *Phyllopertha* en su forma general, ya que las otras dos especies descritas por Nonfried le parecerían mejor ubicadas en *Anomala* y *Epectinaspis*, considerando que la definición de *Phyllopertha* es deficiente y que muchas especies asignadas a éste no tienen mucho en común con la especie tipo *P. horticola*. Sin embargo, detalla un buen conjunto de caracteres notablemente diferentes a *Phyllopertha*, principalmente respecto a las modificaciones de las estructuras bucales. Morón y Nogueira (1998) detallan características que la separan de *Phyllopertha* y la vinculan con géneros paleárticos aunque por las proporciones de las antenas, el tamaño del cuerpo y la distribución geográfica justificaron la creación de éste género. A pesar de que en general tiene caracteres con afinidad euroasiática, también comparte un conjunto de rasgos comunes entre elementos americanos como *Epectinaspis*, *Strigoderma*, *Rugopertha*, *Callirhinus* y *Balanogonia* como los mesepímeros visibles, el pronoto estrecho en su base y el proceso mesometaesternal ligeramente desarrollado, y con otros géneros como *Strigoderma*, *Callirhinus*, *Balanogonia* y *Dilopochila* comparte los parámetros laminares, setosos y perpendiculares y la placa ventral larga y libre de los parámetros.

Género *Dilophochila* Bates, 1888

(Figuras 16, 20, 30)

Especie tipo: *Dilopochila bolacoides* Bates 1888, 261. Monobásico.

Diagnosis. Talla corporal pequeña; cuerpo deprimido, notablemente elongado; tres dientes maxilares; protibias con denticulo sub-apical pronoto con margen completo en borde anterior y posterior; ápice de sutura elitral redondeada; epipleura discreta; mesometasternón no producido; mesepímeros ocultos bajo los callos humerales; clipeo bilobulado; parámetros laminares y perpendiculares; placa ventral alargada y separadas de los parámetros.

Distribución. Sur de México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz), Guatemala y Honduras.

Comentarios. Después de su descripción original y de ser considerado como un taxón válido por Blackwelder (1944) asignándolo en la nueva subtribu Dilophochilina Blackwelder (no Morón y Nogueira como se indica en Jameson *et al.*, 2003), fue sinonimizado bajo *Anomala* por Machatschke (1957) sin considerar a la especie tipo en ninguno de sus grupos de especies generando confusión sobre la posición y validez de la especie y del género (Morón y Nogueira, 1998). Aportaciones posteriores fueron realizadas por Morón y Howden (2001) donde se describen cuatro especies. Morón y Nogueira (1998) comentan que la modificación de sus piezas bucales muestran cierta especialización, posiblemente hacia la ingesta de follaje de pinos, este hábito alimenticio especializado también ha sido referido para *Chelilabia* y entre los cuáles es posible reconocer algunas convergencias evolutivas que dan evidencia de esta adaptación, compartidos también con un grupo de *Paranomala*, las cuáles son detalladas en un trabajo próximo (Ramírez-Ponce, en prensa). Respecto a sus afinidades, Bates (1888) señala parecido con el género *Bolax* Fischer von Waldheim (Geniatiini), mientras que Morón y Nogueira (1998) sólo indican que comparte pocos caracteres con las especies americanas de la tribu. Para Jameson *et al.* (2003), este género es más similar entre los Anomalini al género *Chelilabia* Morón y Nogueira solo destacando los caracteres que los separan fácilmente. Tal como comentan Morón y Nogueira (1998), existen pocos caracteres compartidos entre este taxón y la fauna americana pero destacan; el pronoto más estrecho en su base que la base de los élitros (compartido con *Strigoderma* y *Mazahuapterha*), notable ensanchamiento protibial (compartido con *Strigoderma*, *Epectinaspis*, y *Pachystethus*) y parámetros laminares y

perpendiculares respecto a la pieza basal (compartido con *Callirhinus*, *Strigoderma*, *Balanogonia* y *Mazahuapertha*. Su forma corporal deprimida, paralela y alargada se asemeja también a muchas especies del Viejo Mundo y además, la forma del pronoto es muy similar a la de *Phyllopertha horticola*, con los márgenes laterales ampliamente sinuados y los ángulos posteriores notablemente expuestos de forma aguzada, además de la esparcida vestidura dorsal del pronoto y élitros.

Género *Callistethus* Blanchard 1851:

(Figuras 7, 33, 37, 144, 145, 163, 223)

Especie tipo: *Mimela auronitens* Hope, 1835: 114. Designación original.

Diagnosis. Talla corporal mediana a grande; cuerpo algo deprimido y convexo, robusto y sub-oval; seis dientes maxilares; pronoto sin margen en borde posterior e incompleto en el borde anterior; pronoto con puntuación variable pero generalmente muy discreta; ápice de la sutura elitral espiniforme; epipleura amplia; mesometaesternón notablemente proyectado hasta las procoxas; coloración dorsal variable pero en general con verde intenso; cápsula genital masculina notablemente curvada con parámeros y placa ventral completamente unidos.

Distribución. En partes de Asia y América tropical.

Comentarios. Este género con clara afinidad asiática ha tenido problemas respecto a su validez dentro de la fauna americana, sin embargo, con evidencia filogenética se demostró su presencia en el Nuevo Mundo (Ramírez-Ponce y Morón, 2009). Similar a lo que sucede con muchos otros taxones de esta tribu, sus límites había sido problemáticos y en éste se habían estado incluyendo especies que ahora son consideradas como *Paranomala*, *Pachystethus* y/o *Spilota*. Para algunos autores como Bates (1888) y Blackwelder (1944), este género no tenía representantes en América, sin embargo, Morón y Nogueira (2002) describieron una nueva especie que la asignaron a este género. Machatschke (1972) incluyó en *Callistethus* a 130 especies de Asia, África y América. Morón (1997) y Morón y Nogueira (1998) reconocieron este género como parte de la fauna mesoamericana, y describieron la nueva especie *C. pseudolepida* (Morón y Nogueira, 2002). Muchas de las 62 especies americanas enlistadas por Machatschke y Morón en este género no presentan los caracteres diagnósticos del mismo expuestos en Ramírez-Ponce y Morón (2009). El

reconocimiento de este taxón es relativamente fácil considerando la proyección mesometaesternal amplia y muy larga, el lustre metálico iridiscente con tonos variados, la puntuación generalmente superficial y la constitución corporal notablemente deprimida y convexa. Por lo pronto se han podido revisar los ejemplares tipo de cuatro de las seis especies del linaje I, sección 4 propuesto por Bates que corresponden a este género (*C. chrysanthe* Bates, *C. phospora* Bates, *C. specularis* Bates, *C. xipostetha*, Bates), además de *C. lepida* Burmeister, *C. pseudolepida* Morón y Nogueira, *C. mimeloides* Ohaus y recientemente se describió una nueva especie *C. "tlapanecus"* Ramírez-Ponce y Morón (en prensa).

Género *Yaaxkumukia* Morón y Nogueira, 1999

(Figuras 8, 34)

Especie tipo: *Yaaxkumukia ephemera* Morón y Nogueira, 1998, monobásico.

Diagnosis. Talla corporal mediana; cuerpo muy convexo, robusto y sub-oval; seis dientes maxilares redondeados; pronoto sin margen en borde posterior e incompleto en el borde anterior; pronoto con puntuación muy discreta; ápice de sutura elitral redondeada; epipleura discreta; mesometaesternón notablemente proyectado hasta las procoxas; sexto par de estigmas respiratorios tuberculiformes en machos; coloración dorsal verde intenso que en los élitros se va deteriorando hasta quedar amarillenta; cápsula genital masculina con parámetros distalmente expandidos y recurvados, alineados con la pieza basal; placa ventral corta y separada de los parámetros.

Distribución. Sur de México (Chiapas), Guatemala y Honduras (Micó et al, 2006).

Comentarios. Después de la descripción del género Micó et al (2006) revisaron una muestra más grande que les permitió reconocer y describir a dos nuevas especies, ampliando la información sobre su distribución, biogeografía y vulnerabilidad de las especies para ser consideradas como en posible peligro de extinción por la asociación que tienen con el bosque húmedo, la escasa movilidad de las especies y la fuerte fragmentación de éste hábitat. Morón y Nogueira (1998) señalan entre los caracteres diagnósticos, la forma tuberculiforme del sexto par de estigmas respiratorios, el cual ha sido considerado como válido para la separación de este taxón por Jameson et al (2003), Paucar-Cabrera (2003) y Ramírez-Ponce y Morón (2009), sin embargo, con la revisión de ejemplares tipo

de varias especies de *Callistethus* se ha observado que la forma de esta estructura es considerablemente prominente respecto al resto de los géneros sin llegar a ser tan grande y largo como en *Yaaxkumikia*. Es claro que *Yaaxkumikia* y *Callistethus* son géneros hermanos dentro de la fauna americana compartiendo atributos de la talla corporal, coloración, puntuación, configuración del proceso mesometaesternal y de los márgenes pronotales, entre muchos otros.

Género *Anomalorhina* Jameson, Paucar-Cabrera y Solís

Especie tipo: *Anomala turrialbana* Ohaus, 1928: 393

Diagnosis. Talla pequeña, cuerpo oval-elongado; clipeo notablemente elevado; frente con tubérculos en la base (machos) y sutura frontoclipeal obsoleta mesialmente; seis dientes maxilares; pronoto con margen completo en borde anterior y posterior y con moderada depresión central del ápice hacia la mitad (machos); epipleura discreta; mesometaesternón con proyección estrecha; mesepímeros con la base ligeramente expuesta sobre los callos humerales; parámetros alineados con la pieza basal.

Distribución. Costa Rica y Nicaragua.

Comentarios. Ohaus indica en la descripción original basado en una hembra que la peculiar forma del cuerpo, del labro, de las tibias posteriores y coloración, le otorgan una posición de aislamiento entre las especies americanas del género *Anomala*, las cuáles, incluyendo las características distintivas de los machos en el clipeo, frente y pronoto son suficientes para la transferencia de *A. turrialbana* a este nuevo género (Ohaus, 1928; Jameson et al, 2003). Resulta complicado establecer la posible posición de este género entre las relaciones filogenéticas resultantes de los análisis cladísticos con los Anomalini americanos pero podría estar relacionada más estrechamente con *Paranomala* pues la forma corporal general es semejante, así como la simplicidad de los parámetros, sin embargo, ni el dimorfismo sexual, ni otros caracteres como el desarrollo de los mesepímeros ni la proyección mesometaesternal los presenta *Paranomala*.

Género *Paranomala* Casey 1915: 12

(Figuras 9, 19, 25, 27, 36, 48-63, 64, 66-68, 70, 71-73, 81, 82, 84, 85-88, 92, 93-96, 98-103, 105-107, 109, 110, 113, 122, 124, 125, 130, 131, 135, 136, 138-142, 147-153, 154-157, 159, 160, 161, 164, 169, 170-172, 174, 177, 178, 179, 181, 183-186, 188-194, 197-199, 201, 202, 204-214, 216-219, 224-226, 228)

Especie tipo: *Melolontha marginata* Fabricius, 1792: 164, designación subsecuente.

Diagnosis. Talla pequeña a grande, cuerpo oval o elongado; sutura frontoclipeal completa; pronoto con margen completo en borde anterior y posterior; epipleura discreta; mesometasternón con espacio intercoxal estrecho a moderadamente amplio pero sin proyección; mesépimeros no expuestos dorsalmente; parámetros tubulares (no laminares), alineados con la pieza basal.

Distribución. América (desde el sur de Canadá hasta Argentina), África, India y posiblemente otras áreas del oriente de Eurasia.

Comentarios. Este género fue validado a partir de inferencias filogenéticas por Ramírez-Ponce y Morón (2009) para ubicar a las especies consideradas previamente como *Anomala* Samouelle pero de distribución en América. En dicho trabajo se realizó la diagnosis y se discutieron sus límites, principalmente para diferenciarlo de otros géneros americanos con los que se había asociado repetidamente. Estos resultados se ajustan con algunos esquemas previos, por ejemplo, Casey (1915) consideró al género *Anomala* como un conjunto conformado por muchos elementos discordantes que tiene la naturaleza de una subtribu más que de un género verdadero, pues por ejemplo, las especies americanas difieren considerablemente de las europeas en el aspecto general, lo cual es complementado por una diferencia radical en los caracteres sexuales, tal como Ohaus (1918) lo señaló. Es por ello que diversos autores como Casey (1915), Arrow (1917), Paulian (1941), Potts (1974), entre otros, consideran que en las propuestas clasificatorias donde se realizan arreglos supraespecíficos a nivel de subgéneros y grupos de especies se han empleado criterios subjetivos, arbitrarios y artificiales por motivos de conveniencia y practicidad y por consiguiente resultan ser insatisfactorios, al considerar como un todo el conjunto, por lo que el valor taxonómico y límites de dichos taxones es difícil de precisar (v.g. Bates 1888; Casey, 1915; Arrow, 1917; Ohaus, 1918; Machatschke, 1957, 1972).

El presente trabajo incluye una muestra más grande de géneros y a la gran mayoría de los grupos de especies propuestos por autores previos para la sistemática de las especies americanas respecto al trabajo del 2009 pretendiendo poner a prueba, y en su caso, validar los arreglos supraespecíficos de Bates (1888) y Machatschke (1974) principalmente. Los resultados muestran topologías que definen grupos generalmente bien soportados, confirmando la existencia de varios grupos naturales que se corresponden con algunos de los de dichas propuestas pero a diferentes niveles taxonómicos (cuatro o cinco subgéneros y entre 12-14 grupos de especies); sorpresivamente, el género *Paranomala* continúa siendo un conjunto notablemente heterogéneo y contrastante donde se incluyen con un alto grado de soporte géneros, como *Chelilabia* Morón y Nogueira y *Leptohoplia* Saylor cuyos caracteres autapomórficos que le conferían identidad a nivel de géneros en un esquema de taxonomía descriptiva, tienen presencia en otras especies de *Paranomala* convirtiéndose en sinapomorfias que soportan a grupos de especies más grandes y adicionalmente, o bien, se ha podido reconocer un cambio completamente gradual de estados para éstas supuestas autapomorfias.

Respecto a la composición de los grupos supraespecíficos, las topologías definen grupos bien anidados, confirmando la existencia en términos generales de varias agrupaciones propuestas principalmente bajo el criterio de Machatschke, aunque algunas de éstas también pueden corresponder a las propuestas por Bates (1888) y/o Casey (1915).

Sin embargo, la composición, las relaciones entre estos y su posición en el esquema clasificatorio es aún algo impreciso y distinto al listado de Machatschke (1957, 1972). El esquema que se evidencia es más complejo, ya que incluye diferentes grupos en varias categorías taxonómicas a nivel de subgéneros, grupos e incluso complejos de especies.

Paranomala nitidula (Blanchard, 1851) *incertae sedis*.

(Figura 17, 146, 158, 203)

Basónimo: *Anomala nitidula* Blanchard, 1851: 190

Distribución. México (Chiapas), Guatemala, Honduras y Costa Rica.

Comentarios. Esta especie fue descrita dentro de una división de *Anomala* que Blanchard (1851) denominó *Spilota*, dicho nombre lo propuso Dejean (1833) para un género en el que incluye una sola especie de Asia. Bates sinonimiza a *Spilota* con *Anomala* pero sigue conservando el mismo conjunto que Blanchard y Burmeister habían considerado como *Spilota* pero bajo el linaje 5 de *Anomala*. Casey (1915) retoma *Spilota* pero como un género que divide en tres subgéneros y encuentra muchos problemas para ubicar a esta especie concluyendo con dudas que podría incluirse en el subgénero *Spilota (Hemispilota)* donde ubicó a dos especies boreales. Ohaus (1918) nuevamente vuelve a considera a *Spilota* como subgénero de *Anomala* donde vuelve a clasificar esta especie y finalmente, Machatschke (1972) considera a *Spilota* como sinónimo de *Callistethus* y la especie en cuestión la considera dentro de un grupo de especies denominado *lucicola* con las dos especies boreales de Casey pero también incluye a especies que posteriormente sería consideradas como verdaderas *Spilotas* (*S. micans* y *S. xantholea*, este trabajo) y como *Pachystethus* (*P. viduus*, Ramírez-Ponce y Morón, 2009 y Ramírez-Ponce y Morón, en prensa). A pesar de que de forma repetitiva esta especie es considerada como *Spilota* junto con *X. micans* y *X. xantholea*, es fácil distinguirla de éstas pues las primeras tienen una puntuación elitral muy amplia y profunda y el cuerpo notablemente deprimido y ancho, mientras que *P. nitidula* tiene la superficie dorsal finamente punteada y el cuerpo esta poco deprimido, además de que son notables las diferencias en los genitales. La peculiar combinación de características de *P. nitidula* justifican afinidad con *Epectinaspis* y *Balanogonia*, con el primero destaca la forma corporal robusta, las protibias y protarsos ensanchados, los protarsos 1-4 muy cortos, el espacio intercoxal amplio, y con el segundo tiene semejante la forma del pronoto y la vestidura y disposición perpendicular de los parámetros.



Figura 4. Cladograma de consenso estricto a partir de 26 cladogramas igualmente parsimoniosos basado en una búsqueda heurística con la estrategia TBR (2185 pasos, Ci = 0.16, Ri = 0.60) mostrando las relaciones entre algunos géneros de Anomalini y taxones supraespecíficos de *Paranomala* Casey.

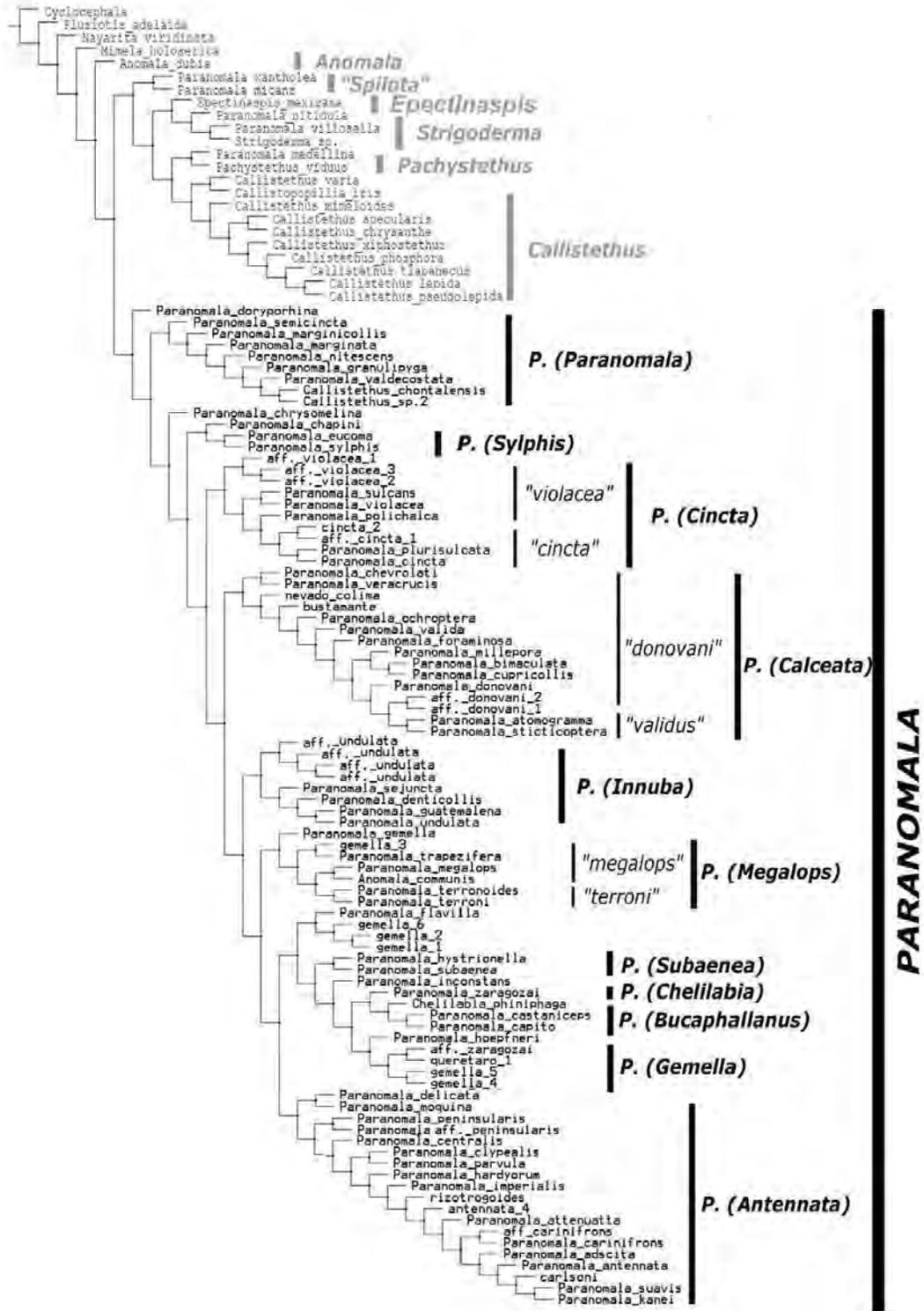


Figura 5. Único cladograma más parsimonioso resuelto con nuevas tecnologías implementadas en TNT y bajo el criterio de pesos implicados. (K= 7; L=2180) mostrando las relaciones entre algunos géneros de Anomalini y taxones supraespecíficos de *Paranomala* Casey. Nombres de especies sin cambios nomenclaturales.

7.1.2. Caracteres diagnósticos a nivel de géneros en Anomalini americanos

A pesar de los notables cambios entre los criterios usados por los autores expuestos es posible reconocer una serie de caracteres comunes en los que se han basado gran parte de estas clasificaciones en diferentes niveles taxonómicos (Cuadro 10, Figs. 18-44). Destacan de forma importante la presencia-ausencia y grado de desarrollo del margen del borde posterior del pronoto, de gran valor taxonómico (Cuadro 10, Fig. 40) (Casey, 1915), incluso para otros grupos de Rutelinos (Arrow, 1917; Jameson 1997), así como el del borde anterior (Cuadro 10, Fig. 39). Casey (1915) especuló sobre la presencia del primero como la forma primitiva. Géneros que no presentan el borde posterior del pronoto son *Callistethus*, *Yaaxkumukia*, *Nayarita*, *Pachystethus* y *Spilota*, en un grado de desarrollo menor por la forma incompleta es posible verlo en algunas especies de *Strigoderma* y completamente desarrollado siempre se encuentra en *Paranomala*, *Anomalorhina*, *Epectinaspis*, *Mazahuapertha*, *Callirhinus* y *Dilopochila*. Mientras que *Nayarita* y *Mimela* son los únicos géneros analizados que no presentan el margen del borde anterior del pronoto (Cuadro 10, Fig. 39)

El desarrollo y forma del proceso mesometaesternal o un amplio espacio intercoxal y prominente del mesoesternón como una condición intermedia también ha sido ampliamente usado para la delimitación de géneros o subgéneros. El grado de desarrollo de esta estructura es ampliamente variable pero en algunos géneros se puede reconocer cierto patrón de expresión; así, en *Callistethus* y *Yaaxkumukia* el desarrollo de la proyección tiende a ser muy larga y aguzada, generalmente curva y aguda, en *Pachystethus*, *Callirhinus*, “*Spilota*”, y *Strigoderma* es más corto, robusto y redondeado, en *Nayarita* está bien desarrollado pero es delgada desde su base, en *Epectinaspis* y *Mazahuapertha* es discreto, mientras que en *Dilopochila*, *Anomalorhina* y *Paranomala* no está desarrollado (Cuadro 10, Fig. 43).

El desarrollo y configuración de los mesepímeros también ha llamado ampliamente la atención e influido en los esquemas clasificatorios. En algunos géneros el desarrollo es muy claro y notable, tal como sucede en *Strigoderma* donde llega a tener una

conformación ascendente, mientras que en otros géneros como *Epectinaspis* y *Callirhinus* su desarrollo es ligeramente visible desde el dorso (Cuadro 10, Fig. 41). El problema es que en algunas otras especies se ha observado una ligera tendencia del desarrollo, condición que en conjunto con otros caracteres menos evidentes ha sido usada para proponer nuevos géneros, principalmente de linajes relacionados con *Strigoderma*, como es el caso de *Strigodermella* Casey y *Alamona* Casey.

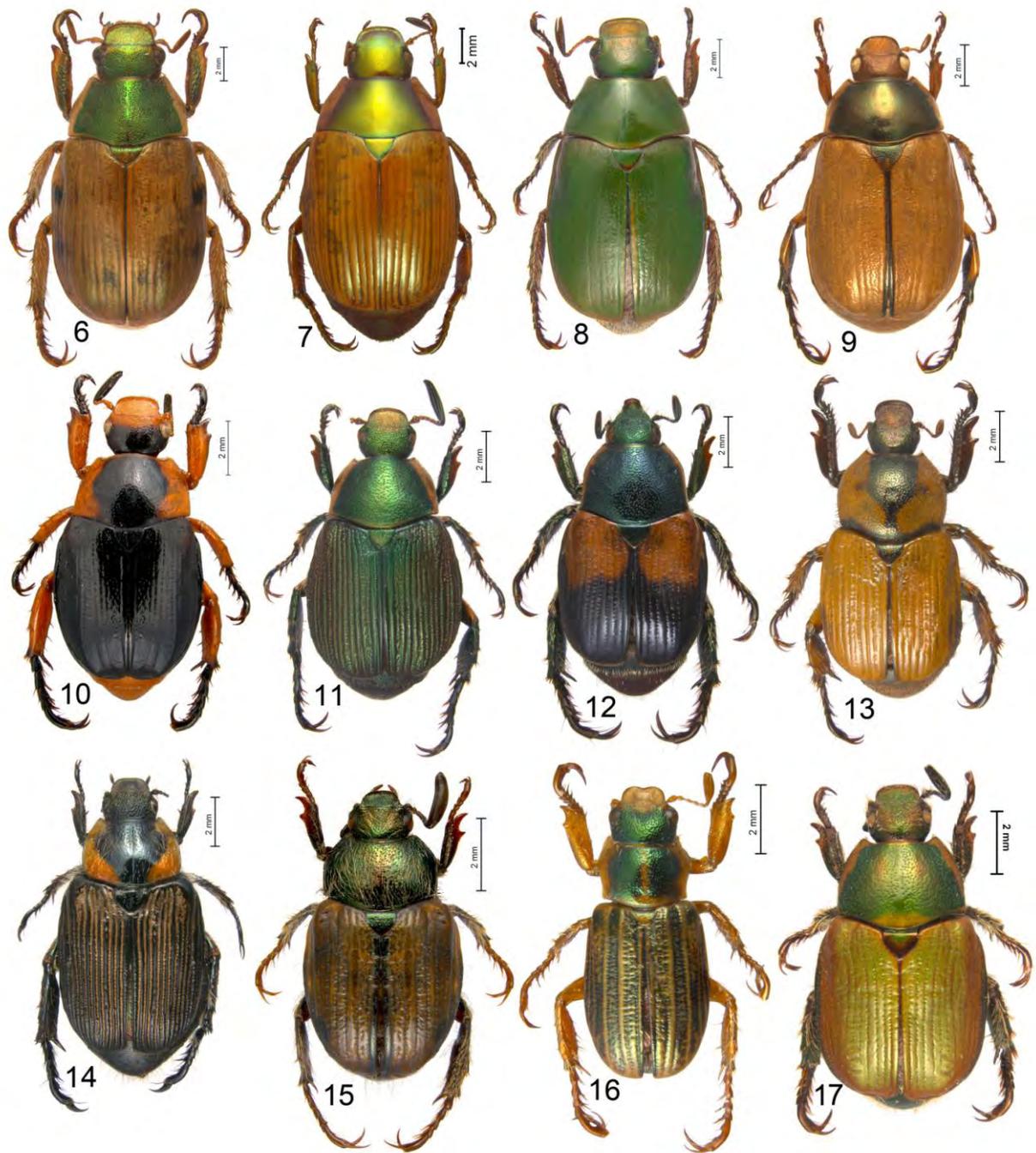
Otros caracteres han sido usados de forma menos constante entre los autores para justificar nuevos taxones que están basados en modificaciones de los apéndices bucales, como en el esquema de Casey (1915), o la forma de las uñas, como en el de Bates (1888); en el primer caso, las justificaciones taxonómicas se han basado en cambios morfológicos ligeros que no han sido validados en trabajos posteriores y han caído en sinonimia, mientras que en Bates el uso de las uñas como único carácter para separar los tres linajes favoreció el ensamble de grupos artificiales.

Sin embargo, con los resultados de los análisis filogenéticos se ha encontrado muchos otros caracteres que tienen una fuerte señal filogenética y también se ha podido reinterpretar el valor taxonómico de muchos otros usados previamente, como los de las uñas, algunos otros nunca habían sido usados, como en el caso de los de las alas mesotorácicas, genitales o los caracteres merísticos. Toda esta nueva información usada en conjunción y en combinaciones variables con los caracteres previos permite reconocer unos cuatro linajes principales que conforman a la fauna americana, así como delimitar y diagnosticar los géneros de manera más sencilla (Cuadro 10). En muchos caracteres existe una fuerte correlación que ya había sido observada por autores previos, lo cual facilita una práctica taxonómica común de ensamblaje de paquetes de estados para reconocer grupos a diferente nivel taxonómico [como los mesepímeros ascendentes con el desarrollo de la epipleura por Lacordaire (1856) (Cuadro 10, Figs. 41, 42), o los mesepímeros ascendentes con el mesoesternón protuberante por parte de Casey (1915)].

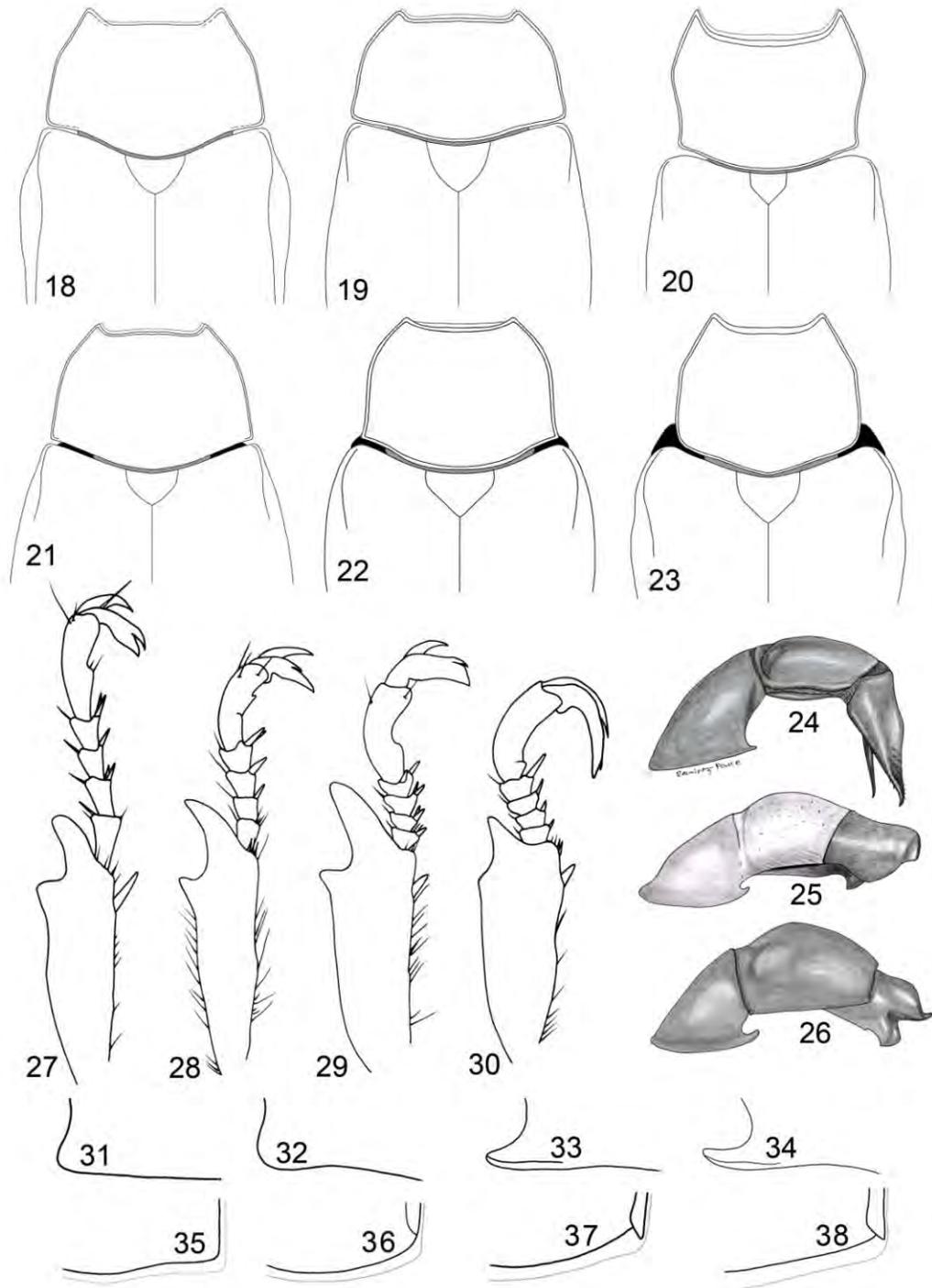
Igualmente útiles en la diagnosis genéricas son el dimorfismo sexual (expresado en el desarrollo de patas anteriores y antenas, ensanchamiento de la epipleura), la forma de

las uñas anteriores, la forma distal de los élitros y del ápice de la sutura elitral, la anchura posterior del pronoto (Fig. 44), la forma del escutelo, la exposición del propigidio, la longitud de los metatarsomeros, la forma del clipeo y con referencia a la cápsula genital masculina los caracteres más importantes son: la posición de los parámetros respecto a la pieza basal, la configuración plana o tubular de los parámetros y el grado de unión de éstos últimos con la placa ventral, como los más importantes (Cuadro 10).

Los comentarios previamente expuestos sobre cada uno de los géneros fundamentados en los resultados filogenéticos y mediante la evaluación de las estructuras diagnósticas permite tener una idea más adecuada sobre el arreglo de la tribu en América y proponer arreglos taxonómicos para generar un esquema clasificatorio mucho más preciso, donde queda de manifiesta, la compleja historia taxonómica del grupo. En realidad, muchos taxones representan grupos naturales pero son necesarias redefiniciones de sus límites y asignaciones a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica (Cuadro 11).



Figuras 6-17. Apecto dorsal de los géneros de Anomalini americanos. 6. *Nayarita*, 7. *Callistethus*, 8. *Yaaxkumukia*, 9. *Paranomala*, 10. *Pachystethus*, 11. “*Xochicotlia*”, 12. *Callirhinus*, 13. *Epectinaspis*, 14. *Strigoderma*, 15. *Mazahuapertha*, 16. *Dilophochila* y 17. *Paranomala nitescens* (*incertae sedis*).

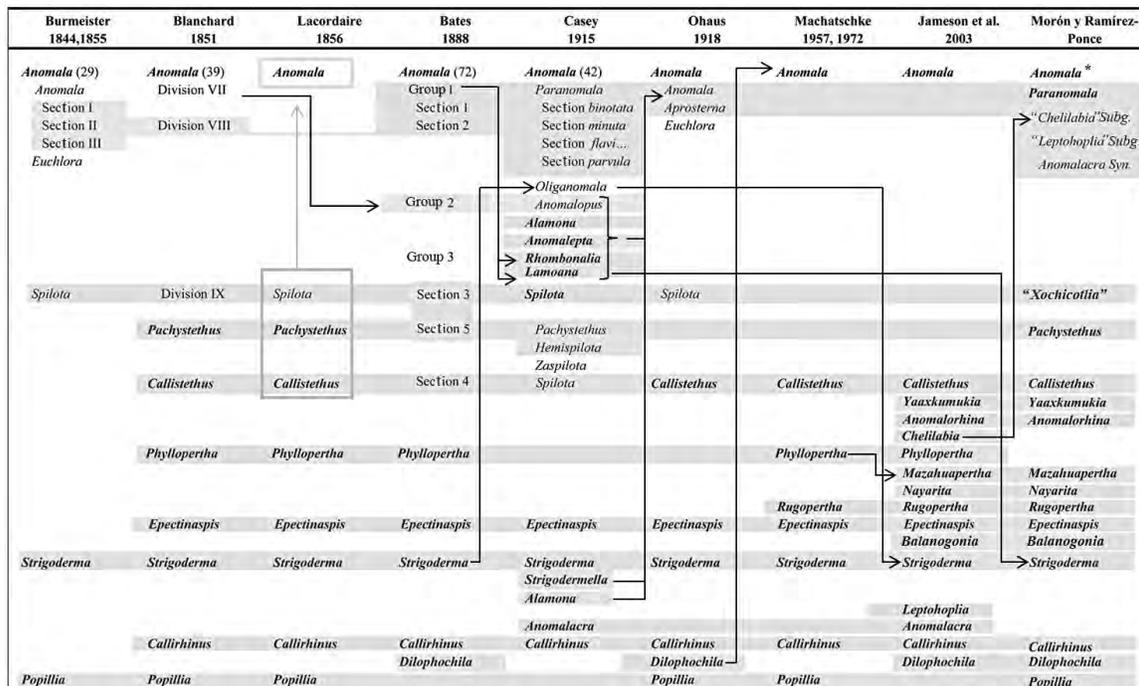


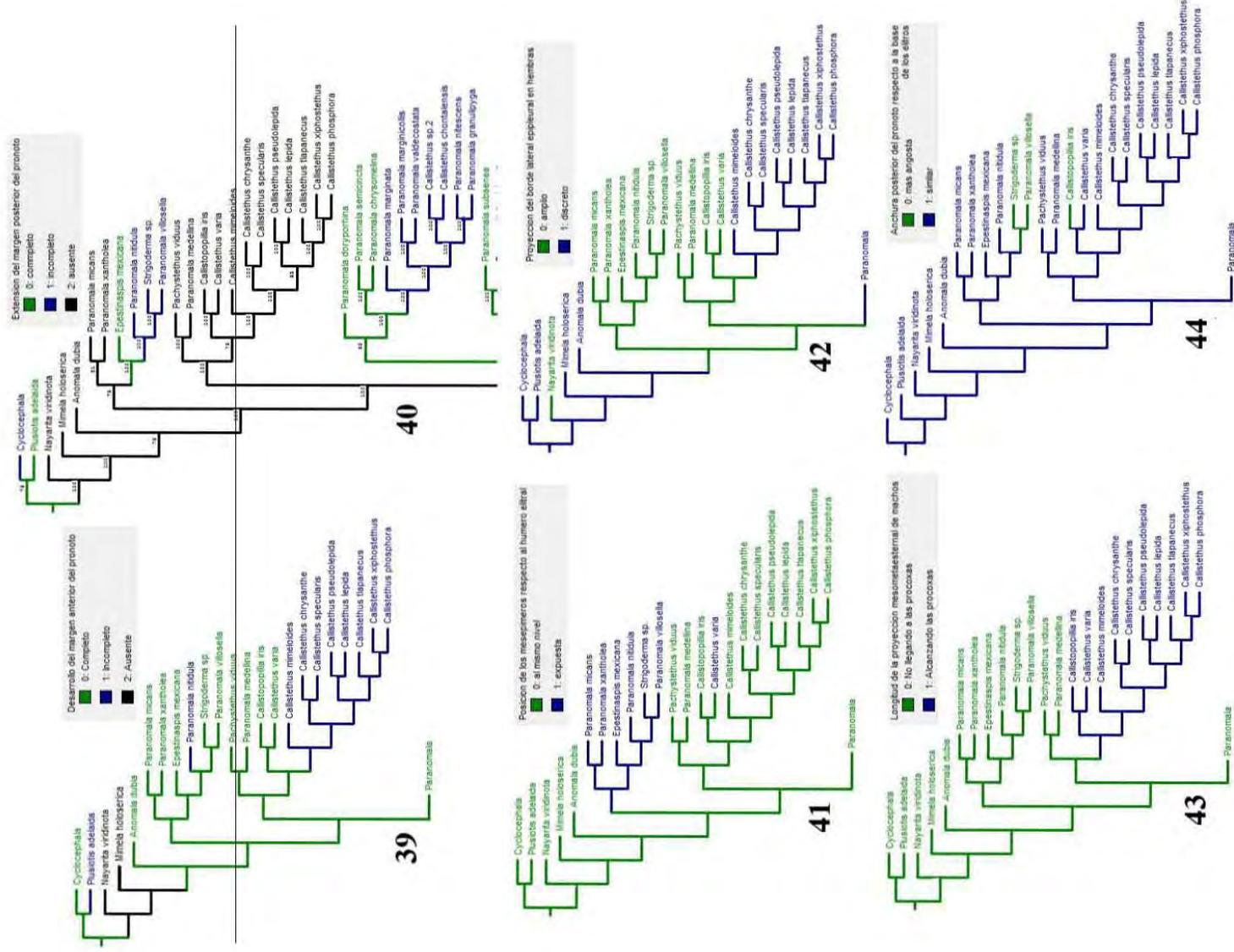
Figuras 18-38. Caracteres diagnósticos de los géneros Anomalini americanos. 18-23. Dorso de pronoto y élitros parciales de 18. *Nayarita*, 19. *Paranomala*, 20. *Dilophochila*, 21. "*Xochicotlia*", 22. *Callirhinus*, 23. *Strigoderma*. 24-26. Cápsula genital masculina lateral de 24. *Callirhinus*, 25. *Paranomala*, 26. *Pachystethus*. 27-30. Protibia y protarsos de 27. *Paranomala*, 28. *Mazahuapertha*, 29. *Epectinaspis*, 30. *Dilophochila*. 31-34. Proyeccion mesometaesternal lateral de 31. *Nayarita*, 32. "*Xochicotlia*", 33. *Callistethus*, 34. *Yaaxkumukia*. 35-38. Ápice de élitro izquierdo y detalle de sutura de 35. *Nayarita*, 36. *Paranomala*, 37. *Callistethus*, y 38. *Strigoderma*.

Cuadro 10. Caracteres distintivos de los géneros de Anomalini americanos

GÉNERO	Margen basal pronoto	Margen apical pronoto	Proyección mesometasternos	Parámetros	Parámetros-placa ventral	Mesepimeros	Apice sutura elítral	Anchura basal pronoto	Escutelo	Dimorfismo sexual
<i>Nayaritis</i>	Ausente	Ausente	Pequeño	Alineados	Libres	Ocultos	Redondeada	Amplia	Triangular	Presente
<i>Spilota</i>	Ausente	Completo	Prominente, amplio	Alineados	Parcialmente fusionados	Poco expuestos	Espiniformes	Amplia	Triangular	Presente
<i>Callirhinus</i>	Presente	Completo	Prominente, amplio	Perpendicular	Libres	Expuestos	Espiniformes	Little narrow	Triangular	Presente
<i>Strigoderma</i>	Presente	Completo	Notable, amplio	Algunos perpendicular	Libres	Expuestos, ascendentes	Espiniformes	Estrecha	Triangular	Presente
<i>Rugopertha</i>	Presente	Completo	Desarrollado	?	?	Expuestos	?	Algo estrecha	?	?
<i>Epectinaspis</i>	Presente	Completo	Poco amplio	Algunos algo perpendicular	Libres	Expuestos	Espiniformes	Amplia	Triangular	Presente
<i>Balanogonia</i>	Presente	Completo	Poco amplio	Perpendicular	Libres	Poco expuestos	?	Amplia	?	?
<i>Pachystethus</i>	Ausente	Incompleto	Prominente, amplio	Alineados	Fusionados	Ocultos	Espiniformes	Amplia	Triangular	Presente
<i>Callistethus</i>	Ausente	Incompleto, unos completo	Muy largo, agudo	Alineados	Fusionados	Ocultos	Espiniformes	Amplia	Triangular	Escasa
<i>Yaaxkumukia</i>	Ausente	Incompleto	Muy largo, agudo	Alineados	Libres	Ocultos	Redondeada	Amplia	Parabólico	Escasa
<i>Anomalorhina</i>	Presente	Completo	estrecho	Alineados	Libres	Poco expuestos	?	Amplia	Parabólico	Ausente
<i>Dilophochila</i>	Presente	Completo	Ausente	Perpendicular	Libres	Ocultos	Redondeada	Estrecha	Parabólico	Presente
<i>Mazahuapertha</i>	Presente	Completo	Breve	Perpendicular	Libres	Poco expuestos	Redondeada	Estrecha	Triangular	Presente
<i>Paranomala</i>	Presente	Completo	Ausente	Alineados	Libres	Hidden	Redondeada	Amplia	Parabólico	Escasa

Cuadro 11. Esquemas clasificatorios a nivel de géneros en Anomalini americanos incluyendo los cambios basados en los resultados del presente trabajo.





Figuras 39-44. Mapeo de caracteres diagnósticos del pronoto, élitros y esternón útiles a nivel de géneros. 39. Margén anterior del pronoto, 40. Margén posterior del pronoto, 41. Desarrollo de los mesepimeros, 42. Desarrollo de epipleura en hembras, 43. Proyección mesometasternal, y 44. Anchura posterior del pronoto.

