

# UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

---

---

## FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TÍTULO DE LA TESIS PARA OBTENER EL GRADO

**T E S I S**

**FILOGENIA Y TAXONOMÍA DEL GÉNERO *DIPLOTAXIS*  
KIRBY (INSECTA: COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)**

PARA OBTENER EL GRADO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES**

PRESENTA:

**LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO**

DIRECTOR: VICTOR HUGO TOLEDO HERNÁNDEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



DCN  
Doctorado en  
Ciencias Naturales

DES de Ciencias Naturales  
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

## COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. ANDRÉS RAMÍREZ PONCE



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

ANDRÉS RAMÍREZ PONCE | Fecha:2022-05-18 13:59:39 | Firmante

uQiwUXpgC.CewsiEzSsSc06z35i8vCcLn7gf3AuWLtB3lLjqtksa1ZwQPSncE4AHSjclHqihuSndyuHvqwazCuF46V8K8JSlO8aGTuOJIEpvdVqMvWwryApodTGmJBvS4uMlxKpyed  
TNGCvqEin08DLQ3eGXhI XuZI289WzJ0x0uj6jcz+Kl9ID/mxILb5Sx36N9+cWv1JiA+UJzXRvV/ZUialNy2TCCgVRSNatfL377mMSJGQqgXYZYwOISZt+nrOAFN0CdPg+vTEUbcvX  
SZSsF1q5iqoZxZr4Wz5kq0VPpvWn4q8tJQnd10ljjoxQIDFzLnlDIB2V/Ba7K+aCxl.mJA==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[TFDagXyKz](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudioVMebm90GtXphUV1xiVtSzPKpn3WCHSG>



Una universidad de excelencia

RECTORÍA  
2017-2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



DCN  
Doctorado en  
Ciencias Naturales

DES de Ciencias Naturales  
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

### COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ | Fecha:2022-05-18 11:39:31 | Firmante

Q++5ljLduLlMoHEZleigBQtF77SaiHymKdN7dN1dthG0+SRAK+HGmzjPGjTI/st797QINLYNfObZZCp0gC4LGu9eQINhV3LISNCQOhrMx40OCEcRw/zFxE05o4AMdmXycV00V  
ZKBuY+dS4VUdozDroFHTMXtRg3/a2KefnFHJSl36hzXScwExLVFA3pY2DF+cnIEk73Vm3re1YISYEuGu6udUWsC6LJq8Q0p96uag5WkYcrxcBaDTu5jAbsuQigZUkxMsH4KByb  
FCRzW6gDMEQZCEU03LwdNCGXy015QDO2W/9Lz3E15dwhmz6qJt0/qG++ciZ8/vtgATAw==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[al1hrkuTj](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/nWY22XSRgyh8t53tDyjj8TsjX28pGCX>



Una universidad de excelencia

RECTORÍA  
2017-2023



Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

### COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

---

DR. J. ROLANDO RAMÍREZ RODRÍGUEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

J ROLANDO RAMIREZ RODRIGUEZ | Fecha:2022-05-22 08:54:38 | Firmante

K+p3zZuAqIBjy7+KnAvvYHS3bXqm2Ds9tWLZICRu+zQwypaVxxWppyVPH3OFjtEG5LdG+RKZf7Yu+sw53StubzUJmPMs7OWm1WsNyhjYWT1QM3oBBILF2die5cnEndDt+PMgNpTyL9FkONU1rgn0fYAZY2h4WkGufc6bHyS7nR3ggu65+8o/OCdiDgFTwVG4zpZWRdSMBhxfTjxbW2p3n9G1AFmL6G+yi9WjWoUzCNDgtPkCRb7soZM0Y6CQhRBwrTH48e4a/+0B1ld+qOAz13Hpy9xc6X19wqvEKm+X5Qh1OYx+yil7Me2uUQUXnYmxbBIP56PHHw5LQ==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[smLxBkGK1](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/vh18YTKxrODCOac52TAztk5z8MDVuObj>



Una universidad de excelencia

RECTORÍA  
2017-2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



DCN  
Doctorado en  
Ciencias Naturales

DES de Ciencias Naturales  
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

### COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. QUIYARI JATZÉ SANTIAGO JIMÉNEZ





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

QUIYARI JATZE SANTIAGO JIMENEZ | Fecha:2022-05-25 13:38:41 | Firmante

YC7CJNp3+X2diBcpgrVdIG0EX8AHyMrK1Y4c0KncJch4FJyhNaO88LO5B2yhdF7ihUxDE+7v0PdSNWY6CIXP0s04JIVZaUBYwDrneHzCVkJz7VmxTP0CEdYq9YGZyZV+u6B934xG4Eykkd2W3NcNYZe5Qq1P2g1gF2aFtDgID4yG0tvpf8Y1IGH/2IRZ1yhStEQEb48LN/GXpZvIPsDI7ufqIWrhos9ZyaptWrGB6P0bOd8tYm0xQLAZ4azJm59HU1AICIQxc4ap7kLGaNZAY91duWyr8zozM2gKCE1M14FYX8Y1jwnLcXcdLSFXztFjNfBgh/gjnwCrw==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[I39KtbE65](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/Vq3goSFZ1qeRk6s4cpozIFvFKw7zvUO>



Una universidad de excelencia

RECTORÍA  
2017-2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



DCN  
Doctorado en  
Ciencias Naturales

DES de Ciencias Naturales  
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

### COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

\_\_\_\_\_  
DR. VÍCTOR HUGO TOLEDO HERNÁNDEZ



Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

VICTOR HUGO TOLEDO HERNANDEZ | Fecha:2022-05-18 09:53:20 | Firmante  
HVXmiYQyzSXpnlB32pDpjR50IXyK1VwAGbLSqzSoeso9+PMERF+X90O04xSVBDnuHrDgR420nJPpC7KPauvBepH7+UkQIaSrTP19DO21NhyE2tRUbr+KP67EnT+h050BkDr  
L0+yRddB0B26V1emCQk7.38tYgGoxyxpP0aSBYm0vUKdpcT+F7bAspQp1N5grOODyWfe9WIOcO2CxGg5bKSylLeMStTar5MWEO7EgV3KgR3nZn0IAoN2gVl9LtagYqspRzqz  
df1oLHCqvtzE9V50UPx8DIUgCS6KBoM+20r2yLL5d4oE/TF8P7P/NPqXMB/49n5X4pU87VpcXQ==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[FBXzZNRim](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/bhkd8yeGHXehqwpCmm5HV4LBXSp6Dq6>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



DCN  
Doctorado en  
Ciencias Naturales

DES de Ciencias Naturales  
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

### COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

\_\_\_\_\_  
DRA. ANGÉLICA MARÍA CORONA LÓPEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

ANGELICA MARIA CORONA LOPEZ | Fecha:2022-05-18 09:56:05 | Firmante

CgprkzE1ZCuZ/gays5K+FDHyiOKAwkAvBUaYTv8FjBng07fBUzw+hPpe8dDigVG2znlUwaVy00FXjSlNyh/yrtb9l7fQM7Y6rJoXNjmyhD6lux6EZbs07Ntl/C3H3g4Xh00+rwKYF8QtzBXaDO/UJz8RBICToZchXVDeUPLeseVPJ5slMbv2riWL7ihoxsGUn4u8j9yo7W+P6pZaYgSeUk3op716HSuMitoSE4KOxx+ZAFsHok2lFITaq3x9fbvkCAK6kmAvE4QKIOO24MpRhtqr3xjyLUCOdO1bxMxFno5+zspqjDWLBq99iekRnOU5XoL50gTupvLkY9Ka6g==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

0ZTYDVyfe

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/amBPfLCPce4C3gTGKwMLzCCAYKUOBVqj>

UA  
EM

Una universidad de excelencia

RECTORÍA  
2017-2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



DCN  
Doctorado en  
Ciencias Naturales

DES de Ciencias Naturales  
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 16 de mayo del 2022.

### COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (director de tesis, CIByC UAEM)  
Dra. Angélica María Corona López (CIByC UAEM)  
Dra. Ma. Ventura Rosas Echeverría (EESJ UAEM)  
Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL)  
Dr. Quiyari Jatzé Santiago Jiménez (UV)  
Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIByC UAEM)  
Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL)

Tesis: Filogenia y Taxonomía del género *Diplotaxis* Kirby (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae)

Alumno que lo presenta a revisión: LUIS LEONARDO DELGADO CASTILLO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

### VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es  
**APROBADO**

ATENTAMENTE

\_\_\_\_\_  
DRA. MA. VENTURA ROSAS ECHEVERRÍA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

#### Sello electrónico

MA VENTURA ROSAS ECHEVERRIA | Fecha:2022-05-25 13:00:19 | Firmante

mV939FStqpvhQOfijS8BbY9v2zMI/f7TFzv9k6p+iyMGDIgmL02tZrAC2LbVJTm6RuVcoKm6YAy+t8gzxghHdtjVDg7RzVknWGKRZLLM5CSNr7wJFL9MAA/BTADAswFE5+DWMjynHybb72cud5YUjWDzYfrriOfwc8cATIDoN8yqMUft5Drg0iPkqom/Wfeaz2qzaf76ev4kbT8Dd/uNvRsiRDNIz9I4ufWiuemQeLhgdfm46xikiOQeF+EKJk7pWUUG3PW/h+Kx8aRBK/IPQXPdFY9N5Nj/CQjhiHSPMwEcpu/wj+GBvCZMu6DfST1ee8LsDwkrFYAJDHylw==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[zul5o7wtQ](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/zUDbQG72g7J8An3ksznhdpl15BpiCC>



Una universidad de excelencia

RECTORÍA  
2017-2023

## ***Dedicatoria***

*A las y los mexicanos que dedican su tiempo y esfuerzo en conocer y estudiar la biodiversidad, en ocasiones enfrentando riesgos, obstáculos y carencias, pero tratando siempre de contribuir al conocimiento y conservación de los seres vivos.*



## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director de tesis Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández por su apoyo desde el inicio de este trabajo, así como por sus correcciones y exigencias que en mucho ayudaron a que este trabajo llegara a buen término.

A mi comité tutorial integrado por el Dr. Víctor Hugo Toledo, la Dra. Angélica María Corona, la Dra. María Ventura Rosas, el Dr. Quiyari Jatzé Santiago y el Dr. Rodolfo Novelo, por su paciencia que tuvieron con su servidor durante el desarrollo de este trabajo y sus atinadas observaciones y correcciones al mismo. Asimismo, al Dr. Andrés Ramírez y al Dr. Rolando Ramírez por la revisión y comentarios a esta tesis.

A la Dra. María Luisa Villareal, quien como Coordinadora del Programa del Doctorado en Ciencias Naturales de nuestra Casa de Estudios, me dio la oportunidad de realizar mis estudios de Doctorado, así como al Dr. Ramón Suárez por su apoyo para la terminación de los mismos. Agradezco también a la Biól. Fernanda Barrera, al Lic. Víctor Martínez y a la Lic. Sandra Martínez por su apoyo administrativo y logístico que nos dan en todo momento a los alumnos.

A mis amigos y colegas Quiyari Santiago y Andrés Ramírez por su ayuda en el análisis de este trabajo y la edición de los árboles, así como también a mi amigo Eder Mora por su apoyo en diversas facetas de este trabajo.

Agradezco al Instituto de Ecología, A. C. por su estímulo y apoyo para cursar el Doctorado, en particular al Dr. Guillermo Ángeles.

Y no en último lugar, un agradecimiento especial a mi madre Margarita Castillo y a mi hermano Alejandro Delgado, por su apoyo, interés y motivación que fueron cruciales a lo largo de mis estudios del Doctorado.

## **CONTENIDO**

<b>Introducción general</b> .....	1
Literatura citada.....	4
<b>Capítulo I. Análisis filogenético de las especies de <i>Diplotaxis</i> Kirby</b> .....	6
Resumen.....	6
Abstract.....	6
Introducción.....	8
Antecedentes del grupo de estudio.....	10
Objetivos.....	11
Hipótesis.....	11
Material y Métodos.....	12
1) Material examinado.....	12
2) Selección de los grupos externo e interno.....	13
3) Carácteres y matriz.....	14
4) Análisis filogenético.....	14
Resultados.....	15
1) Carácteres.....	15
2) Matriz de carácteres.....	28
3) Análisis filogenético.....	28
A) Árbol de consenso de mayoría con pesos iguales.....	28
B) Árbol de consenso de mayoría con pesos implícitos.....	29
Discusión.....	29
Conclusiones.....	33
Literatura citada.....	34
Cuadros y figuras.....	39
Cuadro 1. Géneros americanos de la tribu Diplotaxini.....	39
Cuadro 2. Géneros de la tribu Diplotaxini del Hemisferio Oriental.....	40
Cuadro 3. Distribución geográfica, estados con mayor número de especies y endemismos del género <i>Diplotaxis</i> .....	40
Cuadro 4. Taxones de los grupos externos.....	41
Cuadro 5. Taxones del grupo interno.....	41
Figura 1. Sección del cladograma de consenso estricto obtenido para la tribu Diplotaxini (tomado de Cherman <i>et al.</i> , 2016).....	44
Figura 2. Cladograma de consenso estricto obtenido para la tribu Diplotaxini (tomado de Peña-Vázquez, 2012).....	45
Figura 3. Grupos de especies del género <i>Diplotaxis</i> .....	46
Figura 4. Árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de 4,330 árboles resultado de un análisis con pesos iguales.....	48
Figura 5. Árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de 402 árboles resultado	

de un análisis con pesos implícitos.....	50
Apéndice 1. Matriz de caracteres.....	50
<b>Capítulo II. Clasificación y clave de identificación para los agrupamientos de especies del género <i>Diplotaxis</i> Kirby.....</b>	<b>53</b>
Resumen.....	53
Abstract.....	53
Introducción.....	54
Reseña histórica de la clasificación de la tribu Diplotaxini.....	56
Objetivos.....	61
Material y Métodos.....	62
Resultados y Discusión.....	62
1) Clasificación.....	62
2) Clave de determinación para los clados obtenidos.....	63
Conclusiones.....	66
Literatura citada.....	68
Figuras.....	73
Figura 1. Número de especies descritas acumuladas del género <i>Diplotaxis</i> .....	74
Figura 2. Árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de un análisis con pesos implícitos con sinapomorfías incluidas.....	75
<b>Capítulo III. Descripción de especies nuevas de <i>Diplotaxis</i> Kirby.....</b>	<b>76</b>
<b>Conclusiones finales.....</b>	<b>88</b>

## Introducción general

*“El orden y la simplificación son los primeros pasos hacia el dominio de un tema,  
el enemigo real es lo desconocido”*

Thomas Mann (Premio Nobel de Literatura 1929)

Vivimos tiempos de una enorme generación de conocimiento en todas las ramas del saber humano, conocimiento que ha estado y seguramente seguirá cambiando nuestra forma de vida, sin embargo, a la par de este crecimiento exponencial del saber, en ocasiones éste queda aislado y desvinculado. No es el caso de la Sistemática o Taxonomía, como sea que se le quiera llamar, a condición de que no se considere a la segunda como simple auxiliar o subsidiaria de la primera y mucho menos “de menor calidad” (Nieto-Nafría, 1999; Enghoff, 2009). La Taxonomía ha sufrido una revolución en los últimos 60 años, lo que la ha llevado a ser una disciplina predictiva y explicativa (Simpson y Cracraft, 1995), pero además la Taxonomía se ha vuelto la disciplina que más contribuye a nuestro conocimiento sobre la historia evolutiva, la biodiversidad y la conservación y salud del ambiente, al haberse robustecido con nuevas filosofías y métodos, además de interrelacionar conocimientos surgidos de otras disciplinas y al mismo tiempo retroalimentarlas (Wheeler, 2008).

De esta manera, la Taxonomía ha dado un marco conceptual para dar un enfoque evolutivo a problemas de otras disciplinas de la Biología, tales como la Morfología, Biología Molecular, Ecología Evolutiva, Ecología de Comunidades, Paleontología, Conservación Biológica, etc. (Morrone, 2013), lo que ha llevado a proponer nuevas respuestas y soluciones a problemas que antaño eran exclusivos de sólo una disciplina, *e. g.* la transmisión y diseminación de enfermedades, el descubrimiento de nuevos agentes patógenos, el genoma y su expresión en los seres vivos, la detección de especies introducidas con elevado potencial de colonización, la re-evaluación de la diversidad de especies de bacterias y hongos, etc. (Cracraft, 2002).

En este sentido, la Taxonomía es una de las disciplinas que puede dar respuestas a la llamada “Sexta extinción”, en la que la humanidad enfrenta la desaparición no sólo de especies, sino además de innumerables poblaciones, comunidades y ecosistemas (Ceballos *et al.*, 2010), lo

que ha llevado a hablar eufemísticamente de la “Crisis de la Biodiversidad”, *i. e.* la pérdida de especies antes de que muchas de ellas sean conocidas y descritas (Stiassny, 1992); en otras palabras, la Taxonomía ha cobrado una dimensión más amplia e incluyente, ocupando un lugar preponderante frente a la grave crisis ambiental (Wheeler, 2008). De manera paralela, se ha estado agudizando el “Impedimento Taxonómico”, que esencialmente significa: 1) Disminución del número de taxónomos bien entrenados, 2) reducción de los recursos destinados a investigaciones taxonómicas (en específico colecciones, museos y literatura), 3) disminución en trabajos monográficos y de revisión y 4) trabajo taxonómico de baja calidad (Dar *et al.*, 2012). Frente a este panorama, hace 20 años surgió una ambiciosa iniciativa, conocida como “Agenda Sistemática 2000” (Claridge, 1995), la cual proponía desarrollar en 25 años un programa internacional con los siguientes objetivos o misiones: 1) Descubrir, describir e inventariar la biodiversidad a nivel global, 2) sintetizar la información resultante en una clasificación predictiva y 3) organizar sistemas de información adecuados para manejar esa información. Posteriormente, los objetivos de dicha Agenda fueron replanteados en una modificada “Agenda Sistemática 2020” (Daly *et al.*, 2012), quedando los objetivos 1) y 2) de la misma manera, mientras que el objetivo 3) se modificó dándole más peso a la divulgación de esa información a la comunidad científica y a la sociedad en general; además se adicionó un cuarto objetivo, el conocer los mecanismos evolutivos que explican el origen, mantenimiento y pérdida de la biodiversidad.

De cara a la continua destrucción de los ecosistemas naturales, es más que obvio que hay una necesidad imperiosa por acelerar el inventario taxonómico (“Urgencia taxonómica”), cuyo factor limitante principal es el trabajo de campo necesario para el descubrimiento, colecta y estudio de muchos grupos de seres vivos (Dubois, 2010). No obstante lo anterior, después de la Convención sobre Diversidad Biológica en 1992, las políticas científicas fueron, en ocasiones, en sentido contrario, soslayando la importancia de los estudios taxonómicos descriptivos, destinando menos fondos a estas investigaciones y subestimando a la misma Taxonomía o Sistemática, lo que Boero (2010) calificó como “una estupidez en la era del estudio de la Biodiversidad”. Por otra parte, otros reconocidos taxónomos han propuesto que, ante la baja probabilidad de completar el primer objetivo de la Agenda Sistemática, es necesario redefinir estrategias futuras y establecer prioridades (Ehrlich, 2001), lo cual parece razonable, aunque surge aquí la cuestión ¿qué prioridades y estrategias debemos aplicar en un país como México del cual se ha señalado

que su biota puede ser, en promedio, 3.3 veces más diversa de lo que ahora se conoce? (*cf.* Martínez-Meyer *et al.*, 2014), o en otras palabras ¿con qué porcentaje de especies mexicanas conocidas y descritas nos debemos conformar?

Junto con el aspecto descriptivo de la biodiversidad, se encuentra la organización de toda esa información, es decir la clasificación de esa biodiversidad —segundo objetivo de la Agenda Sistemática—. De hecho, la clasificación biológica es uno de los “productos” que la comunidad científica y la sociedad en general necesitan y esperan recibir de los taxónomos (Ehrlich, 2001). Además, esas clasificaciones deben reflejar las relaciones filogenéticas con base en grupos monofiléticos, *i. e.* aquellos conformados sólo y únicamente por un ancestro y todos sus descendientes, soportados con caracteres derivados compartidos e independientemente del nivel del grado de divergencia de los grupos (Hennig, 1966). Lo anterior ha llevado a la búsqueda de una clasificación natural de los seres vivos, en un intento de reconstruir grupos monofiléticos que muestren los patrones de ancestría-descendencia a lo largo de la historia evolutiva (Jameson, 1997). En este sentido, el trabajo descriptivo de las especies y su clasificación, se han convertido en procesos de generación de hipótesis que puedan ser contrastadas y en su caso aceptadas o refutadas (Gaston y Mound, 1993), formando parte de la Biología Comparada, *i. e.* del estudio de las causas que explican las similitudes y diferencias entre las especies y los patrones de sus interrelaciones (Espinosa y Llorente, 1996).

Es en este contexto donde se enmarca la tesis que se pretende desarrollar, como parte del conocimiento sistemático de la diversidad, tarea aún lejos de considerarse moderadamente completa en los países con mayor diversidad biológica. Involucra tres de las cuatro grandes áreas de la Taxonomía que ha subrayado Cracraft (2002): el descubrimiento, descripción y la nomenclatura de la biodiversidad, el análisis filogenético de esa biodiversidad y la clasificación sustentada en sus relaciones filogenéticas, faltando el aspecto biogeográfico. El grupo estudiado es uno de los géneros de insectos de los escarabajos (orden Coleoptera) con mayor número de especies en Norte y Centroamérica, cuyos resultados irán completando el inventario nacional de nuestra biodiversidad, además de proveer información para sustentar análisis más robustos y predictivos de la extremadamente rica biodiversidad que México posee.

Literatura citada

- Boero, F. 2010. The study of species in the era of Biodiversity: A tale of stupidity. *Diversity* 2: 115-126.
- Ceballos, G., A. García y P. R. Erhlich. 2010. The sixth extinction crisis. Loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology* 8: 1821-1831.
- Claridge, M. F. 1995. Introducing Systematics Agenda 2000. *Biodiversity and Conservation* 4: 451-454.
- Cracraft, J. 2002. The seven great questions of systematic biology: An essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 127-144.
- Daly, M., P. S. Herendeen, R. P. Guralnick, M. W. Wesneat y L. McDade. 2012. Systematic Agenda 2020: The mission evolves. *Systematic Biology* 61 (4): 549-552.
- Dar, G. H., A. A. Khuroo, C. S. Reddy y A. H. Malik. 2012. Impediment to Taxonomy and its impact on Biodiversity science: An Indian perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India, Section B Biological Sciences* 82 (2): 235-240.
- Dubois, A. 2010. Taxonomy in the century of extinctions: taxonomic gap, taxonomic impediment, taxonomic urgency. *Taprobanica* 2(1): 1-5.
- Ehrlich, P. R. 2001. La Sistemática y la conservación de la Biodiversidad (pp. 381-400). En: *Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad* (H. M. Hernández, A. N. García Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa, compiladores). Ediciones Científicas Universitarias. Instituto de Biología, UNAM y Fondo de Cultura Económica, México.
- Enghoff, H. 2009. What is the taxonomy? – An overview with myriapodological examples. *Soil Organisms* 81 (3): 441-451.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1996. Biología Comparada: Comprender la Biodiversidad. *Biodiversitas* 9: 11-14.
- Gaston, K. J. y L. A. Mound. 1993. Taxonomy, hypothesis testing and the Biodiversity crisis. *Proceedings of the Royal Society B* 251: 139-142.
- Henning, W. 1966. *Phylogenetics Systematics*. Illinois University Press, Oxford, Estados Unidos, 263 pp.