7.1.3. Clave para la determinación de los géneros americanos de Anomalini
(Modificada de Morón y Nogueira, 1999; Jameson et al., 2003; Paucar-Cabrera, 2003; Ramírez-Ponce y Morón, 2009)

- 1 Clípeo con borde anterior muy engrosado, próximo a $\frac{1}{2}$ de la longitud del clípeo en vista dorsal; maxila con 5 dientes. Margen anterior del pronoto ausente. Parte media del borde lateral de élitros notablemente engrosado en ambos sexos. Uñas simples en patas medias y posteriores. Occidente de México (Nayarit).....*Nayarita* Morón y Nogueira
- 1' Clípeo con borde anterior no muy engrosado, próximo a $\frac{1}{4}$ de la longitud del clípeo en vista dorsal; maxila con 2, 3, 4 o 6 dientes. Margen anterior del pronoto presente. Parte media del borde lateral de élitros engrosado a veces en hembras. Uñas simples solo en patas posteriores.....2
- 2 Margen posterior del pronoto ausente.....3
- 2' Margen posterior del pronoto presente.....6
- 3 Proyección mesometaesternal larga, con el ápice agudo y/o recurvado, llegando a la parte posterior de las procoxas. Talla moderada a grande (14-22 mm).....4
- 3' Proyección mesometaesternal corta, prominente y ampliamente redondeada, llegando al ápice de las mesocoxas. Talla pequeña (10-13 mm).....5
- 4 Coloración dorsal verde esmeralda brillante. Sexto espiráculo abdominal muy desarrollado, tuberculiforme. Cápsula genital masculina con parámetros distalmente ensanchados, no unidos ventralmente entre sí ni con la placa ventral. Sureste de México (Chiapas), Guatemala y El Salvador.....*Yaaxkumukia* Morón y Nogueira
- 4' Coloración dorsal testácea, verde o azulada variable, parda rojiza, amarillenta, metálica o semimetálica. Sexto espiráculo abdominal desarrollado; hinchado o anular. Parámetros no ensanchados distalmente, completamente unidos ventralmente entre sí y con la placa ventral. México, Centroamérica y Colombia.....*Callistethus* Blanchard
- 5 Protarsos notablemente cortos y anchos en los machos. Puntuación de las estrías elitrales pequeña, simple. Parámetros completamente fusionados entre sí y con la placa ventral. Coloración variable, entre negra, rojiza, marrón o amarillenta sin reflejos metálicos. Centro y sureste de México.....*Pachystethus* Blanchard

- 5' Protarsos ligeramente reducidos en los machos. Puntuación de las estrías elitrales considerablemente grandes, con un halo incompleto. Parámetros parcialmente fusionados con la placa ventral pero libres entre sí. Coloración verdosa o amarillenta con intensos reflejos metálicos. Centro y sureste de México, Panamá y Nicaragua.....“*Xochicotlia*”
- 6 Borde anterior del clípeo bilobulado. Ápice ventral de protibias con proyección mesial. Lacinia maxilar con 4 dientes. Uña protarsal interna delgada, casi tan larga como el protarsomero distal. Sur de México, Guatemala y Honduras.....*Dilophochila* Bates
- 6' Borde anterior del clípeo recto, redondeado o proyectado. Ápice ventral de protibias sin proyección mesial. Lacinia maxilar con 2, 3 o 6 dientes. Uña protarsal interna amplia, claramente más corta que el protarsómero distal.....7
- 7 Porción dorsal de los mesepímeros ocultos desde el dorso, cubiertos por el húmero elitral. Dimorfismo sexual escaso. Sureste de Canadá al norte de Argentina.....*Paranomala* Casey
- 7' Porción dorsal de los mesepímeros parcialmente visibles desde el dorso, no cubiertos por el húmero elitral. Dimorfismo sexual notable en el engrosamiento de protibias, protarsos y uñas anteriores, en la elevación del clípeo y/o longitud de maza antenal....8
- 8 Sutura frontoclipeal incompleta, bordes laterales del clípeo elevados sobre la base del canto ocular. Disco del pronoto en machos con depresión antero-mesial; en hembras con el centro del borde posterior desarrollado posteriormente en forma de “V”. Costa Rica y Nicaragua.....*Anomalorhina* Jameson, Paucar-Cabrera and Solís
- 8' Sutura frontoclipeal completa, bordes laterales del clípeo planos o poco elevados sobre la base del canto ocular. Disco del pronoto en machos sin depresión mesial y en hembras con el margen anterior no producido posteriormente.....9
- 9 Clípeo con el ápice elongado-laminar, notablemente estrechado y recurvado hacia el ápice. Occidente de México.....*Callirhinus* Blanchard
- 9' Clípeo de forma variable pero no estrechado en el ápice.....10
- 10 Superficie dorsal del pronoto y élitros finamente rugoso-punteados; superficie elitral sin estrías ni elevaciones longitudinales. Honduras.....*Rugopertha* Machatschke

- 10' Superficie dorsal del pronoto y élitros con puntuación variable pero no finamente rugoso-punteada; superficie elitral con estrías definidas por puntos, con costillas longitudinales o completamente lisa.....11
- 11 Espolón protibial ausente. Quinto artejo antenal con notable y delgado incremento ventral de forma cuadrangular. Toluca, México.....*Mazahuapertha* Morón y Nogueira
- 11' Espolón protibial presente. Quinto artejo antenal sin incremento ventral notable, de usual conformación cilíndrica.....12
- 12 Espacio intercoxal del mesoesternón ancho, proyección mesometaesternal más o menos notable. Borde anterior del clipeo semi-trapezoidal, poco elevado respecto al nivel del disco clipeal.....*Strigoderma* Burmeister
- 12' Espacio intercoxal del mesoesternón estrecho, sin proyección mesometaesternal notable. Borde anterior del clipeo redondeado o subcuadrado, notable o moderadamente elevado.....13
- 13 Pronoto con el margen posterior redondeado, ángulos anteriores redondeados y sin cubrir el tercio posterior del ojo. Clipeo con borde anterior moderadamente elevado. Alas membranosas con región anterior a RA 3+4 sin setas. Suroeste de México.....*Balanogonia* Paucar-Cabrera
- 13' Pronoto con el margen anterior sinuado, ángulos anteriores agudos, cubriendo más de 1/3 de la porción posterior del ojo. Clipeo con borde anterior notablemente elevado. Alas membranosas con la región anterior a RA 3 +4 setosa. Sur de México al norte de Venezuela.....*Epectinaspis* Blanchard

7.2. Taxonomía y sistemática supraespecífica de *Paranomala* Casey en Norte y Centroamérica (tratamiento de subgéneros y grupos de especies)

Dentro del género se pueden definir al menos 5 subgéneros y 14-15 grupos de especies. Los taxones a nivel de subgénero fácilmente reconocibles y cuya composición dentro de cada uno es clara son *Blattitia*, *Iuba* y *Tergustigma*, mientras que para otros grupos complejos como *Gemella* y *Pulvincola* la composición y relaciones internas no son muy claras. En el primer caso se encuentran los taxones más disímiles y contrastantes, y en el segundo, no se ha logrado recuperar un patrón de expresión morfológico que permita reconocer a los tres grupos propuestos por Machatschke (1972). Algunos taxones son fácilmente diagnosticables pues tienen escasa composición de especies, como *Iuba* y *Macundina*, mientras que algunas pocas especies como *P. chapini*, *P. doryphorhina* se podrían considerar como taxones aislados, por lo pronto, no asignables a ninguno de los grupos propuestos (Fig. 45).

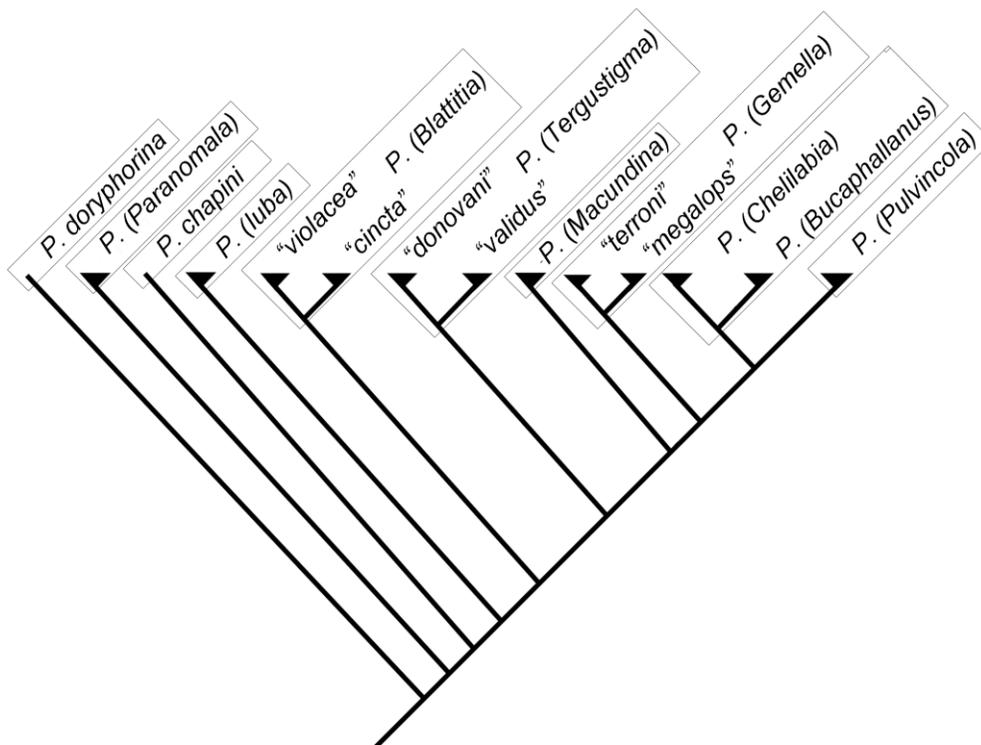


Figura 45. Cladograma que muestra una hipótesis de relación entre taxones supraespecíficos de *Paranomala* Casey, elaborado en Winclada para colapsar los nodos bajo la instrucción de Edith/mouse-Hide node mode.

***PARANOMALA* CASEY: 1915: 12**

Especie tipo: *Melolontha marginata* Fabricius 1972.

Sinonimias: *Melolontha annulata* Germar, 1824.

Etimología: *Para*: prefijo griego; cercano a; próximo a; al lado de. *Anomalo*: *ἀνώμαλος*, *inaequalis*: inusual; apartado ampliamente de la forma usual.

Diagnosis: labro horizontalmente proyectado respecto al clípeo, élitros con borde membranoso en márgenes laterales, pronoto con margen anterior y posterior completo, espiráculos abdominales distales no situados sobre la sutura pleural, antenas generalmente con nueve artejos, protibias bidentadas (raramente unidentadas o tridentadas), espina protibial interna subapical, mesometaesternón sin proyección notable y con sutura bien marcada, parámetros y pieza basal no fusionados (Morón, 1997; Jameson *et al.*, 2003; Ramírez-Ponce y Morón, 2009). Las especies de este género se caracterizan por tener una talla de pequeña a mediana, entre 7 y 30 mm, su aspecto corporal generalmente es robusto (aunque hay algunas especies esbeltas como las del grupo *antennata*), de forma ovalada y cuerpo convexo. Generalmente presentan tonos de color amarillento, rojizo, verdoso, negro e incluso metálico, además de una gran variedad de patrones de pigmentación en muchas especies. El dimorfismo sexual es limitado, manifestándose principalmente en las uñas pro y mesotarsales (más anchas y curvas en el macho), el engrosamiento del borde apical de la placa anal (ausente en las hembras) y en algunos casos en la longitud de la maza antenal (más grande en el macho).

***PARANOMALA (PARANOMALA)* Casey, 1915**

(Figura 48)

Especie tipo: *Melolontha marginata* Fabricius, por la presente designación.

Diagnosis. Margen posterior del pronoto sutilmente marcado, margen anterior del pronoto completo. Espacio intercoxal del mesoesternón amplio; proyección alcanzando el ápice de las mesocoxas. Cápsula genital masculina notablemente angulada y tecto reducido hacia el ápice; saco interno del edeago tubular, con espinas o proyecciones conspicuas.

Especies confirmadas. *P. marginata* (Fabricius), *P. marginicollis* Bates, *P. valdecostata* Bates, *P. granulipyga* Bates, *P. nitescens* Bates.

Comentarios. Podemos considerar que dentro del esquema filogenético de la tribu este taxón marca el inicio del género e incluye a la especie tipo. Previamente habían sido consideradas como transicionales entre *Paranomala* y *Callistethus*, e incluso citadas como *Spilota* (Frey, 1968). Se distinguen de *Callistethus* por el cuerpo no deprimido, la ausencia de la larga proyección mesometaesternal y de la reducción de los protarsos anteriores, el abrupto ensanchamiento mesial de las meso y metatibias, la abundante y variable puntuación y escultura de todo el cuerpo.

***PARANOMALA (IUBA)* nuevo subgénero**

(Figura 49)

Especie tipo: *Paranomala sylphis* Bates, 1888. Por la presente designación.

Diagnosis. Prementón plano, notable vestidura dorsal, desde la frente, pronoto, élitros y el prepigidio y pigidio; vestidura del margen elitral con setas largas y continuas, ausencia de fosetas laterales del pronoto; costillas elitrales ligeramente desarrolladas; lóbulo basal del ala metatorácica reducido y éstas con la pigmentación uniformemente oscurecida.

Especies. Hasta ahora confirmadas *P. sylphis* Bates, *P. eucoma* Bates y *P. semitonsa* Bates.

Comentarios. Propuesto originalmente por Machatschke con seis especies es posible que se trate de un grupo natural ya que las descripciones de las otras especies también hacen referencia a una de las más conspicuas peculiaridades de este grupo, la notable vestidura dorsal corta y densa.

***PARANOMALA (BLATTITIA)* nuevo subgénero**

(Figura 50)

Especie tipo: *Anomala cincta* Say, 1835: 181, por la presente designación.

Diagnosis. Mayor anchura posterior del pronoto respecto a la mesial, ángulos posteriores del pronoto redondeado-obtusos; protibias tridentadas; élitros ensanchados hacia el ápice y con callos humerales considerablemente desarrollados; 2da y 3er estrías no completamente

definidas; bordes laterales de los élitros no escotados; margen externo del radio anterior 3 expuesto; lóbulo basal de las alas metatorácicas continuo con la vena; parámetros unidos con la placa ventral.

Especies. Hasta ahora confirmadas *P. cincta* Say, *P. polichalca* Bates, *P. violacea* Burmeister, *P. sulcans* Bates y *P. plurisulcata* Bates.

Comentarios. Originalmente Machatschke lo propuso con nueve especies aunque por los resultados obtenidos se trata de un grupo no monofilético en su designación original.

Grupo CINCTA

Diagnosis. Segunda estría elitral difusa en los dos tercios anteriores; anchura basal del escutelo menor a tres veces la humeral; talla mediana, menor a 16 mm; coloración dorsal variable, pronoto violáceo y élitros amarillento o violáceo.

Especies. Confirmadas *P. cincta* Say, *P. polichalca* Bates, y *P. plurisulcata* Bates.

Comentarios. La cápsula genital masculina es muy uniforme y simple, caracterizada por la pieza basal corta y el ápice de los parámetros abiertos en su porción distal.

Grupo VIOLACEA nuevo grupo

Diagnosis. Segunda estría elitral difusa solo en el primer tercio anterior; anchura basal del escutelo mayor a tres veces la humeral; Talla moderada a grande, mayor a 17 mm; coloración dorsal completamente violáceo.

Especies. *P. violacea* Burmeister y *P. sulcans*.

Comentarios. La cápsula genital masculina de *P. sulcans* presenta una de las más notables modificaciones respecto a la constante forma en las otras especies, siendo el tecto, los parámetros y la placa ventral extremadamente largos y ornamentados.

PARANOMALA (TERGUSTIGMA) nuevo subgénero

(Figura 51, 55)

Especie tipo: *Anomala donovani* Stephens, 1830: 226, por la presente designación.

Diagnosis. Coloración contrastante entre pronoto-escutelo y élitros; los primeros completamente marrón y los segundos amarillentos. Puntuación de estrías elitrales muy

discontinua, en grupos consecutivos de 2-4 unidades de color negro que destacan sobre la superficie más clara. Integumento elitral generalmente muy engrosado.

Especies. Conformado por especies de los grupos *calceata*, *donovani* y *validus* (sensu Machatschke, 1957, 1974), como *P. cuprocollis* Chevrolat, *P. bimaculata* Blanchard, *P. ochroptera* Bates, *P. sticticoptera* Blanchard, *P. donovani* Stephens, *P. flavipennis* Burmeister, *P. foraminosa* Bates, *P. atomogramma* Bates y *P. millephora* bates.

Comentarios. En este complejo de especies están representados tres grupos según las listas de Machatschke, donde sin embargo, las especies de los grupos *donovani* y *calceata* se encuentran mezcladas y no ha sido posible reconocer un patrón morfológico característico para separarlas como grupos por lo que preferimos tratarlas por el momento como miembros de un mismo grupo del subgénero *P. (Donovani)*.

Grupo DONOVANI

(Figura 51)

Diagnosis. Frente y clípeo no muy anchos; número de diámetros interoculares frontales menor a cuatro. Clípeo prominente en el área mesial. Lóbulo incisivo mandibular no sobreexposto del margen externo ni doblado. Dientes maxilares delgados, curvos y todos completamente libres.

Especies confirmadas: *P. donovani* Stephens, *P. sticticoptera* Blanchard, *P. atomogramma* Bates, *P. foraminosa* Bates, *P. millepora* Bates, *P. ochroptera* Bates.

Grupo CUPRICOLLIS nuevo grupo

(Figura 55)

Diagnosis. Frente y clípeo notablemente anchos; número de diámetros interoculares frontales mayor a 4. Clípeo completamente uniforme. Lóbulo incisivo mandibular muy desarrollado y doblado, sobreexposto del margen externo de la mandíbula. Dientes maxilares notablemente engrosados, rectos; los dos inferiores ventrales y medios unidos en la base.

Especies confirmadas: Hasta ahora ha sido posible examinar a detalle solo a *P. cupricollis* y *P. bimaculata*, aunque es posible que pertenezcan a este grupo otras especies que Machatschke asignó al grupo *validus*.

***PARANOMALA (MACUNDINA)* nuevo subgénero**

(Figura 53)

Especie tipo: *Anomala innuba* Fabricius, 1778: 22, por la presente designación.

Diagnosis. Se distinguen por la coloración oscurecida de la sutura elitral al igual que la base y ápice de las tibias meso y metatarsales y peculiar patrón de pigmentación elitral en manchas ondulantes transversales en la mitad y tercio posterior. El canto ocular angosto, espina protibial de los machos sobrepasando claramente el ápice interno de la protibia, forma mesial curva de la vena anal anterior de las alas metatorácicas, parámetros fusionados dorsalmente, con la superficie dorsal angulada longitudinalmente, placa ventral con el ápice notablemente recurvado posteriormente.

Especies confirmadas. *P. denticollis* Bates, *P. undulata* Melsheimer, *P. guatemalena* Bates y *P. eulissa* Bates.

Comentarios. Al igual que el anterior es un grupo fácilmente diagnosticable principalmente por la talla corporal, los patrones de pigmentación y la degadez del integumento elitral. Se ubicaron inicialmente ocho especies aunque sólo se han podido analizar a las tres especies que aparecen en el cladograma y se ha revisado la descripción de *P. eulissa* que se corresponde perfectamente en esta agrupación.

***PARANOMALA (GEMELLA)* nuevo subgénero**

(Figuras 52, 53, 56-59)

Especie tipo: *Anomala gemella* Say, 1835: 181, por la presente designación.

Diagnosis. Protibias sutil o marcadamente tridentadas; metatarsos cortos, los 5 similares o un poco mayores que la metatibia; cápsula genital masculina con la zona de contacto entre la pieza basal y el tecto con bordes prominentes, separación bien marcada.

Especies confirmadas. *P. inconstans* Burmeister, *P. hoepfneri* bates, *P. megalops* Bates, *P. terroni* Morón y Nogueira, *P. terronoides* Morón y Nogueira, *P. flavilla* Bates, *P. zaragozai* Ramírez-Ponce Un buen número de especies de varios grupos propuestos por Machatschke (1957, 1972) podrían incorporarse pero es necesario un análisis más completo de ejemplares afines a este linaje para proporcionar una adecuada delimitación del mismo.

Comentarios. Este subgénero representa sin lugar a dudas al más complejo y diverso taxón de *Paranomala* pues en el quedan incluidos varios conjuntos de especies notablemente contrastantes y heterogéneos. Presentan una amplia variación morfológica en tamaño, patrones de pigmentación, uñas, y forma y disposición de la cápsula genital masculina. Machatschke (1972) incluyó a 27 especies en el grupo *gemella* pero de acuerdo a los presentes resultados, el taxón incluye a representantes de otros grupos de especies como el de *antennata*.

Grupo SUBAENEA

(Figura 54)

Diagnosis. Textura del clípeo y frente punteada; la posición del prementón superior respecto al mentón; espolones apicales mesotibiales rectos; estrías elitrales bien marcadas, definidas por conspicuos surcos profundamente punteados cuyo tamaño es similar al de los puntos de la superficie elitral; élitros si costillas; forma basal de la epipleura escotada; longitud cranial del radio posterior 2 extendida; pigmentación alar metatorácicas contrastante; similar anchura mesial del 2° y 5° terguitos; coloración del pronoto con manchas irregulares. Talla pequeña.

Especies confirmadas. *P. subaenea* Nonfried y *P. histrionella* Bates.

Comentarios. Sólo se han podido analizar a dos de las tres especies originalmente propuestas por Machatschke para este grupo que conforman un conjunto fácilmente reconocible.

Grupo *TERRONI*

(Figura 52)

Diagnosis. Superficie del basiestipe plana; vestidura del prementón glabra; superficie de la frente cóncava; ojos grandes; la superficie del pronoto irregular; ambos espolones metatibiales masculinos redondeados; margen elitral con setas largas y continuas; forma del perfil basal de la epipleura escotada; costados de los terguitos bicolor; disposición distal de los parámetros como pinzas; cápsula genital masculina con la pieza basal muy larga; apodema de la falobase desarrollado mesialmente sobre la pieza basal; forma lateral de los parámetros con la mitad apical totalmente prolongada; coloración de élitros con manchas ondulantes transversales en la mitad y tercio posterior.

Especies confirmadas. *Paranomala terroni*, Morón y Nogueira, 1998; *Paranomala terronoides* Morón y Nogueira, 2002, *Paranomala techacapana* Morón y Nogueira, 2002, *Paranomala ayjikala* Morón y Nogueira, 2002 y *Paranomala picturella* Morón y Nogueira, 2002.

Comentarios. Las afinidades de este grupo de especie son bastante claras con el grupo *megalops*, siendo la conformación general de la cabeza la estructura donde se presentan las más claras sinapomorfias.

Grupo *MEGALOPS*

Diagnosis. Uñas protarsales internas con el denticulo superior espiniforme y más pequeño que el inferior. Pronoto con la superficie uniforme. Maza antenal considerablemente más larga que el escapo, pedicelo y funículo juntos, curvada; meso y metatarsos con abundantes setas en los bordes distales. Cápsula genital masculina con la pieza basal similar o más corta que el tecto; apodema de la falobase situado en la base. Placa ventral compleja, con prominencias y/o proyecciones. Parámetros distalmente aguzados, dorso-ventrales.

Especies confirmadas. *P. trapezifera* Bates y *P. megalops* Bates.

Comentarios. La presencia de las abundantes setas en los bordes distales de los meso y metatarsos y la constitución general de los parámetros distalmente dispuestos dorso-ventralmente se comparten con ejemplares de África y Sur de Asia. Es posible que la

distribución del género *Paranomala* Casey incluya especies con afinidad al hemisferio sur; África e India, tal como fue planteado en Ramírez-Ponce y Morón (2009).

PARANOMALA (CHELILABIA) nov. comb. nuevo subgénero

(Figura 56)

Especie tipo: *Chelilabia phiniphaga* (Morón y Nogueira, 1998). Por monotipia.

Etimología: Del griego antiguo *Chēlē*, partido o hendido, y del latín *labia*, labios. Labios hendidos o partidos (Morón y Nogueira, 1999).

Diagnosis. Protibias bidentadas. Uñas protarsales internas y mesotarsales externas con el denticulo superior notablemente más largo que el inferior. Labro y tercio distal de las mandíbulas ampliamente expuestas frente al clípeo, con el borde anterior profundamente escotado. Maxila con cinco dientes.

Especies confirmadas. *Paranomala (Chelilabia) phiniphaga* (Morón y Nogueira, 1998).

Comentarios. Esta especie originalmente descrita como un nuevo género presenta extremas modificaciones en todas las estructuras de la boca, inicialmente interpretadas como una adaptación para la ingesta especializada de acículas de especies de *Pinus*. A pesar de esto, el seguir considerándola como un género diferente implicaría subdividir drásticamente a *Paranomala* en otros géneros según los criterios taxonómicos de la metodología cladista (Wiley, 1979).

PARANOMALA (BUCAPHALLANUS) nuevo subgénero

(Figura 57)

Especie tipo: *Paranomala castaniceps* (Bates, 1888), por la presente designación.

Diagnosis. Área molar mandibular excavada, irregular y sin quillas; tres dientes maxilares, con la reducción de los posteriores; bifurcación superior de la uña protarsal interna vestigial, forma similar de las uñas pro y mesotarsales; denticulo del quinto protarsomero reducido; sutura elitral no elevada; bordes laterales elitrales planos; abundante vestidura

gruesa y corta en el propigidio; borde laterales de los esternitos con conspicuos pliegues; coloración negra mate o castaña uniforme.

Especies confirmadas. *Paranomala castaniceps* Bates, *Paranomala capito* Ohaus y otras seis especies inéditas (Ramírez-Ponce y Morón, enviado).

Comentarios. Este grupo fue nombrado por Machatschke como *capito* aludiendo al considerable tamaño de la cabeza de la especie homónima, sin embargo, la otra especie, *castaniceps*, no tiene la cabeza tan grande y fue la primera en describirse. Presenta características únicas en todo el cuerpo y algunas otras peculiares compartidas con *Chelilabia* y otras especies de *P. (Gemella)*. La revisión de una amplia muestra de especies de este taxón ha permitido reconocer a seis nuevas especies distribuidas en los principales sistemas montañosos ubicados entre Arizona y el Istmo de Tehuantepec.

***PARANOMALA (PULVINCOLA)* nuevo subgénero**

(Figura 62, 63)

Especie tipo: *Anomala antennata* Schaeffer 1906, por la presente designación.

Diagnosis. Protibias bidentadas, anchas, con los dentículos notablemente agudos; denticulo del quinto protarso de forma aguda. Clípeo con borde anterior notablemente elevado; ojos muy prominentes. Antena mucho más larga que el escapo, pedicelo y funículo juntos. Área mandibular vestigial; lacinia maxilar reducida, epifaringe reducida y ampliamente separada de la región esclerotizada del labro; prementón muy angosto en el ápice. Pronoto con ángulos anteriores redondeados. Élitros con estrías definidas por líneas simples, sin puntuación, apariencia de la superficie estriada-crenulada. Metatibia notablemente ensanchada gradualmente hacia el ápice. Margen distal de la placa pigidial sin borde. Cápsula genital masculina sin placa ventral; reducción notable de los escleritos asociados del *spiculum gastrale*.

Especies confirmadas. *P. antennata* Schaeffer, *P. attenuata* Bates, *P. suavis* Potts, *P. carinifrons* Bates Potts, *P. kanei* Potts, *P. adscita* Robinson, *P. hardyorum* Potts y *P. imperialis* Potts, *Paranomala centralis* LeConte, *Paranomala clypealis* Schaeffer, *Paranomala delicata* Casey, *Paranomala peninsularis* Schaeffer, *P. carlsoni* Hardy, *P.*

atenuatta Bates, *P. carinifrons* Bates, *P. rizotrogoides* Bates, *P. parvula* Horn, *P. moquina* Casey.

Comentarios. Este clado pertenece al grupo que Machatschke denominó como *antennata*, aunque siguiendo el criterio de la elección del nombre por la especie que represente las características más distintivas del grupo, este nombre sería aplicado a un conjunto más reducido de especies que presentan modificaciones peculiares no solo en las antenas, sino también en las patas, uñas, cabeza y estructuras bucales. Machatschke incluyó inicialmente 25 especies. *P. rhizotrogoides* Blanchard pertenezca a este taxón así como también que la diversidad de este grupo sea considerablemente mayor pues algunas especies mexicanas de ambientes arenosos presentan modificaciones típicas de estas especies. Si bien, todas estas especies presentan rasgos morfológicos en general similares al igual que sus hábitos y distribución en zonas secas y arenosas del norte de México y sur de Estados Unidos, es posible reconocer en este clado a tres o cuatro grupos perfectamente diagnosticables que presentan una serie de modificaciones en sus estructuras bucales hasta la reducción completa de las mismas y notable diferencia en la proporción corporal, longitud de las patas y desarrollo de la maza antenal, tal como a continuación se hace el tratamiento de uno de éstos.

Grupo *PARVULA*

Diagnosis. Las principales características morfológicas del grupo *parvula* son el clipeo de forma redondeado o parabólico y sin engrosamiento de borde anterior, ojos pequeños, tamaño del área molar mandibular pequeña, borde externo mandibular semi-recto, basiestipe con la textura lisa, labro de forma subtrapezoidal, con el área mesial plana, deprimida y los lóbulos laterales sin rebordes, lacinia maxilar estirada y con los dientes muy delgados y largos, dispuestos notablemente hacia el frente, pronoto con el borde posterior redondeado y con un surco medio longitudinal, forma aguda de los dietes protibiales, uñas metatarsales internas rectas y la coloración de la sutura elítral ligeramente oscurecida.

Especies confirmadas. *Paranomala parvula* Burmeister, 1844 y *Paranomala clypealis* Schaeffer, 1907.

Comentarios. Con la posición de *P. clypealis* como la especie hermana de *P. parvula* se confirma el planteamiento realizado en los estudios de maestría donde se sinonimizó el género propuesto *Anomalacra* Casey (1915) para esta especie.

7.2.1. Caracteres diagnósticos supraespecíficos en *Paranomala*.

El comportamiento de los caracteres y su distribución entre los taxones a nivel supraespecífico dentro del género *Paranomala* es considerantemente diferente respecto a lo expuesto para el caso de los caracteres taxonómicamente informativos a nivel de géneros, debido entre otras cosas, a una gran variación morfológica dentro de *Paranomala* que destaca considerablemente en toda la tribu en América. Así, en *Paranomala* encontramos una mayor variación de expresión morfológica en los apéndices orales, las uñas, la forma y tamaño de las antenas, la forma del abdomen y en general, en lo referente a caracteres morfométricos (Figs. 46, 47).

Para algunos caracteres merísticos los patrones de expresión resultaron evidentes para la comparación entre géneros como es en el caso de la puntuación del pronoto (Fig. 46), donde es muy clara la separación de *Paranomala* (americana) de *Mimela* y *Anomala* (oriental y paleártica respectivamente), donde la densidad y tamaño de la puntuación es mucho mayor en estos dos últimos géneros.

En otros caracteres los patrones de expresión morfológica se expresaron en los conjuntos supraespecíficos dentro del género *Paranomala*, por ejemplo, mientras algunas especies muestran ojos muy pequeños (subgénero *Bucaphallanus*), otro grupo presenta el clipeo elongado (subgénero *Antennata*) (Fig. 47).

Además de las estructuras bucales, las uñas, antenas y abdomen, otros como la puntuación dorsal, la coloración, vestidura, forma de la cabeza, configuración de la cúpula genital masculina, forma y proporciones de la metatibia y metatarsos demostraron ser

importantes taxonómicamente para la asociación y diagnóstico de los grupos naturales dentro de *Paranomala*.

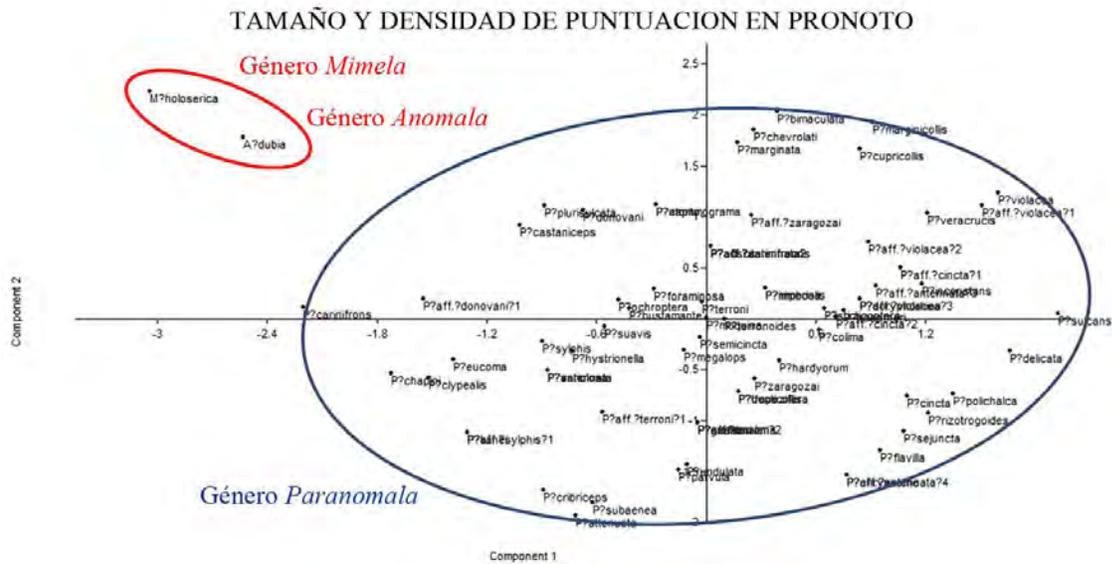


Figura 46. Análisis de componentes principales con dos variables (tamaño y densidad de puntuación en pronoto) a partir de una matriz de correlación.

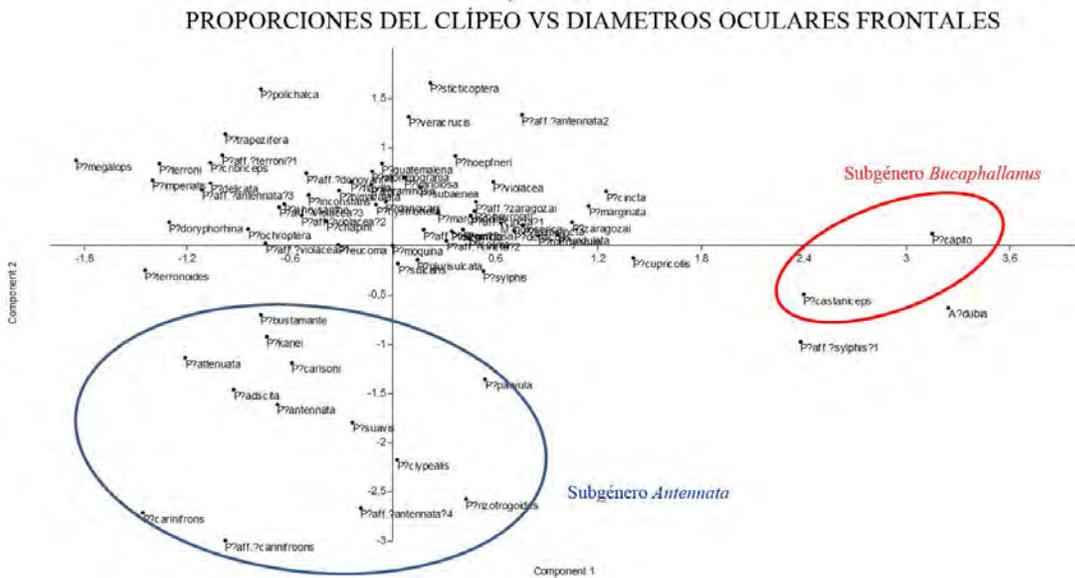
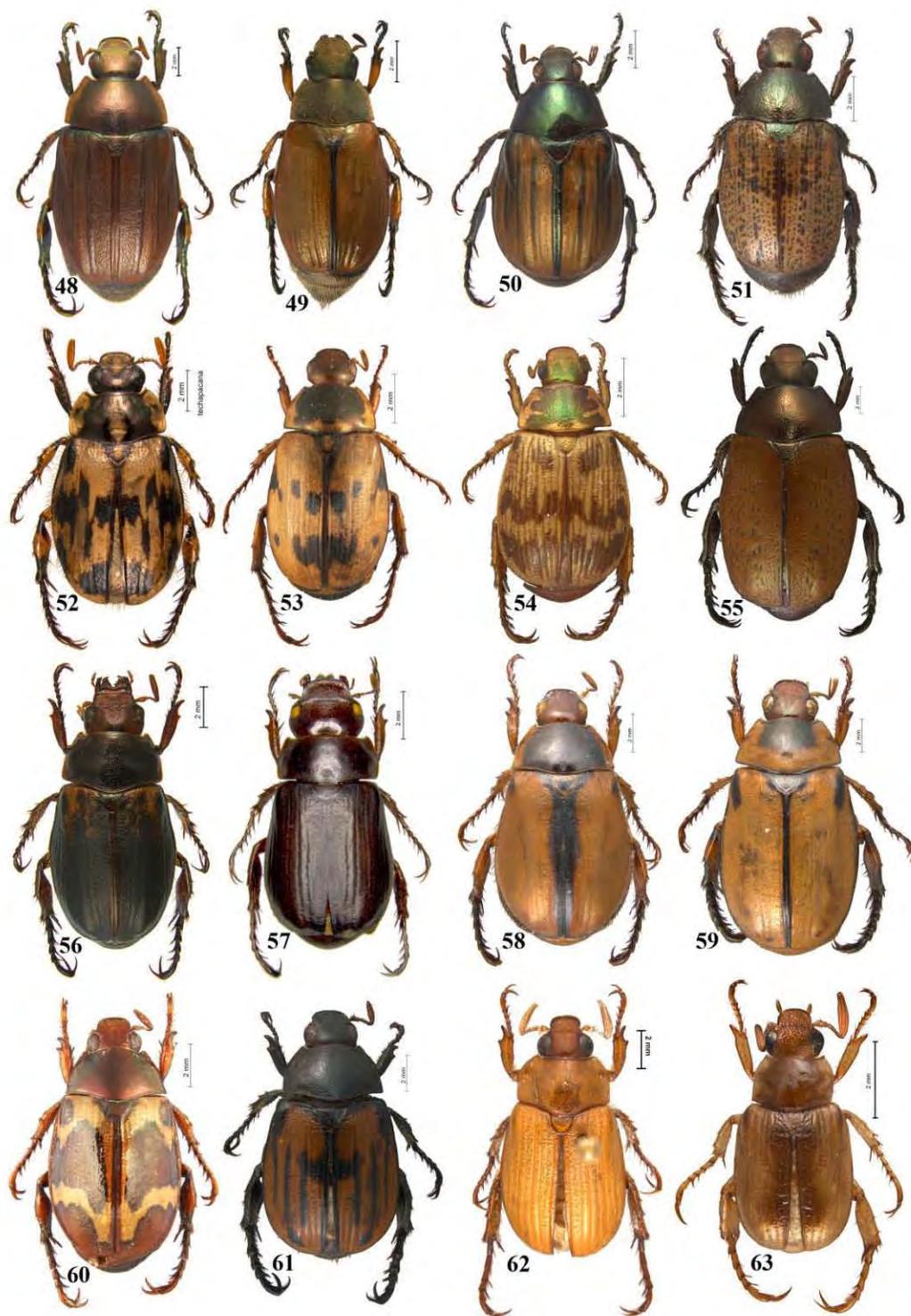


Figura 47. Análisis de componentes principales con dos variables (proporciones del clípeo y número de diámetros interoculares frontales) a partir de una matriz de varianza-covarianza.



Figuras 48-63. Aspecto dorsal de especies de *Paranomala* spp. 48. *P. (Paranomala)*, 49. *P. (Sylphis)*, 50. *P. (Cincta)*, 51. *P. (Donovani)*, 52. *P. (Gemella)* grupo *terrioni*, 53. *P. (Gemella)* grupo *innuba*, 54. *P. (Gemella)* grupo *subaenea*, 55. *P. (Donovani)* grupo *validus*, 56. *P. (Chelilabia)*, 57. *P. (Bucaphallanus)*, 58. *P. (Gemella)* grupo *gemella*, 59. *P. (Gemella)* grupo *gemella*, 60. *P. doryphorina* (*incertae sedis*), 61. *P. chapini* (*incertae sedis*), 62. *P. (Antennata)*, y 63. *P. (Antennata)*.

7.2.2. Clave para la determinación de los subgéneros y grupos de especies de *Paranomala* Casey de norte y Centroamérica (incluyendo las especies no consideradas en alguna agrupación subgenérica)

- 1 Pronoto con margen posterior incompleto o ausente. Espacio intercoxal del mesoesternón amplio; proyección alcanzando el ápice de las mesocoxas. Cápsula genital masculina notablemente angulada y tecto más estrecho hacia el ápice; saco interno del edeago tubular, con espinas o proyecciones conspicuas.....*Paranomala (Paranomala)* Ramírez-Ponce y Morón
- 1' Pronoto con el margen posterior completo. Espacio intercoxal del mesoesternón amplio o reducido pero sin la proyección conspicua. Cápsula genital masculina no angulada y tecto con grosor uniforme; saco interno del edeago simple, membranoso u ornamentado con placas latero-apicales estriadas.....2
- 2 Espacio intercoxal del mesoesternón amplio, proyección mesometaesternal desarrollada solo como una prominencia redondeada.....3
- 2' Espacio intercoxal del mesoesternón estrecho, proyección mesometaesternal ausente....6
- 3 Sutura mesometaesternal imprecisa en el área mesial. Forma de la seta externa del quinto metatarsómero espiniforme. Coloración ventral variable amarillo-verdoso con reflejos metálicos.....*P. semicincta* Bates
- 3' Sutura mesometaesternal gruesa y definida en toda su extensión. Forma de la seta externa del quinto metatarsómero setiforme. Coloración ventral uniforme oscuro-violáceo.....4
- 4 Carina del metafémur completa, definida por una línea setiforme continua. Estrías elitrales bien definidas. Capsula genital masculina con longitud de la pieza basal similar a la del tecto; parámetros y pieza basal libres.....*P. chapini*
- 4' Carina del metafémur incompleta o ausente, sólo marcada por puntuación setiforme discontinua. Segunda estría elitral incompleta. Capsula genital masculina con longitud de pieza basal notablemente menor que la del tecto; parámetros y pieza basal unidos*Paranomala (Blattitia)* Ramírez-Ponce y Morón.....5
- 5 Protibias bidentadas. Segunda estría elitral difusa sólo en el primer tercio anterior. Anchura basal del escutelo mayor a tres veces la humeral. Tamaño moderado a grande,

mayor a 17 mm. Coloración dorsal completamente violáceo.....*P. (Blattitia)* grupo

VIOLACEA

- 5` Protibias tridentadas. Segunda estría elitral difusa en los dos tercios anteriores. Anchura basal del escutelo menor a tres veces la humeral. Tamaño mediano, menor a 16 mm. Coloración dorsal variable, pronoto violáceo y élitros amarillento o violáceo.....*P. (Blattitia)* grupo **CINCTA**
- 6 Ángulos posteriores del pronoto agudos. Patrón de coloración elitral con manchas bien definidas de tono pardo rojiza sobre fondo amarillento.....*Paranomala (Doryphorina)* Ramírez-Ponce y Morón
- 6` Ángulos posteriores del pronoto redondeados o rectangulares. Patrón de coloración elitral ausente o con manchones variables o franjas ondulantes oscuras o cafés.....7
- 7 Vestidura abundante, densa y conspicua en pronoto, escutelo, élitros y patas. Puntuación amplia, profunda e irregular en casi todo el cuerpo, muy notable en frente, pronoto, escutelo y élitros.....*Paranomala (Iuba)* Ramírez-Ponce y Morón
- 7` Vestidura ausente o muy escasa, pequeña y dispersa en el dorso, apreciable solo mediante microscopio. Puntuación variable pero no irregular.....8
- 8 Coloración contrastante entre pronoto-escutelo y élitros; los primeros completamente marrón y los segundos amarillentos. Puntuación de estrías elitrales muy discontinua, en grupos consecutivos de 2-4 unidades, de color negro que destacan sobre la superficie.....*Paranomala (Tergustigma)* Ramírez-Ponce y Morón.....9
- 8` Coloración variable pero no contrastante entre pronoto-escutelo y élitros, el pronoto puede tener una gran mancha central pero los bordes del mismo color que los élitros. Puntuación de estrías elitrales no discontinua ni en grupos consecutivos, de color no contrastante con la superficie.....10
- 9 Frente y clípeo notablemente anchos; número de diámetros interoculares frontales mayor a 4. Clípeo completamente uniforme. Lóbulo incisivo mandibular muy desarrollado y doblado, sobreexposto del margen externo de la mandíbula. Dientes maxilares notablemente engrosados, rectos; los dos inferiores ventrales y medios unidos en la base.....*P. (Tergustigma)* grupo **VALIDUS**

- 9` Frente y clípeo no muy anchos; número de diámetros interoculares frontales menor a 4. Clípeo prominente en el área mesial. Lóbulo incisivo mandibular no sobreexposto del margen externo ni doblado. Dientes maxilares delgados, curvos y todos completamente libres.....*P. (Tergustigma)* grupo **DONOVANI**
- 10` Dientes maxilares modificados. Coloración dorsal castaño uniforme o pardo oscuro rojiza variable.....**11**
- 10` Dientes maxilares completamente desarrollados. Coloración dorsal amarillenta predominante, con o sin patrones de manchas oscuras en pronoto y/o élitros.....**13**
- 11` Maxila con cinco dientes. Uñas protarsales internas y mesotarsales externas claramente bífidas. Borde anterior del labio sin abundantes sedas en forma de cepillo. Bordes laterales de los esternitos abdominales sin una franja de sedas conspicua ni pliegues en forma de crestas.....**12**
- 11` Maxila con tres dientes. Uñas protarsales internas y mesotarsales externas simples, solo Con un pequeño denticulo superior. Borde anterior del labio con abundantes sedas en forma de cepillo. Bordes laterales de los esternitos abdominales con una franja conspicua de densas sedas amarillentas sobre pliegues conspicuos en forma de crestas.....*Paranomala (Bucaphallanus)* Ramírez-Ponce y Morón
- 12` Protibias bidentadas. Uñas protarsales internas y mesotarsales externas con el denticulo superior notablemente más largo que el inferior. Labro y tercio distal de las mandíbulas ampliamente expuestos frente al clípeo, con el borde anterior profundamente escotado. Labio con el borde anterior amplia y profundamente escotado.....*Paranomala (Chelilabia)* Morón y Nogueira
- 12` Protibias tridentadas. Uñas protarsales internas y mesotarsales externas con el denticulo superior similar que el inferior. Labro y mandíbulas casi completamente oculto debajo del clípeo, con borde anterior sinuado. Labio con el borde anterior ligeramente sinuado.....*Paranomala zaragozai* Ramírez-Ponce y Morón
- 13` Metatibias ligera o notablemente ensanchadas en el área mesial y el ápice. Uñas meso y metatarsales notablemente arqueadas. Maza antenal variable pero no mucho más larga que el escapo, pedicelo y funículo juntos. Labio con el borde anterior de anchura similar a la de la base. Mandíbulas tridentadas. Lacinia maxilar desarrollada. Clípeo

- con el borde anterior ligera o moderadamente elevado. Extremo distal de la placa anal con borde prominente.....14
- 13` Metatibias gradualmente ensanchadas hacia el ápice. Uñas meso y metatarsales casi rectas. Maza antenal mucho más larga que el escapo, pedicelo y funículo juntos. Labio con el borde anterior más angosto que la base. Mandíbulas bidentadas. Lacinia maxilar reducida. Clípeo con el borde anterior notablemente elevado. Extremo distal de la placa anal sin borde prominente, lisa.....***Paranomala (Pulvincola)*** Ramírez-Ponce y Morón.....18
- 14 Protibias claramente bidentadas. Metatarsos largos, los 5 claramente más largos que la metatibia. Capsula genital masculina con la zona de contacto entre la pieza basal y el tecto si evidencia de pliegues o membranas.....***Paranomala (Macundina)*** Ramírez-Ponce y Morón
- 14` Protibias sutil o marcadamente tridentadas (excepto en *P. clypealis*). Metatarsos cortos, los 5 similares o un poco mayores que la metatibia. Cápsula genital masculina con la zona de contacto entre la pieza basal y el tecto con bordes prominentes, separación bien marcada.....***Paranomala (Gemella)*** Ramírez-Ponce y Morón.....15
- 15 Longitud del 4° artejo antenal más de 4 veces mayor que el 5°. Frente reducida y ojos prominentes; número de diámetros interoculares frontales menor a 2.5. Clípeo con el margen anterior pronunciadamente elevado.....16
- 15 Longitud del 4° artejo antenal menor a 4 veces la longitud del 5°. Frente amplia y ojos pequeños o moderados; número de diámetros interoculares frontales mayor a 3. Clípeo con el margen anterior débilmente elevado.....17
- 16 Uñas protarsales internas con ambos dentículos similares. Pronoto con la superficie irregular. Cápsula genital masculina con la pieza basal mucho más larga que el tecto; apodema de la falobase situado hacia la zona mesial. Placa ventral simple, sin proyecciones ni prominencias. Parámetros distalmente delgados, verticales y curvados.....***P. (Gemella)*** grupo **TERRONI**
- 16` Uñas protarsales internas con el dentículo superior espiniforme y más pequeño que el inferior. Pronoto con la superficie uniforme. Cápsula genital masculina con la pieza basal similar o más corta que el tecto; apodema de la falobase situado en la base.