- Jameson, M. L. 1997. Phylogenetic Analysis of the Subtribe Rutelina and Revision of the *Rutela* Generic Groups. Bulletin of the University of Nebraska State Museum Vol. 14. Lincoln, Nebraska, 184 pp.
- Morrone, J. J. 2013. Sistemática. Fundamentos, Métodos, Aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 505 pp.
- Nieto-Nafría, J. M. 1999. Sobre Sistemática, Taxonomía y otros términos relacionados (pp. 41-44). En: Evolución y Filogenia de Arthropoda. (A. Melic, J. J. De Haro, M. Méndez y I. Ribera, editores). Boletín No. 26 de la Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Simpson, B. B. y J. Cracraft. 1995. Systematics: The science of biodiversity. Bioscience 45 (10): 670-672.
- Stiassny, M. L. J. 1992. Phylogenetic analysis and the role of Systematics in the Biodiversity crisis (pp. 109-120). En: Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis (N. Eldredge, editor). Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Wheeler, Q. D. 2008. Introductory: Toward the New Taxonomy (pp. 1-17). En: The New Taxonomy (Q. D. Wheeler, editor). CRC Press, Florida, Estados Unidos.



## Capítulo I. Análisis filogenético de las especies de *Diplotaxis* Kirby

### Resumen

Se realizó un análisis filogenético de las especies del género *Diplotaxis* Kirby empleando caracteres morfológicos y con base en el criterio de optimalidad de hipótesis de parsimonia. Se incluyeron 78 especies de este género además de seis especies de otros géneros de la tribu Diplotaxini y seis especies de las tribus Macroductylini, Melolonthini y Tanyproctini, empleando 110 caracteres. Con el análisis de pesos iguales se obtuvieron 4,330 árboles de máxima parsimonia y con el análisis de pesos implícitos se obtuvieron 402 árboles igualmente parsimoniosos. Los árboles de consenso de mayoría de estos análisis muestran topologías similares en varios clados, sin embargo hay diferencias importantes. En el árbol de consenso de mayoría obtenido con pesos iguales el clado *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallei* resulta como el grupo hermano de los restantes integrantes de la tribu Diplotaxini, así como de la tribu Tanyproctini. En el árbol de consenso obtenido con pesos implícitos los integrantes de la tribu Diplotaxini del hemisferio Oriental se recuperaron como el grupo hermano de los grupos antes mencionados. No obstante, en ambos árboles de consenso se recuperan algunos clados como el formado por la tribu Tanyproctini con las especies de Diplotaxini de Sudamérica, además de 11 clados conformados por distintas especies del género *Diplotaxis*. Se enfatiza la necesidad de incorporar mayor número de caracteres, incluir mayor número de tribus, y realizar otros análisis más específicos con los clados de las especies de *Diplotaxis* que hayan resultado en la mayor parte de los árboles de ambos análisis de consenso.

### Abstract

A phylogenetic analysis of the species of the genus *Diplotaxis* Kirby was performed using morphological characters. This analysis was based on optimality criterion of parsimony. Six species of the tribes Macroductylini, Melolonthini and Tanyproctini were considered as external groups, and 78 species of *Diplotaxis*, and six species of several genera of the tribe Diplotaxini from Old World and South America were included as internal groups. One hundred and ten characters were analyzed. An analysis with equal weights and another with implied weights were carried out, where 4,330 trees, and 402 trees were obtained, respectively. The majority consensus tree obtained with equal weights showed a clade formed by *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallei*, which

is recovered as sister group of the remaining species of Diplotaxini+Tanyproctini. Contrasting, in the majority consensus tree obtained with implied weights, the species of Diplotaxini from Old World turn out as the sister group of those groups. Nevertheless, both consensus trees show a clade conformed by the species of Tanyproctini and the species of South American Diplotaxini, and 11 clades of several species of *Diplotaxis*. It's necessary to include a larger number of characters, carry out analyzes with the clades of *Diplotaxis* species with greater support, and add more tribes, to obtain hypothesis better supported.

## Introducción

*“Las afinidades de los seres vivos a veces han sido representadas por un gran árbol...Así como los brotes crecen y se elevan vigorosamente para dar origen a ramas más fuertes y ramificadas a costa de las más débiles, así creo que ha pasado igualmente con el árbol de la vida, que llena con sus ramas muertas y rotas la corteza de la tierra y cubre la superficie con ramas bellas y siempre ramificadas”*

(Charles Darwin en “El Origen de las Especies”)

*“Aún así, algo me molestaba, pero no podía acertar qué era ¿Qué cosa se me olvidaba? El rompecabezas estaba casi completo y la imagen era clara, pero faltaba una pieza que estropeaba el cuadro final ¿Quién la tenía, y en dónde podía encontrarla?”*

(Og Mandino en “El Ángel Número Doce”)

Han pasado ya los tiempos en que el conocimiento de las relaciones filogenéticas de las especies provenía prácticamente de la *praxis*, de la intuición basada sólo en la experiencia del estudio de los grupos, sin que hubiera algún fundamento teórico y menos metodológico para poder refutar o poner a prueba las ideas propuestas, que por lo mismo no podían ser llamadas hipótesis en el sentido estricto, puesto que no podían ser verificadas y contrastadas. Ahora, la “Filogenética” ha pasado de ser una escuela taxonómica más, a una corriente de pensamiento fundamentada no sólo con métodos y técnicas propios, sino también con bases filosóficas que le otorgan una posición clave dentro de la Biología (Quicke, 1993).

La Sistemática Filogenética moderna se ha fundamentado en bases epistemológicas surgidas de las ideas de Popper sobre la aceptación del principio de falsación por sobre el de verificación como criterio básico para proponer y contrastar hipótesis científicas (Kluge, 1997; Ruiz y Ayala, 1998). Se ha nutrido de algunos algoritmos surgidos desde los métodos numéricos de la Escuela Fenética, aunque éstos por sí solos han carecido muchas veces de significado biológico, al mismo tiempo que ha fortalecido al principio unificador de la Biología, la Evolución, intentando no arrastrar los “vicios” de la Escuela Evolucionista, que sostiene que la

clasificación de los seres vivos debe reflejar tanto sus “semejanzas” como sus “diferencias”, lo cual ha llevado a agrupaciones artificiales que no reflejan la evolución de los grupos (Morrone, 2013).

Así, la Sistemática Filogenética ha crecido y se ha desarrollado hasta convertirse en el área central de la Biología Comparada, *i. e.* un enfoque con el que se estudian los seres vivos utilizando el contraste, sea con datos paleo o neontológicos, de distintos caracteres de diversa naturaleza (genéticos, celulares, fisiológicos, morfológicos, moleculares, etc.) que puedan ser analizados y evaluados a la luz de la Evolución, y teniendo como premisa básica el concepto de Homología (Wagner, 1989; Minelli, 1993;). Es en este contexto donde cobra una importancia por demás relevante el concepto evolutivo de “Ancestría Común”, postulado por Charles Darwin, y aplicado a la Sistemática Filogenética por Hennig (1966) al fundamentarlo en su propuesta de grupos monofiléticos basados en caracteres derivados compartidos entre los grupos biológicos. Partiendo de lo anterior, la Sistemática Filogenética ha sufrido cambios, principalmente en cuanto a la aplicación del concepto de Parsimonia en el método hipotético-deductivo (Farris, 1983; Kitching *et al.*, 1998) y al enraizado del árbol y la polarización de los caracteres *a posteriori* (Bechly, 2000).

Poco después del surgimiento de los nuevos enfoques en el análisis de las relaciones filogenéticas de los taxones, se dio una revolución con los cálculos sobre el número de especies que realmente habitan en nuestro planeta, comenzando con las extrapolaciones de un coleopterólogo, lo cual no fue raro dado que este orden es el más diverso de los grupos, llevando a la cifra de al menos 30 millones de especies vivientes (Erwin, 1982), pero además, y aunque ha habido otras extrapolaciones quizá más precisas pero no por ello menos elevadas, se “abrió un hueco” en el conocimiento de las especies ya descritas, su auto-ecología, distribución, relaciones filogenéticas etc., lo cual llevó a un amplio proyecto difundido en internet y constantemente actualizado conocido como “Tree of Life Web Project” (Maddison y Schulz, 2007), el cual pretende reconstruir básicamente las relaciones filogenéticas basadas en su ancestría común, dando mayor énfasis a los grupos considerados mega-diversos (Hodkinson y Parnell, 2007). Es en este terreno de la Sistemática Filogenética que el presente capítulo se contextualiza, al analizar las relaciones filogenéticas de uno de los géneros con mayor número de especies de los insectos coleópteros de la familia Scarabaeidae de Latinoamérica, el género *Diplotaxis* Kirby.

## Antecedentes del grupo de estudio

El género *Diplotaxis* fue descrito por el entomólogo inglés William Kirby en 1837, designando como especie tipo a *Diplotaxis tristis* Kirby, una especie norteamericana. Este género pertenece a la familia Scarabaeidae, una de las familias consideradas mega-diversas dentro del orden Coleoptera (*cf.* Slipinski *et al.*, 2011), *i. e.* familias que contienen más de 20000 especies descritas. Tomando como base una de las clasificaciones más recientes de este orden (Bouchard *et al.*, 2011), la familia Scarabaeidae conjunta a 16 subfamilias existentes, de las cuales Melolonthinae es la más diversa, con alrededor de 800 géneros y más de 12000 especies conocidas a nivel mundial (Evans, 2003). A pesar de su alta diversidad, esta subfamilia ha sido la más pobremente estudiada y pocos análisis filogenéticos de sus taxones han sido realizados, por lo que su monofilia y las relaciones de sus grupos no han sido sujetas a hipótesis contrastables y verificables (Coca-Abia, 2007). En este trabajo seguimos la clasificación presentada por Smith (2006), la cual muestra un enfoque más consensuado, en ausencia de trabajos modernos posteriores al “Coleopterorum Catalogus” (Dalla Torre, 1912-1913) que traten a esta subfamilia a nivel mundial. En dicha clasificación los melolontinos se dividen en 27 tribus existentes y una extinta, muchas de éstas con distribución restringida a regiones o subregiones biogeográficas particulares; para el continente americano se registran 11 tribus (Smith y Evans, 2005).

Una de estas tribus es Diplotaxini, tribu compuesta por 16 géneros y por 719 especies a nivel mundial, de las cuales seis géneros y 335 especies ocurren en el continente Americano (Evans, 2003; Delgado y Mora-Aguilar, 2012; Smith y Ruiz-Manzanos, 2010; Cherman y Almeida, 2015; Cherman *et al.*, 2016; Delgado y Toledo-Hernández, 2020) (Cuadro 1), y por 10 géneros y 384 especies distribuidas en el hemisferio oriental, excepto en Europa y Oceanía (Bezdêk, 2004; Lacroix y Bezdêk, 2009; Cherman *et al.*, 2016) (Cuadro 2). La tribu y sus géneros se han caracterizado a nivel de estados de caracteres morfológicos, si bien no existe una clave de determinación que incluya a todos estos géneros. Esta tribu fue recientemente redefinida con base en un análisis filogenético el cual apoyó la exclusión de algunos géneros (Cherman *et al.*, 2016), también en este mismo trabajo se sugiere de manera preliminar considerar al género *Diplotaxis* como parafilético (Fig. 1), lo cual contrasta con el análisis filogenético de Peña-Vázquez (2012) el cual soporta la monofilia de este género, separando a la tribu Diplotaxini en dos clados, uno que incluye a las especies de América y otro a las del Hemisferio Oriental (Fig.

2). En uno de los clados se recuperó al género *Diplotaxis* como monofilético, el cual contiene actualmente 243 especies válidas cuya distribución se extiende desde Canadá a Panamá y Brasil, presentando su mayor diversidad y endemismo en México, en donde ocurren 185 especies con 112 de ellas endémicas (Vaurie, 1960; McCleve, 1993; Delgado y Mora-Aguilar, 2012; Cherman *et al.*, 2016) (Cuadro 3). La revisión sistemática de las especies de este género fue realizada por Vaurie (1958, 1960), a las cuales dividió en 37 grupos de especies, más nueve especies sin posición grupal (Fig. 3); sus agrupamientos se basaron sólo en similitud de caracteres de la morfología externa, sin utilizar algún método filogenético, por lo cual sus agrupamientos se consideran artificiales, reflejando similitud de morfologías mas no relaciones filogenéticas al interior del género sustentadas en sinapomorfías. Asimismo, aunque Vaurie realizó un extenso trabajo descriptivo, estudiando 221 especies, el descubrimiento de especies no conocidas ha continuado, describiéndose posteriormente 22 especies más (*cfr.* McCleve, 1993; Davidson y Davidson, 2006; Delgado, 2001, 2011, entre otros trabajos).

Aunque se desconoce la biología de la mayoría de sus especies, la información con la que se cuenta señala que sus adultos son filófagos, con hábitos principalmente nocturnos y que son atraídos a la luz, mientras que sus larvas se desarrollan dentro del suelo, alimentándose de raíces y/o materia orgánica del humus forestal. El estado adulto se encuentra desde las primeras lluvias del año hasta poco antes del final del verano, dependiendo de las condiciones de cada región (Ratcliffe y Paulsen, 2008).

### **Objetivos**

- Analizar las relaciones filogenéticas de las especies del género *Diplotaxis* empleando caracteres morfológicos del estado adulto.
- Caracterizar los grupos monofiléticos resultantes con base en caracteres derivados compartidos (sinapomorfías).

### **Hipótesis**

Los grupos de especies del género *Diplotaxis* propuestos por Vaurie no serán recuperados como grupos monofiléticos soportados por sinapomorfías.

## **Material y Métodos**

### **1) Material examinado**

El material entomológico para este estudio se obtuvo de las siguientes colecciones:

- Charles University (Praga, República Checa, CUNI)
- Canadian Museum of Nature (Ottawa, Canadá, CMNC)
- Oregon State Arthropod Collection (Oregon, Estados Unidos, OSAC)
- Florida State Collection of Arthropods (Florida, Estados Unidos, FSCA)
- Arizona State University Hasbrouck (Arizona, Estados Unidos, ASUHIC)
- Colección Entomológica de la Universidad del Valle de Guatemala (Guatemala, Guatemala, UVGC)
- Colección Nacional de Insectos de la Universidad Nacional Autónoma de México (Ciudad de México, CNIN)
- Colección de Coleoptera de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (Hidalgo, México, CC-UAEH)
- Colección de Insectos del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (Morelos, México, CIUM)
- Colección Entomológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (Chiapas, México ECOSUR-SC)
- Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A. C. (Veracruz, México, IEXA)
- Colección particular Ales Bezděk (Ceské Budejovice, República Checa, ABCC)
- Colección particular William Warner (Arizona, Estados Unidos, WBWC)
- Colección particular Daniel Curoe (Ciudad de México, DJCC)

- Colección particular Leonardo Delgado (Veracruz, México, LLDC)

Se realizaron también viajes de colecta a los estados de Chihuahua, Durango, Hidalgo, México, Oaxaca y Veracruz a efecto de obtener algunas especies de grupos no representados. Se revisaron varios individuos de muchas especies, procurando revisar al menos un macho y una hembra de todas las especies estudiadas.

## 2) Selección de los grupos externo e interno

El criterio empleado para la polarización de los caracteres fue el del Grupo-externo (Watrous y Wheeler, 1981; Nixon y Carpenter, 1993). Bajo este criterio, y sin haberse propuesto aún un clado suficientemente soportado (con base en sinapomorfías) como grupo hermano del género *Diplotaxis* así como de la tribu Diplotaxini, se seleccionaron como grupos externos a dos representantes de cada una de las tribus Macroductylini, Melolonthini y Tanyproctini (Cuadro 4) ya que estas tribus han resultado cercanas a Diplotaxini en análisis filogenéticos previos de distintos grupos de la subfamilia Melolonthinae (Katovich, 2008; Ahrens *et al.*, 2011; Rivera-Gasparín y Morón, 2013; Cherman *et al.*, 2016). Sin embargo, el programa TNT selecciona sólo una especie para polarizar el árbol, en este caso se seleccionó a *Macroductylus nigripes* como el grupo más externo.

Tomando en cuenta que las relaciones filogenéticas al interior de los grupos que conforman la tribu Diplotaxini continúan poco exploradas, contándose con sólo dos trabajos en donde se haya analizado la filogenia de estos grupos (Peña-Vázquez, 2012; Cherman *et al.*, 2016), el grupo interno se integró con tres géneros y tres especies de Diplotaxini del Hemisferio Oriental, y con dos géneros y tres especies de Diplotaxini de América, y con 68 especies del género *Diplotaxis* (Cuadro 5), incluyendo a la especie tipo *Diplotaxis tristis* Kirby. Debido a que este último género posee una enorme riqueza de especies, se implementó un muestreo selectivo, el cual consistió en estudiar al menos una especie de cada uno de los 37 grupos en que Vaurie (1960) dividió a *Diplotaxis*, incluyendo un mayor número de especies de los grupos con mayor riqueza, tratando también de incluir las especies no agrupadas (Fig. 3) y adicionando las especies descritas recientemente con una posición grupal incierta. No se pudieron incluir en el análisis a a especies representantes de cuatro (Amecameca, Beyeri, Errans y Rudis) de los 37 grupos propuestos por Vaurie (1960), por razones prácticas. Además de tres (*D. assimilis* Vaurie, *D.*



*elongata* Vaurie y *D. turgidula* Vaurie) de las 12 especies no agrupadas (*cfr.* Vaurie, 1960; Delgado y Capistrán, 1992; Davidson y Davidson, 2006; Delgado y Toledo-Hernández, 2020). En total se muestreó el 28% de las especies de *Diplotaxis*, variando entre un 12 % a un 100 % de las especies de los grupos analizados.

### 3) Carácteres y matriz

Se utilizaron caracteres morfológicos, todos del estado adulto, tanto de las tres regiones del cuerpo como de los apéndices locomotores y piezas bucales, y de los genitales masculinos, además de caracteres de dimorfismo sexual secundario. Los caracteres fueron observados con un estereomicroscopio Zeiss Stemi SV6, y para los caracteres de estructuras más pequeñas se utilizó un estereomicroscopio Nikon SMZ25. La terminología de la mayor parte de los caracteres morfológicos es la utilizada en los trabajos de Vaurie (1958, 1960), para las piezas bucales se sigue la terminología de McCleve (1993) y la de Cherman *et al.* (2016). Se incluyó el mayor número de caracteres posibles. Los caracteres fueron discretos, tanto binarios como multiestado, y fueron tratados como no aditivos o no ordenados de acuerdo a la optimización de Fitch, *i. e.* cuenta un paso a cualquier cambio de los estados de un carácter (Kitching *et al.*, 1998). Cuando fue el caso, se mencionaron los trabajos previos en los que se habían estudiado los caracteres.

La matriz de caracteres se elaboró con el programa de cómputo Mesquite versión 3.2 (Maddison y Maddison, 2017). En la matriz de caracteres se diferenciaron, si así se requiriera, los caracteres no aplicables (-), *i. e.* aquellos en donde no se presenta el carácter en cuestión, de los faltantes o desconocidos (?), *i. e.* aquellos que no se pudieron observar y analizar por la carencia de especímenes.

### 4) Análisis filogenético

Para los análisis filogenéticos se utilizó el criterio de optimalidad de hipótesis de Máxima Parsimonia, *i. e.* preferir la hipótesis que implique menor número de homoplasias (Sober, 1983). Las hipótesis filogenéticas se representaron mediante cladogramas, *i. e.* aquellas representaciones gráficas que muestran las relaciones de los taxones y sus grupos monofiléticos resultantes, basados sólo en sinapomorfías (Brower, 2016). Los análisis se efectuaron con un ordenador portátil Lenovo Y700 con memoria RAM de 8 GB. Se trabajó con el programa TNT versión 1.5

(Goloboff y Catalano, 2016). Se utilizó un espacio máximo de 90,000 árboles, con 9,000 réplicas y guardando 10 árboles por réplica. Se efectuaron búsquedas heurísticas con Permutación de Ramas y un algoritmo de permutación Corte-Reenraizado-Reubicación (TBR por sus siglas en inglés) (Goloboff, *et al.*, 2008; Wiley y Lieberman, 2011). Los análisis se llevaron a cabo con pesos iguales y con pesos implícitos (Goloboff, 1993), utilizando un valor de la semilla aleatoria de 10. Se calculó un valor óptimo de la constante de concavidad  $k$  mediante el script “setk”. Como en ambas estrategias se obtuvieron varias hipótesis igualmente parsimoniosas, se llevó a cabo un consenso de mayoría (con un 50% + 1 de los árboles obtenidos en que un clado aparece) para cada esquema de pesado (Lipscomb, 1998; Wiley y Lieberman, 2011). Con los valores de Bootstrapping se evaluó el soporte de los nodos en los dos árboles de consenso obtenidos (con 100 réplicas), un mayor valor de este estadístico en cada nodo reflejaría un mayor soporte de los mismos (Kitching *et al.*, 1998).

## **Resultados**

### **1) Carácteres**

Se revisaron aproximadamente 350 especímenes tanto de los grupos externos como del interno. Se analizaron 110 caracteres morfológicos, de los cuales 75 son binarios y 35 multiestados. Los caracteres fueron no aditivos o desordenados. Veinte caracteres se observaron 20 caracteres en la cabeza (incluyendo piezas bucales y antenas), 10 en el tórax, seis en el abdomen, 10 en los élitros, 22 en las patas, ocho en los genitales masculinos y 34 son caracteres dimórficos observados sólo en un sexo. Dos caracteres resultaron con estados no aplicables en algunos taxones (caracteres 65 y 66), y seis caracteres resultaron no informativos (caracteres 52, 77, 83, 100, 107 y 109). Los superíndices indican los trabajos de donde fueron extraídos los caracteres, la ausencia de estos números indica que son caracteres presentados y analizados por primera vez en este trabajo. Los caracteres y sus estados son los siguientes:

### **Cabeza**

#### **0. Longitud de la pubescencia del clípeo**

0 Menor al diámetro de un punto; 1 Mayor a 1.5 veces el diámetro de un punto.

1. Grosor de las sedas del cípeo

0 Desigual; 1 Homogéneo.

2. Posición de la pubescencia del cípeo

0 Erecta; 1 Inclinada; 2 Horizontal.

3. Color de pubescencia del cípeo

0 Blanca; 1 Amarilla; 2 Café rojiza.

4. Tipo de cubierta setífera de la mitad basal del cípeo

0 Sedas filiformes; 1 Sedas ensanchadas en su base; 2 Escamas reticuladas; 3 Escamas lisas.

5. Diente lateral del cípeo <sup>2</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

6. Surco transversal en la cara inferior del cípeo <sup>2</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

7. Impresión anterofrontal en la frente

0 Ausente; 1 Presente.

8. Carina frontal <sup>2</sup>

0 Ausente 1 Incompleta 2 Completa.

9. Superficie del labro <sup>2,4</sup>

0 Cóncava; 1 Plana; 2 Convexa; 3 Hendida en el centro.

10. Borde anterior del labro <sup>4</sup>

0 Recto en la mayor parte de su longitud; 1 Curvo en los extremos; 2 Arqueado.

11. Proporción de la longitud del labro con respecto a la longitud de la cara inferior del clípeo (medialmente) <sup>2,4</sup>

0 Menor o igual a 1; 1 Entre 1.2-1.8 veces; 2 Igual o mayor a 2 veces.

12. Posición del labro en vista dorsal

0 Oculto; 1 Visible.

13. Espinas en la lacinia <sup>4</sup>

0 Ausentes; 1 Presentes.

14. Longitud del mentón con respecto al prementón <sup>4</sup>

0 Menos de 3 veces más largo que el prementón; 1 Mayor a 3.5 veces más largo que el prementón.

15. Surco longitudinal del mentón <sup>4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

16. Número de artejos de los palpos labiales <sup>3</sup>

0 Tres; 1 Dos.

17. Número de artejos antenales <sup>3,4</sup>

0 Diez; 1 Nueve.

18. Número de lamelas en maza antenal <sup>3</sup>

0 Tres; 1 Cinco; 2 Siete.

19. Color de la maza antenal <sup>1</sup>

0 Amarillenta a café rojiza; 1 Negra.

## **Tórax**

20. Longitud de pubescencia del pronoto

0 Menor a 1 diámetro de un punto; 1 Mayor a 1.5 veces el diámetro de un punto.

21. Tipo de cubierta setífera del pronoto

0 Sedas filiformes; 1 Sedas ensanchadas en su base; 2 Escamas reticuladas; 3 Escamas lisas.

22. Posición de la pubescencia del pronoto

0 Erecta; 1 Inclinada (diagonal); 2 Horizontal.

23. Color de pubescencia del pronoto

0 Blanquizca; 1 Amarillenta; 2 Café rojiza

24. Reborde del margen anterior del pronoto <sup>3,4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

25. Áreas excavadas y opacas en el pronoto <sup>2</sup>

0 Ausentes; 1 Presentes.

26. Ancho de la base del pronoto

0 Igual a la base de los élitros; 1 Menor a la base de los élitros.

27. Borde interno del prosternón adyacente al ojo <sup>4</sup>

0 Ligeramente cóncavo a recto; 1 Convexo.

28. Base del escutelo <sup>4</sup>

0 Oblicua, descendiendo gradualmente hacia el pronoto; 1 Perpendicular, descendiendo abruptamente hacia el pronoto; 2 Proyectada hacia el pronoto.