Placa ventral compleja, con prominencias y/o proyecciones. Parámetros distalmente aguzados, dorso-ventrales, no curvados.....*P. (Gemella)*
grupo **MEGALOPS**

17 Clípeo notablemente más ancho que largo. Protibias con el denticulo superior obtuso y muy ancho desde su base. Lacinia maxilar con los dientes variables pero no muy delgados ni notablemente curvos. Labro angosto y sinuado, con la zona mesial delgada. Pronoto sin surco medio longitudinal.....*P. (Gemella)* grupo **GEMELLA**

17' Clípeo incrementado, casi tan largo como ancho. Protibias con el denticulo superior aguzado, delgado y muy curvo desde su base. Lacinia maxilar con los dientes delgados, muy largos y curvos. Labro ancho y trapezoidal, con la zona mesial ancha. Pronoto con surco medio longitudinal.....*P. (Gemella)* grupo **PARVULA**

18 Espolón protibial reducido, no alcanzando el borde interno del ápice protibial. Ángulos anteriores del pronoto proyectados. Segundo denticulo protibial desarrollado.....**19**

18' Espolón protibial notablemente largo, alcanzando los 2/3 anteriores del protarsomero proximal. Ángulos anteriores del pronoto redondeados, no proyectados. Segundo denticulo protibial no desarrollado.....*P. (Pulvincola)*
attenuata Bates

19 Protibia claramente bidentada, ancha y con los lóbulos muy desarrollados y agudos. Uñas protarsales internas y mesotarsales externas con el denticulo superior desarrollado. Tamaño pequeño, entre 6 y 12 mm.....*P. (Pulvincola)* grupo **ANTENNATA**

19' Protibia sutilmente tridentada, no muy ancha y con los lóbulos redondeados. Uñas Protarsales internas y mesotarsales externas con el denticulo superior desarrollado. Tamaño medio, mayor a 12 mm.....*P. (Pulvincola)* *carinifrons*
Bates

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Análisis filogenéticos

Respecto a los resultados del presente análisis en comparación con el trabajo previo de Ramírez-Ponce y Morón (2009), resulta interesante notar el reacomodo de *Leptohoplia* dentro de *Paranomala*. Es muy probable que la posición del clado *Anomala carlsoni* + *Leptohoplia testaceipennis* fuera del grupo de las especies de “*Anomala* Americanas” en el trabajo citado se deba a la similitud entre caracteres morfológicos algo imprecisos y homoplasias entre este clado y los géneros *Dilophochila* y *Blitopertha*, como la superficie plana del clípeo, forma media de la sutura frontoclipeal recta, ausencia de cuello en el lóbulo incisivo mandibular, textura del prementón lisa, bifurcación de la uña mesotarsal externa masculina profunda y estrecha, y placas del *spiculum gastrale* grandes).

En contraparte, los caracteres que comparten con *Anomala tenera* Casey son mucho más y mejor expresados y serían más difícil de adquirirlos en eventos evolutivos independientes (forma semiredondeada del clípeo en vista dorsal, ángulos anteriores del clípeo no proyectados, tamaño reducido de la región genal postocular, forma redondeada del ojo en vista dorsal y lateral, porción anterior del ojo visible delante del canto ocular, tamaño moderado de la puntuación en la frente y clípeo, basiestipe más largo que ancho, textura del basiestipe lisa, superficie del mentón uniforme, forma redondeada-obtusa de los ángulos posteriores del pronoto, longitud notablemente mayor del espolón mesotibial interno respecto al externo en machos, estrías elitrales débilmente marcadas, epipleura corta, callos apicales elitrales discretos, parámetros más largos que el tecto, callos laterales del tecto ausentes, longitud similar entre el tecto y la pieza basal y placa ventral no evidente).

Los presentes análisis filogenéticos muestran congruencia con respecto a los de Ramírez-Ponce y Morón (2009) respecto a las afinidades genéricas, sin embargo, existen algunas discrepancias referente a la ubicación de algunos taxones cuya más adecuada explicación sería por el efecto del tamaño de muestra y su influencia positiva en la

definición, estabilidad y relación de los taxones. El presente análisis representa un incremento en el tamaño de muestra de más del 30 %, además de que se realizaron análisis más exhaustivos con la implementación de nuevas estrategias de búsqueda basadas en nuevas tecnologías y pesos implicados.

La inclusión de *P. micans* en este segundo análisis permitió definir un conjunto de sinapomorfias entre ésta especie y *P. xantholea* y en un clado fuera de *Paranomala*, así mismo, el incremento de especies representantes del grupo previamente denominado como *antennata* por Machatschke (1957, 1972), influyó para una mejor asociación el género *Leptohoplia* y especies afines, y ubicándolas dentro de *Paranomala*, dentro del cual, es posible observar una completa serie de modificaciones graduales en la frente, ojos, antenas, estructuras bucales, patas y abdomen que inician en integrantes del subgénero *Gemella*, por lo que esta posición dentro de *Paranomala* es más coherente.

Respecto a los dos cladogramas expuestos del presente trabajo, es fácil reconocer de igual forma una gran congruencia, al definirse los mismos géneros, en con las mismas relaciones, con excepción de *P. (Paranomala)* que se mezcla con las especies de *Callistethus* en los análisis menos exhaustivos. Sin embargo, dentro de *Paranomala* se logran definir los mismos subgéneros y grupos de especies.

Los cladogramas obtenidos indican que el género *Paranomala* es polifilético, por un lado, varias especies consideradas con ciertas dudas como integrantes de *Paranomala* se ubican dentro linajes distantes, debiendo proponer nuevos arreglos taxonómicos, mientras que otros géneros se incluyen dentro de *Paranomala*, validando diversas opiniones sobre la naturaleza heterogénea de este género y sobre la falta de consenso sobre los criterios morfológicos útiles para las delimitaciones y diagnosis taxonómicas.

8.2. Cambios nomenclaturales

Ha sido necesario reinterpretar los criterios taxonómicos para definir los límites taxonómicos y las relaciones de los taxones genéricos de anomalini americanos y de los grupos supraespecíficos de *Paranomala* considerando las situaciones de parafilia y polifilia en las topologías de los cladogramas.

Ha sido importante conocer que a pesar de la naturaleza compleja del taxón, dentro de los clásicos esquemas clasificatorios existe una tendencia a conservar e a varios grupos, aun cuando haya sido necesario hacer cambios a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica y la reubicación de taxones dentro de otras entidades. Considerando que estas obras siguieron propósitos diferentes respecto a la extensión del grupo a tratar y a la zona de estudio para la cual fue designada, parece que la gran mayoría de estas discordancias se deben a una sobrevaloración de las estructuras diagnósticas que validarían la generación de nuevos grupos al considerar una sola estructura (v.g. vinculación de *Anomalacra* con *Anisoplia* o la propuesta de *Strigodermella* o *Lamoana*) o por el desconocimiento de formas intermedias (v.g. *Chelilabia*, *Leptohoplia*, etc.), o bien, por el desconocimiento de los ejemplares tipo, que en caso contrario, el reconocimiento de formas intermedias indicarían cambios pequeños y una mejor asociación de éstos taxones dentro de otros ya conocidos.

Se han detectado también algunas ideas previas sobre afinidades de taxones, incluso con linajes del Viejo Mundo, y se han ubicado mejor muchos taxones bajo un criterio de una clasificación de grupos naturales, examinando, valorando y ubicado mejor el nivel de acción que tienen ciertos caracteres para definir y asociar grupos a diferentes niveles taxonómicos. Los cambios nomenclaturales realizados son, la descripción del nuevo género “*Xochicotlia*” formado por dos especies ubicadas en *Paranomala*, la transferencia de *Paranomala villosella* al género *Strigoderma*, la transferencia de los géneros *Chelilabia* y *Leptohoplia* como subgéneros de *Paranomala*, así como la descripción de los nuevos subgéneros *Blattitia*, *Tergustigma*, *Macundina*, *Gemella*, *Bucaphallanus*, *Pulvincola* y la redefinición de los grupos de especies *violácea*, *cincta*, *donovani*, *cupricollis*, *subaenea*, *terroni*, *megalops* y *parvula*.

Dentro del arreglo supraespecífico de *Paranomala* existen grupos fáciles de trabajar debido a que expresan características fácilmente reconocibles y a que en general son poco diversos, como el caso de los subgéneros *P. (Paranomala)*, *P. (Iuba)*, *P. (Blattitia)* y *P. (Macundina)*, mientras que otros como *P. (Gemella)* y *P. (Pulvincola)* representan taxones muy heterogéneos y diversos incluyendo taxones previamente considerados como géneros válidos, como *Chelilabia* y *Leptohoplia*. La información generada resultante hasta estos

momentos, insuficiente para proponer un arreglo moderadamente detallado de estos taxones.

Respecto a las propuestas clasificatorias previas, en el arreglo de Bates (1888) se observa una constancia morfológica fácilmente reconocible entre la mayor parte de los grupos que propuso, sin embargo, parece un tanto simple y la importancia que le dio a una de las estructuras morfológicas que definen la mayor parte de sus grupos (el desarrollo del mesometaesternón) puede ser muy similar entre especies que presentan otras características morfológicas diferentes. Por el contrario, la propuesta de Machatschke (1957, 1972), a pesar de que es más moderna y completa, requiere atención especial debido a que no indico el criterio usado para tal reorganización y a primera vista, hay grupos que están formados por especies cuyos rasgos morfológicos varían ampliamente.

8.3. Caracteres taxonómicamente informativos

La exploración de todas las estructuras morfológicas internas y externas (genitalia, alas metatorácicas y piezas bucales) han permitido reconocer la importancia de éstas en la definición de taxones a diferentes niveles. Las estructuras y caracteres con información taxonómica útil a nivel de géneros son principalmente la anchura de las protibias y protarsos, la forma de la bifurcación unguinal, el desarrollo de los márgenes anterior y posterior del pronoto, la anchura distal de los élitros, el desarrollo de la epipleura y el ápice de la sutura elitral, la forma y desarrollo de la proyección mesometaesternal, la figura del abdomen, la forma del tecto y de los parámetros y la configuración del saco interno del edeago.

Las estructuras y caracteres útiles para definir los subgéneros y grupos de especies de *Paranomala* Casey son la forma del clipeo, el tamaño de los ojos, las modificaciones de las estructuras bucales y el tamaño de las antenas; en el pronoto, la vestidura, la conformación de la superficie y puntuación; en los élitros, la definición de las estrías, la elevación de la sutura, la forma de los márgenes y la presencia de costillas; en el abdomen

destaca la vestidura, la presencia de pliegues laterales, la forma de la placa anal y el tamaño mesial y lateral de los esternitos; en las patas es la forma de la protibia y uñas, el tamaño del espolón pro y metatibial(es), el tamaño de los metatarsos y la forma de las setas del ápice ventro lateral del primer y cuarto metatarsómeros, mientras que para la cápsula genital masculina es importante el tamaño y forma de la pieza basal, la presencia de callos en el tecto, la conformación y posición distal de los parámeros, la fusión de estos con la placa ventral y la conformación del saco interno, además de los patrones de coloración y la vestidura dorsal.

Destaca notablemente que dentro del género *Paranomala* Casey se encuentre tanta o más variación morfológica y modificaciones inusuales de diversas estructuras cefálicas, bucales, abdominales, unguinales y genitales (v.g. *P. (Pulvincola)*, *P. (Chelilabia)*, *P. (Bucaphallanus)*, etc.), en comparación con la mayoría de los géneros de la fauna americana. Así, a pesar de diversos ajustes nomenclaturales, redefiniciones y delimitaciones morfológicas, este género permanece como un complejo y heterogéneo taxón en el que serán necesarios estudios complementarios que permitan ir validando o incrementando la adecuación de los criterios taxonómicos logrados en estos trabajos. Seguramente la inclusión de representantes de linajes del Viejo Mundo permitirán tener un mejor esquema sobre la transformación de caracteres y una mejor redefinición de las relaciones filogenéticas entre los géneros de Anomalini, pues se ha sugerido en repetidas ocasiones y con la presente evidencia filogenética se ha comprobado que varios géneros americanos tienen en representantes del Viejo Mundo a sus taxones hermanos, situación que en la mayoría de los casos permanece inexplorada debido a la separación local, regional o subcontinental que se practica al momento de realizar trabajos taxonómicos.

Considerando la información expuesta es evidente que la clasificación de los Anomalini americanos seguirá siendo un tema de debate pues falta mucha más información para lograr un acuerdo generalizado respecto a una propuesta clasificatoria ampliamente aceptada y sin algún componente de practicidad subjetiva. No obstante, un arreglo sistemático estable de la tribu sólo se logrará integrando en un complejo esquema

evolutivo, a representantes de diversos linajes de distintas partes del mundo, donde además se incorpore el componente espacio-temporal de la biogeografía. Estudios sobre estados inmaduros, revisiones de series tipo, evidencia molecular y aspectos ecológicos serán también determinantes. De esta manera, la adecuación de los criterios taxonómicos logrados se refinará a medida que estos aspectos se vayan integrando todos estos aspectos.

IX. CONCLUSIONES

- El género *Paranomala* Casey es polifilético pues algunas especies que habitualmente se incluyen en este taxón se han ubicado en diferentes linajes de los cladogramas resultantes (v.g. *P. villosella*, *P. nitescens*, *P. micans* y *P. xantholea*). Además, taxones considerados como géneros válidos se posicionan dentro del clado *Paranomala* (v.g. *Leptohoplia* y *Chelilabia*), indicando una composición compleja y heterogénea. Para todos los casos se realizan los cambios nomenclaturales necesarios.
- Debido a la complejidad del género *Paranomala* y a que los problemas de sus límites taxonómicos se extienden a otros géneros de la tribu por tratarse de un taxón polifilético, el análisis de numerosas especies representativas de casi todos los grupos de especies y géneros ha sido necesaria.
- En términos generales, los resultados obtenidos son congruentes con el análisis previo de Ramírez-Ponce y Morón (2009), pues se ha mantenido la unidad de los géneros *Callistethus* y *Pachystethus* y se tiene una mejor interpretación de los límites taxonómicos y los criterios morfológicos que conforman a cada taxón.
- Respecto a las propuestas clasificatorias previas ha sido interesante notar que muchas de éstas se han podido reinterpretar asignándoles nuevos niveles taxonómicos y reajustando su composición específica.
- A pesar de los detallados tratamientos y justificaciones morfológicas, las diferencias expresadas en sus definiciones genéricas y específicas no son suficientes para considerar a algunos de sus géneros como válidos. Destaca, por ejemplo la ausencia de caracteres de la genitalia masculina que ha demostrado ser un elemento importante en la correcta asignación genérica de especies problemáticas (v.g. *P. villosella* en *Strigoderma*), o al menos, a nivel de linajes generales (v.g. *P. nitidula* fuera de *Paranomala*).
- El uso de caracteres morfológicos usados en las clasificaciones previas con la exploración de nuevos atributos ha permitido tener una idea más clara de la señal

filogenética que contienen para su aplicación adecuada en la toma de decisiones taxonómicas a diferentes niveles de la clasificación.

- Los resultados sugieren que hay subgéneros y grupos de especies cuyo tratamiento resulta sencillo por presentar caracteres de fácil valoración además de que son poco diversos sin embargo, los subgéneros *P. (Gemella)* y *P. (Pulvincola)*, representan a los linajes más complejos y heterogéneos, para los cuáles serán necesarios estudios posteriores con un mayor incremento en el muestreo de terminales para poder hacer declaraciones sobre sus límites y relaciones internas.
- Finalmente, los avances generados permitirán ir perfeccionando el conocimiento del grupo a medida que se incorpore información referente a los aspectos de ciclos de vida, distribución, ecología, biogeografía y una valoración filogenética con evidencia molecular.

X. BIBLIOGRAFÍA

- Ahrens, D. 2006. The phylogeny of Sericini and their position within the Scarabaeidae based on morphological characters (Coleoptera: Scarabaeidae). *Syst. Entomol.* 31: 113–144. Aguilar, 2000.
- Arnqvist, G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 365–379
- Arrow, G. J. 1917. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera: Lamellicornia, part. 2. (Rutelinae, Desmonychinae, and Euchirinae). Taylor and Francis, London.
- Bader, A. M. 1992. A Review of the North and Central American *Strigoderma* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Transactions of the American Entomological Society* 118(2): 269-355.
- Bates, H. W. 1888. Pectinicornia and Lamellicornia. In: Salvin and Godwin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta Coleoptera Vol. II Part 2*: 1-432.
- Backwelder, R. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America, Part 2. *U. S. Nat. Mus. Bulletin* 185. Pp. 243-246.
- Balthasar, V. 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Paläarktischen und Orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). Band 1-3. *Tschechoslowak Akademie der Wissenschaften, Praha*. pp. 1-287
- Beutel, R. G. & F. Haas. 2000. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta). *Cladistics*: 16: 102-141.
- Blanchard, E. 1850. Catalogue de la collection entomologique, Classe des Insects, Ordre des Coleopteres. *Musee d'histoire naturelle de Paris*. Vol 1. Part 1. Gidee and Baudry, Paris. Pp. 1-128.

- Browne, D. J. & C. H. Scholtz, 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology* (1995) 20, 145-173
- Burmeister, H. C. C. 1844. Handbuch der Entomologie. (Coleoptera, Lamellicornia, Anthobia et Phyllophaga Systellochela). Vol. 4, pt.1. Berlin. 780 pp.
- Burmeister, H. C. C. (1855) Handbuch der Entomologie. (Coleoptera Lamellicornia Phyllophaga Chaenochela), Vol. 4, Part 2. T.C.F. Enslin, Berlin.
- Casey T. L. 1915. A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoniinae. *Memoirs on the Coleoptera* 6:1-460.
- Coca-Abia M.M., Martin-Piera F. & Moron M.A. 1993 Anatomia y morfología de la genitalia femenina de las especies mexicanas del género *Phyllophaga* (sensu lato). Relaciones filogenéticas con otros géneros del area mediterránea. *Giornale italiano di Entomologia* 6: 263-274
- Córdoba-Aguilar, A. 2000. Evolución y diversidad de la morfología de los genitales en insectos. *Folia Entomológica Mexicana* 110: 95-111.
- Crampton, G. C. 1921. The scerites of the head, and the mouth-parts of certain immature and adult insects. *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. XIV. No. 2. U.S.A.
- D'Hotman, D., and Scholtz, C. H. 1990a. Phylogentic significance of the structure of the external male genitalia in Scarabaeoidea. *Entomology Memoirs* 77, 1–51.
- D'Hotman, D., and Scholtz, C. H. 1990b. Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Elytron* 4, 3–39.
- Dupuis, F. 2005. L'abdomen et les genitalia des femelles de coléoptères Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera). *Zoosystema* 27 (4):733–823. Endrodi, 1966
- Frey G. 1968 Bestimmungstabelle der Zentral- und Sudamerikanischen arten der untergattung *Spilota* der gattung *Anomala* nebst einigen neubeschreibungen

- (Coleoptera. Scarabaeidae: Rutelinae). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey 19:281-295
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P. 1999. NONA ver. 2 Published by the autor, Tucuman, Argentina.
- Goloboff, P. A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (1) 1-13.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hillis, D.M., 1998. Taxonomic sampling, phylogenetic accuracy, and investigator bias. *Systematic Biology*. 47, 3–8.
- Jameson, M. L. 1998. Phylogenetic analysis of the subtribe Rutelina and revision of the *Rutela* generic groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 14: 1-184.
- Jameson, M.L., A. Paucar-Cabrera, y A. Solis. 2003. Synopsis of the New World Genera of Anomalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) and description of a new genus from Costa Rica and Nicaragua. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96 (4): 415-432.
- Janssens, A. 1949. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. *Bull. Instit. Roy. Scie. Nat. Belg.* 25 (15): 1-30
- Kohlmann y Morón, 2003.
- Kukalová-Peck, J. and J. F. Lawrence, 1993. Evolution of the hind wing in coleoptera. *The Canadian entomologist*. 125: 181-258.
- Lacordaire, Th. 1856. *Histoire Naturelle des Insectes*. Librairie Enciclopedique de Roret, Paris.

- Machatschke, J. W. 1957. *Genera Insectorum* de P. Wytzman. Fasc. 199-B. Coleoptera Lamellicornia. Scarabaeidae, Rutelinae, Anomalini. Ed. Mercurius, Anvers, Belgique. 228 pp.
- Machatschke, J. W. 1972. *Coleopterorum Catalogus Supplementa, Pars 66, fasc. 1* (Editio Secunda). Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae. Uitgeverij Dr. W. Junk, N.V. 361 pp.
- MacLeay, W. S. 1819. *Horae Entomologicae or Essays on the Annulose Animals*, 1. London. 524 pp.
- Micó, E. (2001) Los escarabeidos anfófilos de la península Ibérica (Col. Scarabaeoidea: Hopliinae, Rutelidae, Cetoniidae): taxonomía, filogenia y biología. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante, Alicante.
- Micó, E. B., M. A. Morón y E. Galante. 2003. New Larval Descriptions and Biology of Some New World Anomalini Beetles (Scarabaeidae: Rutelinae). *Annals of the Entomological Society of America* 96(5): 597-614 pp.
- Micó, E., B. Gómez y E. Galante, 2006. The Mesoamerican genus *Yaaxkumukia*: Biogeography and description of new species (Coleoptera: Rutelinae). *Systematics* 99(1): 1-6.
- Morón, M. A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera). Instituto de Ecología, México.
- Morón, M. A. 2005. Especies edafícolas de Coleoptera Melolonthidae en Brasil. EN: Salvadori, J. R., J. C. Ávila y M. T. B. Silva, (Eds.). *Pragas de Solo en Brasil*. Empresa Brasileira do Pesquisa Agropecuaria, Passo Fundo, RS.
- Morón, M.A. & A. Aragón. 2003. Importancia ecológica de las especies americanas de Coleoptera Scarabaeoidea. *Dugesiana*, 10(1): 13-29
- Morón, M. A. & Hernández-Rodríguez, S. 1996. Observaciones sobre la variación cromática y los hábitos de *Callirhinus metallescens* Blanchard (Coleoptera:

- Melolonthidae, Rutelinae). *Giornale Italiano di Entomologia*, 8, 105–110.
- Morón, M. A. and H. F. Howden, 2001. New species in the genus *Dilophochila* Bates (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini). *Coleopterist Bulletin* 55: 51-64.
- Morón, M. A. & A. Ramírez-Ponce (aceptado). Mesoamerican genera of Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae), a brief review. *Trends in Entomology*.
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya, 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. CONABIO Y Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. México. pp. 9-49.
- Morón, M. A. y G. Nogueira, 1998. Adiciones y actualizaciones en los Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae) de la Zona de Transición Mexicana (I). *Folia Entomol. Mex.* 103:15-54.
- Morón, M. A., y G. Nogueira, 2002. Adiciones y actualizaciones en los Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae) de la Zona de Transición Mexicana (II). *Fol. Entomol. Mex.* 41 (1): 31-56.
- Nixon, K. C. 2002. Winclada ver. 1.00.08 Published by the autor, Ithaca, N.Y, USA.
- Nixon, K.C. and J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Ohaus F. 1902 Beiträge zur Kenntnis der Ruteliden *Stettiner Entomologische Zeitung*. Stettin 63:3-57
- Ohaus F. 1908 Beitrag zur Kenntnis der Amerikanischen Ruteliden. *Annales de la Societe entomologique de Belgique*. Bruxelles 52:299-308
- Ohaus, F. 1918. Scarabaeidae: Euchirinae, Phaenomerinae, Rutelinae. *In: Coleopterorum Catalogus*, vol. 20 (pars 66). 241 pp.
- Ohaus, F. 1928. Beitrag zur Kenntnis der Rutelinen (Col. Lamell.). *Deutsch Entomol. Zeitschrift* 25: 385-406.

- Ohaus, F. 1934. *Genera Insectorum, Coleoptera, Fam. Scarabaeidae: subfam. Rutelinae*. Erster Teil, fasc. 199A. 172 pp.
- Oliver, J. B., M. E. Reding, N. N. Youssef, M. G. Klein, B. L. Bishop & P. A. Lewis. 2009. Surface-applied insecticide treatments for quarantine control of Japanese beetle, *Popillia japonica* Newman (Coleoptera: Scarabaeidae), larvae in field-grown nursery plants. *Pest Manag. Sci.* 65: 381–390.
- Paucar-Cabrera, A. 2003. Phylogenetic analysis of the Neotropical genus *Epectinaspis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Anomalini). *Coleopterist Bulletin Monographic Series Vol II*.
- Paulian, R. 1941. Coléoptères Scarabéides. *Faune de France*. No. 38. Office Central de Faunistique, Lechevalier, Paris. 240 pp.
- Paulian R. 1959 Coléoptères Scarabéides de L'Indochine (Rutélines et Cétonines). *Annales de la Societe Entomologique de France*. Paris 128:1-102 (35-136).
- Poe, S., 1998. Sensitivity of phylogeny estimation to taxonomic sampling. *Syst. Biol.* 47, 18–31. Pol & Escapa, 2009.
- Pollock, D.D., Zwickl, D.J., McGuire, J.A., Hillis, D.M., 2002. Increased taxon sampling is advantageous for phylogenetic inference. *Syst. Biol.* 51, 664–671.
- Potter, D. A., and D. W. Held. 2002. Biology and management of the Japanese beetle. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 175-205.
- Potts, R. L. 1974. Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae. 1. The genera occurring in the United States and Canada. *The Pan-Pacific Entomologist*. 50: 148-154.
- Potts, R. W. L. 1977a. Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae. 2. An annotated checklist of *Anomala* for the United States and Canada. *The Pan-Pacific Entomologist* 53: 34-42.
- Potts, R. W. L. 1977b. Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae. 3. A key to the species of *Anomala* of America North of Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist* 53: 129-134.

- Ramírez-Ponce, A. y M. A. Morón. 2009. Relaciones filogenéticas del género *Anomala* Samouelle (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 357- 394.
- Ramírez-Ponce, A. 2010. *Paranomala zaragozai*, una nueva especie de Nayarit, México (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini). *Dugesiana* 17(2): 181-185.
- Ramírez-Ponce, A. & M. A. Morón (aceptado). A new species of *Callistethus* from Mexico (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini). *Neotropical Entomology*.
- Ramírez-Ponce, A. y M. A. Morón (aceptado). Revision of the genus *Pachystethus* Blanchard with description of three new species from Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae; Rutelinae; Anomalini). *Zootaxa*.
- Ramírez-Ponce A, & M. A. Morón (enviado). *Bucaphallanus*, a new subgenus of *Paranomala* Casey (Coleoptera: Melolonthidae, Anomalini). Taxonomic revision and description of six new species from Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*.
- Ritcher, P. O. 1958. Biology of Scarabaeidae. *Annual review of entomology*. Harvard college. 311-334 pp.
- Sanmartín, I. & Martín-Piera, F. (2003). First phylogenetic analysis of the subfamily Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae): the Palearctic Pachydeminae. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 41: 2-46.
- Say, T. 1835. Descriptions of new north American coleopterous insects, and observations on some already described. Art. X. Communicated.
- Sereno, P. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23 (6): 565-587.
- Smith, A. B. T. 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current

classification. Coleopterists Society monograph, 5: 144–204.

Streubel, A. V. 1839. Ueber die Stellung der Brachyelytren oder Staphylinen im natürlichen System (Ein Beitrag zur Classification der Käfer). Isis von Oken 1839:126–137.

Wheeler, Q.D. & Platnick, N.I. 2000. The Phylogenetic Species Concept (sensu Wheeler and Platnick). In: Wheeler, Q.D. & Meier, R. (eds.), Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate. New York: Columbia University Press, 55-69. Wiley, 1979.

Zorn, C. 2006. Taxonomic revision of the *Anomala cuprascens*-species group of Sulawesi and Papuan Region: Species with unidentate protibiae (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae). Arthropod systematics & phylogeny. 65 (1): 25–71.

Zwickl, D.J., Hillis, D.M., 2002. Increased taxon sampling greatly reduces phylogenetic error. Systematic Biology. 51, 588–598.

APÉNDICE I. Caracteres morfológicos y estados correspondientes propuestos para el análisis filogenético.

1. Clípeo, figura dorsal del margen anterior en machos: 0) subcuadrado o subtrapezoidal (figuras 56, 57, 71-74), 1) semicircular (figura 62, 63, 75).
2. Clípeo, configuración de la superficie: 0) convexa (figura 67), 1) plana (figura 68).
3. Clípeo, prominencia central: 0) ausente, 1) presente.
4. Clípeo, elevación del borde anterior: 0) débil (figura 66-68), 1) pronunciada (figura 62, 65).
5. Clípeo, desarrollo ventral del borde anterior: 0) notable (figura 65, 67, 68), 1) no evidente, laminar (figura 66).
6. Clípeo, proporción ancho basal/largo: 0) menor a 2.45 mm (amplio, subrectangular), 1) mayor a 2.45 mm (ligeramente elondago), 2) menor a 2.00 mm (largo, subcuadrangular).
7. Clípeo, textura de la superficie: 0) punteado, 1) rugoso-punteado, 2) crenulado.
8. Clípeo, vestidura de la superficie: 0) ausente, 1) presente.
9. Clípeo, perfil del borde anterior: 0) vertical (figura 65), 1) oblicuo (67, 68, 72), 2) notablemente proyectado.
10. Clípeo, canaleta del borde anterior: 0) ausente (figura 65), 1) presente (figura 67, 68).
11. Sutura frontoclipeal, forma: 0) recta (figura 69), 1) sinuada (figura 64).
12. Sutura frontoclipeal, desarrollo: 0) incompleta, 1) completa.
13. Frente, apariencia superficial: 0) uniforme (figura 64), 1) excavada (figura 52).
14. Frente, textura: 0) punteada, 1) rugoso-punteada, 2) crenulada.
15. Frente, profundidad de la textura: 0) notable, 1) superficial.
16. Frente, vestidura: 0) presente (figura 69), 1) ausente (figura 71-74).
17. Maza antenal, longitud en machos respecto a hembras: 0) notablemente mayor (figura 77-78), 1) ligeramente mayor, 2) similar.
18. Artejos antenales, número: 0) diez, 1) nueve.
19. Maza antena, longitud respecto al pedicelo y funículo en machos: 0) casi del doble (figura 80), 1) del triple, 2) ligeramente mayor o similar (figura 64, 75, 76).

20. Funiculo, proporción del 4° artejo respecto al 5°: 0) menor al doble (figura 79), 1) entre 2 y 4 veces (figura 78, 80), 2) entre 4 y 5 veces, 3) mayor a 5 veces.
21. Maza antenal, forma apical: 0) recta (figura 79), 1) curva hacia el interior (figura 78, 80), 2) curva hacia el exterior.
22. Ojos, tamaño: 0) grandes, cuencas oculares sobresalientes (figura 64, 70, 71, 72), 1) pequeños, cuencas oculares continuas con el margen occipital (73, 74).
23. Ojos, número de diámetros interoculares frontales: 0) menos de tres (frente reducida y ojos prominentes) (figura 71), 1) entre 3 y 5 (frente ancha y ojos medianos) (figura 72), 2) mayor a 5 (frente muy amplia y ojos chicos) (figura 73, 74, 75).
24. Ojos, porción anterior visible delante del canto ocular: 0) si (figura 71, 72), 1) no (figura 69, 73-76).
25. Canto ocular, configuración: 0) notablemente ancho (figura 75), 1) angosto (figura 71-73).
26. Canto ocular y zona supraocular, vestidura: 0) muy discreta, 1) notablemente setoso.
27. Canto ocular, configuración dorsal: 0) afilada, con quilla mesial, 1) redondeada, 2) aplanada.
28. Mandíbula, número de dentículos: 0) unidentada (figura 81), 1) bidentada (figura 83), 2) tridentada (figura 82, 84).
29. Mandíbula, cuello del lóbulo incisivo: 0) ausente (figura 81, 82), 1) presente (figura 83, 84).
30. Mandíbula, forma del área molar: 0) plana, bien desarrollada (figura 85-91, 93-96), 1) excavada y modificada (figura 92).
31. Mandíbula, tamaño de área molar: 0) amplia (figura 89-96), 1) pequeña, generalmente con muy pocas quellas asociadas (87), 2) vestigial, con abundante tejido membranoso circundante (figura 86).
32. Mandíbula derecha, número de quillas molares transversales: 0) sin quellas (figura 86), 1) entre 1 y 2 (figura 87), 2) entre 3 y 5, 3) entre seis y diez (figura 88, 91), 4) entre 11 y 14, 5) entre 20 y 23 (figura 89, 90).
33. Mandíbula derecha, número de quillas molares inferiores: 0) sin quellas (figura 85, 86), 1) entre 2 y 3 (figura 92), 2) entre 4 y 6 (figura 96), 3) entre 7 y 11 (figura 93), 4) entre 13 y 14.

34. Mandíbula derecha, tamaño de quillas molares inferiores respecto al área molar: 0) más largas o similares (figura 87), 1) poco más cortas (figura 91), 2) muy cortas (figura 90), 3) vestigiales, no aparentes (figura 85, 86).
35. Mandíbula, forma del borde externo del lóbulo incisivo: 0) redondeado completamente, 1) redondeado con el ápice sobreexposto 2) semirecto.
36. Lacinia maxilar, desarrollo: 0) amplio (figura 98-100), 1) reducido (figura 97).
37. Maxila, número de dientes: 0) seis (figura 100-102), 1) cinco, 2) cuatro o menos (figura 97-98).
38. Dientes maxilares, desarrollo: 0) todos completos (figura 99-102), 1) reducidos sólo los posteriores (figura 98), 2) todos reducidos (figura 97).
39. Dientes maxilares, configuración: 0) delgados (figura 100-101), 1) robustos (figura 99).
40. Dientes maxilares, longitud: 0) amplia, sobresaliendo del borde externo del medioestipe, 1) corta, no sobresaliendo del borde externo del medioestipe, 2) reducidos o vestigiales.
41. Dientes maxilares, forma: 0) recta (figura 98, 99), 1) curva (figura 100-101).
42. Dientes maxilares inferiores ventrales y medios, disposición: 0) unidos (figura 102), 1) libres (figura 101).
43. Palpo maxilar, longitud del cuarto artejo respecto a los dos previos: 0) menor a 1.5 (figura 103), 1) mayor a 1.5 (figura 104).
44. Palpo maxilar, longitud del cuarto artejo respecto al segundo: 0) menor del doble (figura 103), 1) entre dos y tres veces, 2) mayor de tres veces (figura 104).
45. Basiestipe, proporción L/A: 0) ligeramente mayor (figura 97), 1) notablemente menor, 2) similar (figura 99).
46. Basiestipe, línea lateral longitudinal: 0) ausente, 1) presente.
47. Basiestipe, textura del: 0) lisa, 1) débil y uniformemente punteada, 2) irregularmente punteada.
48. Basiestipe, vestidura: 0) ausente (figura 98), 1) presente (figura 97, 99, 100).
49. Labro, forma: 0) ondulada (figura 107, 110-112), 1) bilobulada (figura 108), 2) subrectangular (figura 105, 106), 3) subtrapezoidal.

50. Labro, grosor mesial del borde anterior: 0) ancha (figura 110, 112), 1) delgada (figura 109, 111).
51. Labro, rebordes en los lóbulos: 0) ausentes (figura 105, 106, 109), 1) presentes (figura 107, 112).
52. Labro, figura de lóbulos: 0) delgados (figura 110-112), 1) notablemente amplios (figura 105, 106, 109).
53. Epifaringe, desarrollo: 0) notable (figura 107-112), 1) muy discreta, vestigial (figura 105, 106).
54. Mentón, forma del margen apical: 0) sinuado (figura 113, 115-118), 1) escotado (figura 114), 2) entero (figura 119).
55. Labio, proporción L/A: 0) mayor al 0.85 (corto, notablemente ancho; figura 120), 1) entre 0.86 y 1.3 (similar; figura 115-118), 2) mayor a 1.3 (largo; figura 119).
56. Prementón, amplitud del ápice respecto a la base del mentón: 0) similar o ligeramente mayor (figura 113-118), 1) notablemente más angosta (figura 119).
57. Labio, forma de la superficie: 0) plana (figura 121), 1) uniformemente convexa (figura 122), 2) semiperpendicular (figura 123).
58. Prementón, posición respecto al mentón: 0) inferior (figura 124), 1) al mismo nivel (figura 121), 2) superior (figura 122, 123).
59. Prementón, forma de la parte mesial: 0) convexa (figura 118), 1) plana (figura 119), 2) cóncava (figura 114, 115, 116).
60. Mentón, proporción respecto al prementón: 0) menor al doble, 1) notablemente más largo, mayor al doble.
61. Palpo labial, longitud del 3er artejo respecto al 2do: 0) menor a 0.57 (corto, de casi la mitad), 1) entre 0.58 y 2.00 (incrementado), 2) entre 2 y 3 (largo), 3) mayor a 3 (muy largo).
62. Mentón, textura: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada, 3) estriada.
63. Pronoto, forma dorsal: 0) subtrapezoidal (figura 71, 72, 74), 1) subrectangular (figura 73), 2) subcuadrado (figura 76).
64. Pronoto, anchura posterior respecto a su anchura media: 0) mayor (figura 71-75), 1) menor (figura 76).

65. Pronoto, anchura posterior respecto a la base de los élitros: 0) más angosta (figura 11, 12, 14, 15, 16, 22, 23), 1) similar (figura 6-10, 18, 19, 64).
66. Pronoto, proporción ancho mesial/largo: 0) menor a 1.70 veces más ancho que largo (71, 72, 74-76), 1) notablemente más ancho que largo (mayor a 1.75) (figura 73).
67. Pronoto, superficie: 0) regular (figura 6-17, 49-51, 53-63), 1) irregular (figura 52, 64).
68. Pronoto, tamaño de puntuación: 0) pequeña, entre 0.015 y 0.030 mm, 1) moderada, entre 0.031 y 0.051, 2) grande, mayor a 0.052 mm.
69. Pronoto, densidad de puntuación: 0) densa, menor a 0.035 mm, 1) moderada, entre 0.036 y 0.055, 2) esparcida, entre 0.056 y 0.065, 3) dispersa, mayor a 0.66.
70. Pronoto, vestidura dorsal: 0) ausente (figura 6-12), 1) parcialmente setosa (figura 65), 2) completamente setosa (figura 14, 15, 49).
71. Pronoto, forma de los ángulos anteriores: 0) proyectados, espiniformes o agudos (figura 65, 75), 1) desarrollados, distalmente redondeados (figura 66-68, 71-74, 76), 2) no marcados, ampliamente redondeados.
72. Pronoto, elevación márgenes del pronoto: 0) no elevados, 1) solo en la mitad posterior, 2) completamente elevados.
73. Pronoto, extensión de estructura laminar del margen anterior: 0) completa (figura 19-21, 71-75), 1) incompleta (figura 18, 22, 76).
74. Pronoto, extensión del margen posterior: 0) completo (figura 19, 20, 22, 23, 73, 75, 76), 1) incompleto (figura 18), 2) ausente (figura 21, 74).
75. Pronoto, extensión del margen anterior: 0) completo (figura 19-23), 1) incompleto (figura 18, 74), 2) ausente.
76. Pronoto, forma del área mesial del borde posterior: 0) sinuada, 1) recta.
77. Pronoto, forma del borde lateral: 0) redondeado (figura 71-73), 1) angulado (figura 74-76).
78. Pronoto, prominencia lateral: 0) presente (figura 72, 73), 1) ausente (figura 71, 74).
79. Pronoto, surco medio longitudinal: 0) presente, 1) ausente.
80. Mesepímeros, condición dorsal: 0) no visibles, (figuras 18-20, 127, 128), 1) visible (figura 21-23, 129).
81. Proyección proesternal, desarrollo: 0) no evidente (figura 135, 136), 1) conspicua (figura 137).

82. Mesoesternón, espacio intercoxal: 0) estrecho (figuras 138, 140, 1) amplio (figura 139, 141, 142), 2) ancho (figuras 144).
83. Mesoesternón, desarrollo: 0) no proyectado (figura 138, 140), 1) débilmente proyectado (figura 139, 141), 2) proyectado sin sobrepasar la mesocoxa (figura 142), 3) proyectado sobrepasando la mesocoxa (figura 143), 4) alcanzando las procoxas (figura 144, 145).
84. Mesoesternón, alcance de la proyección del mesoesternón respecto a la sutura mesometaesternal: 0) sin sobrepasarla (figura 142), 1) sobrepasandola sutura (figura 143).
85. Metaesternón, desarrollo: 0) muy discreto (figura 138-140, 142), 1) llegando al ápice del mesotrocanter (figura 143), 2) pasando ampliamente el mesotrocanter (figura 144).
86. Proyección mesometaesternal, forma en vista lateral: 0) alargada, aguda y curva (figura 144, 145), 1) discreta o notable pero no aguda ni curva (figura 138-143, 228-231).
87. Proyección mesometaesternal, longitud: 0) no llegando a las procoxas (figura 138-143), 1) alcanzando las procoxas (figura 144-145).
88. Sutura mesometaesternal, definición: 0) notable, sobreexpuesta (figura 138-142), 1) pobre, solo una línea delgada (figura 143), 2) no marcada (figura 144).
89. Protibia, número de dientes: 0) uno, 1) dos (figura 160-163), 2) tres (figura 164).
90. Protibia, forma: 0) con el lóbulo superior proyectado y en inferior discreto, 1) con el lóbulo superior e inferior discretos, 2) con el lóbulo superior proyectado y en inferior pronunciado.
91. Protibia, forma del lóbulo superior: 0) casi recto a ligeramente curvo, 1) notablemente curvo.
92. Protibia, ensanchamiento en machos: 0) notable (figura 162), 1) discreto o nulo (figura 160, 161, 164).
93. Protibia, disposición de los dos dentículos distales: 0) próximos entre sí, el inferior subido, 1) separados, el inferior (o mesial en el caso de tridentadas) distante.