29. Proporciones del metepisterno <sup>10</sup>

0 Hasta tres veces más largo que ancho; 1 Cuatro o más veces más largo que ancho.

### **Abdomen**

30. Carina transversal del 1er. esternito abdominal visible <sup>4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

31. Sutura entre el propigidio y el 5° esternito abdominal <sup>3,4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

32. Posición del 6° esternito abdominal visible <sup>3,4,10</sup>

0 Al nivel de 5° esternito; 1 Base por debajo del nivel del 5° esternito.

33. Quilla lateral del abdomen <sup>2</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

34. Posición del pigidio con respecto al eje longitudinal del cuerpo <sup>3</sup>

0 Posterior; 1 Posteroventral.

35. Surco arriba del pigidio <sup>2</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

### **Élitros**

36. Margen membranoso del borde externo <sup>4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

37. Sedas por debajo del borde externo de los élitros

0 Ausentes; 1 Presentes.

38. Longitud de pubescencia del disco de los élitros

0 Menor al diámetro de un punto; 1 Mayor a 1.5 veces el diámetro de un punto.

39. Tipo de cubierta setífera de los élitros

0 Sedas filiformes; 1 Sedas ensanchadas en su base; 2 Escamas reticuladas; 3 Escamas lisas.

40. Posición de la pubescencia de los élitros en vista lateral

0 Vertical (erecta); 1 Oblicua (formando un ángulo agudo con respecto a la superficie de los élitros); 2 Horizontal (paralela en toda su longitud a la superficie dorsal de los élitros).

41. Color de pubescencia de los élitros

0 Blanca; 1 Amarilla; 2 Café rojiza.

42. Longitud de la pubescencia de los élitros

0 Del mismo tamaño en todas las estrías; 1 En algunas estrías más corta y en otras larga.

43. Disposición de la puntuación elitral

0 Irregular; 1 Formando filas sólo en la mitad interna; 2 Formando filas en todo el élitro.

44. Número de puntos en las costillas elitrales <sup>2</sup>

0 Más de 20; 1 Menos de 15.

45. Posición del callus subapical de los élitros <sup>2,3</sup>

0 Cerca del borde lateral; 1 Cerca de la sutura elitral.

**Patas**

46. Ápice de la cara ventral del profémur adyacente a la tibia <sup>4</sup>

0 Entero; 1 Excavado.

47. Número de dientes en el borde externo de la protibia <sup>4</sup>

0 Tres; 1 Dos.

48. Posición del diente basal de la protibia

0 En la mitad basal; 1 Por delante de la mitad basal.

49. Dentículos en la base del borde externo de la protibia <sup>4</sup>

0 Ausentes; 1 Presentes.

50. Placa del ungui-tractor <sup>8</sup>

0 Corto (menos de 1/5 de la longitud de las uñas); 1 Largo (cerca de 1/3 de la longitud de las uñas).

51. Quillas longitudinales en la cara interna de la mesotibia <sup>4</sup>

0 Ausentes; 1 Presentes.

52. Número de carinas transversales de las mesotibias <sup>4</sup>

0 Una; 1 Dos.

53. Carina transversal apical de las mesotibias

0 Incompleta; 1 Completa.

54. Espinas en la región central del ápice de las mesotibias <sup>4</sup>

0 Del mismo tamaño; 1 De distinto tamaño.

55. Región basal de la metacoxa adyacente al metatrocánter <sup>2,4</sup>

0 No prolongada; 1 Prolongada sin sobrepasar el nivel del metatrocanter; 2 Prolongada sobrepasando el nivel del metatrocanter.

56. Bases de las metacoxas <sup>5</sup>

0 Separadas; 1 Contiguas.

57. Lado externo de la metacoxa <sup>2</sup>



0 Marginado; No marginado.

58. Proporción largo/ancho de las metatibias

0 4 o más veces más largas que anchas; 1 3 veces más largas que anchas; 2 a lo más 1.5 veces más largas que anchas.

59. Quillas longitudinales en la cara interna de las metatibias <sup>4</sup>

0 Ausentes; 1 Presentes.

60. Número de carinas transversales de las metatibias <sup>4</sup>

0 Una; 1 Dos.

61. Quilla apical transversa de la metatibia <sup>2</sup>

0 Recta; 1 Oblicua.

62. Posición del ápice interno de la metatibia (vista lateral) <sup>2</sup>

0 Oculto; 1 Expuesto.

63. Número de acetábulos en las metatibias <sup>3, 4, 5</sup>

0 Uno; 1 Dos; 2 Tres.

64. Numero de espolones articulados en el acetábulo tarsal

0 Cero; 1 Dos.

65. Número de espolones articulados en el acetábulo contiguo (proximal) al acetábulo tarsal

0 Uno; 1 Dos; 2 No aplicable.

66. Número de espolones articulados en el acetábulo distal al acetábulo tarsal

0 Uno; 1 No aplicable.

67. Bases de los espolones metatibiales <sup>4</sup>

0 Juntas; 1 Separadas.

### **Genitales masculinos**

68. Ensanchamiento basal de la pieza basal del genital masculino <sup>4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

69. Tumescencia preapical de la pieza basal del genital masculino

0 Ausente; 1 Presente.

70. Simetría de los parámetros del genital masculino <sup>4</sup>

0 Simétricos; 1 Asimétricos.

71. Fusión de los parámetros del genital masculino <sup>4</sup>

0 Separados; 1 Parcialmente fusionados; 2 Completamente fusionados.

72. Forma de los parámetros (en vista frontal)

0 Paralelos; 1 Divergentes desde la base hasta la mitad y de ahí convergentes hacia el ápice; 2 Convergentes desde la base hacia el ápice; 3 Divergentes desde la base hacia el ápice.

73. Forma de los parámetros (en vista lateral)

0 Rectos; 1 Curvos desde la base al ápice; 2 Curvos sólo en los  $\frac{3}{4}$  apicales; 3 Curvos sólo en el  $\frac{1}{3}$  apical.

74. Forma del ápice de los parámetros (en vista frontal)

0 Enteros (sin incisiones o ensanchamientos abruptos); 1 En forma de flecha en el ápice; 2 Ensanchados fuertemente hacia los lados.

75. Forma del ápice de los parámetros (en vista lateral)

0 No engrosados; 1 Engrosados.

### **Caracteres de dimorfismo sexual secundario**

76. Forma del clípeo <sup>4</sup>

0 Igual en ambos sexos; 1 Machos con el clípeo prolongado.

77. Hembras, ángulos anteriores del clípeo

0 Redondeados; 1 Angulados.

78. Hembras, longitud del clípeo con respecto a la frente

0 Clípeo menor que la frente; 1 Clípeo igual o mayor que la frente.

79. Machos, forma del último artejo del palpo maxilar

0 Normal (ovalado, con lados curvos); 1 Ensanchado (triangular); 2 Alargado (con lados en parte rectos).

80. Machos, longitud de la maza antenal

0 Más corta que el funículo; 1 Igual o ligeramente mayor al funículo; 2 Mucho más larga que el funículo.

81. Machos, 5° esternito abdominal en el tercio central

0 No estrechado; 1 Estrechado.

82. Machos, borde membranoso en el ápice del 5° esternito abdominal <sup>10</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

83. Forma del 6° esternito abdominal <sup>4</sup>

0 Igual en ambos sexos; 1 Diferente en ambos sexos.

84. Machos, forma del abdomen (vista lateral) <sup>2</sup>

0 Plano; 1 Cóncavo

85. Machos, ápice del 6° esternito abdominal <sup>4</sup>

0 Entero; 1 Emarginado.

86. Machos, superficie de los esternitos abdominales <sup>2</sup>

0 Brillante; 1 Seríceo (con reflejos similares a la seda).

87. Machos, proporción largo/ancho del pigidio <sup>3</sup>

0 Más de 1/5 más largo que ancho; 1 Igual de largo como ancho; 2 Más de 1/5 más ancho que largo.

88. Machos, forma del pigidio (vista lateral) <sup>3</sup>

0 Plano o ligeramente convexo; 1 Abombado (marcadamente convexo).

89. Hembras, forma del pigidio (vista lateral) <sup>2</sup>

0 Plano o ligeramente convexo; 1 Cóncavo en el 1/3 ó 1/4 centrales.

90. Machos, longitud del pigidio con respecto a la longitud del 5° esternito abdominal <sup>3</sup>

0 El doble o más largo; 1 Menos del doble.

91. Machos, espolón protibial <sup>4</sup>

0 Ausente; 1 Presente.

92. Hembras, longitud del primer artejo protarsal <sup>4</sup>

0 Extendiéndose por detrás o apenas sobrepasando el ápice de la protibia; 1 Sobrepasando notablemente el ápice de la protibia.

93. Machos, engrosamiento dorso-ventral de los protarsos (vista lateral)

0 No engrosados (tres o más veces más largos que anchos); 1 Moderadamente engrosados (dos veces tan largos como anchos); 2 Fuertemente engrosados (casi tan largos como anchos).

94. Machos, ensanchamiento lateral de los protarsos (vista dorsal)

0 No ensanchados (más de 2 veces más largos que anchos); 1 Ensanchados moderadamente (1.5 veces más largos que anchos); 3) Notoriamente ensanchados (tan largos como anchos).

95. Machos, pubescencia ventral de los protarsos

0 Con sedas escasas a moderadas; 1 Con sedas densas (superficie ventral de los tarsos poco visible); 2 Con sedas muy densas formando cojinetes.

96. Machos, forma de las uñas protarsales <sup>1, 11, 13</sup>

0 Enteras; 1 Hendidadas o bífidas; 2 Dentadas.

97. Machos, longitud del par de uñas protarsales <sup>1</sup>

0 Uñas iguales; 1 Uña externa más corta que la interna.

98. Machos, ángulo apical interno de las mesotibias <sup>1</sup>

0 No proyectado; 1 Proyectado.

99. Hembras, separación de los espolones mesotibiales <sup>4</sup>

0 Juntos (tocándose); 1 Separados (sin tocarse).

100. Machos, engrosamiento dorso-ventral de los mesotarsos (vista lateral)

0 No engrosados (tres o más veces más largos que anchos); 1 Moderadamente engrosados (dos veces tan largos como anchos); 2 Fuertemente engrosados (casi tan largos como anchos).

101. Machos, ensanchamiento lateral de los mesotarsos (vista dorsal)

0 No ensanchados (más de 2 veces más largos que anchos); 1 Ensanchados moderadamente (1.5 veces más largos que anchos).

102. Machos, pubescencia ventral de los mesotarsos

0 Con sedas escasas a moderadas; 1 Con sedas densas (superficie ventral de los tarsos poco visible); 2 Con sedas muy densas formando cojinetes.

103. Machos, sedas largas en la cara interna de las metatibias <sup>1</sup>

0 Ausentes; 1 Presentes.

104. Machos, borde interno de las metatibias

0 Redondeado; 1 Angulado.

105. Machos, ápice de los tarsómeros

0 No cubriendo la base del tarsómero siguiente; 1 Cubriendo la base del tarsómero siguiente.

106. Machos, engrosamiento dorso-ventral de los metatarsos (vista lateral)

0 No engrosados (tres o más veces más largos que anchos); 1 Moderadamente engrosados (dos veces tan largos como anchos).

107. Machos, ensanchamiento lateral de los metatarsos (vista dorsal)

0 No ensanchados (más de 2 veces más largos que anchos); 1 Ensanchados moderadamente (1.5 veces más largos que anchos).

108. Machos, pubescencia ventral de los metatarsos

0 Con sedas escasas a moderadas; 1 Con sedas densas (superficie de los tarsos poco visible); 2 Con sedas muy densas formando cojinetes.

109. Hembras, forma de las uñas tarsales <sup>4</sup>

0 Enteras; 1 Hendidas o bífidas; 2 Dentadas.

<sup>1</sup> Tomado de Vaurie (1958). <sup>2</sup> Tomado de Vaurie (1960). <sup>3</sup> Tomado de Cherman *et al.* (2016). <sup>4</sup> Tomado de Peña-Vázquez (2012). <sup>5</sup> Tomado de Katovich (2008). <sup>6</sup> Tomado de LeConte (1856, 1861). <sup>7</sup> Tomado de Fall (1909). <sup>8</sup> Tomado de Jameson (1997). <sup>9</sup> Tomado de Lacordaire (1856). <sup>10</sup>

Tomado de Lacroix (2010).<sup>11</sup> Tomado de Ahrens (2006).<sup>12</sup> Tomado de Bates (1887-1888).<sup>13</sup> Tomado de Coca-Abia (2007).

## 2) Matriz de caracteres

La matriz de caracteres obtenida se muestra en el Apéndice 1 de este mismo Capítulo.

## 3) Análisis filogenético

Se obtuvieron 4330 árboles con un análisis de pesos iguales, y 402 árboles manejando pesos implícitos (con un valor óptimo de la constante de concavidad obtenido de 10.7178), a partir de estos árboles se obtuvo un árbol por Consenso de mayoría para cada uno de los análisis anteriores. El árbol de consenso de mayoría obtenido con pesos iguales –con una longitud de 321 pasos– se muestra en la figura 4, el mismo obtenido con el consenso de mayoría de pesos implícitos –con una longitud de 324 pasos– se muestra en la figura 5. Dado que se obtuvieron muchos árboles tanto con pesos iguales como con pesos implícitos, se requirió trabajar con árboles de consenso de ambos análisis, por lo cual no se muestran ni medidas de soporte de los cladogramas (índices de consistencia y retención) como tampoco pruebas de soporte de los clados (soporte de Bremer y otros relacionados). Los árboles de consenso representan eso, un consenso, mas no un árbol que represente *per se* una hipótesis, ya que su topología se obtiene a partir de varios árboles, por lo que se dará énfasis a los clados que se presenten en la mayoría o en todos los árboles.

### A) Árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de pesos iguales

Este árbol de consenso obtenido a partir de 4330 árboles con un análisis con pesos iguales (Fig. 4) muestra que las tribus Macroductylini y Melolonthini se separan de los restantes grupos aquí analizados en el 100% de los árboles y con un valor alto de soporte de ramas, al igual, estas tribus son separadas entre sí. La topología de este árbol es integrada por varias politomías en la cual se incluye a la tribu Tanyproctini dentro de la tribu Diplotaxini como actualmente considerada (Diplotaxis+DipotaxiniSudamérica+DiplotaxiniHemisferioOriental). Asimismo, los agrupamientos de *Diplotaxis*, muestran en su mayoría politomías, aunque algunos de éstos aparecen en el 100% de los árboles e incluso algunos también son soportados con un valor de

Bootstrap cercano a 70 como *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallei*, *D. semifoveta*+*D. tristis* y *D. cribratella*+*D. hebes*.

### **B) árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de pesos implícitos**

Este árbol de consenso obtenido a partir de 402 árboles con un análisis con pesos implícitos (Fig. 5) muestra, al igual que el anterior, que las tribus Macroductylini y Melolonthini se separan de los otros grupos aquí analizados también en el 100% de los árboles y con un valor elevado de Bootstrap. Lo primero que resalta en este árbol es que los diplotaxinos del hemisferio Oriental se separan como el grupo hermano de los restantes diplotaxinos junto con la tribu Tanyproctini, si bien se obtuvo con un valor bajo de Bootstrap (48). La tribu Tanyproctini también conforma un clado junto con los diplotaxinos de Sudamérica en el 100% de los árboles y con valores de 100 de soporte de ramas. Por otra parte, este árbol muestra los mismos clados de especies de *Diplotaxis* presentes en el 100% de los árboles y con valores cercanos a 70 del árbol anterior: *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallei*, *D. semifoveta*+*D. tristis* y *D. cribratella*+*D. hebes*.

### **Discusión**

El elevado número de árboles obtenido tanto con análisis de pesos iguales (4330) como con pesos implícitos (402) refleja distintas topologías las cuales pueden ser resultado, por un lado, de la homoplasia de algunos caracteres, y por otro, resultado de que los análisis estuvieron basados sobre sólo 110 caracteres, los que parecen insuficientes en relación con el elevado número de taxones que se analizaron (80). En este sentido caracteres más finos de algunas partes bucales, como las mandíbulas, deben ser adicionados en análisis posteriores.

Es evidente que, con base en los dos árboles de consenso obtenidos (Figs. 4-5), las tribus Macroductylini y Melolonthini se separan de las tribus Diplotaxini y Tanyproctini. De hecho, la tribu Macroductylini ha sido considerada por algunos autores (principalmente europeos) como una subfamilia separada de Melolonthinae (*cf.* Coca-Abia, 2007). Asimismo en los dos árboles de consenso resultantes, la tribu Tanyproctini (representada aquí por *Tanyproctus reichei* y *Pachydema hirticollis*) es incluida dentro del clado “Diplotaxini” (*Diplotaxis*+DiplotaxiniHemisferioOriental+DiplotaxiniSudamérica). Lo anterior lleva a cuestionar la monofilia no sólo del género *Diplotaxis*, sino de la misma tribu Diplotaxini. En



ambos árboles de consenso se obtiene, en el 100% de los árboles con un valor de 100 de soporte de ramas, el clado formado por Tanyproctini+DiplotaxiniSudamérica; asimismo el clado formado por las dos especies de la tribu Tanyproctini se mantiene en el 100% de los árboles, al igual que el clado formado por las tres especies de Diplotaxini de Sudamérica (*Pachrodema abnormis*, *Liogenys suturalis* y *Liogenys palpalis*), si bien ocupan una posición diferente en la topología de cada uno de los árboles de consenso (Figs. 4-5).

Con base en lo anterior es pertinente mencionar que la tribu Tanyproctini consta de 124 géneros y poco más de 600 especies a nivel mundial (<https://www.catalogueoflife.org/>), sin embargo es un grupo en el que se han ido describiendo y adicionando géneros y especies sin contar con una caracterización definida; en este sentido el análisis filogenético utilizando caracteres moleculares de Eberle *et al.* (2019) muestra a esta tribu como un grupo polifilético. En el análisis que presentamos, esta tribu (representada por el género tipo) resulta en un clado con las especies de Diplotaxini de Sudamérica, lo que plantea la posible monofilia de estos dos grupos (Tanyproctini+Diplotaxini de Sudamérica), lo cual amerita mayor análisis de la tribu Diplotaxini junto con otras tribus.

Por otra parte, hay que resaltar que el clado formado por las especies de Diplotaxini del Hemisferio Oriental (*Apogonia ventralis*, *Ceratogonia bicornuta* y *Dichecephala ovata*), se mantiene en el 100% de los árboles en ambos árboles de consensos, sin embargo en el obtenido con pesos iguales se incluye dentro de las especies de *Diplotaxis* (formando un clado junto con *Diplotaxis simplex*, Fig. 4), mientras que en el de consenso obtenido con pesos implícitos se separa como grupo hermano de los restantes géneros y especies del clado *Diplotaxis*+DiplotaxiniSudamericanos+Tanyproctini (Fig. 5). En este sentido, hay que tener presente la posición de estos grupos que se ha señalado en trabajos previos como el de Blánchard (1851), el cual tiende a escindir a estos grupos. De nuevo, es pertinente realizar mayor análisis como el aquí presentado o el de Cherman *et al.* (2016) el cual sostiene la monofilia de esta tribu, pero al mismo tiempo rechazando la inclusión de algunos géneros.

Como mencionamos anteriormente, en ambos árboles de consenso obtenidos, el género *Diplotaxis* resulta parafilético ya que incluye a la tribu Tanyproctini como a otros géneros de la tribu Diplotaxini (Figs. 4-5). En el árbol de consenso con pesos iguales tres especies (*D. mus*, *D.*

*pilifera* y *D. hallei*) forman un clado hermano de las restantes especies de *Diplotaxis* además de los géneros de la tribu Tanyproctini y los géneros de Diplotaxini del hemisferio Oriental y de Sudamérica (Fig. 4). Estas tres especies comparten el tipo de pubescencia dorsal, perteneciendo actualmente a dos grupos de especies, el grupo Mus y el grupo Pilifera ( *sensu* Vaurie 1958), sin embargo aunque este clado se presenta en el 100% de los árboles en el análisis de consenso con pesos iguales, aunque con un valor de Bootstrap de 65, es un clado que no necesariamente pudiera ser el grupo hermano de toda la tribu Diplotaxini y Tanyproctini; por el contrario, este clado se une a las especies del grupo Tarsalis conjuntamente con las especies de Diplotaxini de Sudamérica y las especies de la tribu Tanyproctini en el árbol de consenso obtenido con pesos implícitos (Fig. 5).

No obstante, al interior del género *Diplotaxis* se revelan varios clados que se presentan en el 100% de los árboles, aunque algunos de éstos con valores de soporte de ramas menores a 70; en el árbol de consenso de mayoría obtenido con pesos iguales se obtienen en todos los 4330 árboles, 13 clados (Fig. 4): *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallei* (como grupo hermano de las restantes especies de *Diplotaxis* y de los géneros de Diplotaxini), *D. squamisetis*+*D. sordida*, *D. selanderi*+*D. tarascanana*+*D. puncticollis*+*D. rugosifrons*+*D. cribulosa*, *D. trapezifera*+*D. denticeps*+*D. cribraticollis*, *D. corrosa*+*D. aenea*, *D. veracruzana*+*D. ohausi*, *D. moerens*+*D. knausii*, *D. juquilensis*+*D. complanatis*, *D. tristis*+*D. semifoveta*+*D. magna*+*D. brevicollis*, *D. robertmarki*+*D. corbula*+*D. misella*+*D. coenonychoides*, *D. alutacea*+*D. multicarinata*+*D. carinifrons*, *D. hebes*+*D. cribratella* y *D. tarsalis*+*D. microtrichia*+*D. bowditchi*.