94. Protibia, longitud del espolón en machos respecto al ápice interno de la protibia: 0) sobrepasándolo ampliamente (figura 73), 1) similar (figura 74-76), 2) mucho menor (figura 161).
95. Mesotibia, longitud del espolón interno / externo: 0) ligeramente mayor, entre 1.1 y 1.25 mm, 1) notablemente mayor, > 1.26.
96. Mesotibia, forma de los espolones apicales dorsales en machos: 0) rectos, 1) ligeramente curvos, 2) notablemente doblados.
97. Metatibia, longitud del espolón interno / externo: 0) proximo a 1.5 veces más largo (< 1.65), 1) mayor a 1.5 veces más largo (> 1.66).
98. Metatibia, forma del ápice de los espolones masculinos: 0) agudos, 1) externo agudo e interno redondeado, 2) ambos redondeados.
99. Mesotibia, engrosamiento: 0) no evidente, 1) notable en la mitad y en el ápice.
100. Metatibia, engrosamiento: 0) no evidente, constitución uniforme, 1) abrupta hacia el ápice, 2) discreta en la mitad y en el ápice, 3) abrupta en la mitad y en el ápice.
101. Metafemur, carina: 0) ausente, 1) presente.
102. Protarsos, ensanchamiento en machos: 0) ausente (figura 71, 73, 160, 161, 164), 1) evidente (figura 74, 75, 162, 163).
103. Protarso, forma del denticulo del 5° artejo: 0) agudo (figura 161), 1) romo (figura 160, 163, 164), 2) laminar.
104. Protarso, longitud del primer artejo respecto a los otros cuatro: 0) similar (figura 162, 163), 1) más largo (figura 160, 161, 164).
105. Protarso, denticulo del 5° artejo en machos: 0) presente, 1) ausente.
106. Protarso, desarrollo del denticulo del 5° artejo en machos: 0) prominente (figura 160, 161, 163, 164), 1) discreto, solo indicado como un pequeño saliente (figura 162).
107. Protarso, posición del denticulo del 5° artejo masculino: 0) mesial (figura 160, 164), 1) sub-basal (figura 163), 2) basal, muy próximo al ápice del tarsomero anterior (figura 162).
108. Protarso, longitud de los artejos 1°-4° respecto al 5°: 0) menores o similares (entre 0.8 y 1.1) (figura 162, 163), 1) incrementados (entre 1.12 y 1.40) (figura 161), 2) mucho mayores (mayores a 1.45) (figura 164).

109. Protarsos, quellas ventrales de artejos distales: 0) presentes (figura 162), 1) ausentes (figura 161).
110. Metatarsos, longitud del primer artejo respecto a la metatibia: 0) reducido, aproximadamente el 10 % (menor a 0.126), 1) moderado (entre 0.126 y 0.225), 2) desarrollado (entre 0.126 y 0.225), 3) muy largo (mayor a 0.276).
111. Metatarsos, forma de las setas del ápice ventro-lateral del 4° artejo: 0) ambas setíferas, 1) externa setiforme e interna espiniforme, 2) ambas espiniformes.
112. Metatarsos, forma de las setas del ápice ventro-lateral del 1er artejo: 0) todas setiformes, 1) la 1a externa espiniforme, 2) 1a y 2a externas espiniformes, 3) todas espiniformes.
113. Metatarsos, longitud de los artejos 1°-4° respecto al 5°: 0) notablemente mayores, 1), similares.
114. Uña protarsal externa, forma: 0) muy hendida (figura 170, 177), 1) ligeramente hendida (figura 172, 173, 176).
115. Uñas, dimorfismo sexual: 0) presente, 1) ausente.
116. Uñas metatarsales, forma: 0) ampliamente curvadas, 1) distalmente curvas, 2) semirrectas, 3) rectas.
117. Uñas, bifurcación: 0) en los tres pares de patas, 1) solo en las patas anteriores y medias, 2) solo en las patas anteriores, 3) ausente.
118. Uñas protarsales, forma: 0) ampliamente hendidas, sinuadas y con denticulo superior reducido (figura 173), 1) hendidas, con denticulo inferior 3 o 4 veces mayor que el superior (figura 171), 2) hendidas, con denticulo inferior 1 o 2 veces mayor que el superior (figura 174), 3) hendidas, con denticulos en posición dorso-ventral (figura 167), 4) hendidas, con denticulo superior notablemente reducido (figura 176), 5) simples (figura 181).
119. Uña protarsal interna, forma de la base en el macho: 0) ondulada y ancha (figura 170, 173-175), 1) plana y delgada (figura 176).
120. Uñas protarsales, posición de la superficie respecto a su eje longitudinal: 0) dorso-ventral (figura 167), 1) diagonal (figura 166).
121. Empodio del protarso, longitud de las setas en machos: 0) tan larga(s) como las uñas, 1) más corta(s).

122. Élitros, forma: 0) ovalado o ensanchado hacia el ápice, 1) reducido hacia el ápice.
123. Élitros, desarrollo de estrías: 0) fuerte o moderado, 1) débil.
124. Élitros, definición de estrías: 0) por puntos, 1) por surcos punteados, 2) por una línea simple.
125. Élitros, configuración de la puntuación: 0) simples, aislados, 1) consecutivos, firmando hileras de más de dos unidades.
126. Élitros, desarrollo de costillas: 0) ausentes, 1) ligeras, 2) notables, gruesas y elevadas.
127. Élitros, definición de la costura: 0) por puntos, 1) por una línea, 2) no marcada.
128. Élitros, textura de la superficie: 0) lisa, 1) punteada, 2) rugoso-punteada, 3) estriada.
129. Élitros, tipo de puntuación de superficie: 0) simple, 1) compleja, con un margen interno.
130. Élitros, extensión del engrosamiento del borde lateral: 0) hasta la curvatura apical, 1) completa en todo el margen.
131. Élitros, forma del borde lateral elitoral: 0) redondeado, 1) plano.
132. Élitros, vestidura de la superficie: 0) ausente, 1) con pequeñas sedas dispersas, 2) con notables sedas abundantes.
133. Élitros, vestidura de los márgenes: 0) ausente, 1) con setas cortas, 2) con setas largas.
134. Élitros, proximidad de las setas de los márgenes: 0) muy cercanas, continuas como peineta, 1) esparcidas.
135. Élitros, definición de las estrías: 0) bien marcadas, 1) la 1ª y 2ª difusas, 2) casi todas difusas, 3) no definidas.
136. Élitros, longitud de epipleura: 0) amplia, alcanzando o superando el inicio de la metacoxa, 1) corta, sin llegar a la metacoxa.
137. Élitros, configuración de epipleura: 0) uniforme, simple, 1) con una muesca próxima a la metacoxa, 2) con una muesca y una notable prominencia próxima a la metacoxa.
138. Élitros, desarrollo lateral epipleural en hembras: 0) notable, 1) discreto.
139. Élitros, elevación de la sutura: 0) completamente, 1) sólo después del 2º tercio, 2) no elevada.
140. Élitros, forma del ápice de la sutura: 0) redondeado, 1) angulado, 2) espiniforme.
141. Élitros, extensión del declive preapical: 0) breve, 1) extenso.
142. Élitros, desarrollo de los callos apicales: 0) notables, 1) discretos.

143. Élitros, forma de la microtextura de la superficie interestrial: 0) punteada, 1) crenulada, 2) lisa, con la cutícula quebrada.
144. Élitros, forma de puntuación de las estrías respecto a la de la superficie interestrial: 0) diferentes, las estriales mayores que las superficiales, 1) diferentes, las estriales menores que las superficiales, 2) similares pequeñas, 3) similares, grandes.
145. Élitros, forma del perfil basal de la epipleura: 0) continua, 1) escotada.
146. Élitros, apariencia de la superficie interestrial de los élitros: 0) uniforme, 1) estriada-crenulada.
147. Élitros, forma de la puntuación de las estrías: 0) simple, 1) compleja, con aureolas completas, 2) con aureolas partidas.
148. Élitros, cubierta superficial cerosa lateral y apical: 0) ausente, 1) presente.
149. Escutelo, forma: 0) triangular, 1) parabólico.
150. Escutelo, forma de los bordes laterales: 0) redondeados, 1) angulados.
151. Escutelo, forma de la superficie: 0) convexo o plano, 1) cóncavo.
152. Escutelo, vestidura: 0) ausente, 1) presente.
153. Metanoto, longitud respecto al escutelo: 0) similar ($1 < 1.20$), 1) incrementado ($> 1.25 < 1.74$), 2) mucho más largo (> 1.75).
154. Sutura elitral, proporción respecto al escutelo: 0) incrementada (< 5.0), 1) larga (entre 5.0 y 7.0), 2) muy larga (> 7.0).
155. Escutelo, proporción ancho / largo: 0) tan ancho como largo (< 1.15), 1) ligeramente incrementado (entre 1.16 y 1.30), 2) largo, > 1.31 .
156. Élitros, figura de la superficie dorsal: 0) convexa, 1) plana, 2) abultada en la mitad posterior.
157. Alas metatorácicas, desarrollo de radio anterior (RA): 0) completo (figura 147, 149, 151, 152), 1) incompleto (figura 146, 148, 150, 152).
158. Alas metatorácicas, margen externo del radio anterior 3 (RA3): 0) expuesto (figura 147, 149, 152, 153), 1) cubierto por un margen (figura 148, 150).
159. Alas metatorácicas, pigmentación: 0) muy discreta (figura 156), 1) contrastante (figura 158), 2) uniformemente oscurecida (figura)159.
160. Alas metatorácicas, forma del margen basal: 0) uniforme (figura 153), 1) con los lóbulos interradales notables (figura 158).

161. Alas metatorácicas, forma del lóbulo basal: 0) continuo con los otros (figura 150, 153), 1) reducido, más pequeño respecto a los otros (figura 146, 147, 148).
162. Metanoto, proporción largo / ancho: 0) incrementado (entre 1.5 y 2.0), 1) largo (entre 2.0 y 3.0), 2) muy largo, mayor a 3.
163. Abdomen, vestidura de esternitos: 0) esparcida (figura 184), 1) moderada (figura 185, 186), 2) abundante (figura 187).
164. Abdomen, configuración de la superficie: 0) hendida, 1) convexa, 2) globosa.
165. Abdomen, forma general: 0) achatada, 1) redondeada, 2) aguda.
166. Abdomen, coloración: 0) unicolor (figura 228), 1) bicolor (figura 229).
167. Abdomen, crestas en los costado de los esternitos: 0) ausentes (figura 188), 1) presentes, primeros dos esternitos angulados, 2) primer esternito con cresta (figura 190), 3) primeros esternitos 1-3 con crestas, 4) todos los esternitos con crestas (figura 191, 192).
168. Abdomen, grosor mesial de membrana previa a placa anal respecto a la anchura mesial del esternito 7: 0) menor a 2/3, 1) mayor a 2/3 y casi tan grueso como la placa anal.
169. Abdomen, forma del margen apical de la placa anal masculina: 0) entera (figura 186), 1) sinuada (figura 184, 185, 187).
170. Abdomen, configuración del margen apical de placa anal masculina: 0) abultado, 1) liso.
171. Abdomen, forma del 6° espiráculo: 0) liso o anular, 1) tuberculiforme.
172. Abdomen, ápice del propigidio en vista dorsal: 0) expuesto, 1) oculto por el ápice de los élitros.
173. Abdomen, textura del propigidio: 0) punteado, 1) punteado-estriado, 2) estriado.
174. Abdomen, vestidura del disco pigidial: 0) con sedas largas dispersas discontinuas, 1) con sedas largas discontinuas (figura 200), 2) con escasas sedas dispersas o como manchones, 3) con sedas largas principalmente hacia el ápice (figura 193, 196, 197, 199).
175. Abdomen, textura pigidial: 0) lisa, 1) escasamente punteada, 2) moderadamente punteada, 2) punteado-rugosa, 4) estriada, 5) granulosa.
176. Abdomen, posición de la curvatura pigidial: 0) mesial, 1) apical.

177. Cápsula genital, forma, vista lateral: 0) curvada (figura 201, 202, 205, 206, 207-209), 1) angulada (figura 202).
178. Cápsula genital, forma general de parámetros, vista lateral: 0) cilíndricos (figura 201, 202, 204, 209), 1) laminares (figura 203).
179. Cápsula genital, constitución ventral de parámetros: 0) libres, distantes, 1) próximos en la base.
180. Cápsula genital, fusión de parámetros con la placa ventral: 0) presente, 1) ausente.
181. Cápsula genital, desarrollo y posición de parámetros: 0) aplanados dorso-ventralmente (figura 203), 1) redondeados, tubulares (figura 201, 202, 204-209).
182. Cápsula genital, disposición distal de parámetros: 0) como pinzas (figura 215), 1) no como pinzas (figura 210-214).
183. Cápsula genital, superficie dorsal longitudinal de parámetros: 0) cilíndricamente uniforme (figura 206, 208, 209), 1) angulados (figura 207).
184. Cápsula genital, vestidura de parámetros: 0) ausente (figura 201, 202), 1) presente (figura 203).
185. Cápsula genital, posición de parámetros respecto al tecto: 0) alineados (figura 201, 204-209), 1) perpendiculares (figura 203).
186. Cápsula genital, callos antero-laterales de tecto: 0) muy discretos (figura 206-209, 2011-213), 1) prominentes (figura 201-205, 210, 220).
187. Cápsula genital, grosor del tecto: 0) uniforme (212, 213), 1) notablemente más angosto hacia el ápice (figura 214).
188. Cápsula genital, longitud de tecto respecto a la pieza basal: 0) considerablemente más largo (figura 205), 1) similar o ligeramente mayor (figura 204), 2) más corto (figura 203).
189. Cápsula genital, fusión de pieza basal y tecto: 0) presente, 1) ausente.
190. Cápsula genital, desarrollo de placa ventral: 0) notable, gruesa, 1) discreta, delgada.
191. Cápsula genital, forma apical de placa ventral: 0) simple (figura 202, 203), 1) curvada ventralmente y dentiforme (figura 209), 2) curvada ventralmente y bidentiforme.
192. Cápsula genital, posición de apodema de falobase sobre la pieza basal: 0) basal (figura 201, 206-209), 1) mesial (figura 204).

193. Cápsula genital, espinas esclerizadas del saco interno del edeago: 0) ausentes, 1) presentes (figura 202).
194. Cápsula genital, tamaño de las placas asociadas del *spiculum gastrale*: 0) de grandes a medianas, en contacto o próximas entre si (figura 221), 1) chicas, ampliamente separadas entre sí (figura 222), 2) reducidas (figura 223).
195. Coloración, entre pronoto y élitros: 0) uniforme, 1) contrastante.
196. Coloración, predominante en dorso: 0) verde metálico, 1) azul violáceo, 2) ocre, 3) amarillento, 4) castaño oscuro o negro, 5) negro y anaranjado.
197. Coloración, variación en pronoto: 0) uniforme, 1) con una mancha central sola, 2) con una mancha central variable y dos puntos laterales, 3) con una mancha completa y solo los bordes claros, 4) completamente oscurecido.
198. Coloración, variación en élitros: 0) uniforme, 1) con puntos oscuros en toda la superficie, 2) con una mancha en cada húmero, 3) con manchas irregulares longitudinales, 4) con manchas ondulantes transversales en la mitad y tercio posterior, 5) con manchas amorfas muy bien definidas.
199. Coloración, de sutura elitral respecto a la elitral: 0) igual, 1) tenuemente oscurecida, 2) notablemente oscurecida.
200. Coloración, terguitos: 0) unicolor, 1) bicolor.
201. Coloración, tibias meso y metatarsales: 0) uniforme, 1) notablemente oscurecidas en la base y el ápice.
202. Cuerpo, forma lateral: 0) convexa, 1) deprimida.
203. Cuerpo, forma dorsal: 0) esbelta, 1) robusta.
204. Cuerpo, proporción L/A: 0) menor a 2.20, 1) mayor 2.21 veces.
205. Coloración, puntuación elitral: 0) similar al élitro, 1) negra.
206. Abdomen, arreglo de vestidura en esternitos: 0) uniforme en toda la superficie, 1) irregular sobre una amplia área central, 2) marcando una clara línea setífera en la mitad posterior
207. Abdomen, franja setosa conspicua en lados de esternitos y todo el propigidio: 0) ausente (figura 190, 228, 229, 230), 1) presente (figura 191, 192, 231).
208. Abdomen, disposición de estriación de pigidio: 0) abierto, espacioso y en franjas regulares, 1) cerrado, muy estrecho y en franjas zigzagueantes.

209. Élitros, definición de 1^a y 2^a estrías: 0) por puntos, 1) por estrías.
210. Mandíbula, desarrollo del área incisiva: 0) amplia, 1) corta.
211. Cápsula genital, parámetros con ápice dentiforme: 0) ausente, 1) presente.
212. Pronoto, definición del margen posterior: 0) por un surco bien definido, 1) por puntuación consecutiva.

APÉNDICE II. Ilustraciones y fotografías de caracteres morfológicos (falta asociar cada caracter y/o estado con las ilustraciones)

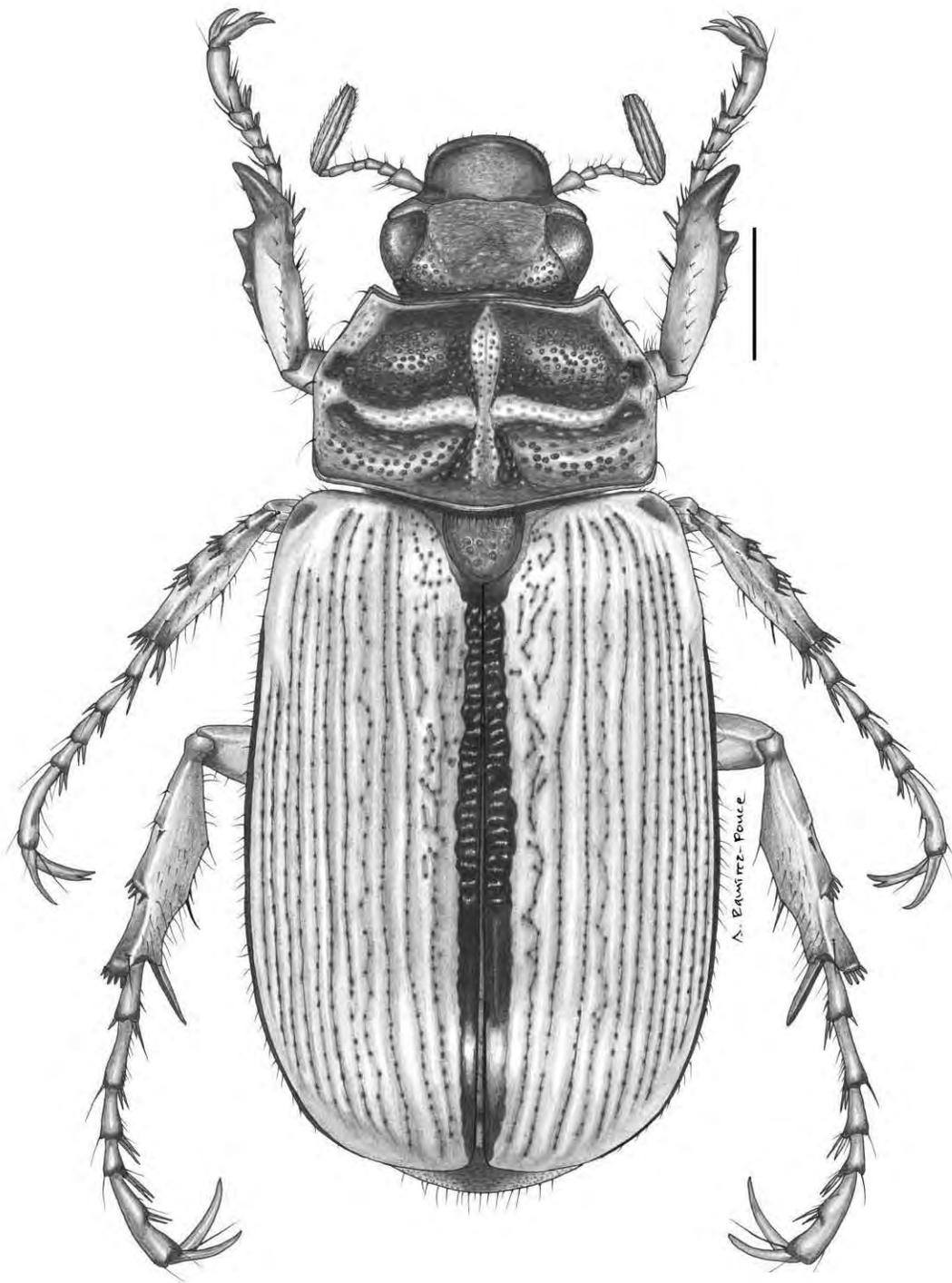
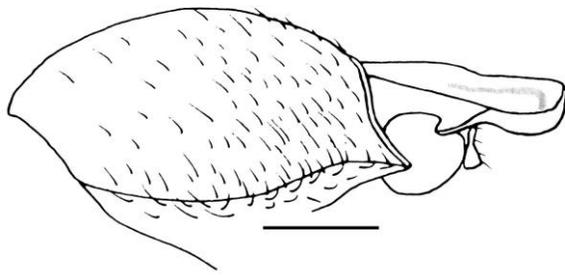
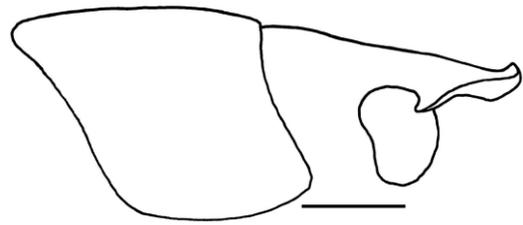


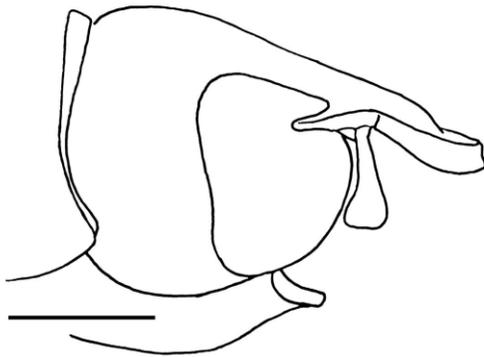
Figura 64. Aspecto dorsal de *Paranomala* sp.



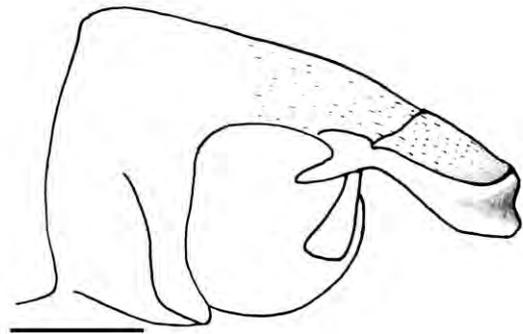
65



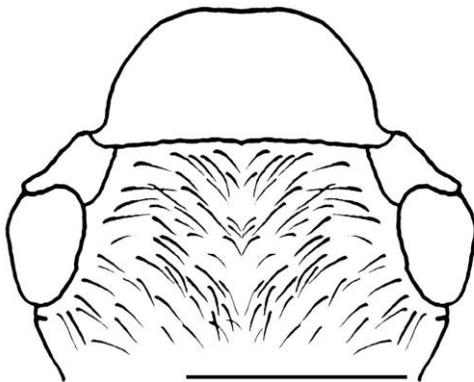
66



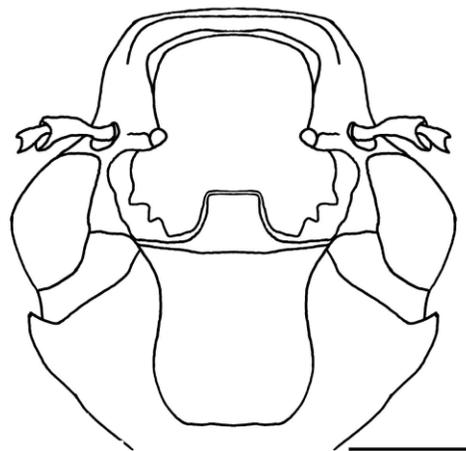
67



68

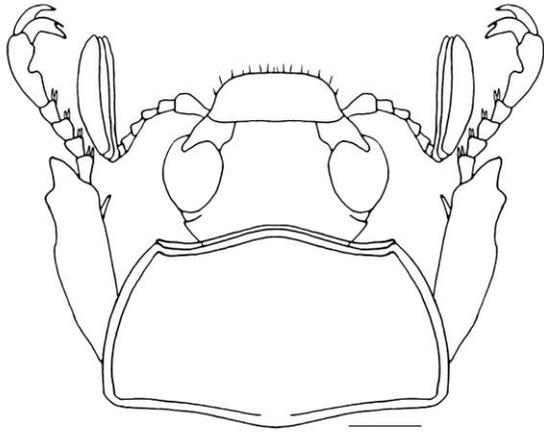


69

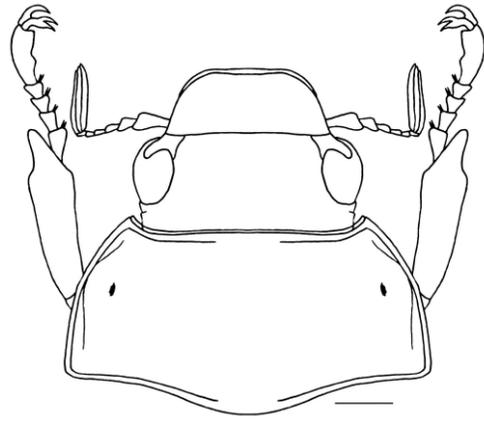


70

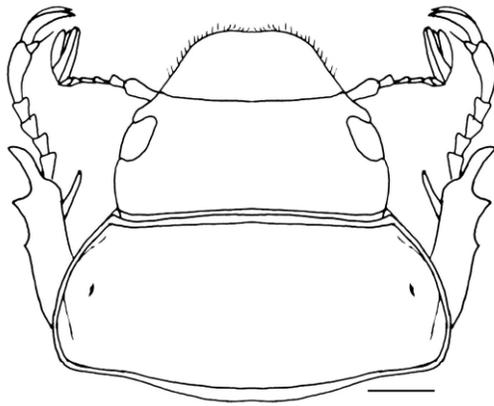
Figuras 65-70. 2-9, Cabeza. 65, *E. mexicana*; 66, *P. capito*; 67, *P. inconstans*; 68, *P. cupricollis*; 69, *S. arboricola*; 70, *P. cupricollis*. Escalas = 1 mm.



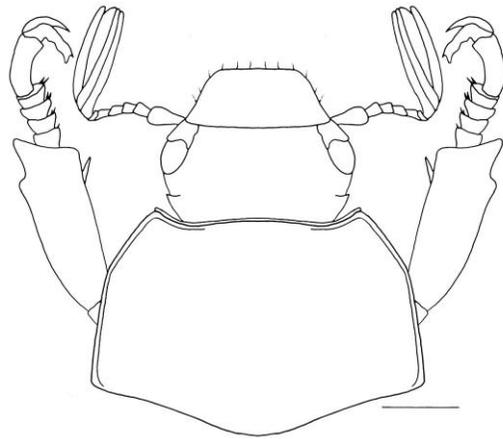
71



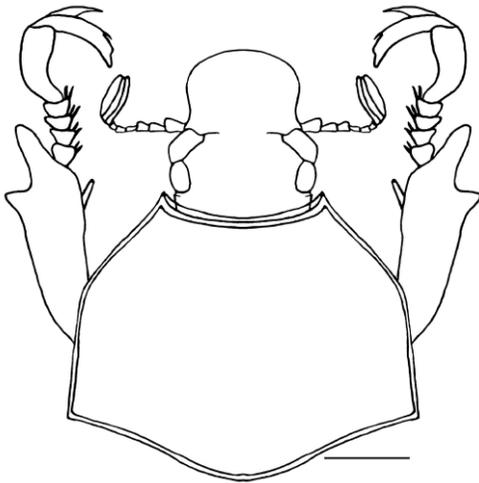
72



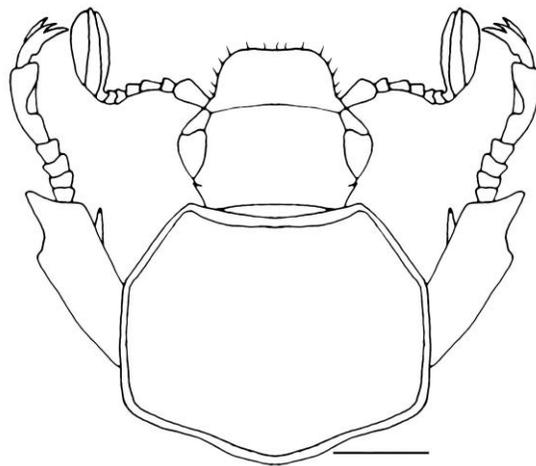
73



74

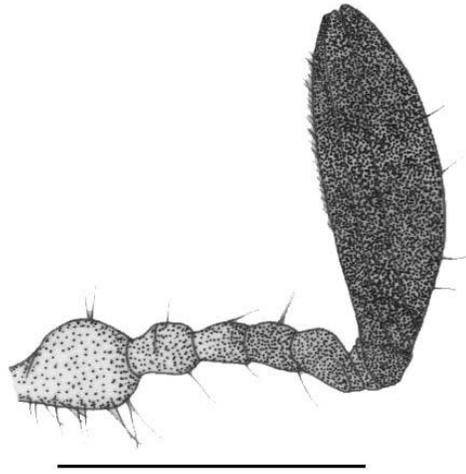


75

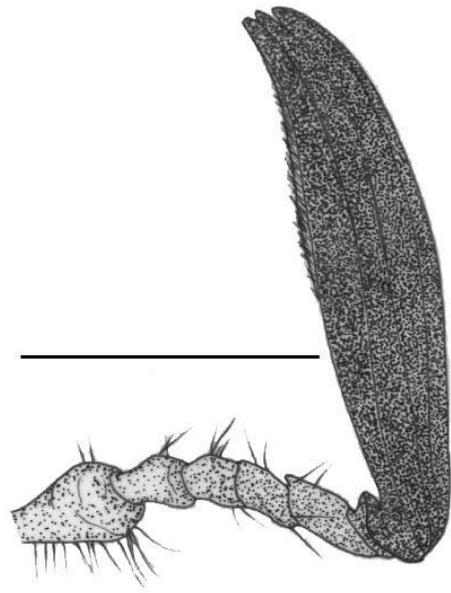


76

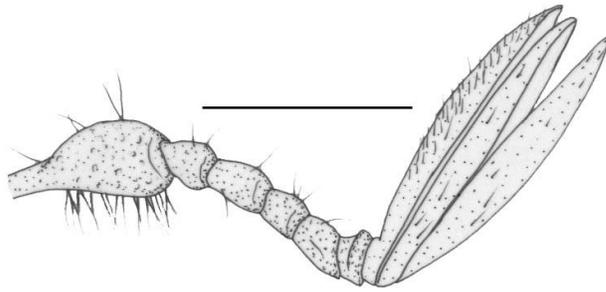
Figuras 71-76. Dorso de la cabeza y pronoto. 71, *P. oreas*; 72, *P. cupricollis*; 73, *P. capito*; 74, *P. viduus*; 75, *E. mexicana*, 76. *S. arboricola*. Escalas = 1 mm.



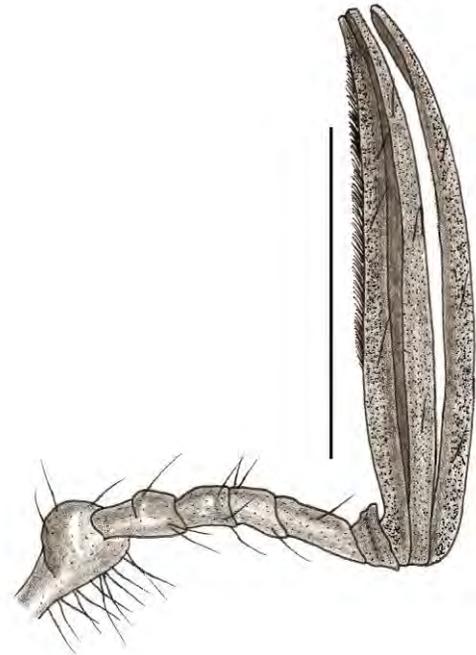
77



78

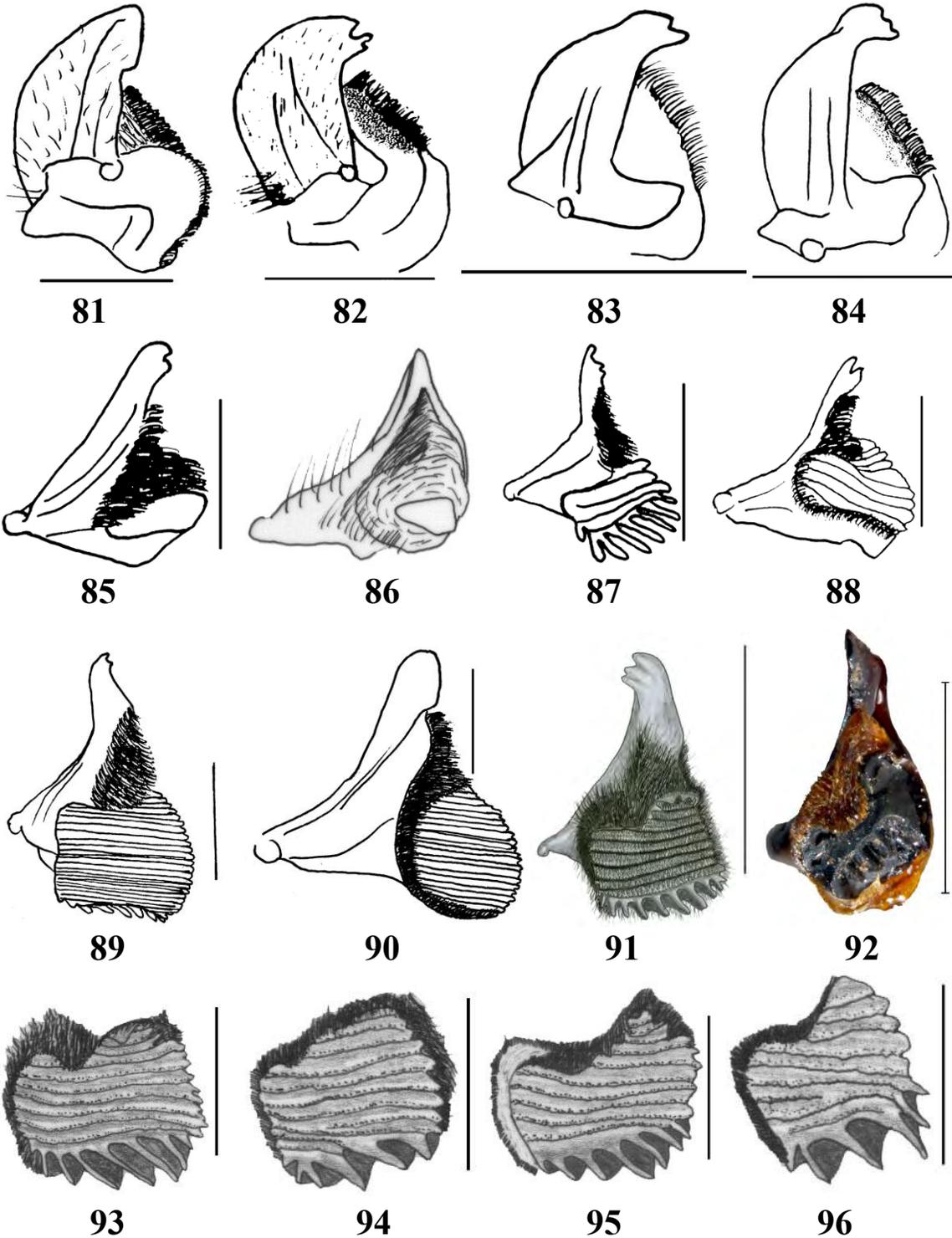


79

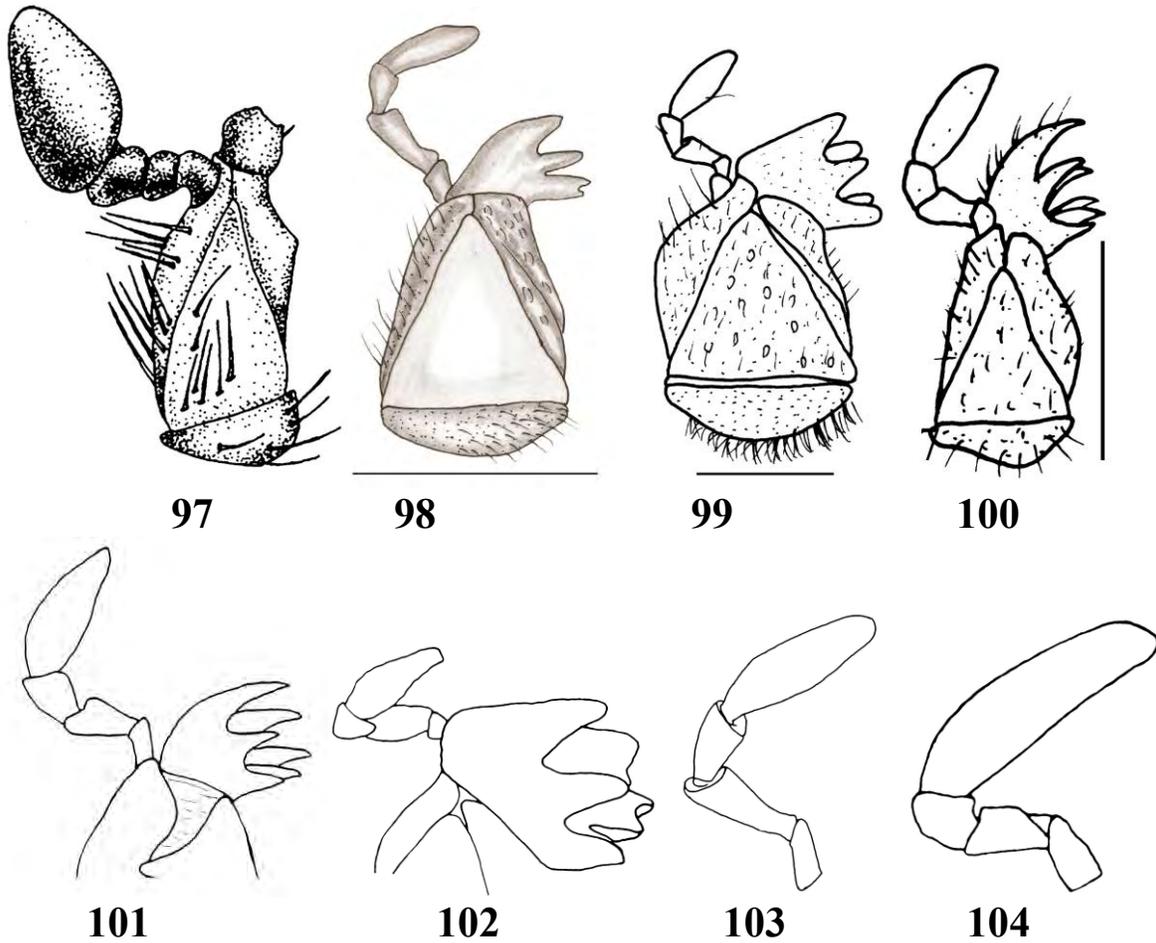


80

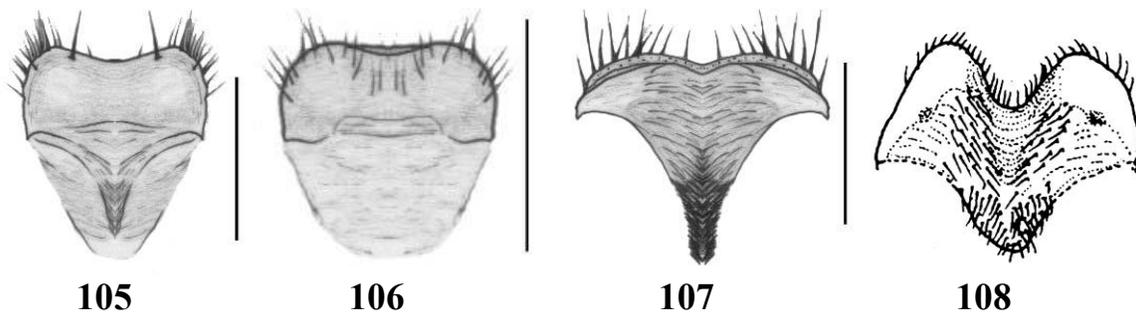
Figuras 77-80. Antenas. 77-78, *P. micans* ♂ y ♀. 79, *M. holoserica* ♀, 80. *P. nutans* ♂.
Escalas = 1 mm.



Figuras 81-92. Mandíbula derecha. 81, *P. marginicollis*; 82, *P. antiqua*; 83, *P. xantholea*; 84, *P. hystrionella*; 85, *P. oreas*. 86, *P. capito*; 87, *P. discoidalis*; 88, *P. antiqua*. 89, *A. cupricollis*; 90, *A. edentula*, 91. *C. tlapanecus*, 92. *P. capito*. **93-96.** Área molar frontal de 93, *P. cincta*, 94. *P. terroni*, 95. *P. chapini*, 96. *P. nimbosa*. Escalas = 1 mm.



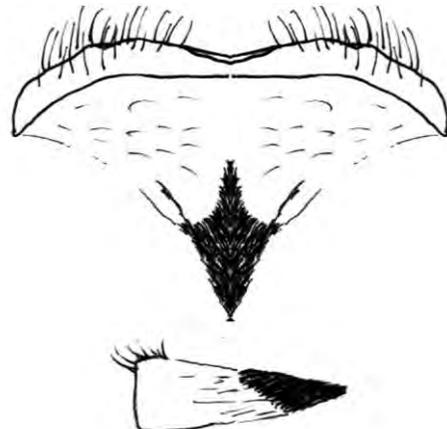
Figuras 97-100. Maxila derecha en vista ventral. 97, *L. testaceipennis* (según Paucar-Cabrera, 2003); 98, *P. capito*; 99, *A. edentula*; 100, *P. parvula*. **101-102.** Maxila izquierda. 101, *P. variolosa*; 102, *P. cupricollis*. **103-104.** Palpo maxilar. 103, *P. (Bucaphallanus)*; 104, *Pachystehus* sp. Escalas = 1 mm.



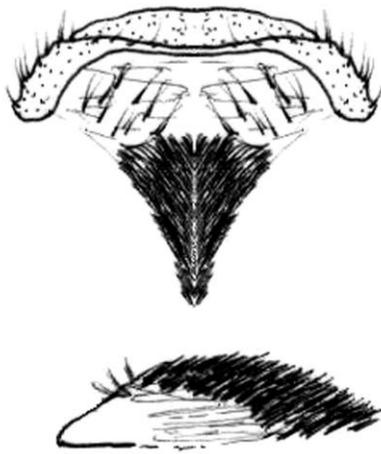
Figuras 105-107. Labro en vista ventral. 105, *P. adscita*. 106, *P. Antennata*. 107, *P. megalops*, 108. *Dilopochila* sp. (según Morón y Nogueira, 1998).



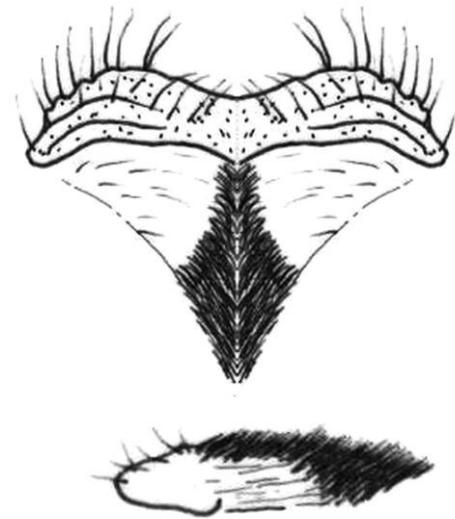
109 a b



110 a b

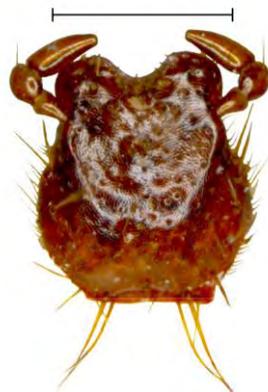


111 a b



112 a b

Figuras 109-112. Labro en vista ventral y corte longitudinal en vista lateral. 109, *P. parvula*; 110, *P. inconstans*; 111, *E. mexicana*; 112, *P. viduus*.

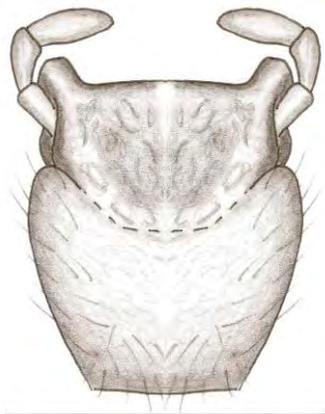


113

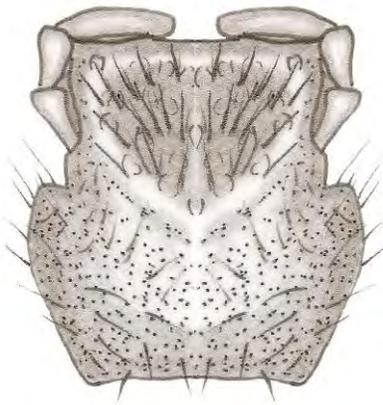


114

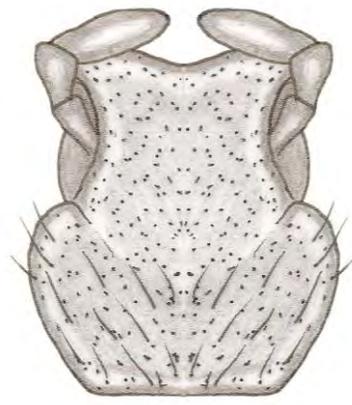
Figuras 113-114. Labio en vista ventral de 113. *P. zaragozai*, 114. *P. (Bucaphallanus) sp.*



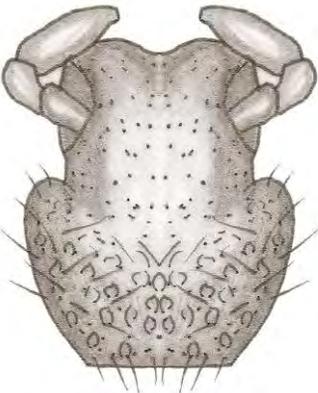
115



116



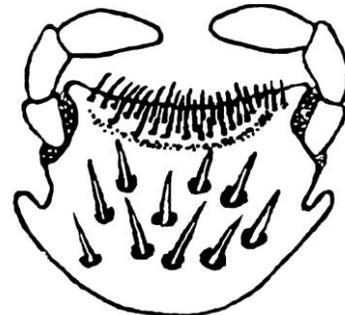
117



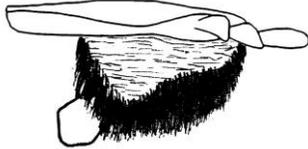
118



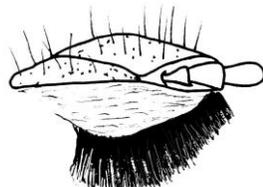
119



120



121



122

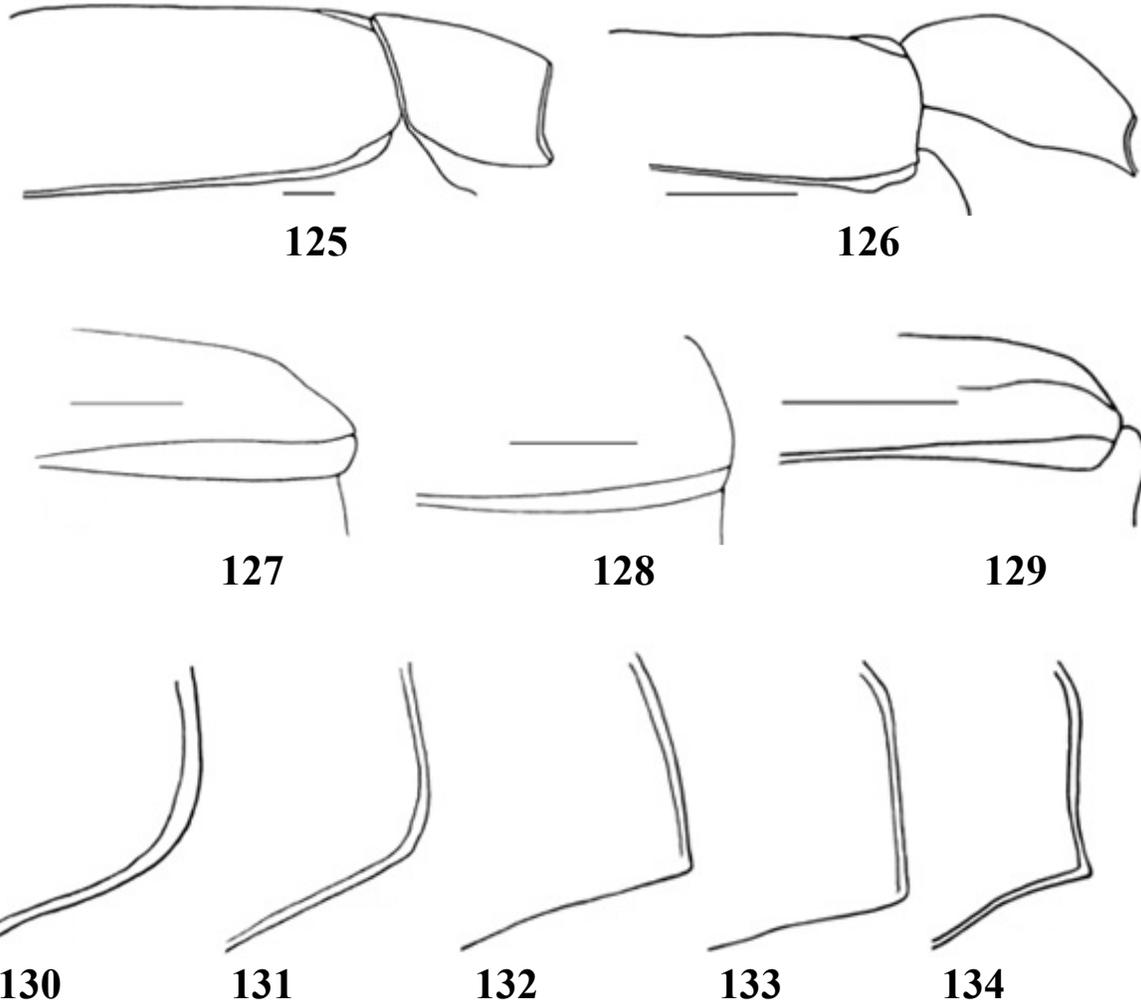


123

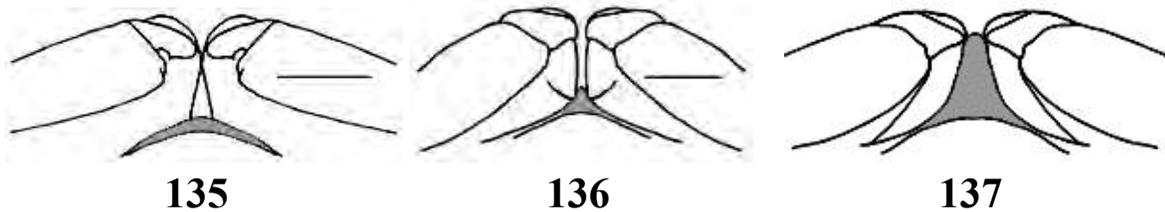


124

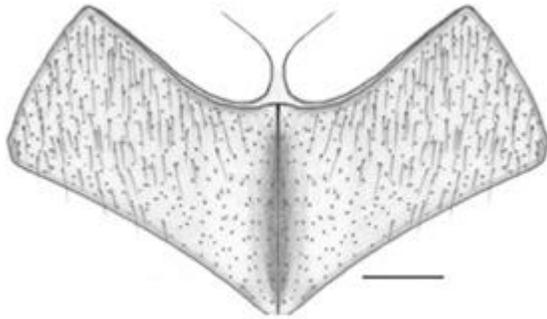
Figuras 115-124. 115-120. Labio en vista ventral. 115, *A. edentula*; 116, *A. ausonia*; 117, *P. xantholea*; 118, *S. vestita*; 119, *M. tolucana*; 120, *Dilophochila* sp. (Según Morón y Nogueira, 2003). 121-124. Labio en vista lateral. 121, *E. mexicana*; 122, *P. tibialis*; 123, *A. edentula*; 124, *P. cupricollis*. Escalas = 1 mm.



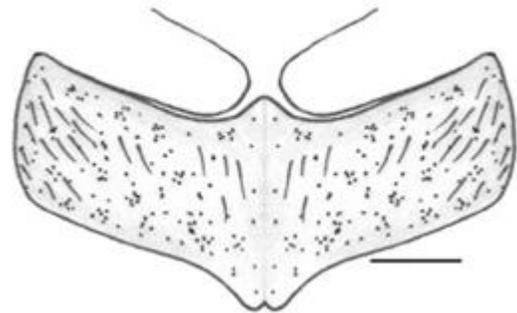
Figuras 126-126. Pronoto y élitros en vista lateral. 125, *P. cupricollis*; 126, *E. mexicana*. **127-129.** Posición de los mesepímeros respecto al húmero elital. 127, *A. edentula*; 128, *A. ausonia*; 129, *S. arboricola*. **130-134.** Forma del ángulo anterior derecho del pronoto. 130, *P. tibialis*; 131, *P. variolosa*; 132, "*Xochicotlia*"; 133, *P. viduus*; 134, *S. vestita*. Escalas = 1 mm.



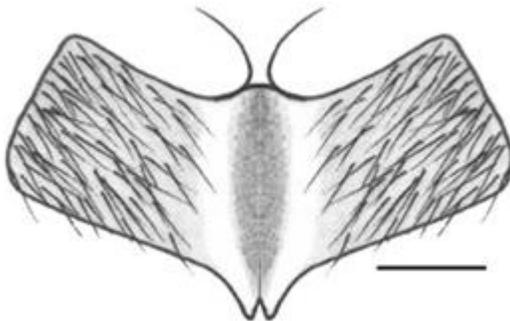
Figuras 135-137. Proyección proesternal. 135, *P. oreas*; 136, *P. tibialis*; 137, *Pelidnota* sp.



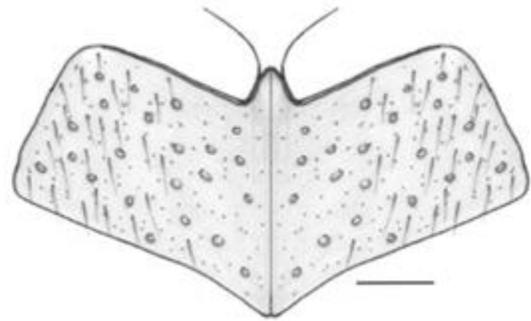
138



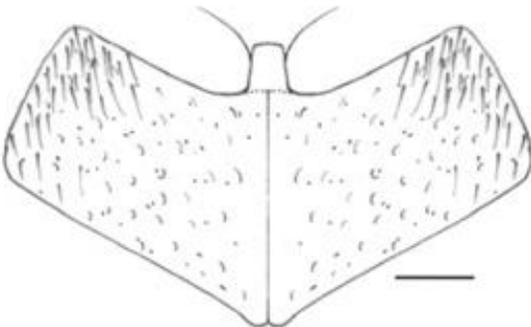
139



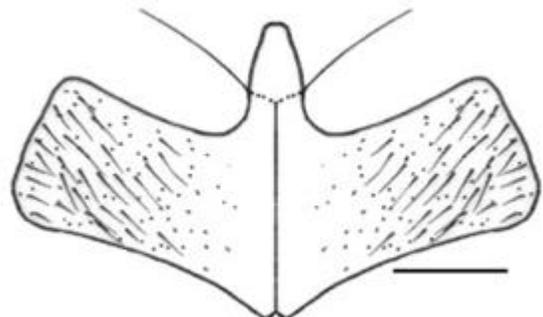
140



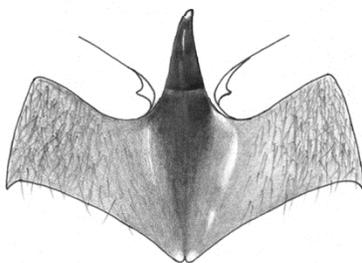
141



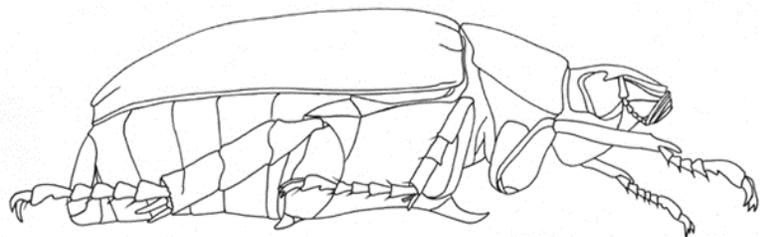
142



143

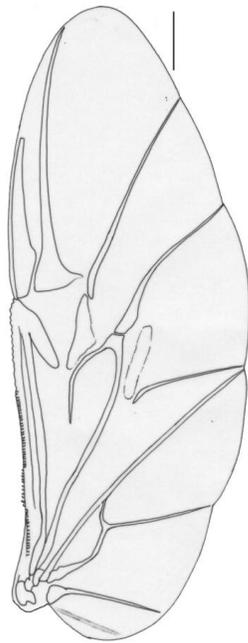


144

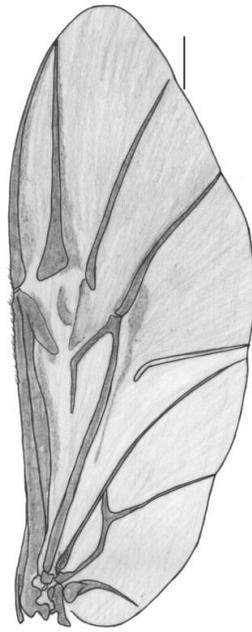


145

Figuras 138-144. Metaesternón. 138, *P. inconstans*; 139, *P. cincta*; 140, *P. parvula*; 141, *P. cupricollis*; 142, *P. marginicollis*; 143, *P. viduus*, 144, *C. pyropygus*. **145.** Vista lateral de *C. pyropygus*. Escalas = 1 mm.



146



147



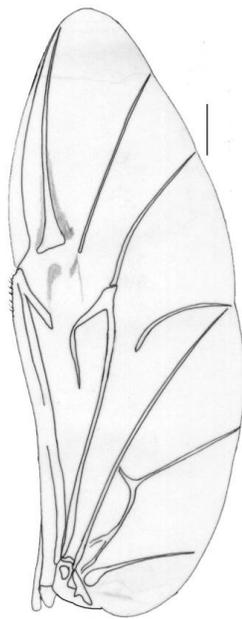
148



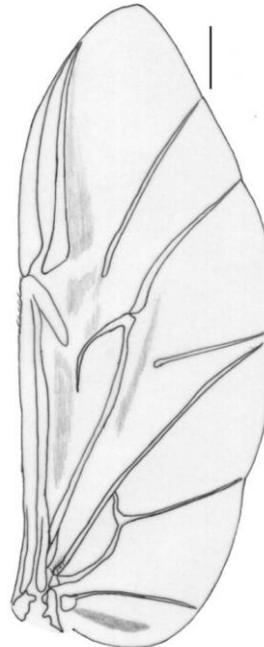
149



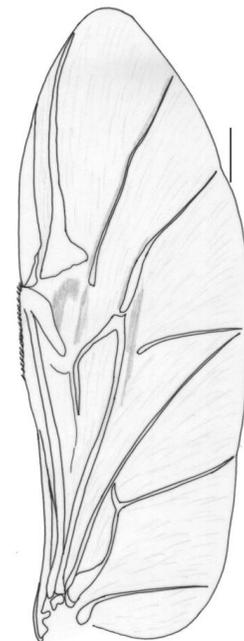
150



151

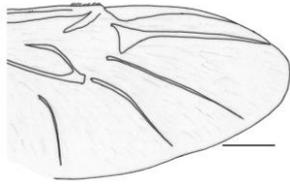


152

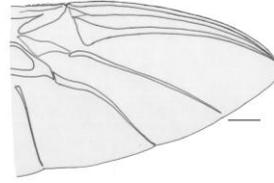


153

Figuras 146-153. Alas metatorácicas. 146, *P. nitidula*. 147, *P. chrysomelina*. 148, *P. terroni*. 149, *P. castaniceps*. 150, *P. foraminosa*. 151, *P. adscita*. 152, *P. guatemalena*. 153, *P. eucoma*. Escalas = 1 mm.



154



155



156



157

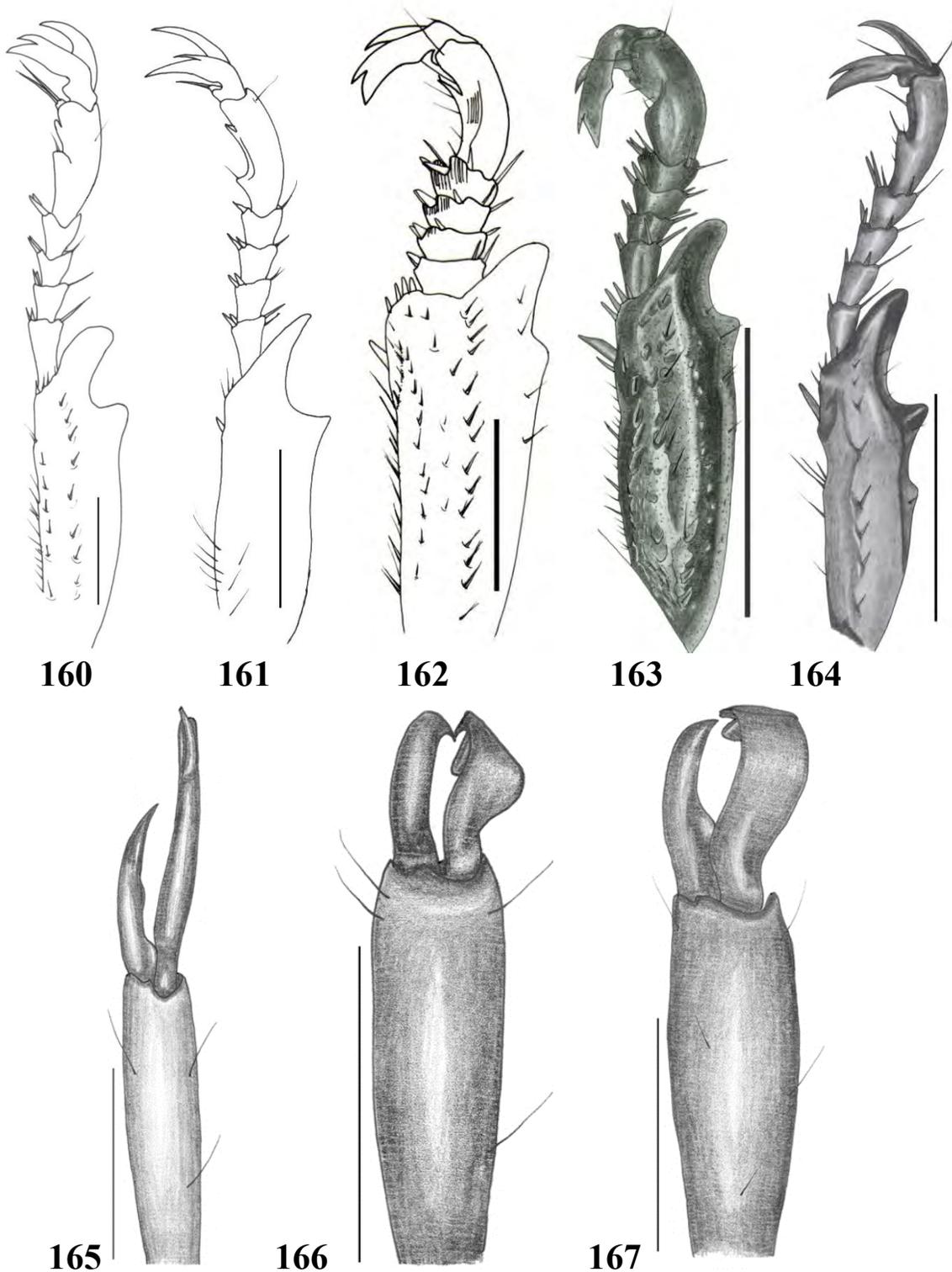


158

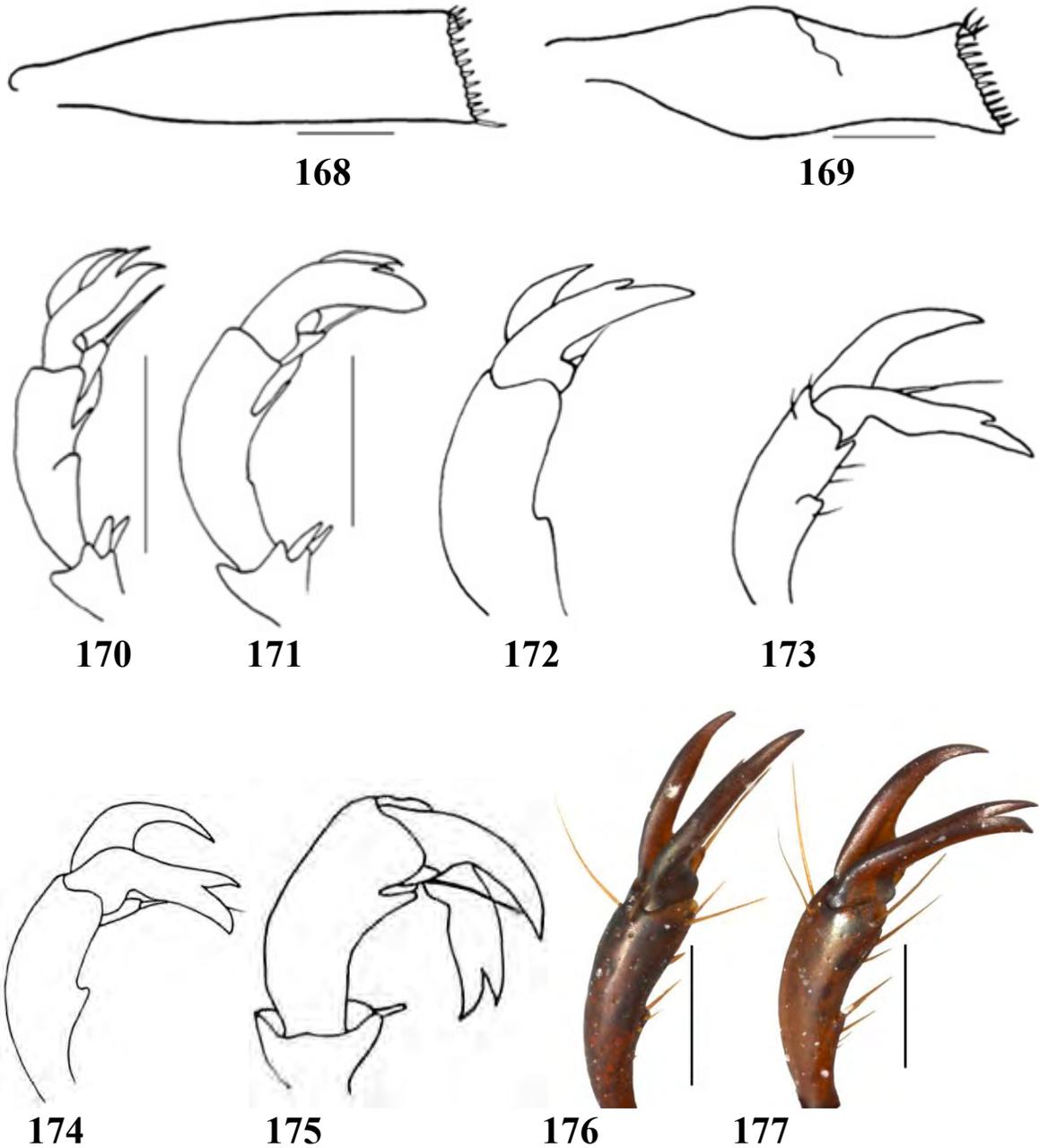


159

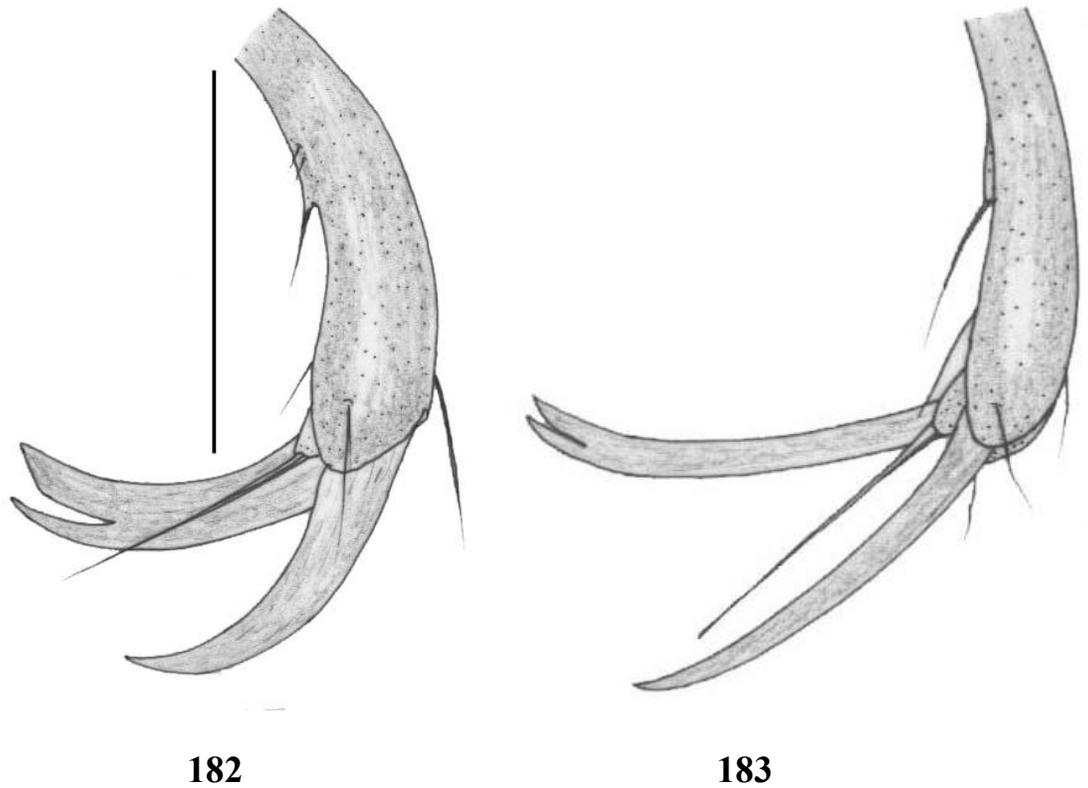
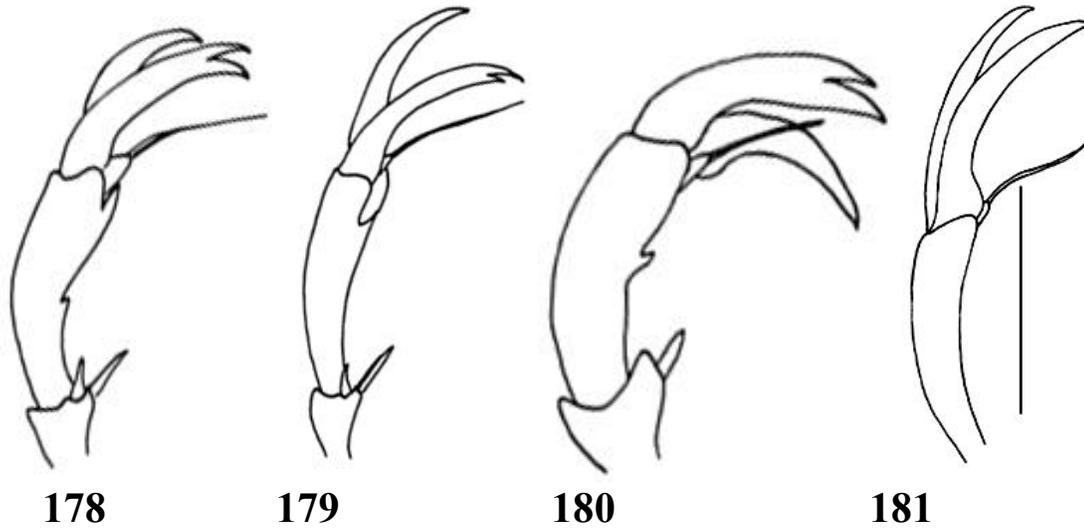
Figuras 154-159. Alas metatorácicas. 154, *P. hardyorum*. 155, *P. semicineta*. 156, *P. sticticoptera*. 157, *P. foraminosa*. 158, *P. nitidula*. 159, *P. variolosa*.



Figuras 160-164. Protibias y protarsos. 160, *P. marginicollis*. 161, *P. adscita*. 162, *Pachystethus* sp. 163, *Callistethus* sp. 164, *Paranomala* sp. **Figuras 165-167.** Superficie unguinal respecto a su eje longitudinal. 165, *P. tibialis*; 166, *P. antiqua*; 167, *A. edentula*. Escalas = 1 mm.



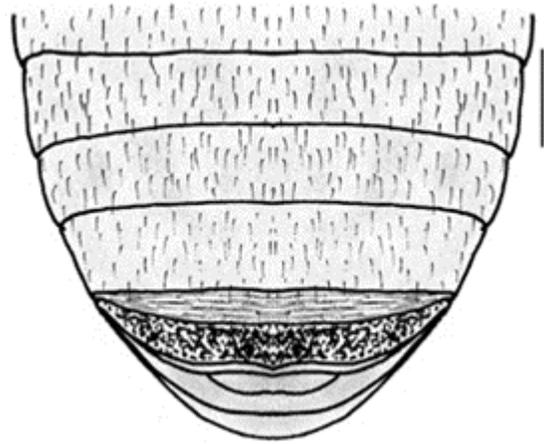
Figuras 168-169. Aspecto lateral de la metatibia. 168, *S. arboricola*; 169, *P. oreas*. **170-177.** Quinto protarsómero izquierdo mostrando detalles de las uñas y del denticulo ventral. 170, *P. inconstans*; 171, *P. antiqua*, 172, *P. parvula*, 173, *S. arboricola*, 174, *P. cupricollis*, 175, *Pachystethus* sp., 176, *Paranomala (Bucaphallanus)* sp., 177, *P. hoepfneri*.



Figuras 178-181. Vista lateral interna del quinto mesotarsómero y uñas de 178. *P. cupricollis*. 179. *P. parvula*; 180, *P. viduus*; 181, *P. capito*. **Figuras 182-183.** Metatarso apical y uñas. 182, *C. varia*. 183, *P. hardyorum*. Escalas = 1 mm.



184



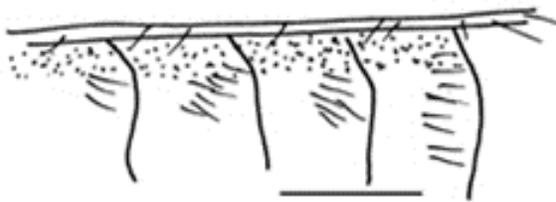
185



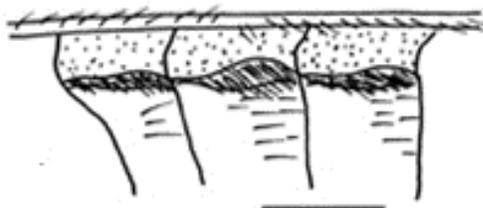
186



187

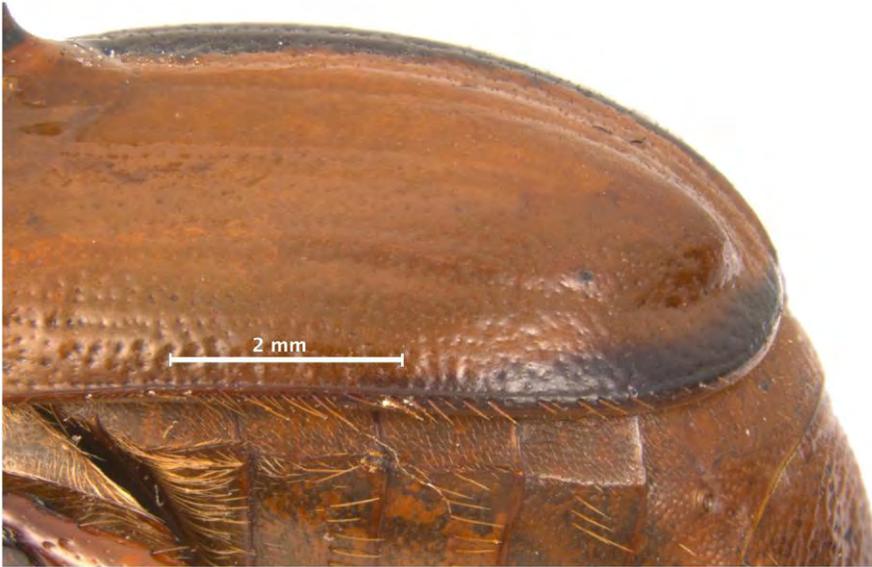


188

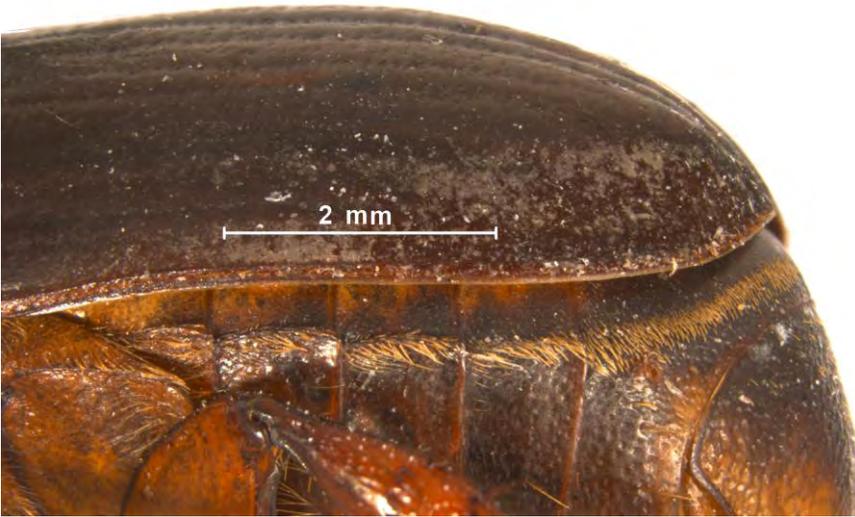


189

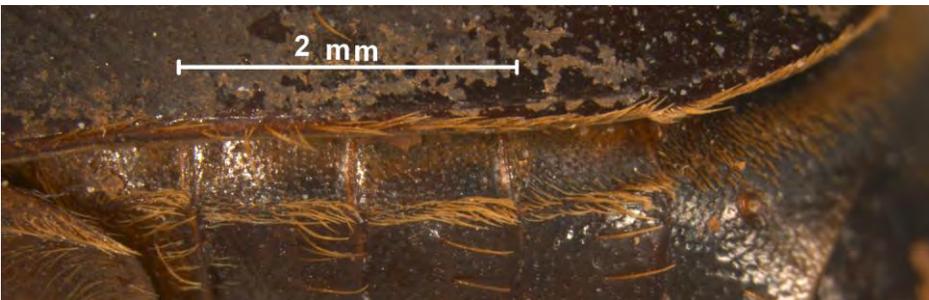
Figuras 184-187. Abdomen en vista ventral. 184, *P. variolosa*; 185, *P. oreas*; 186, *P. cupricollis*; 187, *S. vestita*. **Figuras 188-189.** Vista lateral de los esternitos abdominales derechos. 188, *P. cupricollis*; 189, *P. capito*. Escalas = 1 mm.



190

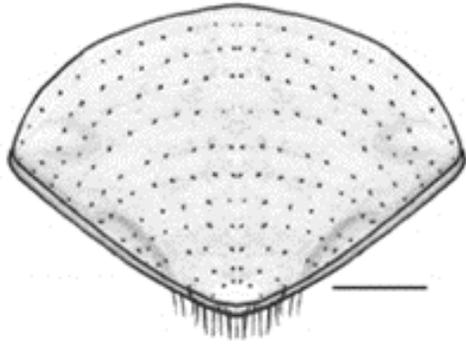


191

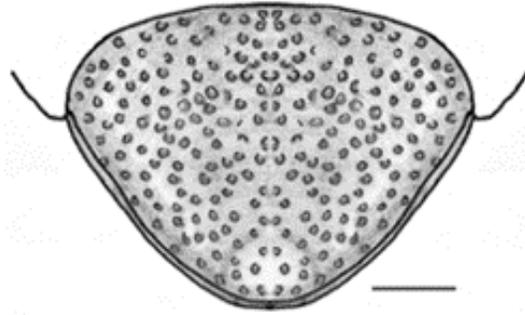


192

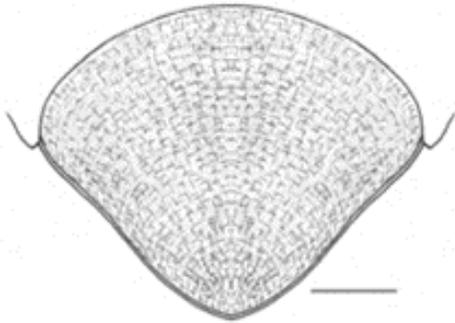
Figuras 190-192. Detalle del costado de los esternitos abdominales. 190. *P. hoepfneri*, 191-192. *P. (Bucaphallanus) spp.*



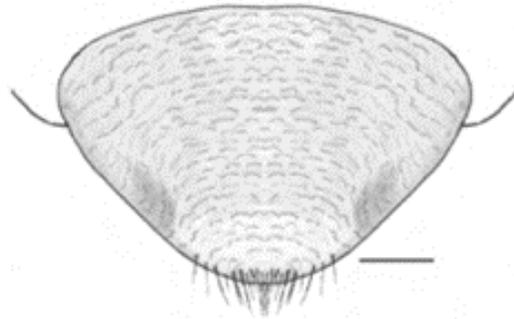
193



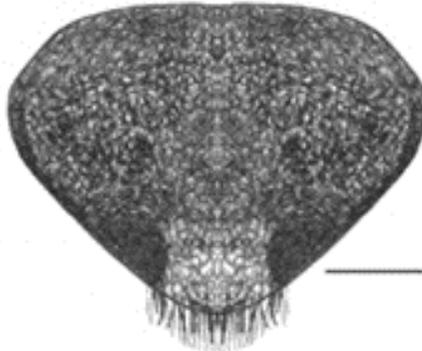
194



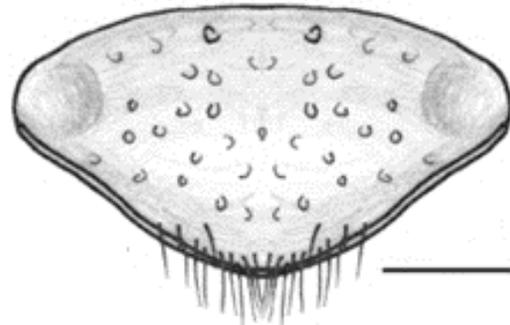
195



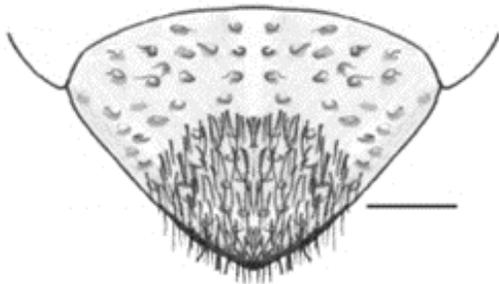
196



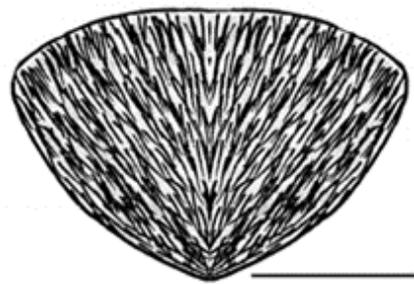
197



198

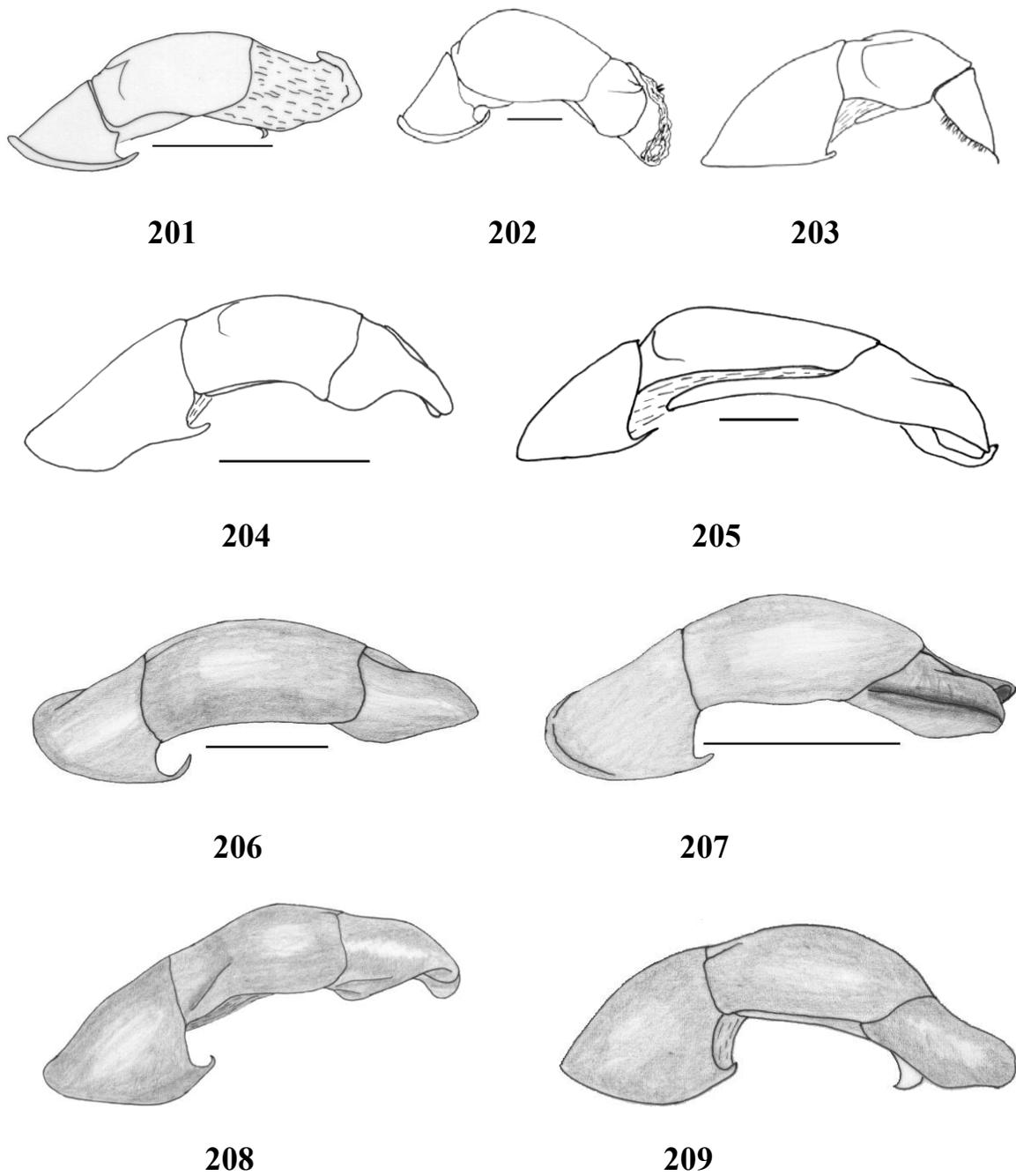


199

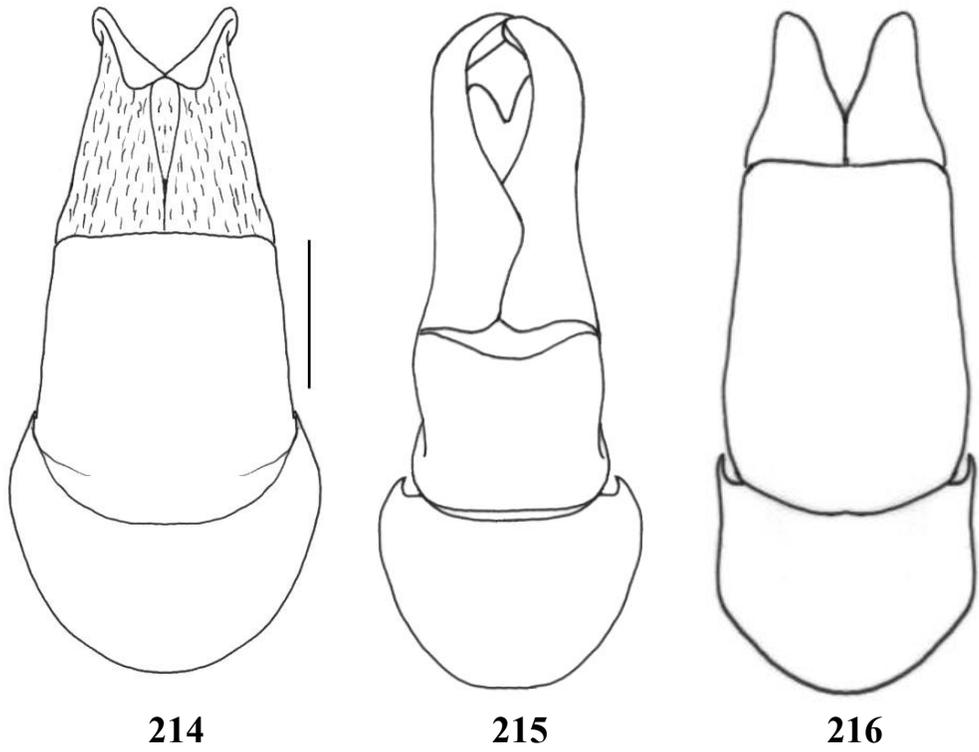
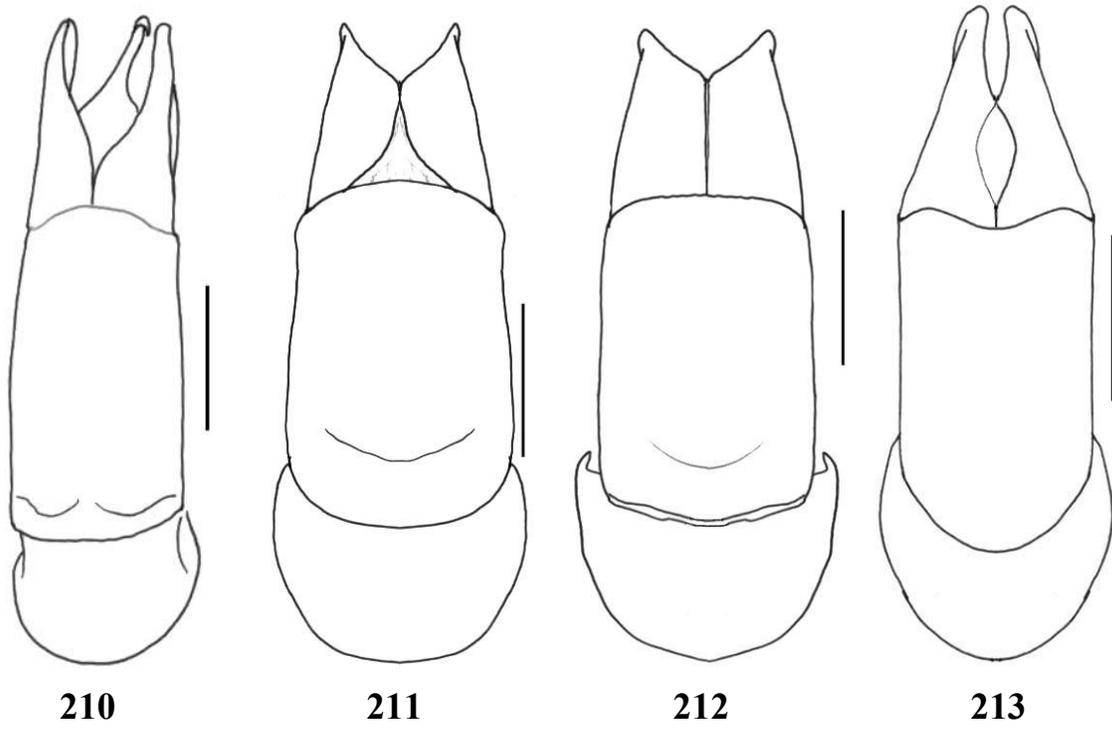


200

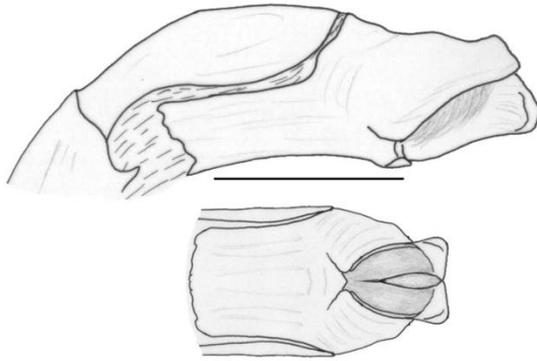
Figuras 193-200. Placa pigdial mostrando detalles de la superficie, puntuación y vestidura. 193, *P. cincta*; 194, *P. tibialis*; 195, *A. edentula*; 196, *A. ausonia*; 197, *P. variolosa*; 198, *P. parvula*; 199, *P. oreas*; 200, *S. vestita*. Escalas = 1 mm.