En el árbol de consenso obtenido con pesos implícitos se obtiene una diferente topología (Fig. 5), con 12 clados que resultan en el 100% de los árboles: *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallaei*, *D. squamisetis*+*D. sordida*, *D. trapezifera*+*D. denticeps*+*D. cribraticollis*, *D. corrosa*+*D. aenea*, *D. veracruzana*+*D. ohausi*, *D. moerens*+*D. knausii*, *D. juquilensis*+*D. complanatis*, *D. tristis*+*D. semifoveata*+*D. magna*+*D. brevicollis*, *D. robertmarki*+*D. corbula*+*D. misella*+*D. coenonychoides*, *D. alutacea*+*D. multicarinata*+*D. carinifrons*, *D. hebes*+*D. cribratella* y *D. tarsalis*+*D. microtrichia*+*D. bowditchi*. De lo anterior es claro que hay clados iguales que se recuperan en ambos árboles de consenso.

Los clados anteriores que se recuperan en ambos árboles de consenso son los siguientes: el clado *D. trapezifera*+*D. denticeps*+*D. cribraticollis* que refuerza en parte el grupo de especies Trapezifera de Vaurie (1960), el clado *D. corrosa*+*D. aenea* refuerza la relación de ambas especies (Vaurie, 1958), el clado *D. moerens*+*D. knausii* refuerza la relación en parte de las especies del grupo Moerens de Vaurie (1958), el clado *D. tristis*+*D. semifoveata*+*D. magna*+*D. brevicollis* refuerza en parte la relación de las especies del grupo Brevicollis-Haydenii (Vaurie, 1960), el clado *D. alutacea*+*D. multicarinata*+*D. carinifrons*+*D. simplex*, refuerza en parte la relación de las especies del grupo Simplex (Vaurie, 1958) si bien hay que señalar que en este clado *D. simplex* se presenta sólo en el 57% de los árboles (Fig. 5), el clado *D. hebes*+*D. cribratella* refuerza en parte el grupo Hebes (Vaurie, 1958) y el clado *D. tarsalis*+*D. microtichia*+*D. bowditchi* refuerza en parte las posibles relaciones del grupo Puberea de Vaurie (1958).

Otros clados que aparecen en ambos árboles de consenso y que hay que señalar son el clado formado por *D. veracruzana*+*D. ohausi*, la primera es una especie no situada en algún grupo de especies de Vaurie (1960) y la segunda es una especie, de dos, incluida en el grupo Ohausi (*sensu* Vaurie, 1958), ambas especies muestran un tipo morfológico “distinto” del de las especies distribuidas principalmente al norte del Eje Volcánico Transversal, cuyas relaciones deben ser analizadas con mayor número de caracteres morfológicos y de otro tipo como moleculares. El clado *D. juquilensis*+*D. complanatis* constituye uno formado por una de dos especies del grupo de especies Juquilensis (*sensu* Vaurie, 1960) y la segunda especie es una descrita recientemente; ambas también representan a especies del género *Diplotaxis* que presentan caracteres “atípicos” de muchas especies del género a la par de una distribución en el sureste de México y Centroamérica.

El otro clado común a ambos árboles de consenso es el integrado por *D. robertmarki*+*D. corbula*+*D. misella*+*D. coenonychoides*, aunque con un valor menor de 50 de Bootstrap. Aquí se incluyen dos especies del grupo Misella de Vaurie, además de una especie descrita recientemente y otra no asignada a algún grupo (Vaurie, 1960; Davidson y Davidson, 2006)). Cabe mencionar que estas especies se distribuyen en el noroeste de México y el suroeste de Estados Unidos, por lo que representan agrupaciones que, al igual que varias de las especies del sur de México y Centroamérica, requieren de un análisis filogenético más exhaustivo.

Los dos árboles de consenso muestran varios clados comunes, sin embargo, dado el bajo número de caracteres empleados y el número elevado de árboles obtenidos, se prefiere el árbol de consenso resultado con caracteres implícitos ya que la función de concavidad de Goloboff con pesos implícitos aplicada durante el mismo análisis intenta disminuir la homoplasia (Wiley y Lieberman, 2011).

### **Conclusiones**

- Las relaciones filogenéticas de las especies del género *Diplotaxis* fueron resueltas sólo en parte con el número de caracteres utilizado en este trabajo, las cuales son mostradas en los cladogramas obtenidos.
- El análisis filogenético obtenido se basó en un número insuficiente de caracteres, por lo cual se requirió trabajar con árboles de consenso obtenidos a partir de caracteres con pesos iguales como con pesos implícitos.
- De los grupos externos analizados, las tribus Macroductylini y Melolonthini se separan de los restantes grupos.
- La tribu Tanyproctini se incluye dentro del clado Diplotaxini lo que cuestiona la monofilia de esta última.
- Los géneros del hemisferio Oriental de la tribu Diplotaxini aparecen como grupo hermano de los restantes integrantes de esta misma tribu, pero además de la tribu Tanyproctini.
- Los géneros de Sudamérica de la tribu Diplotaxini integran en todos los árboles un clado con los géneros de la tribu Tanyproctini, lo que sugiere la posibilidad de considerar a estos grupos como un grupo monofilético.
- El género *Diplotaxis* resulta parafilético en los análisis, sin embargo, se recuperan algunos clados de sus especies que parecen mostrarse como grupos monofiléticos.
- Para análisis filogenéticos posteriores consideramos lo siguiente: 1) Incorporar mayor número de caracteres morfológicos, particularmente de las piezas bucales, 2) Realizar análisis de las

agrupaciones de especies del género *Diplotaxis* que estén mejor sustentados, 3) En lo posible adicionar caracteres moleculares para realizar análisis con métodos probabilísticos y cotejarlos con los mismos basados en parsimonia, y 4) Integrar un grupo de especialistas que se enfoquen a analizar las relaciones filogenéticas de las 27 tribus que actualmente conforman este enorme grupo que es la subfamilia Melolonthinae.

### **Literatura citada**

- Ahrens, D. 2006. The phylogeny of Sericini and their position within the Scarabaeidae based on morphological characters (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology* 31 (1): 113-144.
- Ahrens, D., M. Scott y A. P. Vogler. 2011. The phylogeny of monkey beetles based on mitochondrial and ribosomal RNA genes (Coleoptera: Scarabaeidae: Hopliini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 408-415.
- Bates, H. W. 1887-1888. *Biologia Centrali-Americana. Diplotaxinae*. Vol. 2, Pt. 2, pp. 154-166. Londres, Reino Unido.
- Bechly, G. 2000. Mainstream cladistics versus Hennigian phylogenetic systematics. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)* 613 (11): 1-11.
- Bezděk, A. 2004. Catalogue of Diplotaxini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) of the Old World. *Zootaxa* 463: 1-90.
- Blanchard, C. É. 1851. *Ordre des Coleoptera. 1er. Famille. Scarabaeidae* (pp. 1-240). En: *Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Catalogue de la Collection Entomologique. Classe des Insects. Vol. 1 Part 2.* (H. Milne-Edwards, C. É. Blanchard, y H. Lucus, Eds.). Gide and Baudry, Paris, Francia.
- Bouchard, B., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Slipinski y A. B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera. *Zookeys* 88: 1-972.
- Brower, A. V. Z. 2016. What is a cladograma and what is not?. *Cladistics* 32: 573-576.

- Cherman, M. A. y L. M. Almeida. 2015. New Brazilian species of *Liogenys* Guérin-Ménéville (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) and redescription of two related species. *Dugesiana* 22 (2): 171-178.
- Cherman, M. A., M. A. Morón y L. M. Almeida. 2016. Phylogenetic relationships within Diplotaxini Kirby (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) with emphasis on *Liogenys* Guérin-Ménéville. *Systematic Entomology* 41 (4): 744-770.
- Coca-Abia, M. 2007. Phylogenetic relationships of the subfamily Melolonthinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Insect Systematics & Evolution* 38: 447-472.
- Dalla Torre, K. W. von. 1912-1913. Scarabaeidae: Melolonthinae. *Coleopterorum Catalogus*, Pars 45, 47, 49, 50: 1-450.
- Davidson, J. P. y J. M. Davidson. 2006. Two new species of *Diplotaxis* Kirby, 1837, from Arizona with a key and notes on the *D. misella* group (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 82 (1): 74-81.
- Delgado, L. 2001. A new Mexican species of *Diplotaxis* Kirby (Coleoptera, Melolonthidae, Melolonthinae) of the puberula group. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse* 74: 139-142.
- Delgado, L. 2011. A new species of the genus *Diplotaxis* Kirby, 1837 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae: Diplotaxini) from northeastern Mexico. *The Coleopterists Bulletin* 65 (2): 189-191.
- Delgado, L. y F. Capistrán. 1992. Two new species of *Diplotaxis* from Mexico (Coleoptera: Melolonthidae). *Journal of New York Entomological Society* 100 (4): 574-580.
- Delgado, L. y E. F. Mora-Aguilar. 2012. *Diplotaxis multicarinata* (Coleoptera: Scarabaeidae), a new species from a relict forest in Oaxaca, Mexico. *Florida Entomologist* 95 (2): 285-289.
- Delgado, L. y V. H. Toledo-Hernández. 2020. Three new species of *Diplotaxis* Kirby from Guatemala and Mexico (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), with a key to the species of the *trapezifera* group. *ZooKeys* 993: 35-46.

- Erwin, T. L. 1982. Tropical forests: The richness of Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin* 36 (1): 74-75.
- Evans, A. V. 2003. A checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Zootaxa* 211: 1-458.
- Everle, J., G. Sabatinelli, D. Cillo, E. Bazzato, P. Sipek, R. Sehnal, A. Bézdek, D. Král y D. Ahrens. 2019. A molecular phylogeny of chafers revisits the polyphyly of Tanyproctini (Scarabaeidae, Melolonthinae). *Zoologica Scripta* 00: 1-10.
- Fall, H. 1909. Revision of the species of *Diploptaxis* of the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 35 (1): 1-97.
- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis (pp. 7-36). En: *Advances in Cladistics*, Vol. 2 (N. Platnick y V. Funk, editors). Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree searches. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P. A. y S. A. Catalano. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32 (3): 221-238.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (5): 774-786.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetics Systematics*. Illinois University Press, Oxford, Estados Unidos, 263 pp.
- Hodkinson, R. T. y J. A. N. Parnell (Eds.). 2007. *Reconstructing the Tree of Life. Taxonomy and Systematics of Species Rich Taxa*. CRC Press. Florida, Estados Unidos, 351 pp.
- Jameson, M. L. 1997. Phylogenetic Analysis of the Subtribe Rutelina and Revision of the *Rutela* Generic Groups. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* Vol. 14. Lincoln, Nebraska, 184 pp.

- Katovich, K. 2008. A generic-level phylogenetic review of the Macroductylini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Insecta Mundi* 0023: 1-78.
- Kitching I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics. The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Oxford University Press, New York. 228 pp.
- Kluge, A. G. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics* 13: 81-96.
- Lacordaire, J. T. 1856. *Histoire naturelle des insectes. Genera des Coléoptères, or exposé méthodique et critique de tous genres proposés jusquici dans cet ordre d'insectes. Tome Troisième. Contenant les familles des Pecticornes et Lamellicornes*. Librairie Encyclopedique de Roret, París, 594 pp.
- Lacroix, M. 2010. *Melolonthinae Afrotropicaux, Genera et Catalogue* (Coleoptera, Melolonthidae). Collection Hannetons. Editions Lacroix, París, 277 pp.
- Lacroix, M. y A. Bezdék. 2009. Battle of two replacement names for the genus *Metagonia* Kolbe, 1899 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Zootaxa* 2237: 67-68.
- LeConte, J. L. 1856. Synopsis of the Melolonthidae of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (2) 3: 225-288.
- LeConte, J. L. 1861. Classification of the Coleoptera of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 3: 209-278.
- Lipscomb, D. 1998. *Basics of Cladistic Analysis*. George Washington University. Washington, Estados Unidos, 75 pp.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2017. *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis*. Version 3.2. <http://mesquiteproject.org>
- Maddison, D. R. y K. S. Schulz (Eds.). 2007. *The Tree of Life Web Project*. <http://tolweb.org> (accesado el 12-06-2018).



- McCleve, S. 1993. Three new species of flightless *Diplotaxis* from Oaxaca, Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *The Coleopterists Bulletin* 47 (1): 43-50.
- Minelli, A. 1993. *Biological Systematics. The State of the Art*. Chapman & Hall. Glasgow, Reino Unido. 387 pp.
- Morrone, J. J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 505 pp.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada version 1.008. Publicado por el autor. Ithaca, New York.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. "On outgroups". *Cladistics* 9: 413-426.
- Peña-Vázquez, H. A. 2012. *Relaciones filogenéticas del género Diplotaxis Kirby (Coleoptera: Scarabaeidae) basadas en caracteres morfológicos del estado adulto*. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 71 pp.
- Quicke, D. L. J. 1993. *Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy*. Blackie Academic & Professional. Glasgow, Reino Unido, 311 pp.
- Ratcliffe, B. C. y M. C. Paulsen. 2008. *The Scarabaeoid Beetles of Nebraska*. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* Vol. 22. Lincoln, Nebraska, 570 pp.
- Rivera-Gaspeín, S. L. y M. A. Morón. 2013. Análisis filogenético del subgénero *Phyllophaga (Tridonyx)* (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 802-817.
- Ruiz, R. y F. J. Ayala. 1998. *El Método en la Ciencias. Epistemología y Darwinismo*. Fondo de Cultura Económica, 1ª. edición. Ciudad de México, México, 216 pp.
- Slipinski, S. A., R. A. B. Leschen y J. F. Lawrence. 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758 (pp. 203-208). En: *Animal Biodiversity: An Outline of higher-level classification and Survey of Taxonomic Richness* (Z. Q. Zhang, Ed.). *Zootaxa* 3148, Magnolia Press, Nueva Zelanda.

- 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 Monographs* 5: 144-204.
- Smith, A. B. T. y A. V. Evans. 2005. A supplement to the checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) with notes on their tribal classification. *Zootaxa* 1032: 29-60.
- Smith, A. B. T. y E. Ruiz-Manzanos. 2010. Taxonomy and classification of the South American genus *Pseudoliogenys* Moser (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae: Diplotaxini). *The Coleopterists Bulletin* 64 (3): 272-276.
- Sober, E. 1983. Parsimony in Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 335-357.
- Vaurie, P. 1958. A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), Part I. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 115 (5): 267-396.
- Vaurie, P. 1960. A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), Part II. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 120 (2): 161-434.
- Wagner, G. P. 1989. The biological homology concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 51-69.
- Watrous, L. E. y Q. D. Wheeler. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.
- Wiley, E. O. y B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetics Systematics*. 2<sup>a</sup>. edition. Wiley-Blacwell Publication, New Jersey. 406 pp.

## Cuadros y figuras

Cuadro 1. Géneros americanos de la tribu Diplotaxini

<b>Género</b>	<b>Distribución</b>	<b>No. spp.</b>
---------------	---------------------	-----------------

<i>Diplotaxis</i> Kirby, 1837	Canadá a Panamá y Brasil	243
<i>Homalochilus</i> Blanchard, 1851	Argentina	2
<i>Liogenys</i> Guérin-Méneville, 1831	México a Sudamérica	78
<i>Pachrodema</i> Banchard, 1851	Argentina y Chile	9
<i>Pacuvia</i> Curtis, 1844	Chile	2
<i>Pseudodiplotaxis</i> Nonfried, 1894	Brasil	1
<b>6 géneros</b>		<b>335</b>

Cuadro 2. Géneros de la tribu Diplotaxini del hemisferio Oriental

<b>Género</b>	<b>Distribución (Regiones)</b>	<b>No. spp.</b>
<i>Apogonia</i> Kirby, 1819	Oriental y Etiópica	350
<i>Brachypholis</i> Brenske, 1898	Etiópica	2
<i>Ceratogonia</i> Kolbe, 1899	Etiópica	3
<i>Dichecephala</i> Brenske, 1895	Etiópica	11
<i>Empectoides</i> Dewayilly, 1950	Madagascar	3
<i>Epipholis</i> Moser, 1917	Etiópica	1
<i>Idiapogonia</i> Arrow, 1916	Oriental	1
<i>Metapogonia</i> Lacroix, 2008	Etiópica	10
<i>Rhynchogonia</i> Arrow, 1902	Etiópica	2
<i>Tanzanipholis</i> Lacroix, 2002	Etiópica	1
<b>10 géneros</b>		<b>384</b>

Cuadro 3. Distribución geográfica, estados con mayor número de especies y endemismos del género *Diplotaxis*

<b>Regiones, Países o Estados</b>	<b>No. total de especies</b>	<b>No. especies endémicas</b>
Canadá y Estados Unidos	105	49
México	185	112
Chihuahua	46	0
Durango	44	6
Oaxaca	38	14
Sonora	26	1
Guerrero	26	5
Antillas (Jamaica)	1	1
Centroamérica	23	6
Brasil	1	1

Cuadro 4. Taxones de los grupos externos

<b>Tribu</b>	<b>Especie</b>	<b>Procedencia</b>
Macroductylini	<i>Macroductylus nigripes</i> Bates, 1887	México
	<i>Faula pilatei</i> Harold, 1863	México
Melolonthini	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus), 1758	Italia
	<i>Phyllophaga dasypoda</i> (Bates), 1887	México
Tanyproctini	<i>Pachydema hirticollis</i> (Fabricius), 1787	Túnez
	<i>Tanyproctus reichei</i> (Rambur), 1843	Grecia
<b>3 tribus</b>	<b>6 géneros, 6 especies</b>	

Cuadro 5. Taxones del grupo interno.

<b>Agrupación</b>	<b>Especie</b>	<b>Procedencia</b>
Diplotaxini del Hemisferio Oriental	<i>Apogonia ventralis</i> Moser, 1913	Tailandia y Vietnam
	<i>Ceratogonia bicornuta</i> (Kolbe), 1899	Zimbabue
	<i>Dichecephala ovata</i> (Fahraeus), 1857	Sudáfrica
Diplotaxini de América	<i>Liogenys palpalis</i> (Eschscholtz), 1822	Chile
	<i>Liogenys suturalis</i> (Blanchard), 1851	Brasil
	<i>Pachrodema abnormis</i> Moser, 1918	Argentina
<b>Género <i>Diplotaxis</i></b>	<b>68 especies</b>	
Grupo Arizonica	<i>D. arizonica</i> Shaeffer, 1907	Estados Unidos
Grupo Atramentaria	<i>D. atramentaria</i> Bates, 1888	Gro, Mor
	<i>D. barbarae</i> Vaurie & Cazier, 1955	Ags, Dgo
Grupo Aurata	<i>D. aurata</i> Bates, 1889	Chis
Grupo Brevicollis	<i>D. brevicollis</i> LeConte, 1856	Chih, Dgo
	<i>D. magna</i> Bates, 1888	Chih, Dgo
	<i>D. tristis</i> Kirby, 1837	Canadá
	<i>D. semifoveata</i> Fall, 1909	Estados Unidos
Grupo Brevidens	<i>D. brevidens</i> LeConte, 1856	Son
Grupo Connata	<i>D. cribriceps</i> Bates, 1889	Mor
Grupo Convexilabrum	<i>D. convexilabrum</i> V. & C., 1955	Dgo
Grupo Cribulosa	<i>D. cribulosa</i> LeConte, 1856	Chih, Son
Grupo Frondicola	<i>D. harperi</i> Blanchard, 1850	Estados Unidos

---

	<i>D. pacata</i> LeConte, 1856	Estados Unidos
	<i>D. rufiola</i> Fall, 1909	Estados Unidos, Chih
	<i>D. subangulata</i> LeConte, 1856	Estados Unidos, Dgo
Grupo Guatemalica	<i>D. guatemalica</i> Moser, 1918	Costa Rica
Grupo Hebes	<i>D. cribratella</i> Bates, 1889	Chih
	<i>D. hebes</i> Bates, 1888	EdoMex, Dgo
Grupo Juquilensis	<i>D. juquilensis</i> Bates, 1888	Oax
Grupo Marginicollis	<i>D. ingenua</i> Fall, 1909	Estados Unidos, Chih
	<i>D. marginicollis</i> Fall, 1909	Estados Unidos
Grupo Maura	<i>D. maura</i> Fall, 1909	NL
Grupo Misella	<i>D. misella</i> Fall, 1909	Estados Unidos, Chih
	<i>D. robertmarki</i> D. & D., 2006	Estados Unidos
Grupo Moerens	<i>D. knausii</i> Schaeffer, 1907	Estados Unidos, Chih
	<i>D. moerens</i> LeConte, 1856	Estados Unidos, Son
Grupo Mus	<i>D. mus</i> Fall, 1932	Chih
Grupo Ohausi	<i>D. ohausi</i> Moser, 1921	Chis
Grupo Pilifera	<i>D. hallei</i> Vaurie, 1958	Mor
	<i>D. pilifera</i> (Burmeister), 1855	Oax, Pue
Grupo Pilipennis	<i>D. tarascana</i> Vaurie, 1958	EdoMex, Mich
	<i>D. selanderi</i> Vaurie, 1958	Col, EdoMex, Mich
Grupo Planidens	<i>D. ambigua</i> Fall, 1909	Estados Unidos
	<i>D. australis</i> Vaurie, 1960	BCS
Grupo Puberea	<i>D. bowditchi</i> Fall, 1909	Gro, Nay
	<i>D. microtichia</i> Moser, 1921	Gro
	<i>D. tarsalis</i> Schaeffer, 1907	Ags, Chih, Dgo
Grupo Puberula	<i>D. puncticollis</i> Moser, 1918	Hgo, Ver, Oax
Grupo Punctulata	<i>D. microchele</i> Vaurie, 1960	Gro, Mich
Grupo Residua	<i>D. tenebrosa</i> Fall, 1909	Estados Unidos
Grupo Rockefelleri	<i>D. indigena</i> V. & C., 1955	Dgo
Grupo Rugosifrons	<i>D. rugosifrons</i> Moser, 1918	Nay, Sin
Grupo Schaefferi	<i>D. shaefferi</i> Fall, 1909	Estados Unidos
Grupo Simplex	<i>D. aereomicans</i> Moser, 1918	Hgo
	<i>D. alutacea</i> Bates, 1889	Chis

---

---

	<i>D. carinifrons</i> Bates, 1889	Chis, Tab
	<i>D. multicarinata</i> D. & M., 2012	Oax
	<i>D. simplex</i> Blanchard, 1850	Ver
Grupo Sordida	<i>D. sordida</i> (Say), 1825	Canadá, Estados Unidos
Grupo Subcostata	<i>D. subcostata</i> Blanchard, 1850	Estados Unidos
Grupo Trapezifera	<i>D. aenea</i> Blanchard, 1850	Tlax, Zac
	<i>D. cribraticollis</i> Blanchard, 1850	CDMX, EdoMex
	<i>D. denticeps</i> Bates, 1887	Ags, Dgo
	<i>D. rufipes</i> Moser, 1921	Oax
	<i>D. trapezifera</i> Bates, 1887	Chis, Gro, Mich, Ver
	<i>D. corrosa</i> Bates, 1888	EdoMex
Grupo Truncatula	<i>D. atratula</i> LeConte, 1856	Dgo
	<i>D. truncatula</i> LeConte, 1856	Estados Unidos, Hgo
Sin grupo	<i>D. coenonychoides</i> D. & D., 2006	Estados Unidos
	<i>D. corbula</i> Vaurie, 1960	Estados Unidos
	<i>D. mistura</i> Vaurie, 1960	Costa Rica, Chis
	<i>D. squamisetis</i> D. & C., 1992	Ver
	<i>D. veracruzana</i> Vaurie, 1960	Ver
	<i>D. xalapensis</i> D. & C., 1992	Ver
	<i>D. balam</i> D. & T., 2020	Guatemala
	<i>D. chiapasensis</i> D. & T., 2020	Chis
	<i>D. complanatis</i> D. & T., 2020	Oax