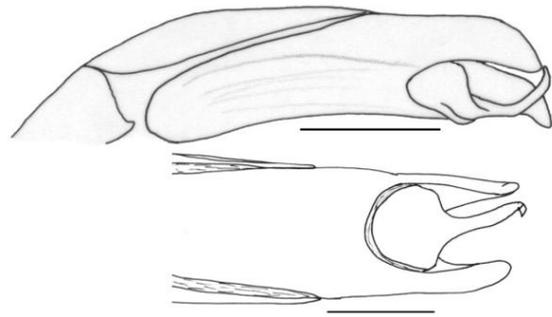
Figuras 201-209. Vista lateral de la cápsula genital masculina. 201, *P. violacea*. 202, *P. purisulcata*. 203, *P. nitidula*. 204, *P. terroni*. 205, *P. sulcans*. 206, *P. sticticoptera*. 207, *P. denticollis*. 208, *P. chapini*. 209, *P. guatemalena*.



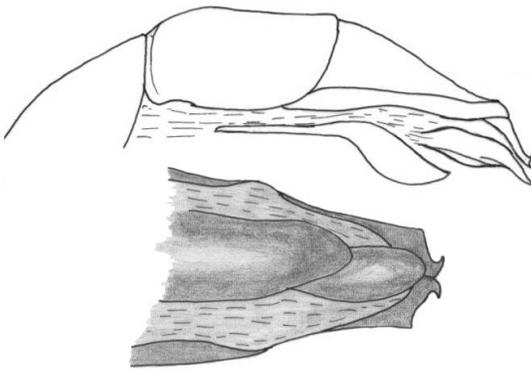
Figuras 210-216. Vista dorsal de la cápsula genital masculina. 210, *P. sulcans*. 211, *P. ochroptera*. 212, *P. cincta*. 213, *P. imperialis*. 214, *P. violacea*. 215, *M. holoserica*. 216, *P. sejuncta*.



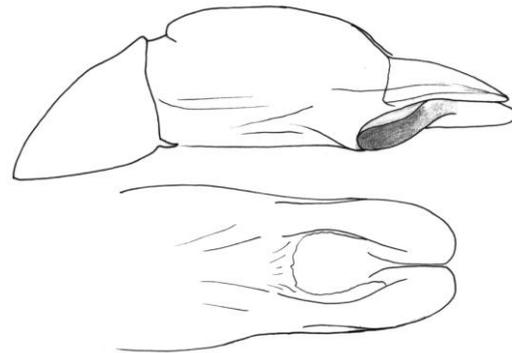
217



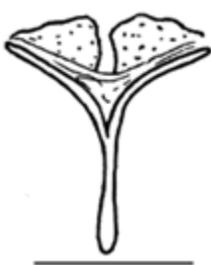
218



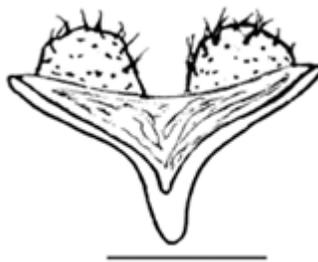
219



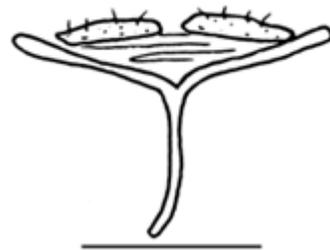
220



221



222



223

Figuras 217-220. Vista latero-ventral y ventral de la porción distal de la cápsula genital masculina con detalle de los parámetros. 217, *P. polychalca*. 218, *P. sulcans*. 219, *P. megalops*. 220, *A. communis*. **Figuras 221-223.** *Spiculum gastrale* de 220, *P. marginicollis*; 221, *P. cupricollis*; 222. *S. arboricola*.



224



225



226



227

Figuras 224-227. Aspecto dorsal de 224. *Anomala communis*, 225. *Mimela auronitens*, 226. *Callistethus mimmeloides*, 227, *Paranomala delicata*.



228



229



230



Paranomala capito

231

Figuras 228-231. Aspecto lateral. 228, *P. atommograma*. 229, *P. semicineta*, 230. *Pachystethus* sp., 231. *Paranomala (Bucaphallanus)* sp.

APÉNDICE III. Matriz de caracteres morfológicos.

Таран	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		
Cyclophila	2	0	0	0	2	0	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Fulda idelica	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Miska holozica	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	
Anomala dubia	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1	2	0	0	1	1	2	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	2	
Anomala viticola	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	2	
Anomala communis	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	
Strigoderma vestita	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	
Epicedrus melana	1	0	0	2	1	2	1	0	0	0	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala maura	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	2	
Anomala cartholica	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2	0	0	2	1	2	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	2	
Pedyschus viduus	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	
Anomala medialis	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	
Calliopygia lita	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	2	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	2	
Calliethus viticola	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	
Calliethus mniszoides	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Calliethus sp. 2	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Calliethus chonkensis	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	
Calliethus pseudopoda	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	
Calliethus lapida	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	
Calliethus chryseus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	
Calliethus spiculatus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	
Calliethus xiphioides	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	
Calliethus phosphorus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	
Calliethus bipunctatus	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	
Chalcidella phryganea	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	
Anomala viticola	0	0	1</																											

<i>Paranomala terroni</i>	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala terronoides</i>	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala inconstans</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala hoepfneri</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	1	
<i>Paranomala chevrolati</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala trapezifera</i>	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	?	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala sejuncta</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	1	1	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala flavilla</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala magelops</i>	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	?	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2	
<i>Paranomala parvula</i>	2	0	1	1	0	2	1	0	-	0	0	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	1	
<i>Paranomala cribriceps</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala moquini</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala delicata</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>Paranomala rimbosa</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	
<i>Paranomala peninsularis</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	
<i>Paranomala centralis</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	
<i>Paranomala dypellii</i>	2	0	1	1	1	0	0	-	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Paranomala imperialis</i>	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paranomala hardyorum</i>	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	?	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Paranomala antennata</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	1	0	1	0	2	1	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Paranomala adoceta</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	1	0	1	1	0	?	1	1	1	1	0	?	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>carioni</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Leptohoplia testaceipennis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Paranomala kanei</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	2	1	0	?	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Paranomala suavis</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	2	1	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Paranomala carinifrons</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	?	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Paranomala attenuata</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>gemella 1</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>gemella 2</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>gemella 3</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2		
<i>gemella 4</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2
<i>gemella 5</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	?	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	
<i>quebeco 1</i>	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	
<i>antennata 1 aff. peninsularis</i>	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	
<i>aff. peragozi</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	
<i>antennata 2</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>antennata 3</i>	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	
<i>riobrogoides</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>antennata 4</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>aff. carinifrons</i>	1	1	0	2	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	?	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>nevado collina</i>	0	0	0	2	1	2	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	2	
<i>bustamante</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	?	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. terroni 1</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. terroni 2</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. terroni 3</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	0	?	1	2	2	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. terroni 4</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	0	?	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. donovani 1</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	?	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. donovani 2</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. cincta 1</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>cincta 2</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	0	2	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. violacea 1</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	2	
<i>aff. violacea 2</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	
<i>aff. violacea 3</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	2	2	0	0	1	0	1	0	0	2	

28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	
0	?	0	?	-	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	0	2	1	1	2	0	1	2	
0	?	0	?	-	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	1	0	1	1	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1	2	0	1	
0	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	
0	0	0	4	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2	
0	0	0	3	?	1	0	0	0	1	0	1	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	
0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	2	
0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	2	0	2
0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	2	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	1	1	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	2	0	0	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	
1	0	0	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	0	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	1	
0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	3	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	2	0	2		
1	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	2	0	2	
1	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	2	
1	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	2	
1	0	0	4	4	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	2	
?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	1	
?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	2	
?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	2	
?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2	0	2	2	1	0	2	
1	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2	0	2	2	1	0	2	
0	1	0	2	0	-	2	0	0	1	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	-	0	0	0	1	0	0	-	1	-	0	2	
1	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	0	2	
0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2	
0	0	0	3	3	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	1	
0	0	0	3	4	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	1	
1	0	0	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	1	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2	
0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	2	0	1	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	2	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	2	
0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	2	0	1	
1	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	2	1	0	1	
0	0	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	2	
1	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	2	
0	2	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	-	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	2	0	2	
0	2	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	-	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	
1	0	0	2	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	

0 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 1
0 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 1
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 2
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 0 2
1 0 0 4 2 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 2 1 0 0 1 0 0 0 1 0 2 2 0 2
1 0 0 2 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 0 2
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 2
1 0 0 3 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 2
0 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 2 2 1 0 2
1 0 1 2 2 0 2 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 0 2 0 0 1 2 0 2
1 0 0 2 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 2 0 2
1 0 1 3 2 0 0 1 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 2
1 0 1 3 2 0 0 1 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 2
1 0 0 2 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 1
1 0 1 2 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 1
1 0 1 2 2 0 1 2 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 3 1 0 1 0 0 2 0 0 1 2 0 2
0 0 1 2 1 2 0 1 0 2 2 0 2 1 1 0 1 0 1 1 2 0 1 1 0 0 1 0 1 0 2 0 3
1 0 1 2 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 2 0 1 1 2 0 1
1 3 2 1 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 1 0 1 0 1 1 2 0 0 1 1 2 2 1 0 1 0 1 0
1 1 2 2 1 3 0 1 1 2 2 0 2 0 - 1 1 0 1 1 2 0 0 1 1 0 2 1 0 1 0 0 3
0 3 2 0 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 - 0 1 0 1 1 2 0 0 0 1 2 2 1 0 1 0 1 7
0 3 2 0 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 - 1 1 0 1 1 2 0 0 0 1 2 2 1 0 1 0 1 7
1 3 2 1 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 - 1 2 0 1 1 2 0 0 1 1 2 2 1 0 1 0 1 3
1 3 2 1 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 - 1 1 0 1 1 2 0 0 1 1 2 2 1 0 1 0 1 2
1 1 2 2 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 - 1 1 0 1 1 2 0 0 1 1 0 2 1 0 1 1 0 3
0 3 2 1 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 1 1 2 0 1 1 2 0 1 0 1 0 2 1 0 1 1 0 3
1 0 0 3 3 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 4 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 2 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 7 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 2 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 3 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 2 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 1 3 2 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 3 1 1 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 2 7 0 0 1 0 0 0 1 0 2 2 1 0 7
1 0 1 3 2 2 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
0 1 1 2 1 3 0 1 1 1 2 0 2 0 1 1 1 0 1 7 2 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 0 7
0 1 2 0 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 1 1 1 0 1 7 2 0 0 0 1 0 2 1 0 1 1 0 7
1 1 2 2 0 3 0 1 1 2 2 0 2 0 1 1 2 0 1 7 2 0 0 1 1 0 2 0 0 1 1 0 7
1 0 0 3 2 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 0 0 0 0 2 0 0 1 2 0 7
1 0 0 3 3 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 2 0 0 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 2 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 2 2 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 3 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 3 2 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 3 7 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 2 2 0 7
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 3 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7
1 0 0 3 3 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1 7 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 2 0 7

61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93
0 0 1 1 0 0 0 3 0 0 0 1 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2 0 0 0 0
1 0 0 1 0 0 0 3 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 2 3 1 1 1 0 1 2 0 0 0 0
0 0 1 1 0 0 2 0 1 1 0 0 2 - 2 0 1 0 1 0 0 2 2 0 1 1 0 1 1 0 0 1 2
0 0 1 1 0 0 2 0 0 1 0 0 2 - 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 2 0 0 1 0 1 2 - 2 0 1 0 1 1 0 1 2 1 1 1 0 1 1 0 0 0 2
0 1 1 1 0 2 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 0 0 0
2 1 0 0 0 2 2 2 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 1 1 2 3 1 1 1 0 2 1 0 0 0 2
1 2 1 1 0 0 2 2 2 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 2 1 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1
2 0 1 1 0 0 2 1 0 0 0 0 2 - 0 0 1 0 1 1 1 2 3 1 0 1 0 2 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 2 1 0 0 0 0 2 - 0 0 1 1 1 1 1 2 3 1 1 1 0 2 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 2 0 2 1 0 0 2 - 1 0 1 1 1 1 0 2 3 1 1 1 0 2 1 0 0 0 2
1 0 1 1 0 0 2 0 0 0 0 2 - 0 0 1 1 1 1 1 0 2 3 1 0 1 0 2 1 0 0 2
1 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 - 0 1 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 2
1 0 0 1 0 0 0 2 0 0 0 0 2 - 0 1 1 1 1 1 1 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 1 3 0 1 0 0 2 - 1 1 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 1
0 0 0 1 0 0 1 2 1 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 2 3 1 1 1 0 2 1 0 0 1 1
0 0 0 1 0 0 2 3 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 1 0 2 3 1 1 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 0 2 0 1 0 0 2 - 1 0 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 1 3 0 1 0 0 2 - 1 0 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 1
2 0 0 1 0 0 1 2 0 1 0 0 2 - 1 1 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 7
1 0 0 1 0 0 0 2 0 1 0 0 2 - 1 1 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 1 1 0 0 1 1
2 0 0 1 0 0 1 3 0 1 0 0 2 - 1 1 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 2
2 0 0 1 0 0 1 3 1 1 0 0 2 - 1 1 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 1
2 0 0 1 0 0 3 0 1 0 0 2 - 1 0 1 1 1 1 0 2 4 1 1 0 1 2 1 0 0 1 2
0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
2 0 1 1 0 0 2 2 0 0 0 1 1 0 1 0 0 1 1 1 1 2 3 1 0 1 0 2 1 0 0 0 2
2 2 0 0 0 1 2 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 2 3 1 1 1 0 2 1 0 0 0 2
1 0 1 1 0 0 2 3 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 2 2 1 0 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 2 3 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 2 2 1 0 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 2 3 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 2 3 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 2 2 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 2 3 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 1 2 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 1 0 2 3 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 2 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 1 0 2 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 1 2 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 1 0 0 2 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 1 2 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 1 0 0 2 0 0 1 1
2 0 0 1 0 0 1 3 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 1 0 0 2 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 0 3 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 2 1 1 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 2 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
2 0 0 1 0 0 1 2 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 1 3 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 2 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
2 0 1 1 0 0 2 2 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 2 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 1 2 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 1 2 0 2 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
0 0 1 1 0 0 2 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0
1 0 1 1 0 0 2 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
2 0 0 1 0 0 1 2 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1
1 0 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1
0 1 1 1 0 1 2 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 0 0 1 0
0 0 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 0 0 1 0
1 0 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 0 0 1 1

94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	
0	1	0	0	0	0	1	1	1	-	0	1	-	-	0	0	1	0	3	7	0	0	0	0	2	0	
0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	1	-	-	0	0	0	1	-	7	1	0	0	1	2	3	
1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	2	
1	0	1	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	2	2	2	0	0	0	7	1	2	
0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	2	2	7	1	0	0	0	2	0	
0	1	1	1	0	1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	4	
0	1	0	0	2	0	2	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	1	1	
0	1	0	0	2	0	2	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	1	1	
0	0	1	0	2	0	2	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0	2	2	2	0	0	0	0	1	1	
0	0	1	0	1	0	3	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	2	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	0	0	0	2	0	2	0	1	1	0	1	-	2	0	0	0	1	2	7	0	0	0	0	1	1	
0	0	1	1	2	0	2	1	1	1	0	0	1	2	7	0	0	2	2	1	0	0	0	0	1	1	
0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	-	-	0	0	0	2	3	1	1	0	0	0	1	1	
0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	
0	1	1	0	0	0	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	0	1	0	2	1	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	2	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	2	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	2	2	0	0	0	0	1	1	
0	1	1	0	2	0	2	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	2	1	1	1	7	7	1	0	0	7	7	0	1	2	2	7	0	0	0	0	1	7	
0	1	1	0	2	1	2	0	1	2	1	0	0	0	1	0	1	2	2	7	0	0	0	0	1	2	
0	0	1	0	2	1	2	0	1	-	1	1	-	2	0	0	1	2	2	7	0	0	0	0	1	1	
0	0	1	0	2	1	3	0	1	2	1	0	0	2	0	0	1	2	2	7	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	2	1	2	0	1	2	1	0	0	2	0	0	1	2	2	7	0	0	0	0	1	1	
1	1	1	1	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	3	7	0	0	1	0	1	2	
0	1	0	0	2	0	2	1	1	0	0	1	2	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1	
0	1	0	0	2	0	2	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	1	1	
1	1	1	0	2	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	0	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	0	1	0	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	0	0	2	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	0	1	1	1	3	1	1	2	1	0	0	0	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	0	0	0	1	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	0	0	1	3	1	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	3	7	0	0	0	0	0	1	2
1	1	1	1	2	1	3	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	1	2	1	3	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	2	1	3	0	0	1	1	0	0	0	2	0	2	1	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	1	2	1	3	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	1	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	7	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	1	0	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	3	1	0	0	0	0	1	2	
7	1	1	1	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	7	7	1	1	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	0	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
7	1	1	1	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	7	0	1	1	3	2	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	0	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	0	0	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	7	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	0	0	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	7	2	7	0	0	0	0	0	1	2
0	1	0	0	2	1	3	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	3	3	0	0	0	0	1	2	
1	0	1	0	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	7	7	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
1	0	1	1	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	2	0	2	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0	0	2	0	2	2	3	3	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	0	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	0	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	1	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	2	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	1	2	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	
0	0	0	0	2	1	3	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	3	2	0	0	0	0	1	2	
0	1	1	1	1	1	3	1	0	1	1	0	0	0	2	1	2	2	2	3	0	0	0	0	1	2	
1	1	1	1	1	1	3	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	3	2	0	0	1	0	1	3	
1	1	1	1	1	1	3	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	3	2	0	0	1	0	1	3	
1	0	1	1	1	1	3	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	2	2	2	0	0	0	0	1	2	

0 1 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 3 2 0 0 0 0 1 2
0 1 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 3 3 0 0 0 0 1 2
0 0 1 0 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 3 2 0 0 0 0 1 2
1 1 2 0 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 1 1 1 3 2 0 0 0 0 1 3
0 1 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 2 0 2 1 3 3 0 0 0 0 1 2
0 1 1 1 1 1 3 1 0 1 0 0 0 0 1 0 2 1 3 3 0 0 0 0 1 2
0 1 1 1 0 1 3 0 0 1 1 0 0 0 1 0 2 2 3 2 0 0 0 0 1 2
1 0 1 1 0 1 2 1 0 1 1 0 0 0 1 1 2 2 2 1 0 0 0 0 1 2
0 1 1 1 2 1 2 1 0 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1 1
1 0 1 0 2 0 2 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 2 3 2 0 0 0 0 1 4
1 0 0 0 2 0 2 1 0 1 1 0 0 0 2 0 1 2 3 3 0 0 0 0 1 1
1 1 1 0 0 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 3 2 0 0 0 0 1 2
1 1 1 0 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 3 2 0 0 0 0 1 2
7 1 1 1 2 1 3 1 0 1 0 0 0 0 2 7 1 1 3 2 0 0 0 0 1 2
1 1 1 0 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 2 3 1 0 0 0 0 1 4
1 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 2 3 2 0 0 0 0 1 4
1 1 1 0 2 0 2 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 3 7 0 0 0 0 1 4
1 1 1 0 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 2 0 3 2 1 0 0 0 0 1 3 5
1 1 2 0 1 0 1 1 0 1 1 0 0 0 2 0 3 2 2 2 0 0 0 0 1 4
1 1 2 1 2 0 1 1 0 0 0 0 0 1 2 1 2 2 2 7 0 1 0 2 1 4
1 1 2 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 3 7 7 7 0 1 0 7 1 4
1 7 2 1 7 0 1 1 0 1 1 0 1 2 2 7 3 1 2 3 0 0 0 3 1 4
1 7 2 1 7 0 1 1 0 0 1 0 7 2 2 7 3 1 2 3 0 0 0 3 1 4
1 1 2 1 2 0 1 1 0 0 0 0 0 1 2 1 2 2 2 1 0 0 0 1 1 4
1 1 2 0 2 0 1 1 0 0 0 0 0 1 2 1 2 2 2 1 0 0 0 2 1 4
1 1 2 0 2 0 1 1 0 1 0 0 0 0 1 0 2 2 2 2 0 1 0 1 3 5
1 1 2 1 2 0 1 1 0 1 0 0 1 1 2 1 3 1 2 2 0 1 0 2 1 4
1 7 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 2 7 2 1 3 2 0 0 0 0 1 2
1 7 0 0 0 1 3 1 0 1 1 0 0 0 2 7 2 1 2 2 0 0 0 0 1 2
0 7 0 1 2 1 3 1 0 2 1 0 0 0 1 7 2 1 3 2 0 0 0 0 1 2
0 7 2 1 2 1 2 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 1 3 1 0 0 0 0 1 4
1 7 2 1 1 1 2 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 1 3 2 0 0 0 0 1 4
1 7 2 0 2 1 2 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 1 3 2 0 0 0 0 1 4
1 7 0 1 2 1 2 1 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 2 2 0 0 0 0 1 2
1 7 1 1 2 1 2 1 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 2 2 0 0 0 0 1 2
1 7 2 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 7 2 0 0 0 0 1 2
1 7 0 1 2 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 2 2 2 0 0 0 0 1 4
1 7 7 7 7 1 7 7 0 1 1 0 0 0 2 7 7 7 7 7 0 0 0 7 1 4
1 7 1 1 2 1 1 1 0 1 1 0 0 0 1 2 7 3 1 2 2 0 0 0 1 1 4
1 7 1 1 2 0 1 1 0 1 1 0 0 0 2 7 2 2 3 2 0 1 0 1 3 4
0 7 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 1 3 1 0 0 0 0 1 2
1 7 2 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 2 3 1 0 0 0 0 1 2
0 7 1 0 2 1 3 1 0 1 0 0 0 0 1 7 2 2 3 3 0 0 0 0 1 2
0 7 1 1 2 1 2 1 0 1 1 0 0 0 1 7 2 2 3 3 0 0 0 0 1 2
0 7 1 0 0 1 2 1 0 1 1 0 0 0 2 7 2 2 3 3 0 0 0 0 1 2
0 7 1 1 2 1 2 1 0 1 1 0 0 0 1 7 2 2 3 3 0 0 0 0 1 2
1 7 1 0 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 1 2 0 0 0 0 0 1 2
1 7 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 1 7 1 1 2 1 0 0 0 0 1 2
1 7 1 1 2 1 3 0 0 1 1 0 0 0 1 2 7 1 1 2 2 0 0 0 0 1 2
1 7 1 1 2 1 3 0 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 2 2 0 0 0 0 1 2
0 7 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 2 1 0 0 0 0 1 1
0 7 1 1 2 1 3 1 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 2 1 0 0 0 0 1 1
0 7 1 1 2 1 3 0 0 1 1 0 0 0 2 7 1 1 2 1 0 0 0 0 1 1

145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	0	0	0	1	0
1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	?	?	?	?	0	1	0	0	1	1
1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	2	1	2	2	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0
1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1
1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	-	1	0	1	0	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	1	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	1	?	?	?	?	?	2	0	1	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	2
1	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	2
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2
1	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	?	?	1	?	0	0	2	1	1	0	0	2	1	2
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	1	1	0	2	1	2
1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	2
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	2	0	2
1	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2
1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2
1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	2	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	2	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	?	1	?	?	?	?	?	?	0	0	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	?	1	?	?	?	?	?	?	0	0	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	0	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	?	1	?	?	?	?	?	?	0	0	1	2
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	?	1	?	?	?	?	?	?	0	0	1	2
0	3	0	0	1	-	0	0	0	1	1	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1
1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1
1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1
1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	2	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2	2	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1
2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1
2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2
2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1	1	0	1	0	2	0	0	1	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	2	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	0	0	2	0	0	0	0	2	1	2
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1
1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	1	1	0	0	1	0	0	2	1	1
0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1
0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1
0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1

0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 1 2 2 2 1 1 0 0 0 0 2 1 1
0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 1 1 2 1 1 0 0 0 0 2 1 1
0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 2 2 2 2 0 1 0 0 0 0 0 2 1 1
0 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 2 1 2 2 0 0 0 0 0 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 2 1 2 2 0 1 0 0 0 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 2 1 1 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 1 1 2 0 0 0 0 0 0 2 1 1
0 2 0 0 0 1 0 0 0 1 0 2 2 2 2 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 2 2 2 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 0
0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 2 2 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 2 0 1 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 2 0 1 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 2 2 2 0 1 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 1 2 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1
0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 2 2 2 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 2 2 2 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1 1 2 2 0 1 0 0 1 1 0 2 1 1
0 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 1 1 2 2 2 0 0 0 0 0 1 2 0 2 1 1
0 2 0 1 0 - 0 1 0 1 0 2 1 2 2 0 0 0 0 0 1 2 0 2 1 1
0 2 0 1 0 - 0 1 0 1 0 0 2 2 2 7 7 0 7 7 1 0 1 1 1
0 2 0 1 0 - 0 1 0 1 0 0 2 2 2 7 7 0 7 7 1 0 7 1 1
0 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 1 2 2 2 0 0 0 0 0 1 2 0 2 1 1
0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 2 2 2 0 0 0 0 0 1 2 0 1 1 1
0 7 0 1 7 1 0 0 0 1 0 2 1 2 2 0 0 0 0 0 1 2 0 2 1 1
0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 1 1 1 0 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 2 2 1 1 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 2 2 2 2 1 1 0 0 1 0 0 2 1 1
0 0 1 0 1 - 0 0 0 0 0 2 2 2 2 1 1 0 0 1 0 0 2 1 1
0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 2 1 2 2 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
2 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 2 1 2 2 0 0 0 0 0 1 1 0 2 1 1
2 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 2 1 7 7 0 7 7 1 0 2 1 1
0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 2 1 2 2 7 7 0 7 7 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 2 2 1 1 0 0 0 0 0 2 1 1
1 2 0 0 1 0 0 0 1 0 0 2 1 2 2 7 7 0 7 7 1 0 2 1 1
1 2 0 1 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 2 7 7 7 7 7 1 0 1 1 1
1 2 0 1 1 1 0 0 0 0 0 2 2 2 2 0 0 0 0 0 1 1 0 1 1 1
1 2 0 1 0 0 0 1 0 1 0 2 1 2 2 7 7 7 7 7 1 0 1 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 1 2 0 0 0 1 1 1 0 1 1 1
0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 1 0 1 0 0 0 1 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 2 1 1 0 0 0 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 2 1 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 2 1 0 0 0 1 1 0 2 1 1
1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 2 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1
1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 2 2 0 1 0 0 1 1 0 2 1 2
1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 1 1 0 0 0 0 1 1 0 2 1 1
0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 2 2 1
0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 2 1 2 1 7 7 7 7 0 0 0 2 2 1
0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 1 0 0 0 0 0 0 0 2 2 1
0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 2 2 2 1 0 0 0 0 0 0 0 2 2 1
0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 2 2 2 1 0 0 0 0 0 0 0 2 2 1

1	0	0	1	0	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
1	0	0	1	0	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	3	0	1	0	0	1	1	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
1	0	0	1	0	0	1	2	3	4	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
0	0	0	1	0	0	1	1	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	4	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	4	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	?	0	0	1	2	3	4	1	-	0	0	0	1	?	1	1	0	?	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	4	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	1	3	5	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	1	3	\$	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	1	0	1	0	3	1	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	1	0	1	0	3	\$	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	1	0	1	0	2	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	0	1	1	1	0	1	0	2	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	0	1	1	1	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	0	1	1	1	0	1	0	3	\$	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	0	1	1	1	0	1	0	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
0	1	0	1	0	0	1	2	3	4	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
0	2	0	1	0	0	1	2	3	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	1	3	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0
1	1	1	1	0	0	1	1	3	1	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	1	3	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	2	1	\$	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	0	3	\$	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
0	2	0	1	0	0	1	1	2	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	1	3	\$	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	?	1	0	0	1	1	2	2	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1	0	?	1	0	0	1	1	2	2	1	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	1	0	1	0	2	\$	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	0	0	1	0	0	1	2	2	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	2	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	1	2	3	\$	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	2	3	\$	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	2	3	\$	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	2	3	\$	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	1	0	0	1	2	3	\$	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0

1	1	0	0	0	1	0	1	0
1	1	0	0	0	1	0	1	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	0	2	0	0	1	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	0	0	0	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	1	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
7	7	0	0	7	7	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	1	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	7	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	2	0
1	1	1	0	0	0	0	2	0
2	1	1	0	0	0	0	0	0
7	1	1	0	0	0	0	7	0
0	1	1	0	0	0	0	2	0
0	1	1	0	0	0	0	2	0
2	1	0	0	0	0	0	2	0
2	1	0	0	0	1	0	0	0
1	1	0	-	1	0	0	0	0
1	1	1	-	0	1	0	0	0
2	1	0	-	2	0	0	1	0
1	1	0	-	1	1	0	7	0
0	1	0	-	1	0	0	0	0
0	1	0	-	1	0	0	0	0
1	1	0	-	1	0	0	1	0
0	1	0	-	1	0	0	7	0
1	1	0	-	0	0	0	0	0
1	1	0	-	0	0	0	0	0
0	1	0	-	0	0	0	0	0
0	1	0	-	0	0	0	0	0
2	1	0	-	0	0	0	2	0
0	1	0	-	1	0	0	7	1
0	1	0	-	1	0	0	1	1
1	1	0	-	1	1	0	1	0
0	1	0	-	1	0	0	2	0
1	1	0	-	1	0	0	2	0
1	1	0	-	1	0	0	1	0
0	1	0	-	0	0	0	0	1
0	1	0	-	0	0	0	0	1
0	1	0	-	0	0	0	0	0
0	1	0	-	0	0	0	0	1
0	1	0	-	0	0	0	7	0
0	1	0	-	0	0	0	0	0
0	1	0	-	0	0	1	0	0

APÉNDICE IV. Artículo aceptado en Zootaxa

Revision of the genus *Pachystethus* Blanchard with description of three new species from Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Anomalini)

Andrés Ramírez-Ponce^{1 2} & Miguel Angel Morón¹

¹ Instituto de Ecología A. C. Apdo. Postal 63, Xalapa, Veracruz 91070, México. miguel.moron@inecol.edu.mx

² Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

Abstract

Descriptions or redescriptions along with comments on the distribution and habits of six species in the genus *Pachystethus* are provided. *Anomala nutans* Bates and *A. vidua crassesculpta* Bates are transferred to the genus *Pachystethus* and *P. matzapatlacus* **new species**, *P. ixtacomitanus* **new species** and *P. nectoctenus* **new species** are described from Oaxaca, Chiapas, and Veracruz, Mexico, respectively. Lectotypes for *Popillia sticticollis*, *Anomala nutans*, and *A. vidua crassesculpta* are designated. Color photographs, illustrations of diagnostic characters, and a key to species are also included.

Key words: Taxonomy, Rutelinae, Anomalini, *Anomala*, *Pachystethus*, new species.

Introduction

Shiny chafers of the tribe Anomalini are represented in the New World by 17 genera and nearly 300 species (Morón & Nogueira 1998, Jameson *et al.* 2003, Ramírez-Ponce & Morón 2009), but revisions, keys to species, and other natural history information are scarce, despite the fact that a large number of species are of economical importance as pests. Past studies on the taxonomy of these species are problematic because the taxa were not adequately delineated, the species usually have vast character variability, the genitalia were rarely described, and the authors do not agree with the use of morphological characters or with the status of the names (Potts 1974, Morón & Nogueira 1998, Jameson *et al.* 2003, Ramírez-Ponce & Morón 2009).

Based on generic-level phylogenetic studies of selected Anomalini of the world, Ramírez-Ponce and Morón (2009) proposed the revalidation of the genus *Pachystethus* Blanchard, and the redefinition of the genera *Anomala* Samouelle, *Paranomala* Casey, and *Callistethus* Blanchard, because the representatives of these lineages have unique combinations of morphological characters with some synapomorphies supporting the clades in the strict consensus tree obtained from the analysis.

This paper follows the phylogenetic study on the tribe Anomalini of Ramírez-Ponce and Morón (2009), which supports the revalidation of the genus-name *Pachystethus* Blanchard. In depth study of literature and collections led us new evidence derived from additional described and undescribed species to be included in *Pachystethus*. Herein, we provide redescription of the genus and type species, descriptions of three new species from

southeastern Mexico, redescrptions of additional two species transferred to this genus, and identification key to the species.

The type species of *Pachystethus* was described by Newman (1838) as *Popillia vidua* Newman, along with *P. sticticollis* Newman, *P. semirufa* Newman, *P. castor* Newman, and *P. pollux* Newman. Later, Newman (1841) published a treatise of *Popillia* species deposited in Hope's collection and designated species groups by geographic regions; several groups were from Asia and Africa and only two groups were from Mexico. The first Mexican group was comprised of the first three species cited above (*P. vidua*, *P. sticticollis*, and *P. semirufa*), characterized by elytra without striae or dorsal excavations, and the other Mexican group was comprised of two species with striae of elytrae very deep and terminal segment of abdomen dorsally pilose. The latter two species were synonymized by Burmeister (1844) and later transferred to the genus *Strigoderma* Blanchard by Bates (1888).

Pachystethus viduus has a unique combination of morphological characters and contrasting color combinations. Some of these characters, like a broad space between mesocoxae and prominent and rounded mesometasternal projection, may be recognized as transitional between genera such as *Callistethus* and *Paranomala* (the space between the mesocoxae is very broad in *Callistethus* and not broad in *Paranomala* and the mesometasternal projection is very elongate and acute in *Callistethus* and absent in *Paranomala*). These characters are the main reason for the confusion and profusion of proposals for the classification of *P. vidua* and related species.

Materials and methods

Morphological characters, terms, and criteria are those of Morón & Nogueira (1998) and Ramírez-Ponce & Morón (2009). The phylogenetic species concept used is from Wheeler & Platnick (2000). Illustrations of diagnostic structures were made with the aid of camera lucida and stereomicroscope Olympus SZH10, 8-50X. Measurements were obtained with an ocular micrometer and stereomicroscope. Maps were made with the program ArcView GIS 3.2. Examined specimens are deposited in the following collections: Instituto de Biología, UNAM, Mexico City, Mexico (CNIN); Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, Mexico (IEXA); Natural History Museum, London, United Kingdom (NHM); Museum für Naturkunde, Berlin, Germany (ZMHB); Daniel Curoe private collection, Mexico City, Mexico (DCC); and M. A. Morón private collection, Xalapa, Mexico (MXAL). Lectotypes are designated in order to stabilize the nomenclature in this genus according with Article 74.7.3 of the International Code of Zoological Nomenclature by selecting the one specimen from the original series as the sole, name-bearing type specimen of this taxon and as a standard reference for the same taxon (International Commission on Zoological Nomenclature 1999).

Genus *Pachystethus* Blanchard, 1851

(Figs. 1–54)

Type species. *Popillia vidua* Newman, 1838 by monotypy.

Gender. Masculine.

Description. Total body length 7–12 mm, humeral width 4.0–4.5 mm. Body robust, slightly depressed, dorsal surface shiny and glabrous. Head: clypeus subtrapezoidal or subrectangular, borders slightly upturned, disc surface rugopunctate, coarse and dense punctures. Frons with weak, wide central protuberance and small lateral depressions between extremes of frontoclypeal suture and the base of ocular canthus; frontoclypeal suture straight (best seen in species with contrasting coloration, but hidden under irregular texture and dark color in other species). Eyes small, ovate, circumocular depression accentuated. Ocular canthus wide and glabrous. Mouthparts (Figs. 32–35): fully developed; mandibles with three teeth, wide molar area; maxilla with six teeth, long, straight, sharply pointed, not fused. Antennal club long (as long as the length of all preceding antennomeres combined) with lamella straight or distally curved inward. Pronotum subtrapezoidal, weakly convex; one small, lateral pit at each side; lateral borders slightly angled or rounded; posterior border without margin; posterior angles straight; anterior border with membranous rim, anterior angles rounded; basal section wider than mesial, as wide as elytral base; disc surface with scattered minute punctures or with irregular, large, deep punctures. Distance between mesocoxae wide, meso-metasternal process well developed, wide, rounded at apex, directed forward or slightly directed downward; overhanging the bases of mesofemora; meso-metasternal suture not evident. Elytral surface weakly marked by discontinuous, small punctures or deeply marked by striae; elytral suture flattened or partially raised, spine-like apex; preapical slope shortened; humeral and apical calli well developed; epipleural border as long as 2/3 of total length of elytral border (epipleural border in females thickened and expanded laterally). Scutellum flattened, glabrous, acute apex. Abdomen depressed, anal plate in males with apical margin entire. Propygidium striate, completely covered with elytra. Pygidium uniformly convex, surface striate, partially covered by apex of elytra, apical border acute, with long setae. Protibiae bidentate in both sexes. Protarsomeres 1–4 shortened; protarsomere 5 with ventral denticle not evident; protarsomeres 3–5 with ventrolateral longitudinal keels; protarsal empodia with two long setae, onychium partially hidden; apex of protarsal inner claw deeply cleft, lower denticle more than two times wider than upper denticle; apex of protarsal outer claw entire, sharply acute but with basal part swollen. Mesotibiae and metatibiae slightly swollen at middle. Apex of mesotarsal outer claw narrowly cleft, apex of mesotarsal inner claw entire. Apex of both metatarsal claws entire. Male genitalia: parameres much shorter than basal piece, sagittally separated and each one divided in an upper part more or less upturned apically; lower part fused with ventral plate. Tectum with prominent basal calli. Spiculum gastrale “Y” shaped, basal part straight and shorter than lateral sclerites; associated plates proportionally larger. Sexual dimorphism: males with protarsomere 1 reduced, as long as the length of protarsomeres 2–4 combined. Protibia widened with lateroapical denticle shortened. Antennal club longer than length of all other antennomeres combined. Females: protarsomere 1 long, longer than the length of protarsomeres 2–4 combined. Protibia not widened with lateroapical denticle enlarged. Antennal club as long as length of the preceding five antennomeres combined. Frequently each sex displays different color patterns.

Diagnosis. Anomalini with body robust, slightly depressed, dorsal surface shiny and

glabrous; protarsus shortened and swollen; protarsomere 5 without or with very reduced ventral denticle; meso-metasternal intercoxal region wide and increased projection; male antennal club as long as the length of all preceding antennomeres combined; epipleural border widened; and parameres sagittally separated. Species of *Pachystethus* are separated from species of *Callistethus* based on the meso-metasternal process that does not reach the procoxae and its apex is not acute and frequently directed upwards. Species of *Pachystethus* are separated from species of *Paranomala* based on the absence of posterior pronotal margin (present in *Paranomala*), protarsomeres shortened and widened, the length of first to fourth protarsomeres is similar to fifth (protarsomeres not shortened nor widened in *Paranomala*, the length of the first to fourth protarsomere clearly longer than fifth), apex of elytral suture spiniform (apex of elytral suture rounded in *Paranomala*), flattened body (body not flattened in *Paranomala*) and male genital capsule markedly angled (male genital capsule not markedly angled in *Paranomala*).

Distribution. Eastern and southeastern Mexico to central Guatemala.

Remarks. The unusual and complicated history of these species and genera is mainly derived from the misidentification of sexes that exhibit a marked dimorphism in coloration, which caused nomenclatural complications as stated by Arrow (1899) and that will be discussed and resolved in next sections. Besides being synonymized with *Paranomala* (Lacordaire 1856, Bates 1888, Ohaus 1918, Blackwelder 1944, Machatschke 1972, Potts 1974) and *Callistethus* (Machatschke 1957, Morón 1997, Micó *et al.* 2003), the genus *Pachystethus* has also been synonymized with *Spilota* (Casey 1915), placed as a subgenus of *Anomala* (Frey 1968), or synonymized with *Callistethus* (Machatschke 1957, Morón 1997, Micó *et al.* 2003). Among *Callistethus* and some species considered as *Spilota* (as well as with other genera like *Strigoderma*, *Epectinaspis*, or *Callirhinus*), morphological characters that *Pachystethus* shares with these genera are the prominent and wide meso-metasternal process, depressed and robust body, elytra reduced towards apex, apex of elytral suture spiniform, pronotum without posterior margin, and evident sexual dimorphism. Therefore, it might be more appropriate to assume that *Pachystethus* would have closer affinity with some of the latter genera than with *Paranomala*.

Larvae. According to the description provided by Micó *et al.* (2003) the diagnostic characters for the larva of *Pachystethus nectoctenus* (cited as *Callistethus vidua*) are: head with two posterior frontal setae on each side; dorsa of abdominal segments VII–IX each with poorly-defined transverse rows of slender long setae, alternated with medium-sized setae; semicircular furrow on dorsum of last abdominal segment nearly absent; lower anal lip with 20–21 setae; raster with 9–12 acute, slender pali on each palidium, palidia diverging posteriorly, and with 25 preseptular hamate setae. It is possible that the development of semicircular furrow on abdominal segment X may be an important generic character for Anomalini. Main differences with larvae of *Paranomala*, *Anomala*, and *Strigoderma* are in the distribution of setae on the dorsa of abdominal segments VII–IX, the presence of dorsal furrow on last abdominal segment, and composition and form of palidia. But larval descriptions of additional species of *Pachystethus*, *Strigoderma*, *Callistethus*, and *Paranomala* are required before precise larval diagnosis may be completed.

Key to the species of *Pachystethus*

1. Pronotum strongly convex; with large, deep, ovate punctures. Elytral striae deep, well marked all along entire length of the elytra. Meso-metasternal process with narrow base slightly narrowed towards the apex. Parameres short, simple (Figs. 22–23). Southern Oaxaca, Mexico.....***P. nutans* (Bates)**
- 1' Pronotum feebly convex; with small or medium sized, circular punctures. Elytral striae shallow, indicated by punctures or only marked along the posterior third of elytra. Meso-metasternal process with broad base, clearly narrowed towards the apex. Parameres long and varied in shape; with keels, notches, or folds..... 2
2. Elytra with distal part of interstriae prominent (Figs. 42, 44, 47, 48, 50, 53)..... 3
- 2' Elytra with distal part of interstriae not prominent (Figs. 43, 46, 49, 52).....5
3. Protibial inner border straight all along its length. Elytral surface punctate, with varied sculpturing. Parameres long, narrow, and gradually reduced towards the apex..... 4
- 3' Protibial inner border clearly swollen on distal third. Elytral surface smooth, with scattered shallow punctures. Parameres short, broad, and abruptly reduced towards the apex (Figs. 4-5). Veracruz, Mexico.....***P. viduus* (Newman)**
4. Body elongate, pronotum narrowed towards the anterior end. Elytra ovate with acute apex; surface with irregularly-shaped punctures. Meso-metasternal process directed obliquely, recurved. Parameres with uniform anterior dorsal surface (Figs. 16–17). Southern Chiapas, Mexico and Chimaltenango, Guatemala.....
.....***P. crassesculptus* (Bates)**
- 4' Body not elongate, pronotum widened towards the anterior end. Elytra subrectangular, with obtuse apex; surface with circular punctures clearly impressed. Meso-metasternal process directed anteriorly. Parameres with swollen anterior dorsal surface (Figs. 38–39). Northern Chiapas, Mexico.....
.....***P. ixtacomitanus* Ramírez-Ponce & Morón, n. sp.**
5. Protarsomeres 1–4 wider and shorter than distal tarsomere (Fig. 8). Protibia notably wider towards the apex, with divergent lateral borders (Fig. 8). Parameres with dorsal surface transversely carinate (Figs. 10–11). San Luis Potosi to Veracruz, Mexico.....***P. nectoctenus* Ramírez-Ponce & Morón, n. sp.**
- 5' Protarsomeres 1–4 shortened, about as wide as distal tarsomere (Fig. 26). Protibia slightly wider towards the apex, with convergent lateral borders (Fig. 26). Parameres with dorsal surface flattened (Figs. 28–29). Northern Oaxaca, Mexico.....
.....***P. matzapatlacus* Ramírez-Ponce & Morón, n. sp.**

***Pachystethus viduus* (Newman, 1838)**

(Figs. 2–7, 42a–d, 48a, b)

Popillia sticticollis Newman, 1838: 337 (synonym)

Popillia semirufa Newman, 1838: 338 (synonym)

Type specimens. *Popillia vidua* Newman, 1838: 337. Not examined, depository unknown. Type locality: “Mexico”.