---

**6 géneros, 74 especies**

---

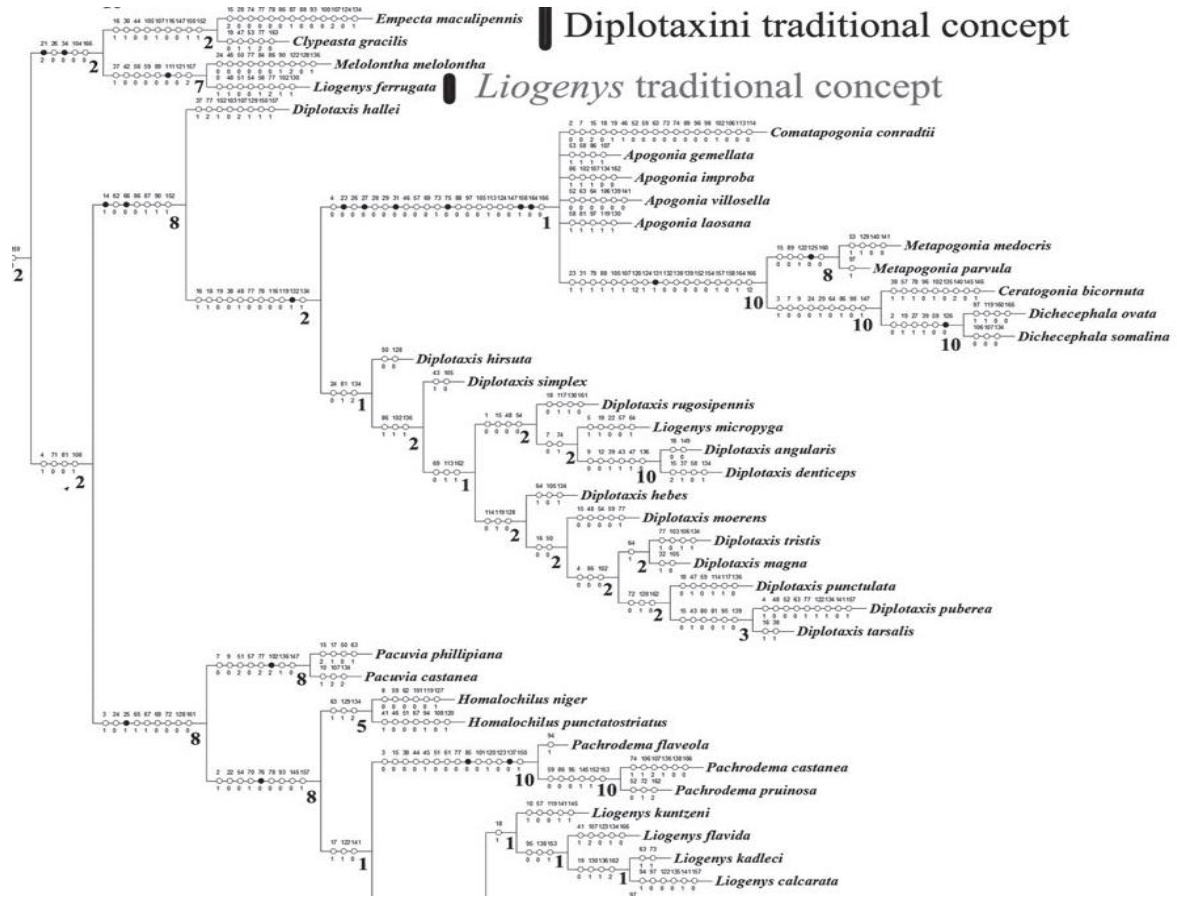


Figura 1. Sección del cladograma de consenso estricto obtenido para la tribu Diplotaxini (tomado de Cherman *et al.*, 2016)

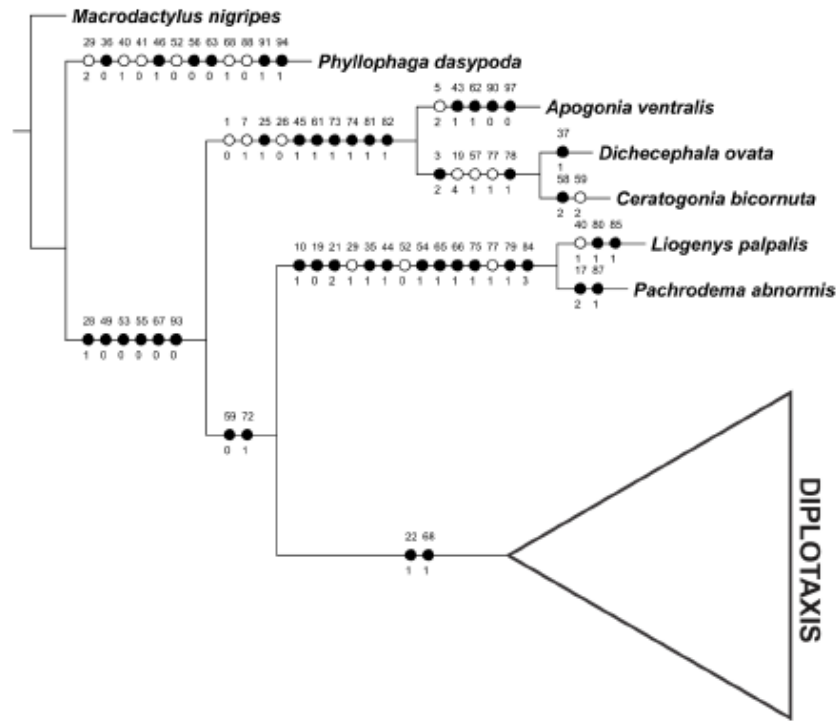


Figura 2. Cladograma de consenso estricto obtenido para la tribu Diplotaxini (el triángulo representa al clado de las especies de *Diplotaxis* colapsado) (tomado de Peña-Vázquez, 2012)

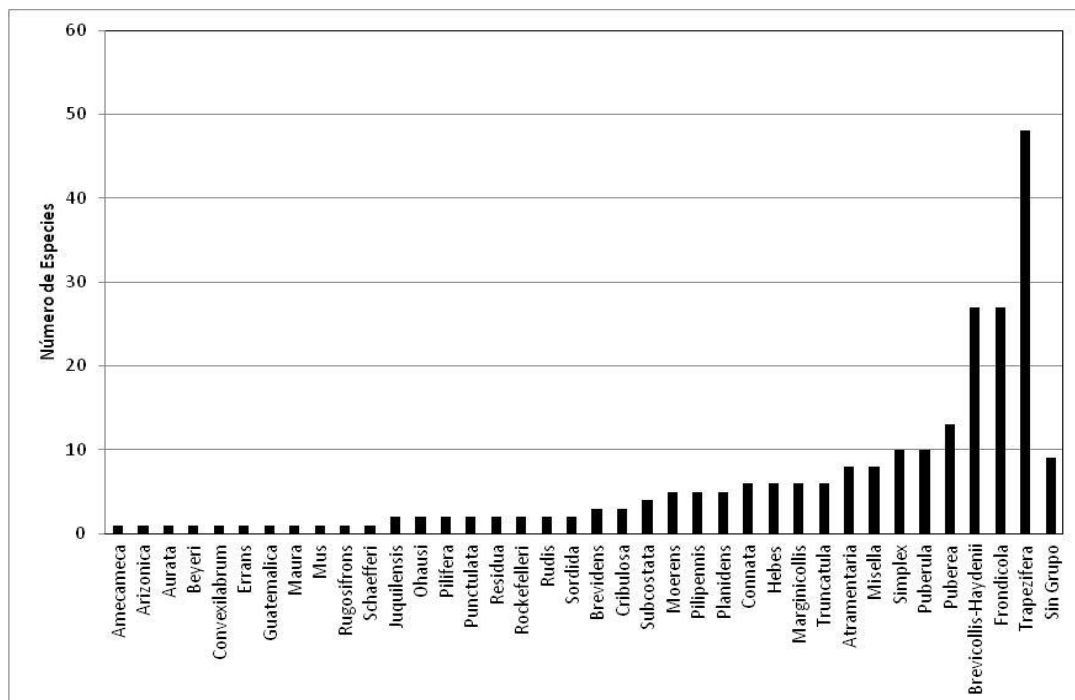


Figura 3. Grupos de especies del género *Diplotaxis*



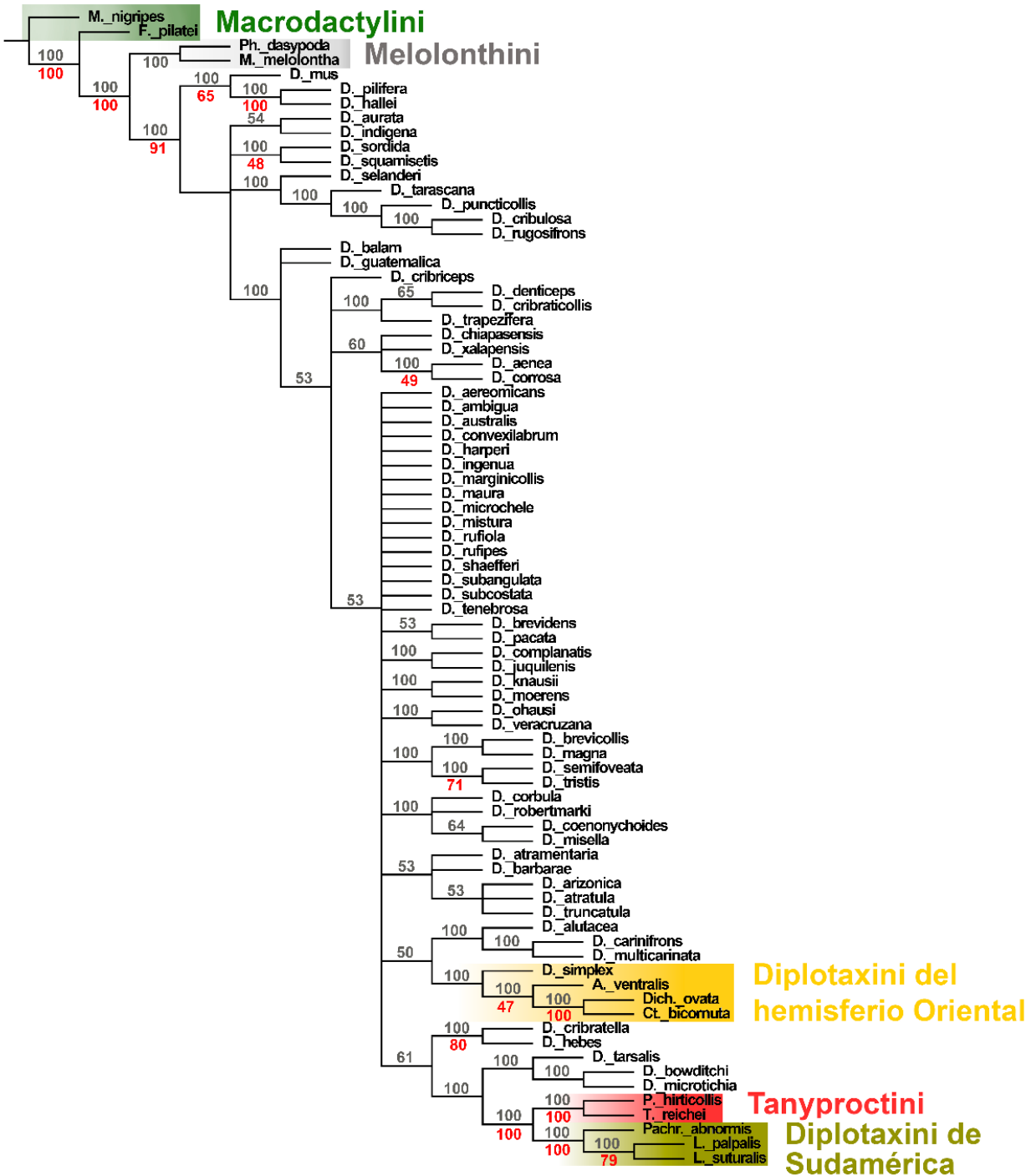


Figura 4. Árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de 4330 árboles obtenidos con análisis con pesos iguales. Valores del porcentaje de recuperación de clados se muestran arriba de las ramas y valores de Bootstrap (ca. de 50 más) debajo de éstas



Apéndice 1. Matriz de caracteres (caracteres no aplicables se indican con un -)

CARÁCTER	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
TAXÓN																												
M. nigripes	1	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	3	2	0	0	0	1	0
F. pilatei	1	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	3	2	0	0	0	0	0
M. melolontha	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Ph. dasypoda	1	1	0	2	0	0	0	0	0	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0
P. hirticollis	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1	0	0	1
T. reichei	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1	0	0	1
A. ventralis	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
Dich. ovata	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
Ct. bicornuta	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
L. palpalis	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1
L. suturalis	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1
Pachr. abnormis	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1
D. aenea	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0
D. aereomicans	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. alutacea	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. ambigua	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. arizonica	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
D. atramentaria	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. atratula	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
D. aurata	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0
D. australis	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. balam	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. barbarae	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. bowditchi	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0
D. brevicollis	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. brevidens	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. carinifrons	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. chiapasensis	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. coenomychoides	0	1	0	2	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
D. complanatis	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. convexilabrum	0	1	0	2	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. corbula	0	1	0	2	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. corrosa	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0
D. cribatella	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0
D. cribraticollis	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. cribriceps	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. cribulosa	1	1	0	2	0	0	0	0	0	3	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
D. denticeps	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. guatemalica	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. hallei	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0
D. harperi	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. hebes	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0
D. indigena	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0
D. ingenua	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. juquiliensis	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. knausii	0	1	0	2	0	0	0	1	0	3	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. magna	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0
D. marginicollis	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. maura	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. microchele	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. microtichia	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0
D. misella	0	1	0	2	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
D. mistura	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. moerens	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. multicastrata	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. mus	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	1	0	0	0
D. ohausi	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. pacata	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. pilifera	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0
D. puncticollis	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
D. robertmarki	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
D. rufiola	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. rufipes	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
D. rugosifrons	1	1	0	2	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
D. selanderi	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0
D. semifoveata	0	1	0	2	0	0	1																					

CARÁCTER	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	
TAXÓN																												
M. nigripes	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	
F. pilatei	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	3	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	
M. melolontha	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
Ph. dasypoda	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	
P. hirticollis	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	
T. reichei	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	
A. ventralis	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	
Dich. ovata	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	
Ct. bicornuta	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	
L. palpalis	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	
L. suturalis	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	
Pachr. abnormis	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	
D. aenea	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. aeromicans	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. alutacea	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	2	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
D. ambigua	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. arizonica	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. atramentaria	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. atratula	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. aurata	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
D. australis	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. balam	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. barbarae	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. bowditchi	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
D. brevicollis	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. brevidens	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. carinifrons	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
D. chiapasensis	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. coenonychoides	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	
D. complanatis	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. convexilabrum	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. corbula	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
D. corrosa	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. cribatella	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. cribraticollis	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. cribriceps	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. cribulosa	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. denticeps	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. guatemalica	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. hallei	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. harperi	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. hebes	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. indigena	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. ingenua	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
D. juquilensis	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. knausii	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. magna	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
D. marginicollis	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. maura	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. microchele	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. microtichia	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
D. misella	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. mistura	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. moerens	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. multicarinata	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	
D. mus	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. ohausi	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
D. pacata	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. pilifera	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. puncticollis	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. robertmarki	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. rufilla	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. rufipes	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. rugosifrons	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. selanderi	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. semifoveata	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. shaefferi	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
D. simplex	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1			

M. melolontha	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	2	0	
Ph. dasypoda	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	2	2	1	0	0	0	1	0	1	1	
P. hirticollis	2	1	0	2	0	1	0	0	0	1	-	-	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	
T. reichei	2	1	0	2	0	1	0	0	0	1	-	-	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	
A. ventralis	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	-	-	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Dich. ovata	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	1	3	3	2	0	1	1	0	0	1	1
Ct. bicornuta	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	1	3	3	2	0	1	1	0	0	1	1
L. palpalis	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1
L. suturalis	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1
Pachr. abnormis	2	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1
D. aenea	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
D. aereomicans	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. alutacea	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. ambigua	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. arizonica	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. atramentaria	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. atratula	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. aurata	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. australis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. balam	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
D. barbarae	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. bowditchi	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
D. brevicollis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. brevidens	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. carinifrons	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. chiapasensis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
D. coenonychoides	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. complanatis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. convexilabrum	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. corbula	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. corrosa	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
D. cribratella	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. cribraticollis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. cribriceps	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. cribulosa	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. denticeps	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. guatemalica	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. hallei	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
D. harperi	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. hebes	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. indigena	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. ingenua	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. juquilensis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. knausii	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. magna	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. marginicollis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. maura	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. microchele	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. microtrichia	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. misella	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. mistura	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. moerens	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. multicarinata	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. mus	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. ohausi	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. pacata	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. pilifera	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1
D. puncticollis	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. robertmarki	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. ruffiola	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. rufipes	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. rugosifrons	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. selanderi	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
D. semifoveata	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. shaefferi	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. simplex	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. sordida	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. squamiseta	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. subangulata	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. subcostata	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
D. tarascana	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		



L. suturalis	0	0	1
Pachr. abnormis	0	0	1
D. aenea	0	0	1
D. aereomicans	0	0	1
D. alutacea	0	0	1
D. ambigua	0	0	1
D. arizonica	0	0	1
D. atramentaria	0	0	1
D. atratula	0	0	1
D. aurata	0	0	1
D. australis	0	0	1
D. balam	0	0	1
D. barbarae	0	0	1
D. bowditchi	0	2	1
D. brevicollis	0	0	2
D. brevidens	0	0	2
D. carinifrons	0	0	1
D. chiapasensis	0	0	1
D. coenonychoides	0	0	1
D. complanatis	0	0	1
D. convexilabrum	0	0	1
D. corbula	0	0	1
D. corrosa	0	0	1
D. cribatella	0	0	1
D. cribraticollis	0	0	1
D. cribriceps	0	0	1
D. cribulosa	0	0	1
D. denticeps	0	0	1
D. guatemalica	0	0	1
D. hallei	0	1	1
D. harperi	0	0	1
D. hebes	0	0	1
D. indigena	0	0	1
D. ingenua	0	0	1
D. juquilensis	0	1	1
D. knausii	0	0	1
D. magna	0	0	2
D. marginicollis	0	0	1
D. maura	0	0	1
D. microchele	0	0	1
D. microtichia	0	2	1
D. misella	0	0	1
D. mistura	0	0	1
D. moerens	0	0	1
D. multicarinata	0	0	1
D. mus	0	0	1
D. ohausi	0	0	1
D. pacata	0	0	2
D. pilifera	0	1	1
D. puncticollis	0	0	1
D. robertmarki	0	0	1
D. rufiola	0	0	1
D. rufipes	0	0	1
D. rugosifrons	0	0	1
D. selanderi	0	0	1
D. semifoveata	0	0	1
D. shaefferi	0	0	1
D. simplex	0	0	1
D. sordida	0	0	1
D. squamiseta	0	0	1
D. subangulata	0	0	1
D. subcostata	0	0	1
D. tarascana	0	0	1
D. tarsalis	0	2	1
D. tenebrosa	0	0	1
D. trapezifera	0	0	1
D. tristis	0	0	1
D. truncatula	0	0	1
D. veracruzana	0	0	1
D. xalapensis	0	0	1

## Capítulo II. Clasificación y clave de identificación para los agrupamientos de especies del género *Diplotaxis* Kirby

### Resumen

Con base en dos árboles de consenso de mayoría obtenidos a partir de análisis con pesos iguales e implícitos de 80 taxones y 110 caracteres se propone una clave para la identificación de los grupos de la tribu Diplotaxini y la tribu Tanyproctini. La clave fue basada en las sinapomorfías obtenidas con el árbol de consenso con pesos implícitos, incluyendo algunos clados que pueden ser identificados con base en una combinación de caracteres. La clave resultó en 11 dicotomías que separan a la tribu Tanyproctini, los géneros de Diplotaxini del hemisferio Oriental, los géneros de Diplotaxini de Sudamérica, así como a seis agrupaciones de especies del género *Diplotaxis* que podrían resultar en grupos monofiléticos que podrían mantenerse sin alteración al añadir mayor número de especies. Con el objeto de mantener la estabilidad de las clasificaciones de estos grupos se prefiere no proponer nuevas categorías taxonómicas, aunque es patente la necesidad de incluir mayor número de caracteres y taxones.

### Abstract

An identification key is proposed for Diplotaxini and Tanyproctini tribes. The key is supported with synapomorphies obtained with a consensus tree employed implied weights, and based on 80 taxa and 110 characters. Some dichotomies were building with combination of more than one character. Eleven dichotomies discriminate among the genera of Tanyproctini, the genera of Old World Diplotaxini, the genera of South America Diplotaxini, and six groups of the genus *Diplotaxis*, the last ones could remain without being altered by adding more species. To maintain the stability of the classifications of these groups, nomenclatorial changes are not proposed here, nevertheless more taxa and characters need to be added in order to achieve a classification less artificial.



## Introducción

*“Todos somos taxónomos”*

(Judith Ellen Winston en “Describing Species”)

La clasificación de objetos animados e inanimados ha sido una actividad vital para la existencia del hombre. No podemos imaginar la vida del ser humano sin que pudiéramos, diferenciar primero y clasificar después, las plantas comestibles y las venenosas, o entre los materiales que podrían servir para cazar, para abrigar o para sembrar, por ejemplo. La necesidad de clasificar al mundo circundante llevó al surgimiento de las llamadas “taxonomías folk” o taxonomías vernáculas, aplicadas localmente y con el objetivo principal de utilizar los recursos naturales para la vida cotidiana (Winston, 1999). Aunque estas clasificaciones, o taxonomías en un sentido amplio, siguen siendo utilizadas, es claro que su influencia y utilidad se ven limitadas por su aplicación en un ámbito local, por utilizar lenguajes diferentes y sobre todo por basarse en la *praxis*, sin métodos rigurosos y menos con fundamentos teóricos que les otorguen robustez, estabilidad, amplio uso y valor predictivo.

Dicho lo anterior, nos referiremos aquí a la taxonomía basada en el estudio científico, *i. e.* aquella basada en un conocimiento teórico, resultado de métodos sistemáticos, organizada y de uso universal (Wiley y Lieberman, 2011). En el período Pre-Linneano de las clasificaciones biológicas, quien ejerció una enorme influencia fue la escuela Aristotélica, cuya clasificación del mundo natural se mantuvo durante quince siglos, clasificación que fue basada en el método de su lógica, sustentado en la jerarquización de los grupos biológicos, algunos de éstos siendo aún reconocidos en las clasificaciones actuales. Esta clasificación fue posteriormente nutrida y modificada, en algunos casos, con el mayor conocimiento de las plantas y los animales sobre su morfología, anatomía y ciclos de vida por parte de otros estudiosos. Son de resaltar las aportaciones en estos aspectos de John Ray (1627-1705) con su obra “*Historia Insectorum*” en la cual ordenó a varios grupos posteriormente aceptados por Linneo (Engel y Kristensen, 2013; Morrone, 2013).