Popillia sticticollis Newman, 1838: 337. Female lectotype examined, deposited in NHM.

Popillia semirufa Newman, 1838: 338. Not examined, depository unknown.

Type material revised. Lectotype (1 female: NHM), labeled: a) “*Popillia sticticollis*, newm. type mexico” (handwritten), b) “Ent. Club. 44-12.” (typeface), c) “mexico 44’12” (handwritten), d) (female symbol, typeface), e) “Type” (typeface), f) “*Popillia Sticticollis*, N”... (could not be deciphered; handwritten), g) “*Pachystethus viduus* LECTOTYPE female Ramírez-Ponce y Morón det. 2011”. **Lectotype here designated.** Statement of taxonomic purpose: A lectotype is designated for *P. sticticollis* Newman in order to preserve the nomenclatural stability by selecting this as the sole type name-bearing specimen of this taxon. **Additional material examined** (6 males, 6 females; CNIN, IEXA, MXAL, NHM, ZMHB) labeled: Veracruz, Río Jamapa, 6-XI-75, col. diurna, Figueroa (handwritten) (1 male, CNIN); Janapa, Veracruz 6-XI-75, Col. Brailovsky (handwritten), (1 male and 1 female, CNIN; 1 female, NHM); Río Jamapa Ver 12-VIII-74 (handwritten), (1 male and 1 female, CNIN; 1 female, NHM; 1 female, IEXA); same data except 13-VIII-74 (handwritten) (1 male, CNIN); same data except 6-IX-75, Brailovsky (handwritten) (1 male and 1 female, MXAL); all specimens labeled: *Pachystethus viduus* (Newman) Ramírez-Ponce y Morón det. 2011 (typeface). a) “Mexico” (handwritten), b) “Hist.-Coll. (Coleoptera) Nr. 24497 *Anomala vidua* Newm. Mexico, Chevr. Zool. Mus. Berlin” (typeface), c) “Coll. Thieme” (typeface) (1 male, ZMHB).

Redescription. Lectotype. Female. Length 12.0 mm, width 6.3 mm. Color bright reddish yellow on most of body surface, except, shiny black on antennal club, elytral suture, lateral borders of elytra, lateral borders of scutellum, sternum, apex of tibiae and tarsi. Pronotum with one dark spot at each side. Elytra flattened, ovate and elongate, nearly smooth, striae weakly impressed with disperse and shallow small punctures; elytral costae weakly defined, mainly near apical calli; elytral suture raised on posterior half; brief preapical slop. Metasternum with a large red spot at middle, surrounding black meso-metasternal process. Antennal club as long as the length of funicle. Body larger than in male; epipleural fold swollen and enlarged; protibiae and protarsi narrower than in male, protarsomeres 1–4 as long as in male. Genital plates of medium size, elongate, subtriangular, with widely rounded apex (Fig. 7).

Redescription. Male. Length 11.0 mm, width 5.0 mm. Color shiny black on nearly complete body; reddish dark brown on pedicel and funicle. *Head.* Clypeus subtrapezoidal; anterior border curved, briefly raised, and not directed forward; anterior angles widely rounded; clypeal surface with irregular, weakly rugose, shallow punctures. Frontoclypeal suture briefly sinuate at each side. Frons slightly convex, glabrous, sparsely punctate;

punctures irregular, shallow, rounded on the center, more disperse on lateral and posterior margins. Punctures around eyes scattered. Antennal club slightly longer than the length of all preceding antennomeres combined; lamellar shape semiovalate, straight (Fig. 3). Eyes medium size, ovate; ocular margin dorsally noticeable and setose. Eye canthus thick; with glabrous, rounded apex and flattened surface with scarce shallow punctures. Maxillary basistipe convex, with irregular punctation; labrum wide and sinuate; labium sinuate, as long as wide, with irregularly rugopunctate, setose prementum. *Pronotum* wider than long, moderately convex; surface with scattered, minute, round punctures; lateral borders angled with bulky sides and deep lateral pits; posterior angles raised. Mesoepimera not exposed over humeral calli. Space between mesocoxae wide, meso-metasternal process long and stout, briefly projecting anteriorly past mesocoxa with wide, rounded apex directed downward; metasternum densely covered with wide punctures, sides densely setiferous, mesial region glabrous with weak longitudinal sulcus. *Elytra* flattened and ovate, nearly smooth, striae weakly impressed with disperse and shallow small punctures; elytral costae weakly defined, mainly near apical calli; elytral suture raised on posterior half; brief preapical slope; lateral margins nearly straight, with scattered row of stout, short setae all along its length. Epipleural fold narrow, briefly swollen in lateral view, abruptly narrowed after metacoxa. *Scutellum*: slightly longer than wide; lateral margins angled; apex acute; surface with sparse, irregular punctures. *Abdomen*: sternites with scarce setae on a discontinuous central row of irregular, small punctures. *Legs*: protarsomeres 1–4 short and wide, wider than protarsomere 5 but equal in length. Protibia stout; lateral borders divergent towards apex; external border with proximal denticle short and rounded; distal denticle long, oblique (Fig. 2). Mesofemora with a well-defined longitudinal keel, with long setae. Metafemora without keel. Metatibia with two transverse keels and spine-like, short setae; apex of metatibia clearly swollen. Metatarsomere 1–2 longer than metatarsomere 3–5. *Genitalia* (Figs. 4–6): parameres simple, shorter than the length of tectum, with upper part smooth, apices narrowed, briefly upturned and convergent; lower part of parameres briefly curved backwards. Basal half of tectum wider than distal half, with outstanding posterolateral calli. Basal piece with long and round pointed apodema. *Spiculum gastrale* (Fig. 6) narrow, basal part curved, shorter than lateral sclerites; associated plates large, subrounded, with numerous long setae near exterior border.

Variation ($n = 12$). Length: 9.5–12.0 mm, width: 4.0–6.3 mm. Some specimens are completely shiny black, with reddish dark luster on protibial denticles, but others are reddish yellow on clypeus, anterior half of frons, scape, pedicel, funicle, lateral margins of pronotum, sterna, abdomen, pygidium, basal parts of mesofemora and metafemora and tibiae; dark red on protibiae; shiny black on antennal club, posterior half of frons, disc of pronotum, scutellum, elytra, and distal parts of mesofemora and metafemora, tibiae, and all tarsomeres. Width and extension of epipleural fold slightly variable.

Diagnosis. Clypeus subtrapezoidal. Pronotum with scattered minute (approximate diameter 0.020 mm), circular, shallow punctures. Elytral surface nearly smooth; striae weakly indicated by irregular rows of shallow minute punctures; lateral margins without bend. Protarsomeres 1–4 shortened, but slightly longer than protarsomere 5. Protibia considerably wider on distal third, lateral borders divergent towards apex. Parameres short and complex, with upper part narrowed, convergent and slightly curved towards apex (Table 1).

Etymology. Although not cited in the original description, probably derives from the typical black coloration in males, which is associated with the habit of a widow or widower wearing black (from Latin *viduus*: *deprived of or lacking a husband, wife, etc.*) (Glare 1968).

Distribution, phenology, and natural history. This species is distributed in the central coastal plain of State of Veracruz in Mexico at 10 m of elevation (Fig. 54). Adults are active during August to November. No plants have been recorded as hosts for adults, and the immature stages remain undescribed.

Remarks. In the original description of *P. viduus* (as well as in their synonyms *P. sticticollis* and *P. semirufa*), Newman (1838) indicated the coloration as the only criterion for the distinction between these species, without data on the number and sex of the specimens examined. This species, along with *P. nectoctenus* and *P. crassesculptus*, are the largest in the genus. *Pachystethus viduus* and *P. nectoctenus* are similar, but they are easily differentiated by the form of the parameres, shape of protibia and protarsus, and fine dorsal sculpture (Table 1).

***Pachystethus crassesculptus* (Bates, 1888) new combination**
(Figs. 8–13, 44a,b, 50)

Anomala vidua var. *crassesculpta* Bates, 1888: 406

Type specimens. Male and female syntypes examined, deposited in NHM. Type locality: “Chimaltenango, Guatemala”

Type material revised (1 male lectotype, 1 female paralectotype; NHM) labeled: **lectotype male:** a) “GUATEMALA: Chimaltenango, Conradt, B.C.A.Col.II (2)” (typeface), b) “*Pachystethus crassesculptus* (Bates, 1888) LECTOTYPE male Ramírez-Ponce y Morón des. 2011” (typeface). **Lectotype here designated** for the taxonomic purpose to preserve nomenclatural stability by selecting a single specimen as the name-bearing type of the name of this taxon. **Paralectotype female:** a) “GUATEMALA: Chimaltenango, Conradt, B.C.A.Col.II (2)” (typeface), b) “*Pachystethus crassesculptus* (Bates, 1888) PARALECTOTYPE female Ramírez-Ponce y Morón des. 2011” (typeface). **Additional material revised** (21 males, 9 females; CNIN, MXAL, ZMHB) labeled: Guatemala / L. Conradt S. (18 males and 4 females, ZMHB) (typeface); Guatemala / Tumbador Riedel S. 4.12 (1 male and 3 females, ZMHB) (typeface); Guatemala (1 female, ZMHB); MEXICO, Chiapas, Tapachula, Unión Roja, La Boquilla, 22-IX-82, 550 m, planta silvestre, R. Terrón (2 males, MXAL) (typeface); MEXICO, Chiapas, 9 km al sur de Union Juárez, Puente Shujukal. 21-IV-83. E. Barrera (handwritten) (1 female, CNIN) (typeface).

Redescription. Male ($n = 21$). Length 10.7–11.0 mm, width 3.9–4.1 mm. Color reddish yellow on clypeus, anterior half of frons, scape, pedicel, funicle, lateral margins of pronotum, abdomen, pygidium, femora, tibiae and tarsi; shiny black on antennal club, posterior half of frons, disc of pronotum, scutellum, and elytra. *Head:* clypeus subtrapezoidal, clearly wider than long; anterior border straight, slightly upturned and directed forward; anterior angles rounded; clypeal surface with irregular, dense, large

punctures. Frontoclypeal suture well defined, straight. Frons nearly flattened, densely and irregularly rugopunctate at center, with scattered large punctures along lateral and posterior margins. Punctures around eyes are more disperse and smaller than in frons, and are combined with scarce, long setae. Antennal club nearly as long as all preceding antennomeres combined; lamellar shape ovate, straight (Fig. 9). Eyes small, ovate, ocular margin noticeable and exposed dorsally. Eye canthus thick with glabrous, rounded apex and flattened surface; surface with irregular punctures. Maxillary basistipe flat with irregular, wide punctation; labrum wide and sinuate; labium sinuate, slightly longer than wide, with irregular rugopunctate; prementum setose. *Pronotum* wider than long, slightly convex; surface with a moderate number of shallow, small sized, circular punctures; lateral borders nearly straight, weakly curved, with bulky sides and lateral pits; posterior angles raised. Mesoepimera scarcely exposed over humeral calli. Space between mesocoxae wide, mesometasternal process long, projecting anteriorly past mesocoxa but not reaching procoxae; with wide, rounded apex directed downward; metasternum densely punctate, sides uniformly setiferous, mesial region glabrous and longitudinally sulcate. *Elytra* flattened, short, ovate; striae deeply impressed with coarse large punctures; elytral costae discrete, suture raised towards posterior half; brief preapical slope; lateral margins nearly straight (without wide bend at the end of epipleural fold) with sparse, short setae along apical third. Epipleural fold sharp in lateral view, gradually narrowed after metacoxa. *Scutellum* slightly wider than long; lateral margins rounded, apex acute, surface irregularly punctate. *Abdomen* sternites scarcely setiferous, each with one discontinuous row of setiferous punctures near posterior border and wide, weakly punctate, glabrous central area. *Legs*: protarsomeres 1–4 short, slightly wider and longer than protarsomere 5. Protibia stout, slightly widened towards apex; lateral borders nearly parallel; external border with proximal denticle wide and acute; distal denticle long, oblique (Fig. 8). Mesofemora with a well-defined longitudinal keel, with long setae. Metafemora without longitudinal keel. Metatibia with scarce, setiferous, large punctures. Metatarsomeres 1–2 large, longer than tarsomeres 3–4. *Genitalia* (Figs. 10–12): parameres shorter than the length of tectum, with upper part slightly concave and smooth, gradually narrowed and upturned towards apex; lower part of parameres slightly curved backwards. Basal half of tectum clearly wider than distal half, with outstanding posterolateral calli. Basal piece with long, acute apodema. *Spiculum gastrale* (Fig. 12) narrow, basal part straight, slightly widened towards apex, slightly shorter than lateral sclerites; associated plates subtriangular with widely rounded apex, irregular upper inner margin and long setae on entire surface of exterior border. **Female** ($n = 10$). Length 11.2 mm, width 4.2 mm. Color shiny reddish yellow or ochreous yellow on nearly entire body, except antennal club, two central-lateral spots on pronotal disc, and preapical elytral borders that are shiny black. Body stouter than in male; elytral striae marked with black, deep punctures; epipleural fold swollen; protibiae and protarsi not swollen; metatarsomeres wider than in male. Antennal club slightly longer than the length of the pedicel and funicle combined. Genital plates medium sized, elongate with round, convergent apex; regular inner borders with long setae on distal part (Fig. 13).

Variation ($n = 30$). Extension of the black coloration in specimens with a contrasting bicolored pattern is variable mainly in the pronotum and head. Areas of the body with red color may be significantly more darkened (lateral borders on pronotum, frons, clypeus, abdomen, sternum, and legs). Although none were seen, some individuals are probably

completely black in color. In one female, the distal part of the elytral interstriae was not prominent.

Diagnosis. Clypeus subtrapezoidal. Pronotum with small size (approximate diameter 0.025 mm), circular, shallow punctures. Elytral striae deeply indicated with punctures; posterior calli and distal part of interstriae prominent; lateral margins without bend. Protarsomeres 1–4 wider and shorter than distal protarsomere. Protibia slightly wider towards apex with lateral borders nearly parallel. Parameres large and complex, with dorsal surface smooth and convex (Table 1).

Etymology. Although not cited in the original description, the name is derived from Latin terms *crassus* (thick, heavy) and *sculptum* (engraving, texture) (Jaeger 1978), meaning heavy texture, probably in reference to the elytral surface.

Distribution, phenology, and natural history. This species is distributed along the humid slopes of Sierra Madre de Chiapas in Mexico, and Sierra Madre de Guatemala (Fig. 54), between 550–1750 m in elevation, and from the southeast of state of Chiapas, Mexico (near Tapachula and Union Juárez) to south Guatemala (El Tumbador and Chimaltenango). Adults are active in September. No plants are recorded as hosts for adults, and the immature stages remain undescribed.

Remarks. In the supplement for *Lamellicornia* and *Pectinicornia* Bates (1888: 406) described this taxon as a variety of *Anomala vidua*, arguing that it is a local modification and pointed out that the most distinct characters are the deep sculpture on dorsal surfaces and pale color in the tarsi of both sexes. Additional important differences include body shape, legs, ventral vestiture, body color, and in the form of the genitalia that support this as a valid species.

***Pachystethus nutans* (Bates, 1888) new combination**
(Figs. 14–19, 45a–c, 51)

Anomala nutans Bates, 1888: 246

Type specimens. Male and female syntypes examined, deposited in NHM. Type locality: “Juquila, Mexico”

Type material revised (1 male lectotype, 1 female paralectotype: NHM) labeled: **lectotype male:** a) “MEXICO: [Oaxaca] Juquila. Salle Coll. B. C. A., Coll., II (2)” (typeface), b) “*Pachystethus nutans* (Bates, 1888) LECTOTYPE male Ramírez-Ponce y Morón det. 2011” (typeface; NHM). **Lectotype here designated** for the taxonomic purpose to preserve nomenclatural stability by selecting a single specimen as the name-bearing type of the name of this taxon. **Paralectotype female:** “MEXICO: [Oaxaca] Juquila. Salle Coll. B. C. A., Coll., II (2)” (typeface), b) “*Pachystethus nutans* (Bates, 1888) PARALECTOTYPE female Ramírez-Ponce y Morón des. 2011” (typeface; NHM). **Additional material revised** (3 males; CNIN, DDC, MXAL) labeled: Mexico: Oaxaca, 6 km SE Lachao, El Polvorín, 1900 m, 27-V-2006, D. Curoe (typeface) (1 male, DCC); a) *Anomala nutans* Deyz Veracruz (typeface), b) “*Anomala nutans* Bat.” (handwritten), c) “1670” (typeface), d) “Ex-

colección Eugenio Dugés” (typeface) (1 male, CNIN); a) “Mexico, Jalapa, Hoge”, b) “*Spilota nutans* Bts.” (typeface) (1 male, MXAL).

Redescription. Male ($n = 4$). Length 9.1–9.6 mm, width 4.2 mm. Color reddish yellow on scape, pedicel, funicle, lateral margins of pronotum and elytra; dark red on clypeal margins, apexes of femora, tibiae, distal tarsi, and claws; shiny black on antennal club, frons, disc of pronotum, scutellum, elytral suture, and legs (except their apices). *Head*. Clypeus subrectangular, clearly wider than long; anterior border straight, strongly upturned and not directed forward, anterior angles rounded; clypeal surface with irregular, dense, deep, large punctures. Frontoclypeal suture straight, partially hidden by punctures. Frons flattened, glabrous, densely rugopunctate, punctures irregularly elongate and fused at center, more disperse on lateral and posterior margins. Punctures around eyes deep but not coalescent, with some long setae. Antennal club longer than the length of all preceding antennomeres combined; lamellar shape ovate, curved inward (Fig. 15). Eyes medium size, ovate; ocular margin noticeable and setose. Eye canthus thick with glabrous and rounded apex, raised surface, irregular deep punctures. Maxillary basistipe convex, with irregular wide punctation; labrum wide and sinuate; labium sinuate, slightly longer than wide, irregularly punctate; prementum setose. *Pronotum* wider than long, moderately convex; surface with abundant deep, large, elongate punctures; lateral borders rounded, with bulky sides and weak lateral pits; posterior angles raised. Mesoepimera hidden under humeral calli. Space between mesocoxae wide; mesometasternal process long, projecting anteriorly past mesocoxa but do not reach procoxae with wide rounded, apex directed downward; metasternum moderately and sparsely punctate, sides uniformly setiferous, mesial region glabrous with weak longitudinal sulcus. *Elytra* convex, wide, ovate; striae deeply impressed with uniform, continuous, large punctures; elytral costae absent, suture raised towards posterior half; wide preapical slope; lateral margins with wide notch posterior to the end of epipleural fold (Fig. 51) and discontinuous row of sparse, short setae along entire length. Epipleural fold wide, uniformly swollen in lateral view, gradually narrowed after metacoxa. *Scutellum*: slightly longer than wide; lateral margins angled, apex acute; surface with sparse, deep, large punctures. *Abdomen*: sternites nearly completely covered with setae and moderate punctation. *Legs*: protarsomeres 1–4 shortened, slightly wider than and as long as protarsomere 5. Protibia stout; lateral borders convergent towards apex; external border with proximal denticle short, acute; distal denticle long, curved (Fig. 14). Mesofemora with a well-defined longitudinal keel, with long setae. Metafemora with incomplete setiferous punctures, transverse keel. Metatibia with scattered, setiferous, deep, large punctures; middle and apex of metatibia clearly swollen. Metatarsomeres 1–2 short, as long as metatarsomeres 3–5. *Genitalia* (Figs. 16–18): parameres simple, shorter than the length of tectum, with upper part concave and smooth, strongly narrowed towards apex; lower part of parameres curved backwards. Basal half of tectum as wide as distal half, with outstanding posterolateral calli. Basal piece with long, curved, sharply pointed apodema. *Spiculum gastrale* (Fig. 18) narrow, basal part slightly bend, briefly shorter than lateral sclerites; associated plates large, subquadrangular, with irregular apical margin clearly sinuated, and long setae near the border.

Female ($n = 1$). Length 9.5 mm, width 4.2 mm. Color bright reddish yellow on clypeus, anterior half of frons, scape, pedicel, funicle, lateral margins of pronotum, elytra, coxae,

trochanter, and femora; reddish brown on protibiae, protarsi, mesotarsi, and tarsal claws of all legs; shiny black on antennal club, posterior half of frons, pronotal disc, scutellum, abdomen, apices of femora, tibiae, and metatarsi. Antennal club as long as the length of the scape, pedicel, funicle combined. Body similar to male; elytral striae deep marked, with uniform large punctures; epipleural fold swollen; protibiae and protarsi narrower than in male, protarsomeres 1–4 slightly longer than in male; metatarsomeres wider than in male. Genital plates large, elongate, subtriangular, with acute apex; irregular inner and outer borders with long setae over nearly entire surface (Fig. 19).

Variation. The punctuation on pronotum and the black color on elytral suture can be more stressed and lighter respectively. Some males are completely black.

Diagnosis. Clypeus subrectangular, anterior margin strongly upturned. Pronotum with elongate, large sized (approximate size 0.035 x 0.072 mm), deep punctures. Elytral striae deeply indicated with punctures; lateral margins with wide, central notch. Protarsomeres 1–4 shortened, slightly wider than protarsomere 5 but with equal length. Protibia stout, lateral borders convergent towards apex. Parameres short and simple, with upper part concave and smooth, strongly narrowed towards apex (Table 1).

Etymology. Although not cited in the original description, the name is derived from the Latin term *nutans* (nodding, unsteady) (Jaeger 1978), perhaps indicating that the author was uncertain of the species. The name was assigned to specimens in the collection of Sallé (Bates 1888: 247).

Distribution, phenology, and natural history. This species is distributed on the slopes of Sierra de Miahuatlan, Oaxaca, between 1300–1900 m in elevation (Fig. 54), where pine forests and cloud forests are mixed with secondary vegetation. Adults are active during May. No plants have been recorded as hosts for adults, and the immature stages remain undescribed.

Remarks. The record from “Jalapa, Hoge” is in doubt. It may correspond with the well-known confusion of some samples collected by Höge in the southern Pacific slopes and wrongly labeled as “Jalapa,” that many authors interpreted as Jalapa de Enriquez, Veracruz.

***Pachystethus nectoctenus* Ramírez-Ponce & Morón, new species**

(Figs. 20–25, 43a–b, 49a–b)

Type material (31 males, 36 females; CNIN, IEXA, MXAL, NHM, ZMHB). **Holotype** (male, IEXA), labeled: a) “MEXICO, Puebla, Xicotepec de Juárez, 2-IX-73, planta silvestre, R. Boue” (handwritten); b) our red holotype label. **Allotype** (female, IEXA), labeled: as holotype; b) our yellow allotype label. **Paratypes** (30 males, 35 females), with our paratype yellow labels and following label data: “México, Hidalgo, Cañada de Otongo, 5-X-80, 760 m, s/ *Calliandra* sp. 5 pm. M. A. Morón y R. Terrón” (typeface) (1 male, 1 female, MXAL); same data as holotype and allotype (2 males, 3 females MXAL; 3 males, 6 females, IEXA); a) “Mexico, Puebla, Patla, 19-VIII-94, E. Barrera, H. Brailovsky” (typeface); b) *Callistethus vidua* (Newman) M. A. Morón, det. 97 (typeface) (1 female,

CNIN); same data except “6-VIII-95, H. Brailovsky” (typeface) (1 female, CNIN); “Villa Juárez, 27-IX” (typeface) (1 male, IEXA); “Barranca de Patla Puebla 28/II/76 Figueroa” (handwritten) (1 female, CNIN); “México: Puebla: Pahuatlan, 17-VIII-94, Brailovsky, E. Barrera” (typeface), (3 females, CNIN); a) “México, Puebla, Yahonahuac, Presa La Soledad, 20-04-97, 700 m, sobre veg. diurno, D. Bermudez, col.” (typeface), b) “*Callistethus vidua* (Newman) M. A. Morón, det. 97” (typeface) (1 female, CNIN); a) “Mi Ranchito, Villa-Juárez, Puebla, México 4-VI-66” (handwritten), b) “*Callistethus vidua* (Newman) M. A. Morón, det. 97” (typeface) (1 female, CNIN); a) “Mexico, Puebla, Cuetzalan, 940 msnm, 27-30-IV-94, G. Ortega, E. Barrera” (typeface), b) “*Callistethus vidua* ♀ (Newman)” (handwritten) “M. A. Morón, det. 97” (typeface) (1 female, CNIN); “Necaxa, Pue. 31-VIII-52, C. Bolívar” (handwritten) (3 males, 2 females, CNIN); “Mexico Puebla” (typeface and handwritten) (1 male, ZMHB). “San Luis Potosí, Vega Larga, 6 km antes Tamazunchale, 1/V/76, Col. E. Barrera” (handwritten) (1 female, CNIN). “Mexico: Veracruz, Puente Tomata, 23-Oct-1993, S. Zaragoza, A. Mendoza” (2 males, 2 females, CNIN) (typeface); “Mexico, Veracruz, Xalapa 4-VIII-1992 Bosque Mesófilo-Cafetal 1400m Flores. R. Guadalupe F. Capistran” (1 male, 1 female, MXAL); “Mexico, Veracruz, Xalapa, Rancho Guadalupe. Bosque Mesófilo-Cafetal 1,360m. Luz. 30-V-91. M.A. Morón” (1 female, MXAL); “México: Veracruz, Xico, 12-VIII-2000, E. Micó leg.” (typeface) (1 male, IEXA); “México, Veracruz, Coatepec, Briones. 30-II-2001 Suelo M.A. Morón col.” (1 female, IEXA); “Xalapa, Rancho Guadalupe, Bosque mesófilo-cafetal, 1360 m, 30-X-92, M. A. Morón” (typeface) (1 female, MXAL); “Xico, 12-VII-2000, E. Micó” (typeface) (2 males, 1 female, MXAL); “Coatepec” (typeface) (1 female, CNIN); “Coatepec, Höge ex BCA” (typeface) (1 female, MXAL); “Coatepec, Briones, 30-II-2001, Suelo, M. A. Morón” (typeface) (1 female, NHM); same data except “14-VII-90” (typeface) (1 male, IEXA); “17-VII-97, 1450m, flor *Hibiscus*, 1 pm” (1 female, MXAL); “2-VIII-97” (1 male, MXAL); “12-IX-94, 1360 m, cópula sobre *Persea*” (typeface) (1 male, 1 female, MXAL; 1 male, IEXA); “17-X-99, flor *Hibiscus*” (1 male, NHM; 1 male, MXAL); “13-VIII-95” (1 female, IEXA); “Fortín, Ver. 3-IV-1944. C. Bolívar” (typeface) (1 female, CNIN); Tajín, Veracruz Alt. 20 mts, 27-VI-76, Figueroa” (handwritten) (1 male, CNIN); a) “F. Islas” (typeface) b) “Mataredonda, Ver. 12-XI-1941.” (handwritten) (1 male, CNIN); a) “Orizaba, Mexico” (typeface), b) (male symbol, typeface), c) “*Spilota vidua* Newman” (typeface) (1 male, ZMHB); a) “Coatepec, Mexico. Hoege” (typeface), b) “88614” (typeface) (2 males, ZMHB); “Mexico Jalapa” (typeface and handwritten) (3 males, ZMHB).

Description. Holotype: male. Length 9.1 mm, width 4.6 mm. Color reddish yellow on clypeus, anterior half of frons, scape, pedicel, funicle, lateral margins of pronotum, abdomen, pygidium, femora, and most of tibiae; shiny black on antennal club, posterior half of frons, disc of pronotum, elytra, tarsomeres, and apex of mesotibia and metatibia. *Head.* Clypeus subtrapezoidal, clearly wider than long; anterior border straight, slightly upturned and directed forward, anterior angles rounded; clypeal surface with uniform, dense, large punctures. Frontoclypeal suture well defined, straight. Frons weakly convex, densely rugopunctate at center with scattered, small punctures along lateral and posterior margins. Punctures around eyes are more disperse and smaller than on frons, and are combined with some long setae. Antennal club clearly longer than length of all preceding antennomeres combined; lamellar shape semirectangular, not curved at apex (Fig. 21). Eyes small, ovate; ocular margin noticeable and exposed dorsally. Eye canthus thick with

glabrous, rounded apex; flattened surface with shallow, small punctures. Maxillary basistipe flat, irregularly punctate, scarcely setose. Labrum wide, sinuate. Labium sinuate, as long as wide, with irregularly rugopunctate setose prementum. *Pronotum* wider than long, weakly convex; with small number of medium size, shallow, circular punctures and noticeable lateral pits; posterior angles flattened and lateral borders slightly angled. Mesepimera slightly exposed over humeral calli. Space between mesocoxae wide; mesometasternal process long, projecting anteriorly past mesocoxa but do not reach procoxae, with wide rounded apex directed downward; metasternum densely punctate, sides uniformly setiferous, mesial region glabrous and longitudinally sulcate. *Elytra* flattened, short, ovate; striae weakly impressed with shallow, small punctures; elytral costae discrete, suture slightly raised towards posterior half; preapical slope brief; lateral margins nearly straight (without wide bend at the end of epipleural fold) with sparse, short setae. Epipleural fold sharp in lateral view, gradually narrowed after metacoxa. *Scutellum*: slightly wider than long; lateral margins angled, apex acute; surface uniformly and shallowly punctate. *Abdomen*: sternites scarcely setiferous, each one with one discontinuous row of setiferous punctures near posterior border and wide glabrous central area, weakly punctate. *Legs*: protarsomeres 1–4 short, wider than protarsomere 5. Protibia stout, gradually wider towards the apex; lateral borders divergent; external border with proximal denticle short and wide; distal denticle large, oblique (Fig. 20). Mesofemora with a well-defined longitudinal keel, with long setae. Metafemora without longitudinal keel. Metatibia with scarce setiferous, large punctures. Metatarsomeres 1–2 large, longer than metatarsomeres 3–4. *Genitalia* (Figs. 22–23): parameres shorter than length of tectum, with complex form; upper part irregular with dorsal protuberance and median area widened; apex much narrowed with upturned point; lower part of parameres nearly straight, obliquely directed downwards, basally widened, apically narrowed. Basal half of tectum clearly wider than distal half, with outstanding posterolateral calli. Basal piece with short, round apodema. *Spiculum gastrale* (Fig. 24) stout, basal part straight, uniformly wide, slightly short than lateral sclerites; associated plates subtriangular with widely rounded apex and long setae near exterior border.

Allotype: female. Length 11.3 mm, width 5.9 mm. Color shiny reddish yellow or dark red on nearly entire body; shiny black on antennal club, elytral borders, anterior part of mesosternum, apexes of mesotibiae and metatibiae, and tarsi. Body stouter than in male, epipleural fold swollen, protibiae and protarsi not swollen, metatarsomeres wider than in male. Antennal club as long as the length of the pedicel and funicle combined. Genital plates small, short, semitriangular; with irregular inner border with sparse, long setae (Fig. 25).

Paratypes ($n = 57$). Length: 8.3–12.0 mm, width: 4.3–6.2 mm. All the male specimens examined have the pronotum with reddish-yellow lateral margins and black disc and females have yellow-red coloration covering the body. Although none were examined, it is possible that some individuals are completely black.

Diagnosis. Clypeus subrectangular. Pronotum with small (approximate diameter 0.027 mm), circular punctures. Elytral striae shallow, indicated by punctures; posterior calli and distal part of interstriae not prominent; lateral margins without bend. Protarsomeres 1–4

wider and shorter than protarsomere 5. Protibia notably wider towards the apex, with divergent lateral borders. Parameres short and complex, with transverse keels on dorsal surface (Table 1).

Etymology. From the ancient indigenous Nahuatl language *nectoctene*, meaning false, double faced, deceptive (Siméon 1988), as reference to the previous confusion with true *P.viduus*.

Remarks. Is possible that in previous works wherein the specimens were recorded as bicolored or completely black, specimens of both species and/or *P.viduus* were included. The external morphology of these species are similar, however, a detailed examination shows their differences in terms of dorsal sculpture, shape of prolegs, and the form of parameres (Table 1).

Distribution, phenology, and natural history. This species is distributed along the humid slopes of Sierra Madre Oriental in Mexico, between 20–1400 m in elevation, from the state of San Luis Potosi (near Tamazunchale) to center of the state of Veracruz (Fortín de las Flores) (Fig. 54). Adults are active from February to November, but are more abundant from August to October. Host records for adults include the inflorescences of “mafafa” *Xanthosoma robustum* (Araceae), flowers of “tulipán” *Hibiscus rosasinensis* (Malvaceae), and *Calliandra* sp. (Fabaceae), as well as leaves of “aguacatero” *Persea americana* (Lauraceae) (Burmeister 1844; Morón 1994, 1996, 1997). Third stage larva was described by Micó *et al.* (2003) as *Callistethus vidua*, with specimens reared from eggs laid in captivity by females collected near Xico, Veracruz.

***Pachystethus matzapatecus* Ramírez-Ponce & Morón, new species**

(Figs. 26–35, 46a–c, 52)

Type material (20 males, 5 females). **Holotype** male housed at IEXA with following label data: a) “México, Oaxaca, Santiago Comaltepec, La Esperanza, 31-VIII-05. Mora, E. col.” (typeface), b) “Colecta directa en flor, 1550 m, Bosque mesófilo de montaña-*Oreomunnea mexicana*” (typeface), c) our holotype red label. **Allotype** female housed at IEXA with following label data: a, b) same data as holotype; c) our allotype yellow label. **Paratypes** (19 males, 4 females; CNIN, IEXA, MXAL) with our paratype yellow labels and following label data: “A. Ibarra. MEXICO. Oaxaca, Puerto Eligio, S. de Juárez 12-IX-82” (handwritten) (7 males, 1 female; CNIN); “A. Ibarra. MEXICO. Oaxaca, Metates, S. de Juárez. 16-IX-82” (handwritten) (8 males, 2 females; CNIN, IEXA, MXAL); “Mexico: Oaxaca Metates Sierra de Juárez. 8-III-83 J. Bueno” (handwritten) (1 male, CNIN); “Km. 65 carr. Tuxtepec Oaxaca, México 18-IX-82 A. Ibarra” (handwritten) (2 males, CNIN); “A. Ibarra, México Oaxaca. Km. 65 Carr. Tuxtepec. Oax. 18-IX-82” (handwritten) (1 female, CNIN); “5 km W La Esperanza, 27-IX-1977, 1,500 m, J. Llorente” (typeface) (1 male, MXAL).

Description. Holotype: male. Length 9.0 mm, width 4.0 mm. Color shiny black on almost entire body; reddish dark brown on legs. *Head.* Clypeus subtrapezoidal, anterior border straight, briefly raised, and not directed forward; anterior angles widely rounded; clypeal

surface rugose with abundant large punctures. Frontoclypeal suture straight, clearly defined. Frons slightly convex, glabrous, densely punctate; punctures rugose at center, more disperse on lateral and posterior margins. Punctures around eyes scattered. Antennal club slightly longer than the length of all preceding antennomeres combined; lamellar shape semiovate, nearly straight (Fig. 27). Eyes medium size, ovate; ocular margin dorsally noticeable and setose. Eye canthus thick with glabrous, rounded apex and flattened surface; surface with shallow minute punctures. Mouthparts (Figs. 32–35): maxillary basistipe flattened, with irregular punctation; labrum wide and sinuate; labium sinuate, as long as wide, with irregularly rugopunctate, setose prementum. *Pronotum*: wider than long, moderately convex; surface with scattered, small, round punctures; lateral borders angled with bulky sides and large, deep lateral pits; posterior angles raised. Mesoepimera briefly exposed over humeral calli. Space between mesocoxae wide; mesometasternal process long and stout, briefly projecting anteriorly past mesocoxa, with wide, rounded apex directed downward; metasternum covered with numerous wide punctures, sides moderately setiferous, mesial region glabrous with deep longitudinal sulcus. *Elytra* flattened and ovate, striae weakly impressed with disperse and shallow, small punctures; elytral costae well defined; elytral suture raised on posterior third; brief preapical slope; lateral margins nearly straight with scattered stout, short setae on epipleural area and other slender setae near margin. Epipleural fold narrow, briefly excavated in lateral view, abruptly narrowed after metacoxa. *Scutellum*: slightly longer than wide; lateral margins briefly angled, apex rounded; surface with irregular, large punctures. *Abdomen*: sternites with scattered setae on nearly continuous row of irregular, large punctures. *Legs*: protarsomeres 1–4 short and wide, as wide as protarsomere 5 and equal in length. Protibia stout, progressively widened distally, lateral borders divergent towards apex; external border with proximal denticle short and rounded; distal denticle long, slightly curved (Fig. 26). Mesofemora with a well-defined longitudinal keel and setiferous punctures. Metafemora without keels. Metatibia with 3 deep transverse keels and spine-like, short setae; apex of metatibia clearly swollen. Metatarsomeres 1–2 longer than tarsomeres 3–5. *Genitalia* (Figs. 28–31) parameres complex; shorter than the length of tectum; with upper part irregular; apices narrowed, upturned; lower part of parameres briefly curved backwards. Basal half of tectum wider than distal half, with outstanding posterolateral calli. Basal piece with long and rounded, pointed apodema. *Spiculum gastrale* (Fig. 30) narrow; basal part straight with uniform width, shorter than lateral sclerites; associated plates large, subrounded, with numerous long setae near exterior border.

Allotype female. Length 11.0 mm, width 4.2 mm. Color shiny black on most of body surface; reddish dark brown on all legs. Antennal club as long as the length of funicle. Epipleural fold swollen and enlarged. Protibiae and protarsi narrower than in male. Genital plates elongate, subtriangular, with angled apex and scattered setae (Fig. 31).

Paratypes ($n = 27$). Length: 9.0–10.7 mm, width: 3.8–4.1 mm. Fifteen specimens (13 males, 2 females) are completely shiny black, with reddish brown legs and 12 specimens (9 males, 3 females) have the pronotum with reddish yellow lateral margins and black disc. Mesometasternal process in bicolored specimens appears slightly larger than in black specimens.

Diagnosis. Clypeus subrectangular. Pronotum with scattered small, circular punctures (approximate diameter 0.027 mm). Elytral surface nearly smooth, with striae weakly indicated by discontinuous rows of shallow, minute punctures; margins without bend. Protarsomeres 1–4 shortened, but slightly wider than protarsomere 5. Protibia stout, progressively widened distally; external border with proximal denticle short and rounded; distal denticle long, straight. Parameres short and complex with upper part narrowed, widely curved towards apex (Table 1).

Etymology. From the ancient indigenous Nahuatl language “*Matzapatlan*” a mythical city in the mountains of northern Oaxaca where the first mazateco or “*Ha Shuta Enima*” people lived.

Distribution, phenology, and natural history. This species is distributed in the humid slopes of Sierra de Juárez, northern State of Oaxaca in Mexico (Fig. 54) between 650–1,550 m of elevation where cloud forests overlaps with tropical rain forest and coffee plantations. Adults are active during March, August, and September. Flowers of an unidentified species of Asteraceae are recorded as host for adults, and the immature stages remain undescribed.

Remarks. *Pachystethus matzapatecus* has resemblance with *P. ixtacomitanus* and *P. nectoctenus*, but may be distinguished from the former by the elytra with the posterior callus not prominent and a shallower punctation, and from the latter by the protibia thinner and protarsus thinner and elongate. The shape of parameres is also distinctive (Table 1).

***Pachystethus ixtacomitanus* Ramírez-Ponce & Morón, new species**
(Figs. 36–41, 47a–b, 53)

Type material (12 males, 10 females). **Holotype** male housed at CNIN with following label data: a) “México: Chiapas, Ixtacomitán, Río Blanco, 10-XII-85. Col. F. Arias, L. Cervantes y R. Barba” (typeface), b) “Colección del Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.” (typeface), c) our holotype red label. **Allotype** female housed at CNIN with following label data: a) “México: Chiapas, Ixtacomitán, Río Blanco, 10-XII-1985. Col. F. Arias, L. Cervantes y R. Barba” (typeface), b) Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.” (typeface), c) our allotype yellow label. **Paratypes** (11 males, 9 females) with our paratype yellow labels and following label data: same data as holotype (2 males, 4 females, CNIN; 2 males, 1 female, IEXA; 1 male, MXAL) (typeface); “México: Chiapas, Soluchistan, 11-XII-85. F. Arias, L. Cervantes” (typeface) (2 males, CNIN); “México: Chiapas, Ixhuatán, Km 3 carr. Pozo Rosarito, 12-XII-1985, F. Arias, R. Barba, L. Cervantes” (typeface) (1 male, CNIN); “México: Chiapas, Pueblo Nuevo Soluchistan. Km. 5 Pueblo Nuevo-Jitotol. 1624 msnm 26-VI-2007. 17°08'33" N 92°53'16" W. Bosque Pino. L. Cervantes, G. Ortega, C. Mayorga” (typeface) (2 males, 3 females; CNIN); “México, Chiapas, Larraizal, km. 22 Bochil-Larraizal, 1,857 msnm. 16°55'04" N, 92° 45'36" W. 26-VI-2007, C. Mayorga, G. Ortega, L. Cervantes” (typeface) (1 female, CNIN); “Chiapas, Rancho Cuducun”, no other data (handwritten) (1 male, MXAL).

Description. Holotype male. Length 9.8 mm, width 4.4 mm. Color reddish yellow on

clypeus, anterior half of frons, scape, pedicel, funicle, lateral margins of pronotum, prosternum, center of metasternum, abdomen, and legs; shiny black on antennal club, posterior half of frons, pronotal disc, scutellum, elytra, and mesosternum. *Head*. Clypeus subtrapezoidal, anterior border curved, briefly raised, and not directed forward; anterior angles widely rounded; clypeal surface rugose with abundant, large punctures. Frontoclypeal suture straight, clearly defined. Frons slightly convex, glabrous, densely punctate; punctures rugose at center, more disperse on lateral and posterior margins. Punctures around eyes scattered. Antennal club slightly longer than the length of all preceding antennomeres combined; lamellar shape semioval, nearly straight (Fig. 37). Eyes small, ovate, ocular margin dorsally noticeable and setose. Eye canthus thick with glabrous, rounded apex and flattened surface with shallow minute punctures. Maxillary basistipe weakly convex, sparsely punctate; labrum wide and sinuate; labium sinuate, slightly longer than wide; prementum glabrous with irregular, deep pits. *Pronotum* wider than long, weakly convex; surface with uniformly distributed, deep, medium size, round punctures; lateral borders angled with bulky sides and large, deep lateral pits; posterior angles not raised. Mesoepimera briefly exposed over humeral calli. Space between mesocoxae wide; mesometasternal process stout, but not very long, briefly projecting anteriorly past mesocoxa with wide base and sharply pointed apex directed forward; metasternum covered with numerous wide punctures, sides moderately setiferous; mesial region of metasternum glabrous with deep longitudinal sulcus. *Elytra* flattened and ovate, striae clearly impressed with nearly continuous rows of large punctures; elytral costae well defined; elytral suture raised on posterior third; brief preapical slope; lateral margins nearly straight with stout, short setae on epipleural area and other slender setae on margin. Epipleural fold narrow, oblique in lateral view, gradually narrowed after metacoxa. *Scutellum*: nearly longer as wide; lateral margins rounded, apex weakly rounded; surface with uniform, wide, deep punctures. *Abdomen*: sternites with scattered setae on continuous row of large punctures. *Legs*: protarsomeres 1–4 short and wide, as wide as protarsomere 5 and as long as it. Protibia stout, progressively widened apically; lateral borders divergent towards apex; external border with proximal denticle short and rounded; distal denticle long, slightly curved (Fig. 36). Mesofemora with a well-defined longitudinal keel and disperse, setiferous punctures. Metafemora without keel. Metatibia with 2 deep transverse keels and spine-like, short setae; apex of metatibia clearly swollen. Metatarsomeres 1–2 longer than tarsomeres 3–5. *Genitalia* (Figs. 38–41): parameres complex, shorter than the length of tectum, with upper part irregular, narrowed towards apex and weakly upturned; lower part of parameres briefly curved backwards. Basal half of tectum wider than distal half, with outstanding posterolateral calli. Basal piece with long and round, pointed apodema. *Spiculum gastrale* (Fig. 40) narrow; basal part slightly curved, with uniform width, shorter than lateral sclerites; associated plates small, subovate, with numerous long setae near exterior border.

Allotype female. Length 10.4 mm, width 4.4 mm. Color yellowish red on most of body surface and legs; shiny black on two central spots of pronotal disc, part of epipleural border, and along elytral suture. Antennal club as long as funicle. Epipleural fold more swollen and enlarged medially. Metasternum with shallow longitudinal sulcus. Protibiae and protarsi narrower than in male. Genital plates elongate, subovate, with angled apex and numerous setae on distal half (Fig. 41).