Posteriormente surge la clasificación que rige en nuestros días, aceptada por prácticamente toda la comunidad taxonómica a nivel mundial y, junto con esta clasificación, se crea la nomenclatura binomial, *i. e.* un lenguaje universal con el cual nombrar a todas las especies con un binomio, un nombre genérico y otro específico (epítetos). Quien da las bases para esto es Carl Linné, que fundamenta en su obra “Systema Naturae” un sistema de ordenamiento jerarquizado de las especies y un sistema de referencia con el cual cada especie tendría un solo nombre, a pesar de lo anterior, la clasificación biológica seguiría basada en una visión dogmática basada en la creación divina (Stafleu, 1969).

Con la escuela Evolucionista, la clasificación biológica tuvo cambios sustanciales al unirse con las ideas Darwinistas sobre la evolución de los seres vivos. De esta manera, la clasificación, junto con la nomenclatura y las herramientas utilizadas para la identificación de los taxones (término que refiere a los grupos ordenados bajo ciertas relaciones) integraron lo que sería la Taxonomía moderna (Quicke, 1993), sin embargo aún se dependía de la especulación y conocimiento reservado sólo para aquellos que “conocían” a los grupos, sin emplear el método científico en sentido estricto. No obstante lo anterior, con el advenimiento de la Escuela Filogenética, la clasificación empezaría a perder cierta importancia como el principal producto derivado de la actividad taxonómica, al surgir ideas como clasificación vs. sistematización, la primera aludiendo al arreglo dentro de clases, y la segunda refiriendo al ordenamiento de entidades en sistemas (Minelli, 1993). Lo anterior llevó a separar los términos Taxonomía y Sistemática, la Taxonomía incluyendo a las tareas descriptivas y la Sistemática como el estudio de las interrelaciones evolutivas de los organismos (Quicke, 1993). Lo anterior se reforzó con los sistematas filogenetistas, quienes defendieron las clasificaciones naturales, *i. e.* las surgidas a partir del estudio de las relaciones ancestros-descendientes o ancestría común de los seres vivos, en contraposición al orden divino de las clasificaciones linneanas, o aún de las clasificaciones “escritas en servilleta” de los evolucionistas.

La separación de los términos Taxonomía y Sistemática llevó a algunos a discriminar al primero otorgando al segundo un papel predominante en el ámbito científico, a otros a considerar al primero como parte del segundo y a algunos más a apoyar el considerar a ambos sinónimos (Nieto-Nafría, 1999). Esta polémica continúa hasta nuestros días no sólo entre los biólogos, sino entre los mismos taxónomos. La clasificación, tarea que se consideraba uno de los productos

principales del quehacer de los taxónomos “tradicionales” fue entonces discriminada por algunos a un nivel descriptivo. Sin embargo, fue entonces que las nuevas ideas, fundamentadas en el método científico, surgidas de la Biología Comparada, consideraron a las clasificaciones como hipótesis refutables al igual que aquellas surgidas con métodos experimentales (Gaston y Mound, 1993; Minelli, 1993; Espinoza y Llorente, 1996).

De esta manera, la clasificación ha sido vista por unos como un ordenamiento que debe reflejar las relaciones filogenéticas de los seres vivos, aunque es despreciada por otros como algo que ni siquiera vale la pena dedicarle tiempo. Los primeros son los que siguen, en general, la sistemática filogenética basada en la filosofía de la parsimonia (*cfr.* Wheeler, 2008); los segundos persiguen el objetivo de proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas basadas generalmente en caracteres moleculares, uno de cuyos mayores exponentes es Joseph Felsenstein, cuya opinión sobre la clasificación es la siguiente: “El enfoque central de la sistemática se ha distanciado mucho de la clasificación: Son las filogenias ahora, lo que son lo central, y es casi irrelevante cómo las filogenias son usadas en la taxonomía” (Felsenstein, 2001).

¿Se deben entonces plasmar y reflejar las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los grupos o taxones en una clasificación, o sólo debemos concentrarnos en producir el mayor número de cladogramas posible? Cada taxónomo tendrá su mejor opinión, pero en lo personal acudo al papel social de la Taxonomía, el cual está reflejada en el objetivo 2) de la “Agenda Sistemática 2020”: Organizar y sintetizar la información sobre la biodiversidad global en una clasificación (Daly *et al.*, 2012). La clasificación biológica sigue siendo uno de los “productos” que la comunidad científica y la sociedad en general necesitan y esperan recibir de parte de los taxónomos (Ehrlich, 2001), ésta forma parte de los bienes que la sociedad emplea para su bienestar. En este sentido, este trabajo pretende aportar a una clasificación más robusta, estable y predictiva de las especies del género *Diplotaxis*.

### **Reseña histórica de la clasificación de la tribu *Diplotaxini***

En 1788, diez años después del fallecimiento de Carl Linné, quien formalizó la clasificación y la nomenclatura binomial de los seres vivos, fue fundada la “Linnean Society of

London”, la cual dio origen a otras sociedades científicas como la “Royal Society Entomological of London” (Neave, 1933). Estas sociedades científicas, financiadas en aquellos tiempos con fondos privados de sus miembros, albergaron colecciones de estudio formadas inicialmente con especímenes de Europa y regiones aledañas, las cuales fueron creciendo enormemente con la llegada de gran cantidad de especímenes provenientes de las expediciones científicas al “Nuevo Mundo”, primeramente, de Norte y Centroamérica. William Kirby, uno de los miembros más prominentes de estas organizaciones científicas, publicó la magna obra “Introduction to Entomology”, lo cual le valió, en parte, ser considerado en la posteridad como “el Fundador de la Entomología” (Armstrong, 2015). Es entonces cuando Kirby (1837) estudia los especímenes provenientes de Canadá con los cuales describió a la especie *Diplotaxis tristis* en la magna obra “Fauna Boreali-Americana”, trabajo faunístico y descriptivo con objetivos similares a la posterior obra “Biologia Centrali-Americana”, la cual aborda, como sabemos, la fauna y flora de México y Centroamérica. Bajo el principio de prioridad nomenclatural, esta especie es considerada la especie tipo del género *Diplotaxis* Kirby, además, *Diplotaxis* es considerado el género tipo de la tribu Diplotaxini, referida inicialmente por Kirby como familia Diplotaxidae.

No obstante, no debe pasarse por alto que el primer género descrito de lo que actualmente se considera como tribu Diplotaxini (o subtribu Diplotaxina en otras clasificaciones) fue *Apogonia*, que incluye especies distribuidas en África y Asia, género también descrito por Kirby (1819). El principio de prioridad determinaría entonces que, en el caso de que los géneros *Apogonia* y *Diplotaxis* permanecieran en el mismo grupo monofilético, *Apogonia* tendría prioridad sobre *Diplotaxis* para denominar a ese grupo, que en el caso del nivel tribal sería Apogoniini (Morón *et al.*, 1997; Smith, 2006). En este mismo sentido, otro género que tiene prioridad nomenclatural sobre *Diplotaxis* es *Liogenys*, descrito por el entomólogo francés Félix Edouard Guérin-Méneville en 1831, designando como especie tipo a *Liogenys castaneus* Guérin-Méneville, especie descrita con especímenes colectados en Chile y que actualmente es sinónimo de *Liogenys palpalis* (Eschscholtz), 1822 (Guérin-Méneville, 1838). Lo anterior llevó al zoólogo francés Émile Blanchard (1851) a crear las tribus Apogoniini (originalmente como Apogoniitae) y Liogenini (originalmente como Liogenitae). En la primera tribu incluyó sólo al género *Apogonia*, situándola dentro de la actual subfamilia Rutelinae, y en la segunda tribu, colocada por él en la actual subfamilia Melolonthinae, incluyó además de *Liogenys* a *Diplotaxis*, *Pachrodema*

Blanchard, 1851 (género cercano a *Liogenys* [Cherman *et al.*, 2016]), *Hilarianus* Blanchard, 1851 (actual sinónimo junior de *Liogenys* [Cherman *et al.*, 2016]) y a *Homalochilus* Blachard, 1851 (este último siendo género hermano de *Liogenys* en la filogenia de estos grupos propuesta por Cherman *et al.* [2016]).

Asimismo, el entomólogo alemán Ernst Friedrich Germar en 1824 y el entomólogo estadounidense Thomas Say en 1825 habían ya descrito tres especies del género *Diplotaxis* de Estados Unidos de Norteamérica, pero a las cuales situaron originalmente en el género *Melolontha* (Vaurie, 1958) un género descrito por Fabricius, alumno de Linnaeus, y que actualmente es el género nominotípico de los grupos a nivel de subfamilia y tribu. Posteriormente, Blanchard (1851) transfirió esas tres especies y adicionó diez especies más al género *Diplotaxis*.

El eminente entomólogo alemán Karl Hermann Burmeister en su obra “Handbuch der Entomologie” (1855), vuelve a colocar dentro de Diplotaxidae (*sensu* Kirby) a los géneros *Apogonia*, *Diplotaxis* y *Pachrodema*; sin embargo, coloca a *Liogenys* en el grupo de los “Macroductylidae”, dentro de otros grupos subordinados a éste, y que incluyen, entre otros 25 géneros, a *Macroductylus* Dejean, 1821, *Ceraspis* Lepeletier y Audinet-Serville, 1828 e *Isonychus* Mannerheim, 1829, géneros que actualmente se mantienen en este grupo (considerado en la mayoría de las clasificaciones actuales como Macroductylini, una tribu de la subfamilia Melolonthinae). La tribu Apogoniini (*sensu* Blachard, 1851) fue mantenida dentro de la subfamilia Melolonthinae por el renombrado entomólogo Jean Théodore Lacordaire en su respetada obra “Histoire Naturelle des Insects” (1856) en la cual describió y caracterizó a innumerables géneros y grupos supragenéricos de insectos (Delgado *et al.*, 2000). Otros géneros americanos que actualmente pertenecen a la tribu Diplotaxini descritos en el siglo XIX, son *Pacuvia* Curtis, 1844 y *Pseudodiplotaxis* Nonfried, 1894, el primero cercanamente relacionado a *Liogenys* y el segundo situado en *incertae sedis* dentro de esta tribu (Cherman *et al.*, 2016). Los géneros de esta tribu del hemisferio oriental también descritos en este siglo, son *Empecta* Erichson, 1847 (posteriormente relacionado con la tribu Melolonthini [Cherman *et al.*, 2016]), *Dichecephala* Brenske, 1895, *Brachypholis* Brenske, 1898, *Ceratogonia* Kolbe, 1899 y *Metagonia* Kolbe, 1899 (nombre genérico reemplazado después por *Metapogonia* Lacroix, 2008) (Bezdêk, 2004; Lacroix y Bezdêk, 2009).

Casi en ese mismo tiempo, John Lawrence LeConte (1825-1883), considerado como el “Padre de la Coleopterología Norteamericana”, ejercía una fuerte influencia en la clasificación de este orden con su obra “Classification of North American Coleoptera” (Lindroth, 1973), delineando lo que guiaría parte de la clasificación de los coleópteros de Canadá, Estados Unidos y el norte de México (*cf.* Arnett, 1963). LeConte (1856), él describió a los géneros *Orsonyx* y *Alobus* con base en dos especies nuevas de Estados Unidos como sus especies tipo. Ambos géneros fueron posteriormente colocados como sinónimos de *Diplotaxis*, el primero por Fall (1909), prolífico taxónomo de coleópteros y quien primero revisó las especies de *Diplotaxis* de Estados Unidos, y el segundo por Vaurie (1956), quien posteriormente revisaría todas las especies conocidas del género *Diplotaxis*. También LeConte (1859) describe al género *Diazus* con base en la especie *D. rudis* (LeConte) de Estados Unidos, género que casi después de un siglo se situaría como un sinónimo de *Diplotaxis* (Vaurie, 1958).

En la monumental obra “Biología Centrali-Americana”, realizada entre las dos últimas décadas del siglo XIX y la primera del siglo XX (Goldman y Salvin, 1918), el reconocido entomólogo inglés Henry Walter Bates estudió los grupos de la actual superfamilia Scarabaeoidea, siguiendo básicamente la clasificación de los autores franceses y norteamericanos, reflejando la confrontación que se venía gestando con Alemania, Austria e Italia y que terminaría en la primera Guerra Mundial. Es así que Bates (1887–1888) trata a los diplotaxinos al nivel de subfamilia (Diplotaxinae) dentro de la familia Melolonthidae, incluyendo a *Diplotaxis* y *Liogenys*, y describiendo, entre otras especies a *Diplotaxis puberea* (Bates), 1887 bajo el género *Liogenys*, especie que para él es evidencia de las afinidades entre estos géneros, pero que también le sirve para argumentar la separación de este grupo con los “Macroductylidae” del alemán Burmeister (1855), a los que otorga la jerarquía de subfamilia (Macroductylinae).

Poco antes de la primera Guerra Mundial, en el comienzo del siglo XX, entomólogos europeos describieron otros géneros de Diplotaxini, como *Clypeasta* Fairmaire, 1904 género endémico de Madagascar y posteriormente relacionado con la tribu Melolonthini (Cherman *et al.*, 2016) y el género africano *Rhynchogonia* Arrow, 1902 relacionado con el diverso género *Apogonia* (Bezdêk, 2004). Asimismo, entre 1909 a 1940, se fue organizando y publicando una obra que marcaría hasta nuestros días la clasificación actual de muchos grupos de coleópteros, el “Coleopterorum Catalogus”, compilado por nueve especialistas europeos coordinados por el

coleopterólogo alemán Sigmund Schenkling y auspiciado por Junk Wilhelm, un bibliotecólogo anticuario (Kohlmann, 2006). En esta eminente obra, quien se encargó de los grupos conocidos como “Melolonthinae”, fue el entomólogo austriaco Karl Wilhem von Dalla-Torre, lo que refleja la alianza entre las potencias alemana y austriaca de aquel tiempo. En esta clasificación, Dalla-Torre (1912) sitúa dentro de su tribu Melolonthini (en la cual incluye a varios de los grupos actualmente reconocidos como tribus de la subfamilia Melolonthinae) a *Apogonia*, *Pachrodema*, *Alobus*, *Diplotaxis*, *Pseudodiplotaxis* y *Diazus*; y en su tribu Macroductylini a *Liogenys*, *Hilarianus* (mencionado anteriormente como actual sinónimo del primer género) y a *Homalochilus*. Esta clasificación, influenciada en parte por la confrontación política entre las naciones, sería defendida por la escuela europea en su mayor parte, que al contrario de la escuela inglesa y norteamericana, consideraría a dos de los grandes grupos de Melolonthinae, los macroductylinos y los melolonthinos, como grupos distintos en el nivel de subfamilia, no en el nivel tribal (*cfr.* Kohlmann y Morón, 2003; Coca-Abia, 2007; Katovich, 2008). Sin embargo, lo anterior contrasta con el hecho de que en este catálogo mundial se mezclaran en un mismo grupo a los diplotaxinos con otros grupos como “Leucopholidae”, “Rhizotrogidae”, “Schyzonychiden” y otros más de la tribu Melolonthini.

En la segunda década del siglo XX se describieron también dos géneros monoespecíficos colocados dentro en la tribu Diplotaxini, *Idiapogonia* Arrow, 1916 de Indonesia y *Epipholis* Moser, 1917 de Costa de Marfil, considerado por algunos como sinónimo de *Brachypholis* (Lacroix, 2002; Bezděk, 2004). También se describió al género monoespecífico *Pseudoliogenys* Moser, 1919 con base en una especie de Argentina, género que fue primeramente situado en la tribu Pachydemini (ahora Tanyproctini, *cfr.* Bouchard *et al.*, 2011; Smith y Mondaca, 2016), y el cual fue posteriormente transferido a Diplotaxini por Smith y Ruiz-Manzanos (2010) y después Cherman *et al.* (2016), con base en un análisis filogenético, lo relacionaron con *Myloxenoides* Martínez, 1975, un género neotropical de la tribu Tanyproctini. En la segunda mitad de este siglo, se adicionan también a Diplotaxini *Empectoides* Dewailly, 1950, género con tres especies endémicas de Madagascar y *Homoliogenys* Gutiérrez, 1952, género descrito con base en la especie brasileña *Liogenys tarsalis* Moser, 1921, pero posteriormente sinonimizado bajo *Liogenys* (Cherman *et al.*, 2016).

La revisión de todas las especies descritas del género *Diplotaxis* fue realizada por la renombrada coleopteróloga estadounidense Patricia Vaurie en dos partes (1958, 1960), en donde separó en 37 grupos de especies más algunas no agrupadas a las 222 especies conocidas hasta ese tiempo. Hasta 1886, antes de la publicación de la parte correspondiente a los diplotaxinos en la “Biologia Centrali-Americana”, se habían descrito 37 especies de *Diplotaxis* (Fig. 1), siendo el norteamericano LeConte quien mayor número de especies describió (25), principalmente de Estados Unidos. Durante el período de 1887 a 1936 se describió el mayor número de especies de este género, 44 de ellas descritas por el norteamericano Fall en su revisión de las especies de los Estados Unidos, y 26 descritas por el entomólogo inglés Bates provenientes de México y Centroamérica. Desde 1937 a 1986 fueron descritas 87 especies, 76 de éstas por Vaurie quien ha sido la taxónoma más prolífica en cuanto a la descripción de especies nuevas de este género. Y desde 1987 hasta nuestros días se han adicionado 18 especies más (Fig. 1).

El especialista francés en melolontinos, Marc Lacroix (2002) describe el género más reciente de Diplotaxini, *Tanzanipholis*, con base en una sola especie endémica de Tanzania, sin embargo, Cherman *et al.* (2016) dudan de la posición de este género, así como de algunos otros géneros del hemisferio oriental, en la tribu Diplotaxini. Por otra parte, algunos de los géneros de diplotaxinos del Viejo Mundo han sido tratados por algunos autores como subgéneros de *Apogonia*, sin embargo no hay análisis filogenéticos que fundamenten su categorización (*cfr.* Bezdek, 2004). Actualmente, la clasificación de los géneros de diplotaxinos que se sigue por la mayoría de los estudiosos de este grupo, es considerar a todos éstos pertenecientes a la subfamilia Melolonthinae y a una sola tribu, Diplotaxini, dividida por algunos en dos subtribus, Diplotaxina y Apogoniina (Peña-Vázquez, 2012). Sin embargo, como se ha visto en análisis filogenéticos recientes, la tribu Diplotaxini y el género *Liogenys* han resultado ser polifiléticos, además de que se ha sugerido que *Diplotaxis* podría ser parafilético (Cherman *et al.*, 2016). Sin duda, se requiere mayor trabajo sistemático por realizar antes de que se cuente con una clasificación natural, basada en grupos monofiléticos que reflejen la evolución de estos taxones.

## Objetivos

- Proponer una clasificación de las especies del género *Diplotaxis* con base en los clados resultantes de sus relaciones filogenéticas.



- Elaborar una clave de determinación para los agrupamientos supraespecíficos de la clasificación previa obtenida con base en los árboles obtenidos.

## **Material y Métodos**

El propósito fundamental de las clasificaciones biológicas es servir como sistemas de referencia generales para conocer las relaciones de los grupos y las propiedades o características compartidas y exclusivas de éstos, por lo que se requiere establecer métodos que fundamenten su construcción. En nuestro caso proponemos una clasificación filogenética ya que éstas ofrecen mayor contenido informático y reflejan las relaciones ancestro-descendiente de los grupos, o en otras palabras una clasificación natural (Farris, 1982).

El material es básicamente el árbol de consenso de mayoría obtenido con pesos implícitos (Fig. 5 del Capítulo I), sin embargo algunos clados resultaron ser los mismos del árbol de consenso de mayoría pero con pesos iguales (Fig. 4 del Capítulo I). Asimismo, uno de los métodos para adjudicar distintas categorías es el método de Subordinación, que consiste en asignar a cada uno de los grupos monofiléticos la misma categoría taxonómica que su grupo hermano (Morrone, 2013), sin embargo no se pudo aplicar aquí debido al elevado número de árboles obtenidos, por lo que trabajar con un árbol de consenso limitó el proponer una clasificación mejor sustentada.

Por otra parte, la clave construida es de acceso único (una sola alternativa por paso), dicotómica (dos opciones para cada alternativa) y se procuró que fueran politéticas (utilizando dos o más caracteres en cada alternativa y sus correspondientes estados de carácter en cada opción).

## **Resultados y Discusión**

### **1) Clasificación**

Es evidente que proponer una clasificación más allá de los grupos que se han considerado dentro de la tribu Diplotaxini rebasa a este trabajo. Consideremos que, como actualmente se considera la subfamilia (*sensu* la escuela norteamericana) integrada por 27 tribus, poner a prueba

al menos su monofilia resulta por demás complejo, lo cual requeriría del concurso de varios especialistas de distintos grupos a nivel mundial.

Sin embargo, algunas propuestas pueden hacerse en cuanto a la clasificación de algunos de estos grupos, sobretodo en categorías supra-genéricas. Es evidente que las dos especies de la tribu Macroductylini (*Macroductylus nigripes* Bates y *Faula pilatei* Harold) consideradas aquí como uno de los grupos externos, se separan como el más alejado de los restantes (considerada en otras clasificaciones como subfamilia, e. g. Coca-Abia, 2007); también es claro que las dos especies de la tribu Melolonthini (*Melolontha melolontha* (Linnaeus) y *Phyllophaga dasypoda* (Bates) también se separan como grupos alejados de los considerados como Diplotaxini y Tanyproctini (cfr. Capítulo I). Pero ir más allá de estos grupos es por ahora difícil debido a que se obtuvo un elevado número de árboles además de que ambos árboles de consenso muestran topologías distintas (cfr. Figs. 4-5, Capítulo I). Lo que se sugiere con base en los resultados obtenidos, y se subraya sólo como sugerencia, es considerar a la tribu Diplotaxini como polifilética ya que el clado constituido por Tanyproctini+DiplotaxiniSudamérica es un clado que podría ser separado con futuros análisis, en cuyo caso y manteniéndose como grupo monofilético, se le podría otorgar la jerarquía de tribu, además de nombrarse como Liogenyni con base en el principio de prioridad nomenclatorial (*Liogenys* Guérin-Méneville 1831, y *Tanyproctus* Ménétrés, 1832). El otro punto a considerar es el clado de los Diplotaxini del hemisferio Oriental como un grupo separado de los restantes miembros de esta tribu, por lo cual también se le podría adjudicar el nivel de tribu, nombrándose como Apogoniini (como género tipo *Apogonia* Kirby, 1819). En otras palabras, se prefiere no cambiar la clasificación actual dada la falta de evidencia filogenética que puede apoyar a una u otra hipótesis (Jameson, 1997).

También, es por ahora problemático proponer una clasificación diferente de los grupos de especies propuestos por Vaurie (1958, 1960), sin embargo es claro que algunos de los grupos propuestos por ella podrían mantenerse como monofiléticos, incluso si se adicionaran más especies; pero también es claro que otros grupos podrían considerarse como parafiléticos al no incluir todas las especies descendientes de un mismo ancestro.

## **2) Clave de determinación para los clados obtenidos**

La clave presentada aquí sólo incluye a los clados que aparecen en el 100% de los árboles de consenso obtenidos con ambos análisis (pesos iguales y pesos implícitos), ya que no es posible, con árboles de consenso, separar clados que sólo se muestren en pocos árboles, y menos que sean soportados sólo con una sinapomorfía compartida con otros clados.

Los clados recuperados en el árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de los 402 árboles con pesos implícitos (Capítulo I, Fig. 5) son los siguientes: Diplotaxini del Hemisferio Oriental, Tanyproctini+Diplotaxini de Sudamérica, *D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallaei*, *D. squamisetis*+*D. sordida*, *D. trapezifera*+*D. denticeps*+*D. cribraticollis*, *D. corrosa*+*D. aenea*, *D. veracruzana*+*D. ohausi*, *D. moerens*+*D. knausii*, *D. juquilensis*+*D. complanatis*, *D. tristis*+*D. semifoveata*+*D. magna*+*D. brevicollis*, *D. robertmarki*+*D. corbula*+*D. misella*+*D. coenonychoides*, *D. alutacea*+*D. multicarinata*+*D. carinifrons*, *D. hebes*+*D. cribratella* y *D. tarsalis*+*D. microtichia*+*D. bowditchi*. Con base en lo mencionado en los párrafos anteriores, de estos clados sólo incluimos en la siguiente clave de identificación aquellos que muestran al menos una sinapomorfía no compartida con otros clados, o bien una combinación exclusiva de estados de carácter, por lo que se requiere apoyarnos en las sinapomorfías obtenidas con el árbol de consenso obtenido con pesos implícitos (Fig. 2):

1. Base del escutelo perpendicular, descendiendo abruptamente hacia el pronoto. Borde externo de la protibia con dentículos en la base. Cara interna de las meso y metatibias con quillas longitudinales.....**Diplotaxini del hemisferio Oriental**

1' Base del escutelo oblicua o proyectada hacia el pronoto. Borde externo de la protibia sin dentículos en la base. Cara interna de las meso y metatibias sin quillas longitudinales.....2

2 Prosternón con el borde interno adyacente al ojo convexo. Borde externo de los élitros sin margen membranoso. Ápice de la cara ventral del profemur excavado. Machos con el borde interno de las metatibias angulado. Parámeros de los genitales masculinos en forma de flecha.....3

2' Prosternón con el borde interno adyacente al ojo cóncavo o recto. Borde externo de los élitros con margen membranoso. Ápice de la cara ventral del profemur entero. Machos con el borde interno de las metatibias redondeado. Parámeros de los genitales masculinos de distinta forma pero no en forma de flecha.....*Diplotaxis*.....4

- 3 Palpos labiales con tres artejos. Metatibias cortas y robustas (hasta 1.5 veces más largas que anchas).....**Tanyproctini**
- 3' Palpos labiales con dos artejos, Metatibias largas y esbeltas (al menos 4 veces más largas que anchas).....**Diplotaxini de Sudamérica**
- 4 Pubescencia del clípeo inclinada. Pronoto con escamas reticuladas. Pubescencia de los élitros de color blanco.....***D. mus*+*D. pilifera*+*D. hallei***
- 4' Pubescencia del clípeo vertical u horizontal. Pronoto con o sin sedas o escamas pero no reticuladas. Pubescencia de los élitros amarilla o café-rojiza.....5
- 5 Especies con la siguiente combinación de caracteres: cabeza con carina frontal completa y base del pronoto menor a la base de los élitros.....6
- 5' Especies sin la combinación de caracteres anteriores.....7
- 6 Metatibia con la quilla apical transversa perpendicular. Ápice interno de la metatibia oculto en vista lateral.....***D. misella***
- 6' Metatibia con la quilla apical transversa oblicua. Ápice interno de la metatibia expuesto en vista lateral.....***D. coenonychoides*+*D. corbula*+*D. robertmarki***
- 7 Machos con sedas largas en la cara interna de las metatibias.....***D. brevidens*+*D. knausii*+*D. moerens***
- 7' Machos sin sedas largas en la cara interna de las metatibias.....8
- 8 Especies con la siguiente combinación de caracteres: superficie del labro plana y longitud del labro igual o mayor al doble de la longitud de la cara inferior del clípeo.....9
- 8' Especies sin la combinación de caracteres anterior.....10
- 9 Cabeza sin carina frontal.....***D. alutacea*+*D. simplex***
- 9' Cabeza con carina frontal incompleta.....***D. carinifrons*+*D. multicarinata***

- 10 Antenas con nueve artejos. Machos con esternitos abdominales seríceos.....*D. cribratella*+*D. hebes*
- 10' Antenas con diez artejos. Machos con esternitos abdominales brillantes.....11
- 11 Borde anterior del labro arqueado.....*D. semifoveta*+*D. tristis*+*D. brevicollis*+*D. magna*
- 11' Borde anterior del labro recto o curvo sólo en los extremos....**resto de especies de *Diplotaxis***

### **Conclusiones**

- Si bien la Filogenia es el punto toral para entender la Evolución de las especies, la primera debe aterrizar, en lo posible, en clasificaciones naturales que reflejen a la segunda.
- En este estudio se trabajó con dos árboles de consenso con distintas topologías, lo cual no permitió presentar una clasificación confiable de la tribu Diplotaxini por lo cual no se consideró conveniente asignar categorías taxonómicas formales.
- Se obtuvo una clave de identificación sólo para los clados que aparecieran en el 100% de los árboles.
- Los restantes grupos de especies del género *Diplotaxis* no fueron incluidos en una clave debido al poco soporte que muestran (se presentan a lo más en el 70% de los árboles).
- Es evidente la necesidad de incluir más caracteres y quizá más especies para reforzar la posición de los clados externos de Diplotaxini que aparecen en el 100% de los árboles, a fin de asignar categorías taxonómicas.
- También es necesario incluir más caracteres para definir los clados de especies de *Diplotaxis* que pudiera revelarse como grupos monofiléticos o bien formar clados más incluyentes con otras especies.

### **Literatura citada**

- Armstrong, P. W. 2015. William Kirby (1759–1850): Eminent suffolk naturalist Transactions of the Suffolk Natural History 51: 1–8.

- Arnett, R. H. 1963. The Beetles of the United States (a manual for identification). Catholic University of America Press, Washington, D. C. 1112 pp.
- Bates, H. W. 1887-1888. Insecta, Coleoptera, Subfam. Diplotaxinae (pp. 154-166). En: *Biologia Centrali-Americana*, Vol. 2 Part 2 (F. D. Goldman y O. Salvin, Eds.). Londres, Reino Unido.
- Bezděk, A. 2004. Catalogue of Diplotaxini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) of the Old World. *Zootaxa* 463: 1–90.
- Blanchard, C. É. 1851. Ordre des Coleoptera. 1er. Famille. Scarabaeidae (pp. 1–240). En: *Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Catalogue de la Collection Entomologique. Classe des Insects. Vol. 1 Part 2.* (H. Milne-Edwards, C. É. Blanchard, y H. Lucas, Eds.). Gide and Baudry, Paris, Francia.
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Slipinski, and A. B. T. Smith. 2011. Familygroup names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* 88: 1–972.
- Burmeister, K. H. 1855. *Handbuch der Entomologie*. Vol. 4, Part 2. T. C. F. Enslin, Berlin, Alemania. 569 pp.
- Cherman, M. A., M. A. Morón y L. M. Almeida. 2016. Phylogenetic relationships within Diplotaxini Kirby (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) with emphasis on *Liogenys* Guérin-Méneville. *Systematic Entomology* 41 (4): 744–770.
- Coca-Abia, M. 2007. Phylogenetic relationships of the subfamily Melolonthinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Insect Systematics & Evolution* 38: 447-472.
- Dalla-Torre, K. W. von. 1912. Fam. Scarabaeidae. Subfam. Melolonthidae (pp. 135–209). En: *Coleopterorum Catalogus Vol. XX pars 49.* Junk, W. y Shenkling, S. (Eds.). W. Junk, Berlín.
- Daly, M., P. S. Herendeen, R. P. Guralnick, M. W. Wesneat y L. McDade. 2012. Systematic Agenda 2020: The mission evolves. *Systematic Biology* 61 (4): 549-552.

- Delgado, L. A. Pérez y J. Blackaller. 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomológica Mexicana* 110: 33–87.
- Ehrlich, P. R. 2001. La Sistemática y la conservación de la Biodiversidad (pp. 381-400). En: *Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad* (H. M. Hernández, A. N. García Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa, compiladores). Ediciones Científicas Universitarias. Instituto de Biología, UNAM y Fondo de Cultura Económica, México.
- Engel, M. S. y N. P. Kristensen. 2013. A history of entomological classification. *Annual Review of Entomology* 58: 585–607.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1996. Biología Comparada: Comprender la Biodiversidad. *Biodiversitas* 9: 11–14.
- Fall, H. C. 1909. Revision of the species of *Diploptaxis* of the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 35: 1–97.
- Farris, J. S. 1982. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology* 31: 413-444.
- Felsenstein, J. 2001. The troubled growth of statistics phylogenetics. *Systematic Biology* 50: 465–467.
- Gaston, K. J. y L. A. Mound. 1993. Taxonomy, hypothesis testing and the Biodiversity crisis. *Proceedings of the Royal Society B* 251: 139-142.
- Guérin-Méneville, F. E. 1838. Crustacées, arachnides det insectes. *Voyage autour du monde. Exécuté par ordre du Roi, sur la Corvette de sa Majesté La Coquille. Pendant les années 1822, 1823, 1824, et 1825. Histoire Naturelle, Zoologie. Atlas. Paris* 2 (2): 1–319.
- Goldman, F. D. y O. Salvin. 1918. *Biologia-Centrali Americana (Prospectus): Zoology, Botany and Archaeology*. Londres, Reino Unido. 47 pp.
- Jameson, M. L. 1997. Phylogenetic Analysis of the Subtribe Rutelina and Revision of the *Rutela* Generic Groups. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum Vol. 14*. Lincoln, Nebraska, 184 pp.

- Katovich, K. 2008. A generic-level phylogenetic review of the Macroductylini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Insecta Mundi* 0023: 1-78.
- Kirby, W. 1819. A century of insects, including several new genera described from his cabinet. *Transactions of the Linnean Society of London* 12: 375–453.
- Kirby, W. 1837. Part IV. The Insects (pp. 1–325). En: *Fauna Boreali-Americana; or the zoology of the northern parts of British America, containing descriptions of the objects of natural history collected on the late northern land expeditions, under command of Sir John Franklin by John Richardson (J. Richardson, Ed.)*. Josiah Fletcher, Norwich, Reino Unido.
- Kohlmann, B. 2006. History of Scarabaeoid classification. *Coleopterists Society Monographs* 5: 19–34.
- Kohlmann, B. y M. A. Morón. 2003. Análisis histórico de la clasificación de los Coleoptera Sacarabaeoidea o Lamellicornia. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 90: 175–280.
- Lacordaire, J. 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 troisième contenant les familles des pectinicornes et lamellicornes*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. 594 pp.
- Lacroix, M. 2002. Nouveaux melolonthiden afrotropicaux (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Coléoptères* 8: 153–168.
- Lacroix, M. y A. Bezdék. 2009. Battle of two replacement names for the genus *Metagonia* Kolbe, 1899 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Zootaxa* 2237: 67–68.
- LeConte, J. L. 1856. Synopsis of the Melolonthidae of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (series 2) 3: 225–288.
- LeConte, J. L. 1859. The Coleoptera of Kansas and eastern New Mexico. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 11 (6): 1–58.



- Lindroth, C. H. 1973. Systematics specializes between Fabricius and Darwin: 1800–1859 (pp. 119–154). En: History of Entomology. Smith, R. F., Mittler. M. E. y Smith C. N. (Eds.), Annual Reviews Inc. & Entomological Society of America, Estados Unidos.
- Minelli, A. 1993. Biological Systematics. The State of the Art. Chapman & Hall, Londres, 387 pp.
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya. 1997. Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I Familia Melolonthidae. Consejo Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Sociedad Mexicana de Entomología, A. C., México. 280 pp.
- Morrone, J. J. 2013. Sistemática. Fundamentos, Métodos, Aplicaciones. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 505 pp.
- Neave, S. A. 1933. The History of the Entomological Society of London, 1833–1933. Clay & Sons, Limited. Londres, Reino Unido. 224 pp.
- Nieto-Nafría, J. M. 1999. Sobre Sistemática, Taxonomía y otros términos relacionados (pp. 41-44). En: Evolución y Filogenia de Arthropoda. (A. Melic, J. J. De Haro, M. Méndez y I. Ribera, editores). Boletín No. 26 de la Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Peña-Vázquez, H. A. 2012. Relaciones filogenéticas del género *Diplotaxis* Kirby (Coleoptera: Scarabaeidae) basadas en caracteres morfológicos del estado adulto. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 71 pp.
- Quicke, D. L. J. 1993. Principles and techniques of Contemporary Taxonomy. Chapman & Hall, Londres, 311 pp.
- 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 Monographs 5: 144–204.

- Smith, A. B. T. y J. Mondaca. 2016. A new genus and species of Tanyproctini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) from the Coquimbo region of Chile. *Insecta Mundi* 0464: 1–6.
- Smith, A. B. T. y E. Ruiz-Manzanos. 2010. Taxonomy and classification of the South American genus *Pseudoliogenys* Moser (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae: Diplotaxini). *The Coleopterists Bulletin* 64 (3): 272–276.
- Stafleu, F. A. 1969. A historical review of Systematic Biology (pp. 16–44). En: *Systematic Biology: Proceedings of an international conference*. National Academy of Sciences. The National Academies Press, Washington, D. C.
- Vaurie, P. 1956. *Diplotaxis* of the eastern United States, with a new species and other notes (Coleoptera, Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 10: 1–9.
- Vaurie, P. 1958. A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), Part I. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 115 (5): 267–396.
- Vaurie, P. 1960. A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), Part II. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 120 (2): 161–434.
- Wheeler, Q. D. 2008. Introductory: Toward the New Taxonomy (pp. 1–17). En: *The New Taxonomy* (Q. D. Wheeler, editor). CRC Press, Florida, Estados Unidos.
- Wiley, E. O. y B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetics Systematics*. 2<sup>a</sup>. edition. Wiley-Blackwell Publication, New Jersey. 406 pp.
- Winston, J. E. 1999. *Describing species. Practical taxonomic procedure for biologists*. Columbia University Press, New York, 518 pp.

## **Figuras**

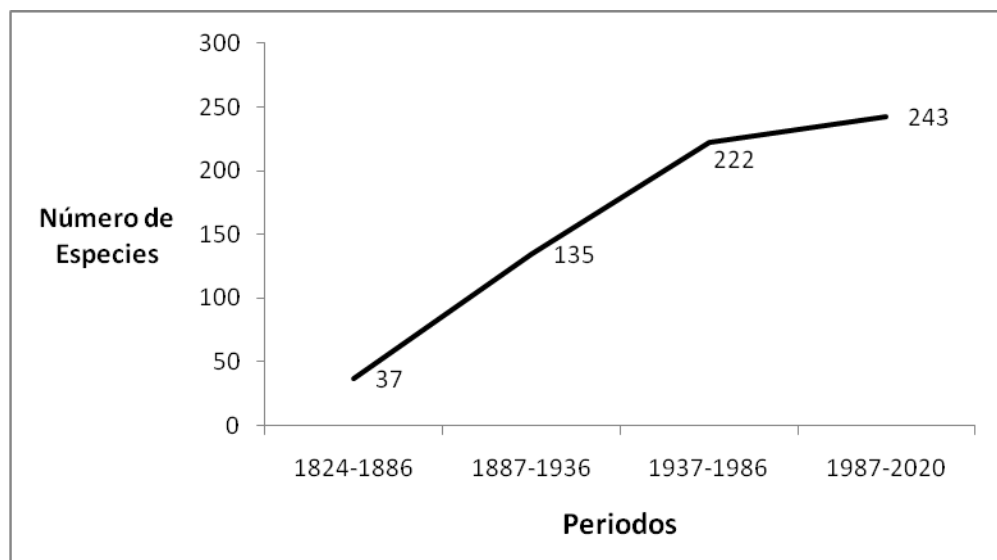


Figura 1. Número de especies descritas acumuladas del género *Diplotaxis*. (cfr. texto para explicación)

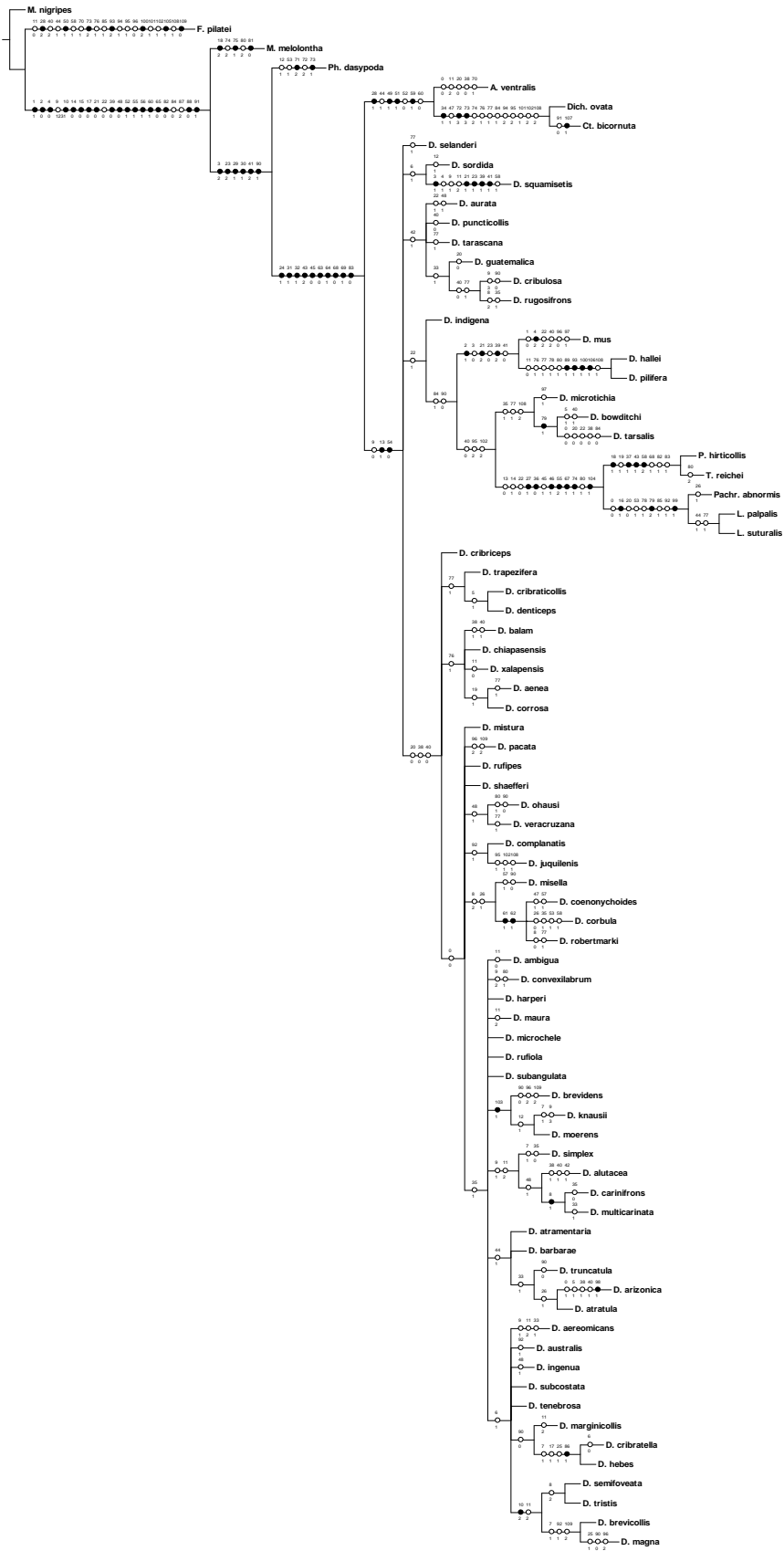


Figura 2. Árbol de consenso de mayoría obtenido a partir de un análisis con pesos implícitos. Sinapomorfías no homoplásicas se muestran con círculos negros y homoplásicas con círculos blancos, con los caracteres y sus estados arriba y debajo respectivamente

### Capítulo III. Descripción de especies nuevas de *Diplotaxis* Kirby

*“No necesito saberlo todo, tan sólo necesito encontrar aquello que me hace falta, cuando lo necesite”*

(Albert Einstein [1879-1955])

Como fue señalado desde el inicio de este trabajo de tesis, el inventario y descripción de la Biodiversidad proporcionan la “materia prima” con la cual los estudiosos de la Sistemática trabajan para proponer hipótesis filogenéticas y clasificaciones, y así contribuir al conocimiento de la evolución. En este sentido, se presenta aquí un artículo en el cual se describieron tres especies del género *Diplotaxis* que presentan caracteres poco usuales para este género; estas especies se incluyen en el análisis filogenético de esta investigación. Con la descripción de estas especies, el género *Diplotaxis* está representado por 243 especies, considerado como uno de los géneros más diversos de la subfamilia Melolonthinae y de la superfamilia Scarabaeoidea.

## Three new species of *Diplotaxis* Kirby from Guatemala and Mexico (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), with a key to the species of the *trapezifera* group

Leonardo Delgado<sup>1,2</sup>, Víctor Hugo Toledo-Hernández<sup>1</sup>

**1** Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Avenida Universidad No. 1001, Col. Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México **2** Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México

Corresponding author: Leonardo Delgado ([leonardo.delgado@inecol.mx](mailto:leonardo.delgado@inecol.mx))

Academic editor: A. Frolov | Received 16 December 2019 | Accepted 7 October 2020 | Published 16 November 2020

<http://zooBank.org/F50BE60A-8CFA-4A65-9A99-0C9E908F526F>

**Citation:** Delgado L, Toledo-Hernández VH (2020) Three new species of *Diplotaxis* Kirby from Guatemala and Mexico (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), with a key to the species of the *trapezifera* group. ZooKeys 993: 35–46. <https://doi.org/10.3897/zookeys.993.49434>

### Abstract

Three new species of *Diplotaxis* Kirby are described and illustrated, *D. balam* **sp. nov.** from Guatemala, and *D. chiapasensis* **sp. nov.** and *D. complanatis* **sp. nov.** from Mexico. The new species have a flattened body and are included in the *trapezifera* species group. An updated key to the *trapezifera* species group is given.

### Keywords

Cloud forests, Description, Diplotaxini, Insecta, Mesoamerica, taxonomy

### Introduction

The American genus *Diplotaxis* Kirby is the third most diverse genus among the New World Melolonthinae and the second largest Diplotaxini genus worldwide (Bezdek 2004; Evans and Smith 2009). This genus contains 237 described species distributed from Canada through the West Indies to Brazil. Mexico has the highest diversity with 181 species, followed by the United States with 105 species (Vaurie 1958, 1960; McCleve 1993; Delgado and Mora-Aguilar 2012; Cherman et al. 2016). The species of this genus are

arranged in 37 species-groups, with nine species unassigned to any group (Vaurie 1958, 1960; Delgado and Capistrán 1992; Davidson and Davidson 2006).

In this work we describe three new species of *Diplotaxis*, which share with *D. xalapensis* Delgado & Capistrán, 1992 the following characters: body dorsoventrally flattened, clypeus setose, pronotum and elytra glabrous or nearly so. These species are diagnosed and included in the key to the species of the *trapezifera* group below.