Paratypes ($n = 20$). Length: 9.0–11.0 mm, width: 4.3–4.5 mm. Color in females vary from orange red to ochre yellow, but two black spots on the pronotum are constant.

Diagnosis. Clypeus subrectangular. Pronotum with uniformly distributed deep, medium round punctures (approximate diameter 0.033 mm). Elytral surface with striae indicated by uniform rows of deep, large punctures; elytral lateral margins without bend. Protarsomeres 1–4 shortened, but slightly wider than protarsomere 5. Protibia stout, progressively widened distally; external border with proximal denticle short and rounded; distal denticle long, oblique. Parameres short and complex, with upper part narrowed towards apex and weakly upturned distally (Table 1).

Etymology. From the Nahuatl indigenous village “*Ixtacomitlan*” in the northern slopes of state of Chiapas, where the first specimens of this species were collected.

Distribution, phenology, and natural history. This species is distributed in the humid slopes of Sierra Norte de Chiapas in Mexico (Fig. 54) between 150–1,860 m in elevation, where cloud forests and pine-oak forests overlaps with tropical rain forest and coffee plantations. Adults are active during June through December. Plant hosts for adults are unknown, and the immature stages remain undescribed.

Remarks. *Pachystethus ixtacomitanus* is similar to *P. matzapatecus* and *P. nectoctenus*, but may be distinguished from the former because the elytra with the posterior calli prominent, and from the latter because the elytra are clearly punctate instead of nearly smooth. The shape of parameres is also diagnostic (Table 1).

Discussion

Three years after the description of his Mexican *Pachystethus* (as *Popillia*), Newman (1841: 49) clearly expressed the difficulty of differentiating the species in the first of the two groups established for this geographical area. He stated that the “extreme similarity in the sculpture of these three species leads to me to suspect the invalidity of the distinctions, *which I have derived from colour only*” (italics added). This is the first argument for the subsequent establishment of the synonymy of *Pachystethus sticticollis* and *P. semirufus* with *P. viduus*. The color variation is also common and very similar among the other species; however, the differences between *P. viduus*, *P. crassesculptus*, *P. nectoctenus*, and *P. nutans* are clearly expressed in the form of pronotum; the shape, size, and depth of dorsal punctures, the depth of the elytral striae, and the shape of the protibia and protarsomeres. *Pachystethus ixtacomitanus* and *P. matzapatecus* are distinguished by its smaller size of the latter and the form of the parameres.

The erroneous attribution of authorship and synonymies for some species names associated with *P. viduus* is also significant. The synonymy of “*Spilota innuba* Burmeister” proposed by Blanchard (1851) stands out because Burmeister (1844) did not describe *Anomala (Spilota) innuba*; he proposed the synonymies of *Popillia semirufa* Newman, *P. vidua* Newman, and *P. sticticollis* Newman under *Anomala innuba* (Fabricius), which was originally described as “*Melolontha innuba*” based on specimens from eastern United States. Burmeister commented on the characters of this species, but he did not claim

authorship, as with other new names in the same work that are marked with asterisk. On page 270, Burmeister wrote: “52. *A. innuba* (without asterisk): nitidissima, punctulata, elytris subtiliter striato-punctatis; colore variabili: testaceo, aurantiaco et nigro”.

Similarly, Ohaus (1918), Blackwelder (1944), Machatschke (1957, 1972), and Blackwelder & Arnett (1974) listed “*Epectinaspis chelifera* Nonfried, 1893”, from Panama, as synonym of *Anomala vidua* Newman. However, this is erroneous because the true *Epectinaspis chelifera* was described by Bates (1888) from Bugaba, Panama (as confirmed by Paucar-Cabrera 2003). Curiously, Machatschke (1957: 79) listed after the subsequent references to *A. vidua*, the citations “*Epectinaspis chelifera* Nonfried, Berl. Ent. Ztschr. Bd. 38, p. 282 (1893) Panama” and “*Spilota innuba* Burmeister, Handb. Ent. Bd. 4(I), p. 270 (1844) Mexiko”, suggesting that these are synonymies under *A. vidua*. But, in page 121 of same catalog [*Epectinaspis* liste der arten], the citation is as follows: “*E. chelifera* H. Bates, Biol. Centr.-Amer. Col. Bd. 2 (2), p. 251, T. 14, Fig. 6 (1888); Nonfried, Berl. Ent. Ztschr. Bd. 38, p. 282 (1893)”. In a later catalog, Machatschke (1972) copied the same data of above cited page 79 adding “(syn)” after each paragraph of *E. chelifera* and *S. innuba*, promoting more confusion. In reality, Nonfried (1893) published a brief review on the genera *Epectinaspis* and *Strigoderma* mainly based on the collections from Museum Rothschild in Tring (U.K.). But, according to Ohaus (1915: 102–103), some of the specimens revised by Nonfried were incorrectly determined, and he corrected the identifications without suggesting synonyms (“*Ep. chelifera* H. Bates. Die Stücke, die Herr Nonfried in der Berliner Entom. Zeitschr. 1893, p.282 unter diesem Namen beschrieb, sind *Anomala vidua* Newm.”). But in the *Coleopterorum Catalogus* (Ohaus 1918), there was probably a typographical error that deleted the line “...H. Bates, Biol. Centr.-Amer. ... (1888);” as the first part of the references to *A. vidua* and “*Epectinaspis chelifera* Nonfried” appears as the complete specific name with author. Blackwelder and other authors of catalogues and checklists simply copied the “phantom name” as synonym of *A. vidua*.

Although extensive discussions on color variation as a phenomenon of sexual dimorphism between *P. viduus* and their varieties expressed by Burmeister (1844), Casey (1915), Arrow (1899), and others, but denied by Bates (1888); we argue that variation in both sexes exist but with very different proportions for each species, making all authors listed above partially correct. The criteria of color variation in the specimens examined by Newman (1838) was sufficient for the separation of the three species described originally because he expresses it clearly in the first adjective used to describe them; *nigra* (for *P. viduus*), *testacea* (for *P. sticticollis*), and *ferruginea* (for *P. semirufa*). An additional factor that likely contributed to Newman’s confusion was the failure to distinguish between the sexes.

The color pattern may be of two types: completely black or reddish-yellow with black pigmentation. In the first case both sexes are common (Figs. 42b, 45b, 46b–c), as mentioned by Bates (1888) when describing *A. nutans* and by Casey (1915) with *P. puncticeps*. In the second case, the sexual dimorphism is remarkable in males with elytra, middle-pronotum, frons, and tarsi black in color and the rest of the body reddish, and females completely pale yellow or red, sometimes with two black spots on the pronotum (Figs. 42a, 42cd, 43a–b, 44a–b, 45a–c, 46a, 47a–b). So, *P. sticticollis* and perhaps *P. semirufa*, described respectively as “*testacea*” and “*ferruginea*” (Newman 1838) are the two

variations of the second color pattern present in females (Figs. 42d, lectotype, and 42c, respectively). The only species whose males do not have black elytra in the second type of coloration is *P. nutans* (Fig. 47a).

Other New World Anomalini species, such as *P. oblivia* and *P. lucicola*, have this type of color variation, and have been considered by some authors to belong to the genus *Pachystethus* or the species group that included *P. viduus*. These species also share some morphological characters with *Pachystethus*. Additional phylogenetic studies would provide further evidence that may elucidate the taxonomic position of these similar species.

Acknowledgments

We thank Malcom Kerley (NHM), Joachim Willers (ZMHB), Santiago Zaragoza, Harry Brailovsky (CNIN), Daniel Curoe (DCC), and Eder Mora (Xalapa, Mexico) for making specimens available to us for study. Santiago Zaragoza, Juan José Morrone, and Armando Luis-Martínez are also deeply thanked for their support during the tenure of ARP at Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Susana Guzmán is acknowledged for her assistance during the photography sessions at the Laboratorio de Informática de la Biodiversidad (UNIBIO, Instituto de Biología, UNAM), as part of the megaproject “Sistema de Informática para la Biodiversidad y el Ambiente (SIBA)” and to David Salinas Torres for the space and equipment provided in Sala de Computo y Microscopia, Facultad de Ciencias, UNAM. We are grateful to Pedro Reyes-Castillo (IEXA) and Andrew B. T. Smith (Ottawa) for preliminary reviews of the manuscript. This project was supported in part by a CONACYT-Mexico grant to ARP, and in part by the research line “Coleópteros Lamellicornios de América Latina” Instituto de Ecología, A.C. Xalapa (account 2003010011). The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas program for the support given during his studies at UNAM. The present work constitutes a requirement to obtain the degree of Doctor en Ciencias of the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

References cited

- Arrow, G.J. (1899) On sexual dimorphism in beetles of the family Rutelidae. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1899, 255–269.
- Bates, H.W. (1888) Pectinicornia and Lamellicornia. In: O. Salvin & F.D. Godwin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta Coleoptera*. Volume 2, part 2: 1–432.
- Blackwelder, R.E. (1944) Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, Part 2. *Bulletin of the United States National Museum*, 185, 189–341.
- Blackwelder, R.E. & Arnett, R.H. (1974) *Checklist of the Beetles of Canada, United States, Mexico, Central America and the West Indies*. Volume 1, Part 3 (red version). Biological Research Institute of America, Inc. Latham, New York.
- Blanchard, C.E. (1851) *Catalogue de la collection entomologique. Class des insects. Ordre des coléopteres*. Volume 2. Museum d’Histoire Naturelle de Paris, Paris

- Burmeister, H.C. (1844) *Handbuch der Entomologie*, Band 4, part 1. Berlin.
- Casey T.L. (1915) A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoniinae. *Memoirs on the Coleoptera*, 6, 1–460.
- Frey, G. (1968) Bestimmungstabelle der Zentral- und Sudamerikanischen arten der untergattung *Spilota* der gattung *Anomala* nebst einigen neubeschreibungen *Entomologische Arbeiten aus dem museum G. Frey*, 19, 281–295.
- International Commision on Zoological Nomenclature (1999) *International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition*. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Jaeger, E.C., (1978) *A Source Book of Biological Names and Terms*, 3rd edition. Thomas Publisher, Springfield, Illinois.
- Jameson, M.L., Paucar-Cabrera, A., & Solís, A. (2003) Synopsis of the New World genera of Anomalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) and description of a new genus from Costa Rica and Nicaragua. *Annals Entomological Society of America*, 96, 415–432.
- Lacordaire, T. (1856) *Histoire Naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères ou Exposé Méthodique et Critique de Tous les Genres, Proposés Jusqu'ici dans cet Ordre d'Insectes. Tome 3*. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris.
- Machatschke, J.W. (1957) Coleoptera Lamellicornia, Scarabaeidae, Rutelinae, Anomalini. *Genera Insectorum*, 199B, 1–219.
- Machatschke, J.W. (1972) Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae. *Coleopterorum Catalogus Supplementa*, 66, 363–429.
- Micó, E.B., Morón, M.A., & Galante, E. (2003) New larval descriptions and biology of some New World Anomalini beetles (Scarabaeidae: Rutelinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96, 597–614.
- Morón, M.A. (1994) Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 63, 7–59
- Morón, M.A. (1996) Coleopteros Melolonthidae asociados con flores de *Hibiscus rosa-sinensis* L. (Malvaceae) en Xalapa, Veracruz, México. *Giornale italiano di Entomologia*, 8, 111–123.
- Morón, M.A. (1997) Rutelinae, pp. 9–49. In: M.A. Morón, B.C. Ratcliffe, & C. Deloya. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia*. Vol. I. Familia Melolonthidae. CONABIO y Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. México.
- Morón, M.A. & Nogueira, G. (1998) Adiciones y actualizaciones en los Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae) de la Zona de Transición Mexicana (I). *Folia Entomológica Mexicana*, 103, 15–54.

- Newman, E.F.L.S. (1838) Descriptions of new species of *Popillia*. *The Magazine of Natural History*, 2, 336–392.
- Newman, E. (1841) A descriptive list of species of *Popillia*, in the cabinet of the Rev. F. W. Hope, M. A., with one description added, from specimen in the British Museum. *Transactions Entomological Society of London*, 3, 32–50.
- Nonfried, A.F. (1893) Monographische beiträge zur Käferfauna von Central America. I. Rutelidae: *Epectinaspis* und *Strigoderma*. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 38, 279–296.
- Ohaus, F. (1915) Beitrag zur Kenntnis der Ruteliden (Col. Lamell.) *Stettiner Entomologische Zeitung*, 76, 88–143.
- Ohaus, F. (1918) Scarabaeidae: Euchirinae, Phaenomerinae, Rutelinae. *Coleopterorum Catalogus*, pars. 66. W. Junk, Berlin.
- Glare, P.G.W. (ed.) (1969) *Oxford Latin Dictionary*. Clarendon Press. Oxford, United Kingdom.
- Paucar-Cabrera, A. (2003) Systematics and phylogeny of the genus *Epectinaspis* Blanchard (Coleoptera; Scarabaeidae: Rutelinae) and description of a new genus of Anomalini from Mexico. *Coleopterists Society Monographs*, 2, 1–60.
- Potts, R.L. (1974) Revision of the Scarabaeidae: Anomalinae 1. The genera occurring in the United States and Canada. *The Pan-Pacific Entomologist*, 50, 148–154.
- Ramírez-Ponce, A. & Morón, M.A. (2009) Relaciones filogenéticas del género *Anomala* Samouelle (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 357–394.
- Simeón, R. (1988) *Diccionario de la lengua Náhuatl o Mexicana*. Siglo Veintiuno, Mexico.
- Wheeler, Q.D. & Platnick, N.I. (2000) The phylogenetic species concept, pp. 55–69. In: Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.) *Species Concepts and Phylogenetic Theory*. Columbia University Press, New York.

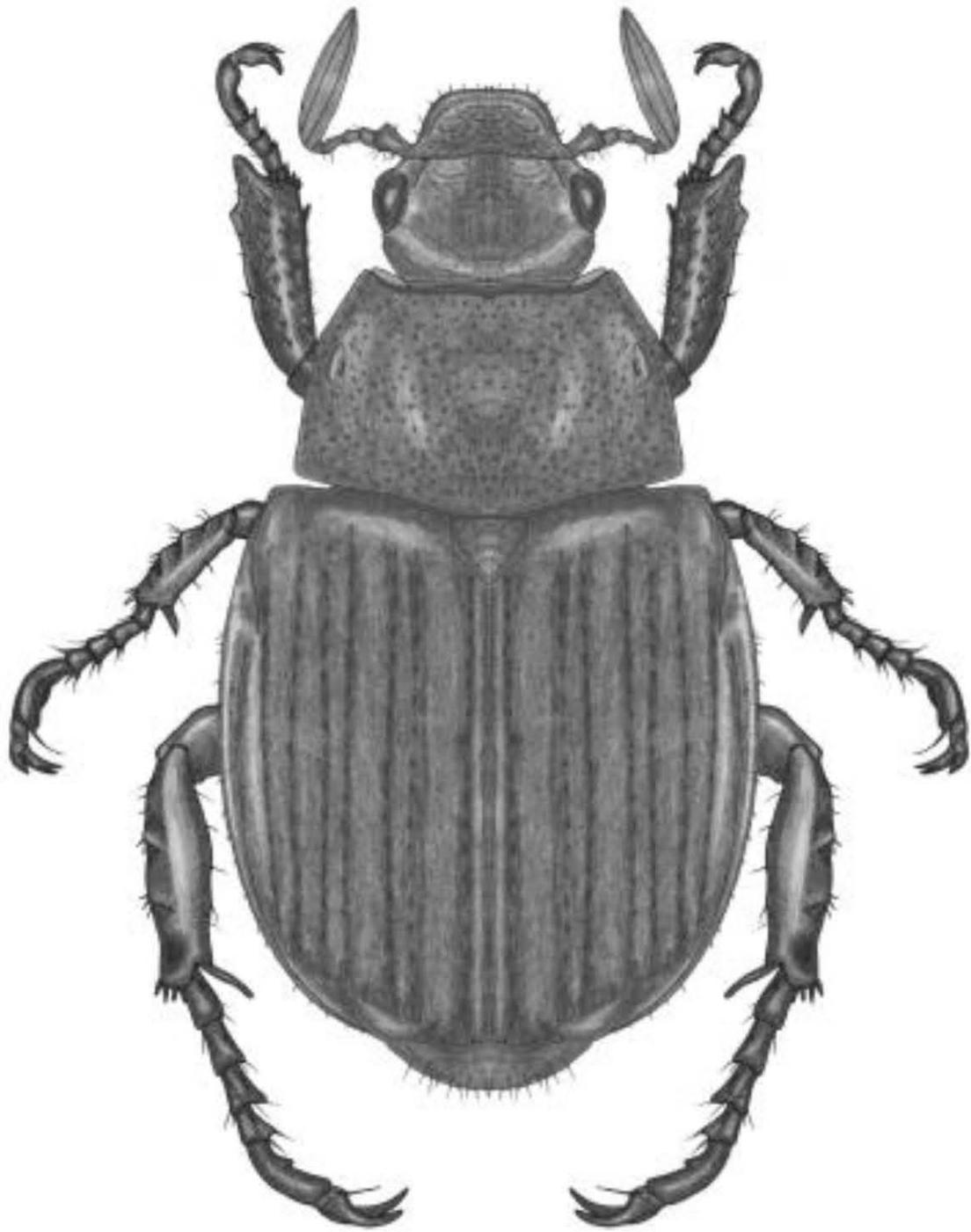
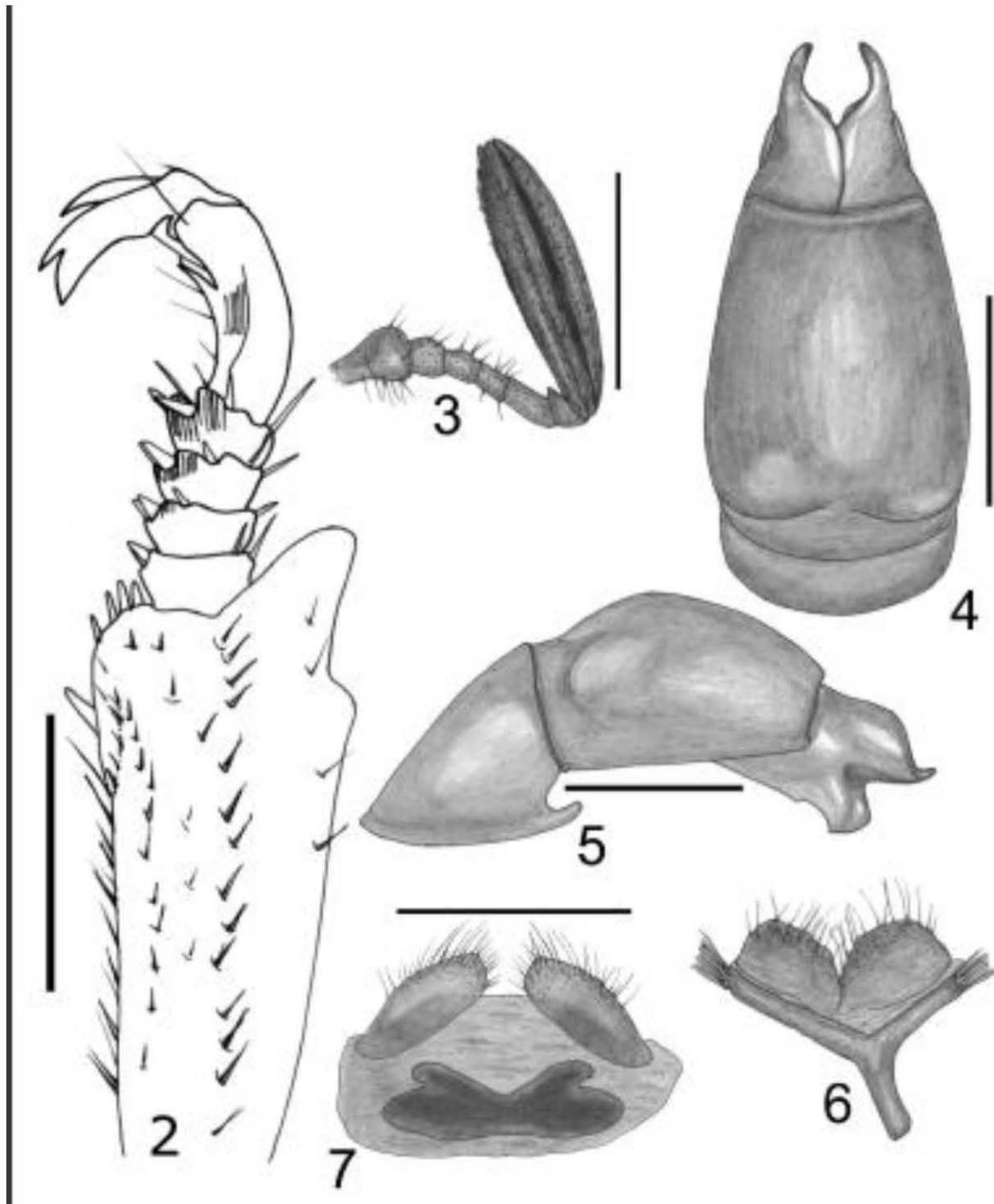
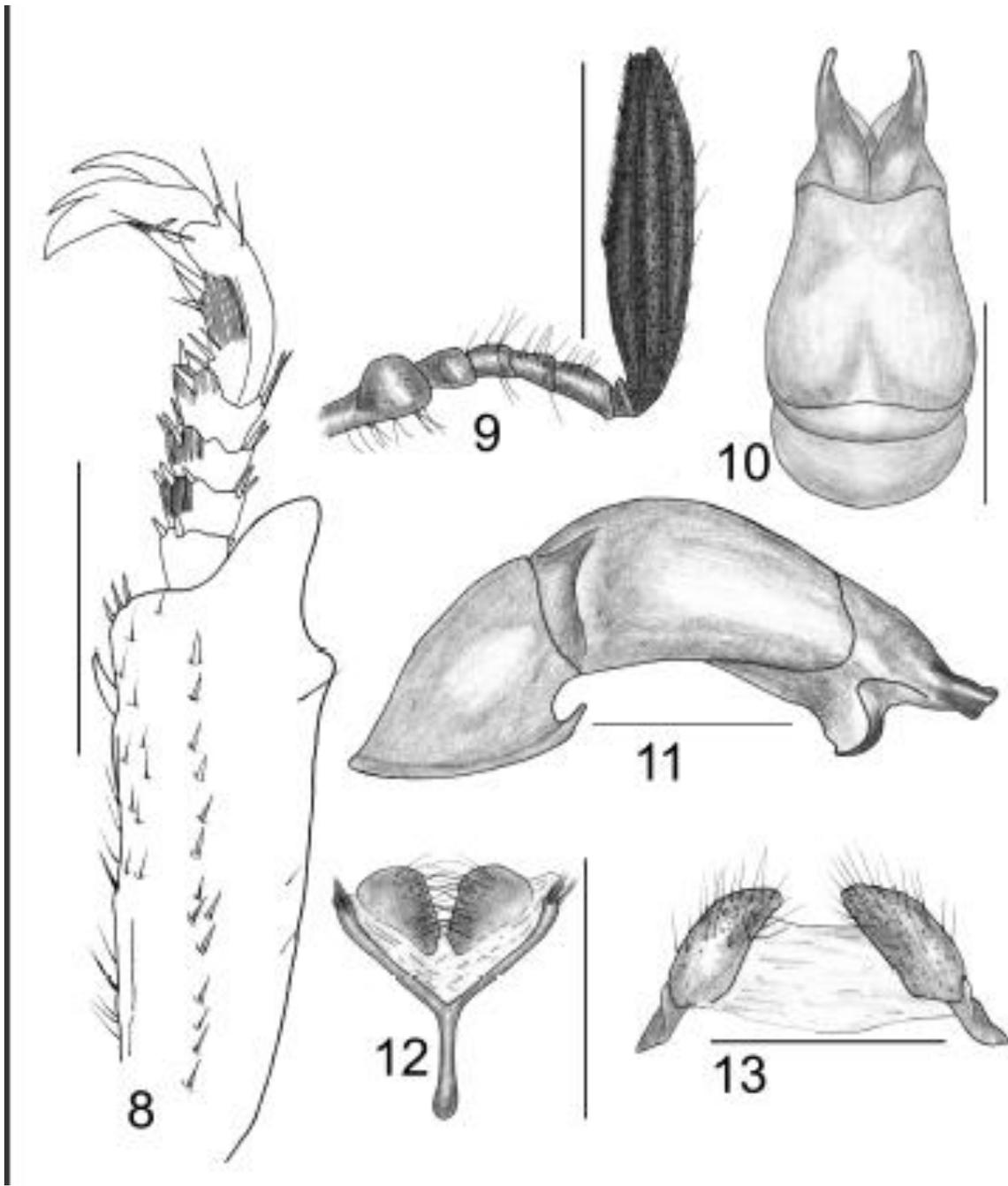


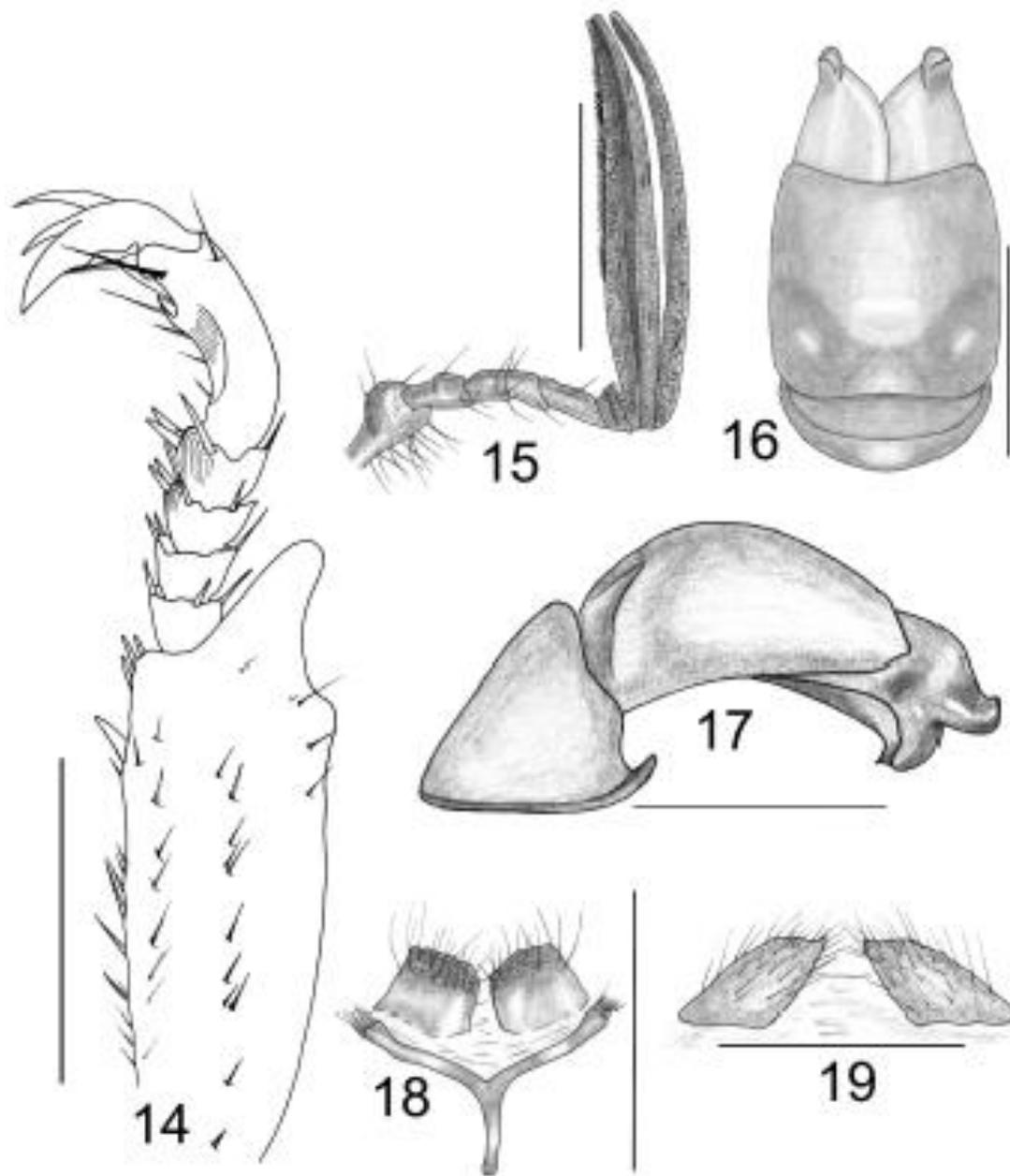
FIGURE 1. Dorsal habitus of *Pachystethus matzapatecus* new species, male.



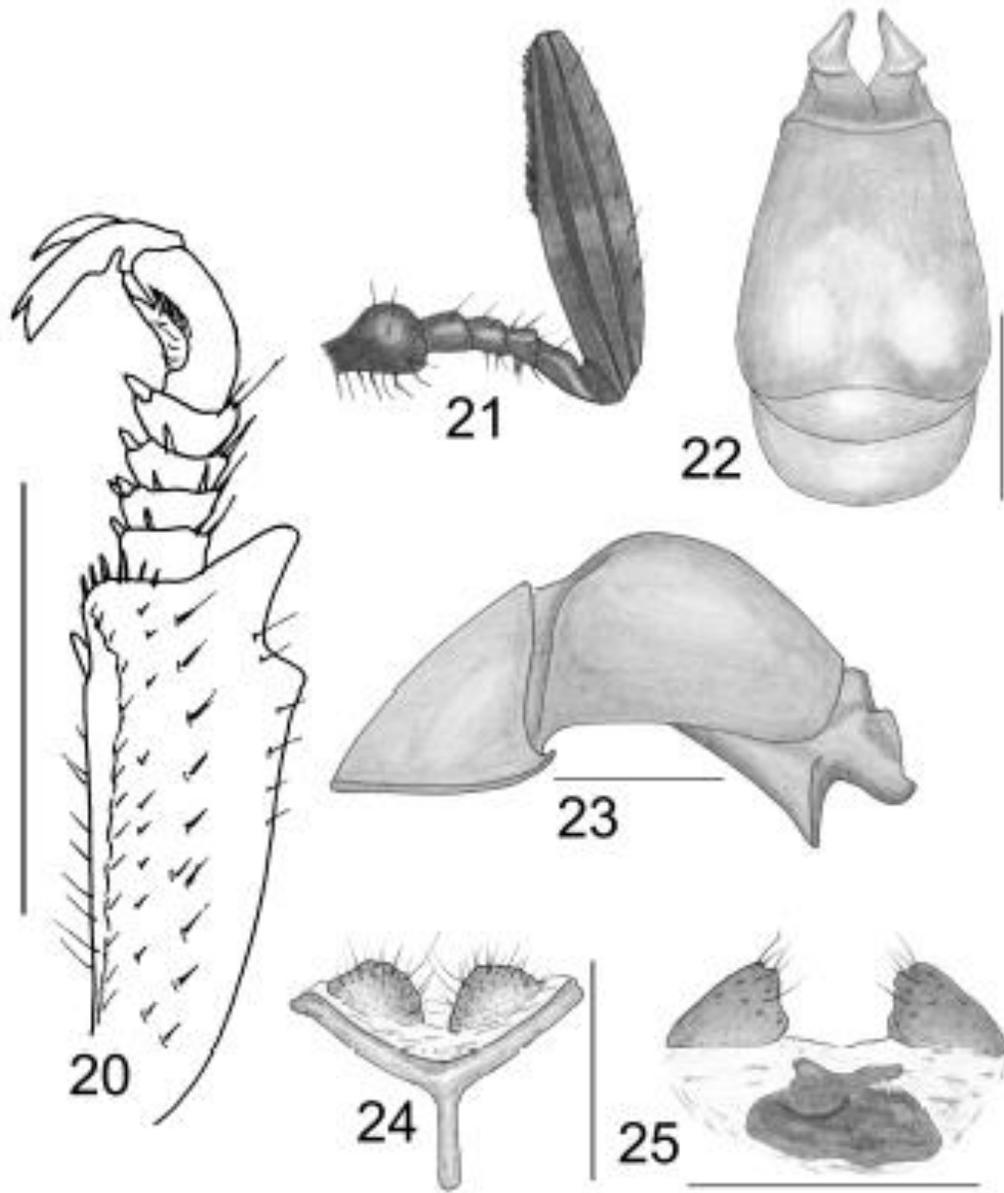
FIGURES 2–7. Diagnostic structures in *P. viduus*: **2)** right proleg; **3)** right antenna, **4)** male genitalia in dorsal view, **5)** male genitalia in lateral view, **6)** spiculum gastrale, **7)** female genital plates. Scale lines 1 mm.



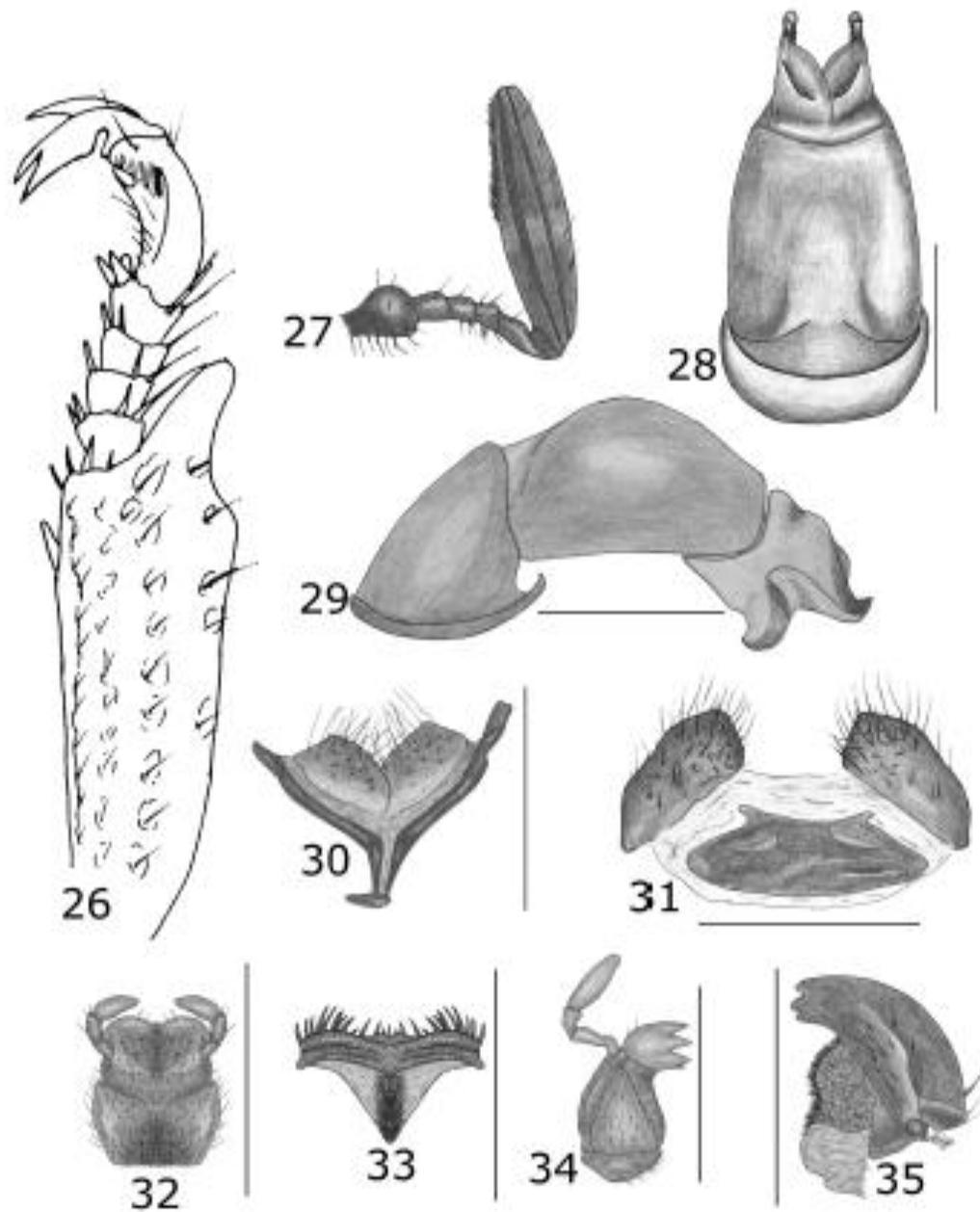
FIGURES 8–13. Diagnostic structures in *P. crassesculptus*. **8)** right proleg, **9)** right antenna, **10)** male genitalia in dorsal view, **11)** male genitalia in lateral view, **12)** spiculum gastrale, **13)** female genital plates. Scale lines 1 mm.



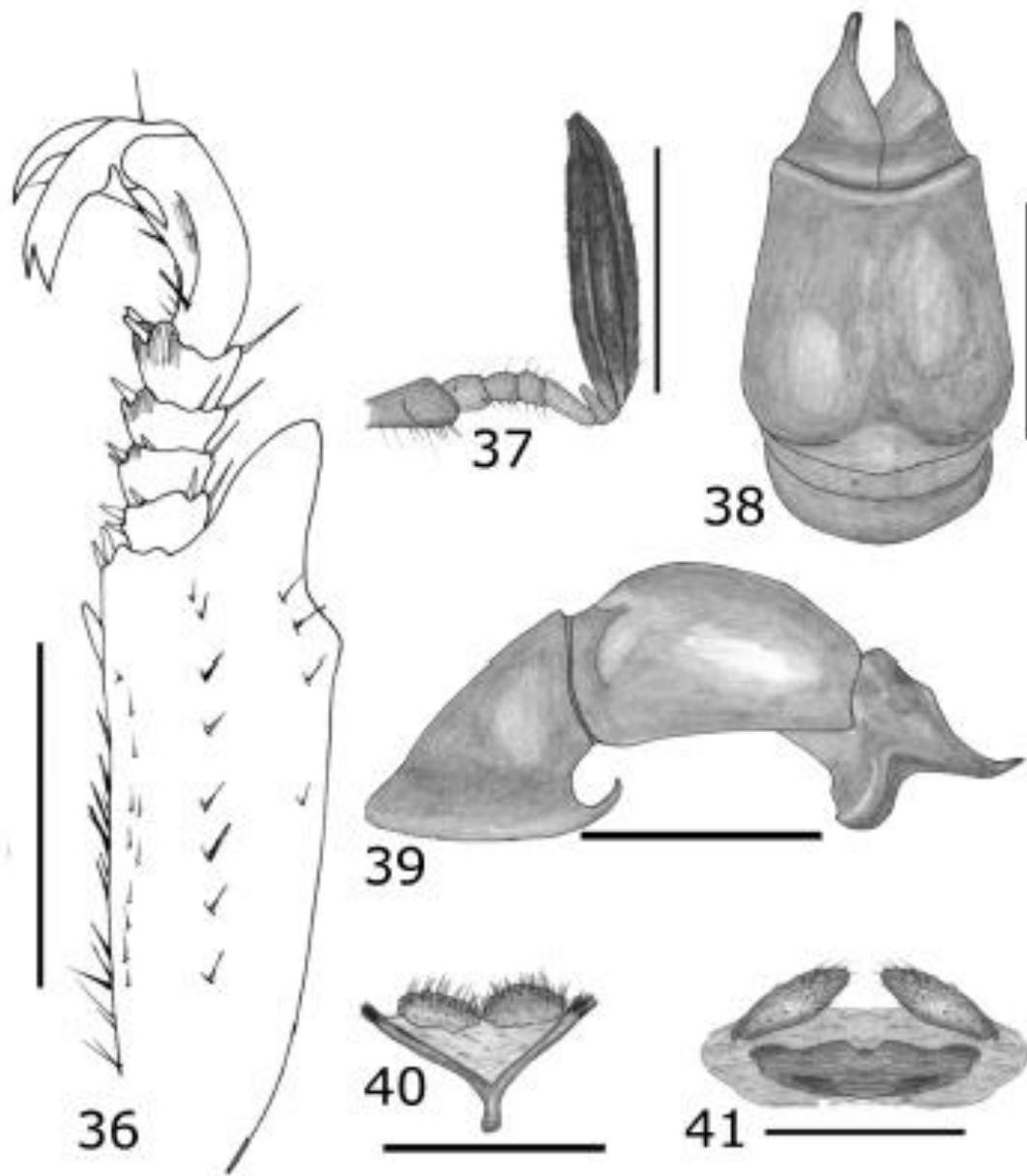
FIGURES 14–19. Diagnostic structures in *P. nutans*. **14)** right proleg, **15)** right antenna, **16)** male genitalia in dorsal view, **17)** male genitalia in lateral view, **18)** spiculum gastrale, **19)** female genital plates. Scale lines 1 mm.



FIGURES 20–25. Diagnostic structures in *P. nectoctenus*: **20)** right proleg, **21)** right antenna, **22)** male genitalia in dorsal view, **23)** male genitalia in lateral view, **24)** spiculum gastrale, **25)** female genital plates. Scale lines 1 mm.



FIGURES 26–35. Diagnostic structures in *P. matzapatecus*: **26)** right proleg, **27)** right antenna, **28)** male genitalia in dorsal view, **29)** male genitalia in lateral view, **30)** spiculum gastrale, **31)** female genital plates, **32)** labium, **33)** labrum, **34)** right maxilla, **35)** left mandible. Scale lines 1 mm.



FIGURES 36–41. Diagnostic structures in *P. ixtacomitanus*: **36)** right proleg, **37)** right antenna, **38)** male genitalia dorsal view, **39)** male genitalia lateral view, **40)** spiculum gastrale, **41)** female genital plates. Scale lines 1 mm.



FIGURES 42–47. Dorsal view of *Pachystethus* species: **42 a, b)** *P. viduus* males; **42 c)** *P. viduus* female; **42 d)** *P. viduus* female, lectotype; **43 a)** *P. nectoctenus* male; **43 b)** *P. nectoctenus* female; **44 a)** *P. crassesculptus* male; **44b)** *P. crassesculptus* female; **45 a, b)** *P. nutans* males; **45 c)** *P. nutans* female; **46 a, b)** *P. matzapatecus* males; **46 c)** *P. matzapatecus* female; **47 a)** *P. ixtacomitanus* male; **47 b)** *P. ixtacomitanus* female. Scale lines 1 mm.



FIGURES 48–53. Lateral view of *Pachystethus* species: **48)** *P. viduus* **a)** male, **b)** female; **49)** *P. nectoctenus* **a)** male, **b)** female; **50)** *P. crassesculptus* male; **51)** *P. nutans* male; **52)** *P. matzapatecus* male; **53)** *P. ixtacomitanus* male. Scale lines 1 mm.



FIGURE 48. Distribution of species of *Pachystethus*.

Table 1. Diagnostic characters of *Pachystethus* species.

Character	<i>P. viduus</i>	<i>P. crassesculptus</i>	<i>P. nutans</i>	<i>P. nectoctenus</i>	<i>P. matzapatlacus</i>	<i>P. ixtacomitanus</i>
Body size	9.5–12.0 mm	10.7–11.2 mm	9.1–9.6 mm	8.3–12.0 mm	9.0–10.7 mm	9.0–11.0 mm
Form of clypeus	subtrapezoidal	subtrapezoidal	subrectangular	subtrapezoidal	subtrapezoidal	subtrapezoidal
Clypeal borders	slightly reflexed	slightly reflexed	strongly upturned	slightly reflexed	slightly reflexed	briefly raised
Antenal club length	slightly longer than all preceding antennomeres	nearly as long as all preceding antennomeres	longer than all preceding antennomeres	longer than all preceding antennomeres	slightly longer than all preceding antennomeres	slightly longer than all preceding antennomeres
Antenal club apex	straight	straight	curved inward	straight	straight	straight
Pronotum	feebly convex	feebly convex	strongly convex	feebly convex	feebly convex	feebly convex
Pronotal puncture	minute (~0.020 mm), round, scattered, shallow	small (~0.025 mm), round, shallow	large (~0.035 x 0.072 mm), ovate, deep	small (~0.027 mm), round	small (~0.027 mm), round, scattered	moderate (~0.033 mm), round, deep
Elytral striae	irregular rows of shallow, minute punctures	deep; posterior calli and distal part of interstriae prominent punctate, punctures irregularly shaped	very deep and continuous, punctate	shallow, indicated by rows of clear punctures	well defined; with discontinuous rows of shallow, minute punctures	clearly impressed by uniform rows of deep, large punctures punctate, punctures clearly impressed
Elytral surface	nearly smooth	irregularly shaped	punctate	punctate	slightly smooth	punctures clearly impressed
Mesometasternal projection	with broad base	with broad base	with narrow base	with broad base	with broad base	with broad base
Protarsomeres	1–4 shortened, slightly longer than 5	1–4 wider and shorter than 5	1–4 shortened, slightly wider than 5	1–4 wider and shorter than 5	1–4 shortened and slightly wider than 5	1–4 shortened and slightly wider than 5
Apex of protibia	considerably wider on distal third, lateral borders divergent towards apex	slightly wider towards apex, lateral borders nearly parallel	stout, lateral borders convergent towards apex	notably wider towards apex, divergent lateral borders	stout, progressively widened distally	stout, progressively widened distally
Parameres	short, tubular, upper part narrowed, convergent and slightly curved towards apex	straight, elongate, uniform anterior dorsal surface	short, simple, upper part concave, smooth, narrowed towards apex	short, complex, dorsal surface with transverse keel	short, complex, upper part narrowed, widely curved towards apex	short, complex, upper part narrowed towards apex, weakly upturned distally
Distribution	central coastal plain of Veracruz, Mexico	southeast Chiapas, Mexico to south-central Guatemala	southern Oaxaca, Mexico	San Luis Potosi to Veracruz, Mexico	northern Oaxaca, Mexico	Sierra Norte of Chiapas, Mexico