## Materials and methods

Morphological structures were studied using a Zeiss Stemi SV-6 stereomicroscope. Photographs were taken with a Nikon SMZ25 stereomicroscope and a DS-Fi2 camera and images were processed with the NIS-Elements software. Measurements were taken with an ocular micrometer. The length of the beetles was measured from the apex of the clypeus to the apex of the pygidium, whereas the width was measured across the maximum width of the elytra. Morphological terminology follows that of Vaurie (1958, 1960).

Abbreviations for collections cited in this work are as follows: **UVGC** – Colección Entomológica de la Universidad del Valle de Guatemala (Guatemala, Guatemala), **CNIN** – Colección Nacional de Insectos de la Universidad Nacional Autónoma de México, (Mexico City), **ECO-SC** – Colección Entomológica de El Colegio de la Frontera Sur (Chiapas, Mexico), **IEXA** – Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A. C. (Veracruz, Mexico), **SMC** – Scott McCleve private collection (Arizona, USA), and **LLDC** – Leonardo Delgado private collection (Veracruz, Mexico).

## Results

### *Diplotaxis balam* sp. nov.

<http://zoobank.org/75CDF203-6811-4A1E-8D85-40547CEC4FBD>

Figs 1–5

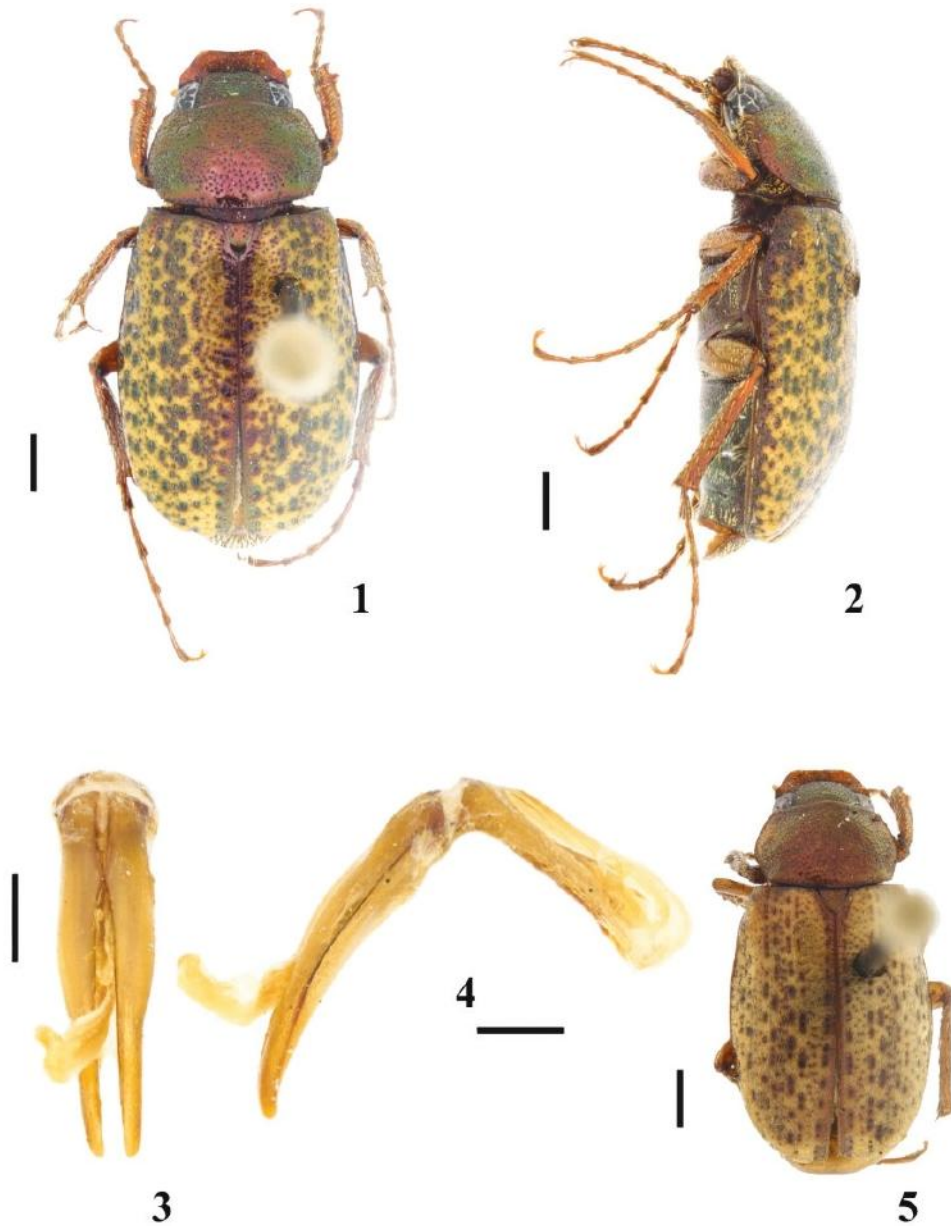
**Material examined.** *Holotype* male, “GUATEMALA: Zacapa, arriba de La Unión, 16-III-1996, Alt. 1,550 m, bosque nuboso, J. C. Schuster col.” (UVGC). *Paratype* female, same data as holotype (LLDC).

**Diagnosis.** This species is easily recognized by the color of the elytra (Figs 1–2, 5): ground color yellow with black, irregular foveae distributed throughout entire surface. No other described species of this genus shows this color pattern.

**Description.** *Holotype. Male* (Figs 1–4). Length 8.55 mm; width 4.21 mm. Body elongate and dorsoventrally flattened. Clypeus red with a metallic green tinge, frons and pronotum metallic green, elytra yellow and black with irregular foveae throughout entire surface, venter metallic green, legs tan with a weak metallic green tinge.

**Head.** Clypeus trapezoidal in shape, 0.4 length of frons, apex broadly sinuated with anterior angles rounded, sides indented in front of eyes; clypeal surface concave,





**Figures 1–5.** *Diplotaxis balam* sp. nov. **1** male habitus, dorsal view **2** male habitus, lateral view **3** aedeagus, dorsal view **4** aedeagus, lateral view **5** female habitus. Scale bars: 1 mm (**1, 2, 5**); 0.5 mm (**3, 4**).

rugose, with distinct setae; frontoclypeal suture absent; frons flat, gradually declivous to clypeus, with coarse, dense punctures; transverse eye diameter 0.33 interocular width; antennae 10-segmented; labrum flat, flush with, and 0.20 times longer than reflexed underside face of clypeus, surface with dense punctures; mandibles slender in

frontal view; mentum slightly convex, with weak anterior declivity marked by a suture; last article of maxillary palps not impressed dorsally.

**Pronotum.** Hexagonal in shape; with anterior angles acute, lateral margins angled and situated behind middle, posterior angles obtuse; pronotal surface almost evenly convex, with three lateral foveae on each side; pronotal punctuation regular with dense, medium-sized punctures on disc, confluent near sides; basal margin with bead not cariniform, with a continuous row of punctures; most punctures bearing a minute seta slightly longer than one puncture diameter.

**Scutellum.** With medium-sized punctures at sides. **Elytra.** 1.7 times longer than width, elytral surface with irregular, shallow, black foveae, most of them on the intervals; elytral striae with separated, ocellate punctures, intervals with small, moderately dense punctures; elytral punctures with setae minute but slightly longer than those of pronotum.

**Abdomen.** Without lateral carina; propygidium without groove above of pygidium; ventrites 2–5 subequal in length, surface with setae medially and with whitish scales laterally; pygidium 1.7 times wider than long, surface with coarse, deep, setigerous punctures; setae dense, longer on apical half.

**Legs.** Protibiae tridentate, basal tooth weak and situated in distal half; claws long, slightly curved, cleft subapically, inner rami of claws shorter than apex; tarsi longer than respective tibiae; mesotarsomere 1 slightly shorter than 2; metacoxal plate rounded and margined laterally; metafemora straight and slender; metatibial spurs slender, long, acute; metatarsomere 1 shorter than the 2 and slightly longer than longest spur.

**Genitalia.** Basal piece shorter than parameres, which are joined on inner margin at basal fifth, moderately widened at middle, apices blunt (Figs 3–4).

**Female.** One female paratype (Fig. 5). Length 6.97 mm; width 3.53 mm. The female differs from the male in the following respects: clypeus slightly shorter; frons and vertex more convex; transverse eye diameter 0.31 interocular width; pronotum with anterior angles obtuse and lateral angles rounded; elytra 1.3 times longer than width; abdomen nearly flat; pygidium 1.6 times wider than long; tibiae broader and robust; metafemora slightly broader; inner metatibial spur wider and longer than metatarsomere 1.

**Etymology.** The specific epithet *balam*, meaning jaguar in the Mayan language, refers to the color pattern of the elytra, similar to the skin of this feline.

**Distribution.** This species is only known from the type locality, situated in the Sierra de Las Minas, Guatemala, near the border with Honduras (14°56'45.6"N, 89°16'40.1"W) (Fig. 17). The locality is at 1550 m altitude, covered by a cloud forest.

**Taxonomic remarks.** The features of *D. balam* sp. nov. agree in part with those of the *trapezifera* species group [see key to species groups by Vaurie (1960)]. The group is mainly characterized by the presence of setae on the clypeal surface, the rest of the dorsum being glabrous or with minute setae only. However, *D. balam* sp. nov. (as well as *D. xalapensis* and the two new species described below) has a dorsoventrally flattened body, unlike species of the *trapezifera* group which have a convex body. *Diplotaxis balam* sp. nov. is distinguished from all other *Diplotaxis* by the unique color pattern of the elytra (Figs 1–2, 5).

***Diplotaxis chiapasensis* sp. nov.**

<http://zoobank.org/DE89ABE0-49DA-4BEF-A743-B0A08FAEEA7F>

Figs 6–10

**Material examined.** *Holotype* male, “MÉXICO: Chiapas, Unión Juárez, Talquián, 7-X-2002, B. Gómez y Gómez col.” (ECO-SC). *Paratype* female, same data as holotype (LLDC).

**Diagnosis.** This new species is recognized by the following combination of characters: body dorsoventrally flattened; clypeus setose, rest of dorsum glabrous; dorsum with a metallic green cast; pronotum and elytra shiny, without microreticulation.

**Description.** *Holotype. Male* (Figs 6–9). Length 8.14 mm; width 3.63 mm. Body elongate and dorsoventrally flattened. Clypeus, sides of pronotum and scutellum reddish-brown, frons and vertex black, most of pronotum and elytra dark brown, legs and venter reddish-brown; head, pronotum and elytra with metallic green cast.

**Head.** Clypeus subrectangular in shape, short, length equals 0.80 of that of frons and vertex combined, apex broadly sinuated, anterior angles rounded, clypeal surface with short, sparse setae; frons with anterior half gradually declivous to clypeus and slightly concave; punctuation of clypeus rugose, frons with punctures of medium size, moderately dense; transverse eye diameter 0.32 interocular width; antennae 10-segmented; labrum concave, flush with, and slightly longer than, reflexed underside of clypeus, surface with moderately dense punctures; mandibles slender in frontal view; mentum with anterior declivity marked by transverse, curved, setiferous ridge; last article of maxillary palps not impressed dorsally.

**Pronotum.** Hexagonal in shape, anterior angles acute, lateral margins obtusely angled, posterior angles obtuse; pronotal surface almost evenly flat, reticulated, with large, ocellate punctures; lateral and basal borders narrowly beaded.

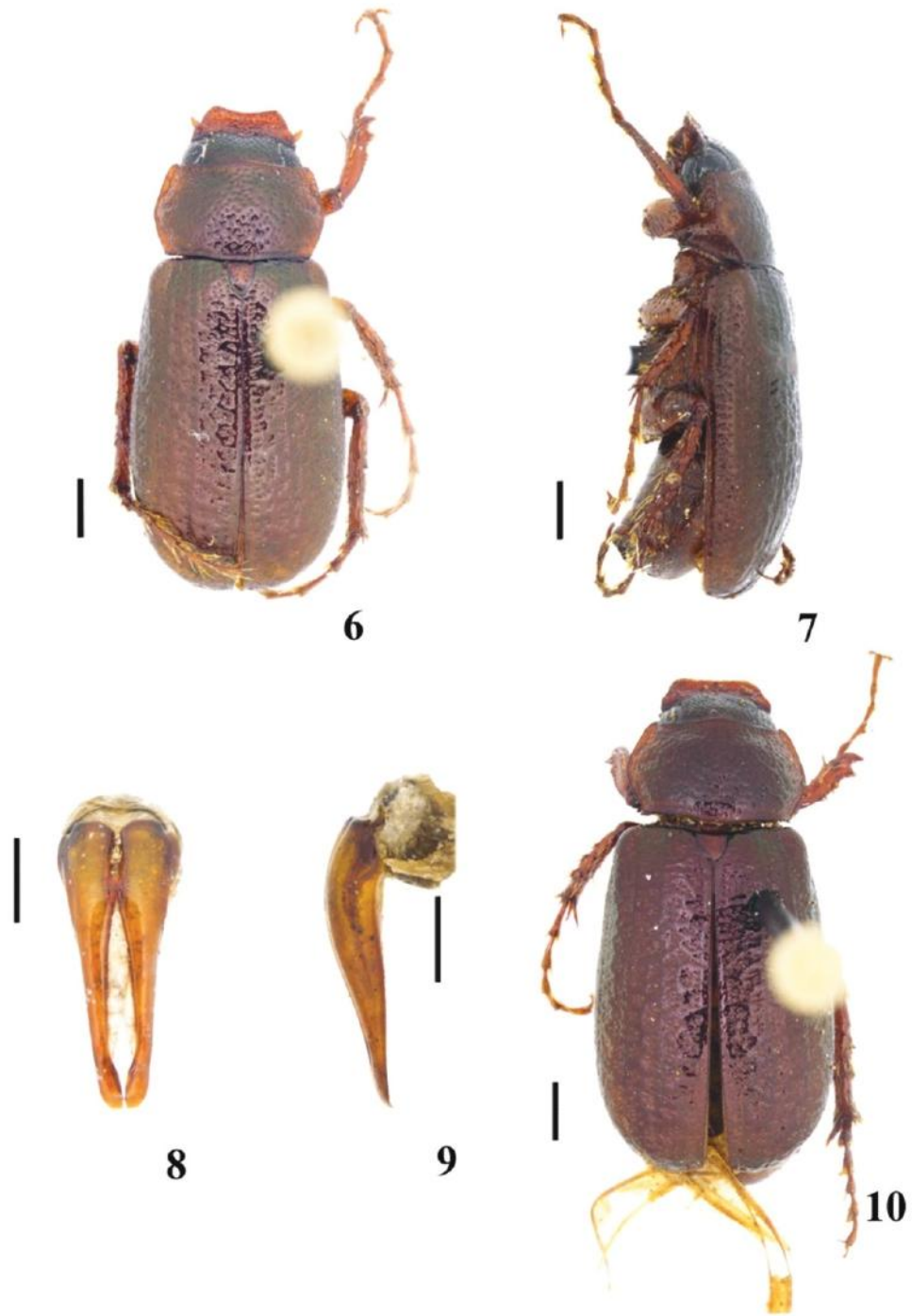
**Scutellum.** Moderately punctate. **Elytra.** 1.6 times longer than width, surface moderately rugose and densely punctate, punctures larger than those on pronotum; striae indistinct; marginal lateral setae scarce and minute, only present on basal fourth.

**Abdomen.** Without lateral carina, propygidium without groove anterior to pygidium, ventrites 2–5 subequal in length, with sparse setae; pygidium 1.6 times wider than long, with confluent punctures and moderately dense setae.

**Legs.** Protibiae tridentate, basal tooth small and situated on apical 2/5 of protibia; protarsal claws slightly curved, subapically cleft, both rami equal in length; all tarsi longer than respective tibiae, mesotarsomere 1 as long as 2; metacoxal plates truncate and margined laterally; metafemora straight and slender; metatibial spurs slender and shorter than metatarsomere 1; metatarsomere 1 shorter than 2; meso- and metatarsal claws abruptly curved, with subapical ramus large.

**Genitalia.** Basal piece damaged, parameres joined on inner margin at basal fourth, narrowing distally to moderately widened apices (Figs 8–9).

**Female.** One female paratype (Fig. 10). Length 8.59 mm; width 3.90 mm. The female differs from the male in the following respects: clypeus slightly shorter; frons and vertex more convex; pronotum with anterior angles obtuse and lateral angles rounded; elytra 1.7 times longer than wide; abdomen almost flat; pygidium 1.7 times wider than



**Figures 6–10.** *Diplotaxis chiapasensis* sp. nov. **6** male habitus, dorsal view **7** male habitus, lateral view **8** male genitalia, frontal view **9** male genitalia, lateral view **10** female habitus. Scale bars: 1 mm (**6, 7, 10**); 0.5 mm (**8, 9**).

long; tibiae broader and robust; metafemora slightly broader; and inner metatibial spur wider and longer than metatarsomere 1.

**Etymology.** The specific epithet is derived from Chiapas, the state of Mexico where this species was collected, combined with the Latin suffix *-ensis*, meaning belonging to.

**Distribution.** *Diplotaxis chiapasensis* sp. nov. is only known from the type locality, situated on the Pacific side of the state of Chiapas, Mexico, near the border with Guatemala (15°05'6.9"N, 92°05'02.24"W) (Fig. 17). This locality is at 1660 m altitude, with cloud forests with different degrees of disturbance.

**Taxonomic remarks.** *Diplotaxis chiapasensis* sp. nov. is similar to *D. xalapensis*. Both species belong to the *trapezifera* group because of the setose clypeus and the rest of the dorsum glabrous, but both species can be distinguished from the remaining species of this group by the dorsoventrally flattened body and the elytra dark brown. *Diplotaxis chiapasensis* sp. nov. is clearly separated from *D. xalapensis* by the shiny elytra (not matt or with sericeous surface).

***Diplotaxis complanatis* sp. nov.**

<http://zoobank.org/8908C72D-8A47-4A2E-B8B9-3249B5B62155>

Figs 11–16

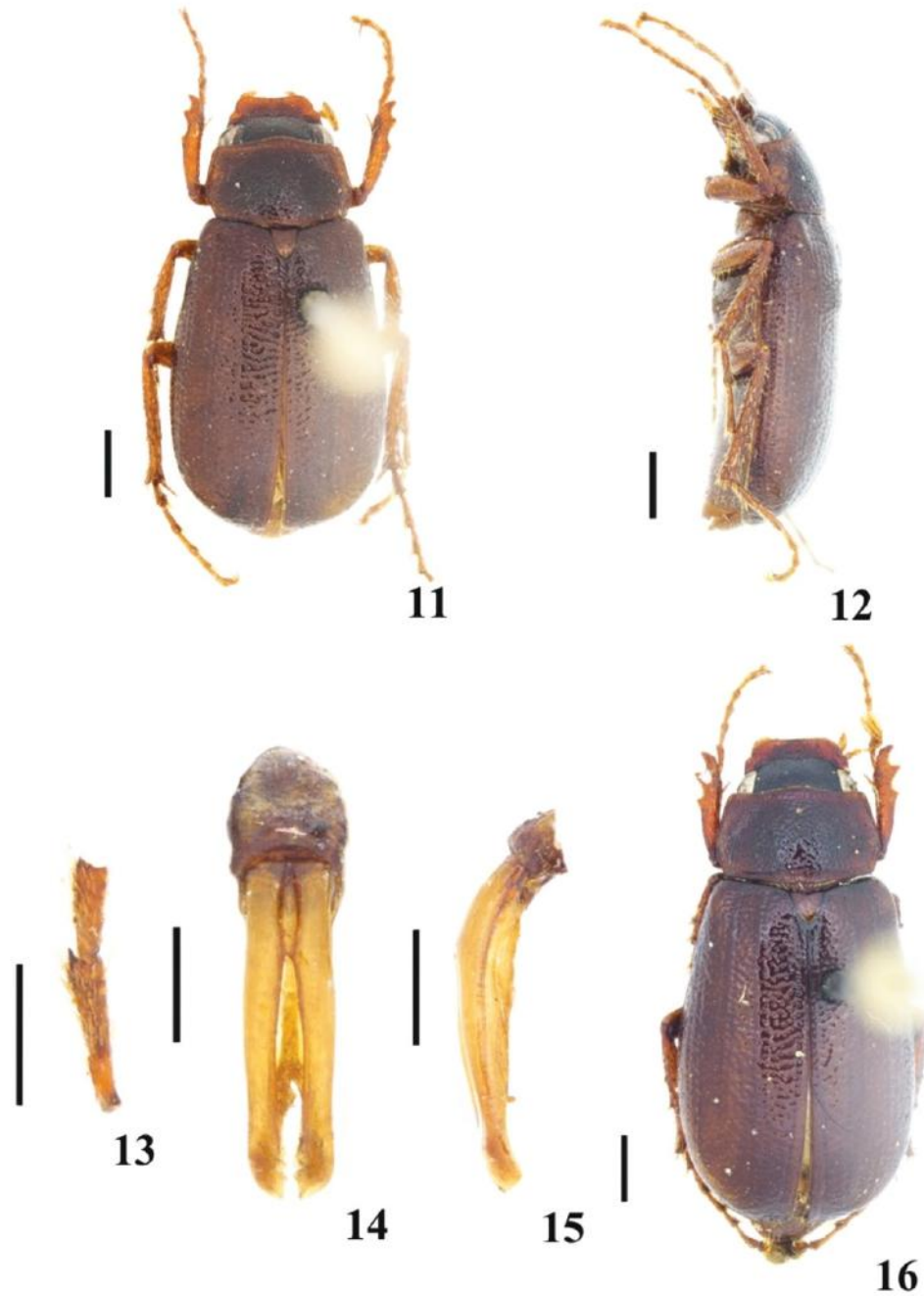
**Material examined.** *Holotype* male, “MÉXICO: Oaxaca, km 21 Carr. Yolotepec-Juquila, VIII-1993, Alt. 1,900 m, bosque mesófilo, luz, L. Delgado col.” (IEXA). *Paratype* female, same data as holotype (IEXA). Three male and one female *paratypes*, same data except: “31-VII–1-VIII-1991, luz u.v., J. L. Navarrete, G. Quiroz y L. Delgado cols.” (CNIN, SMC, LLDC).

**Diagnosis.** This tiny species is recognized by the following combination of characters: body dorsoventrally flattened, clypeal surface with a few and minute setae, pronotum and elytra glabrous or with scarcely visible setae (shorter than diameter of one puncture), and dorsum shiny but without a metallic cast.

**Description.** *Holotype. Male* (Figs 11–15). Length 6.58 mm; width 3.26 mm. Body elongate and dorsoventrally flattened. Clypeus reddish, frons and vertex black, pronotum reddish, elytra reddish-brown; dorsum shiny, without metallic cast.

**Head.** Clypeus trapezoidal in shape, length equals 0.66 that of frons, apex broadly emarginated with anterior angles rounded, and sides indented in front of eyes; surface concave, coarsely rugose, with scarce, minute setae near external margins; frontoclypeal suture barely marked; frons slightly concave, gradually declivous to clypeus, with large and dense punctures; transverse eye diameter 0.34 interocular width; antennae 10-segmented; labrum with anterior half slightly convex and posterior half concave, length equals 0.50 of that of reflexed underside of clypeus, surface with small, sparse punctures; mandibles moderately robust in frontal view; mentum convex, with anterior declivity marked by an arcuate, setiferous ridge; last article of maxillary palps not impressed dorsally.

**Pronotum.** Hexagonal in shape, anterior angles right, lateral margins obtusely angled near middle, posterior angles obtuse; surface slightly convex, with a shallow fovea



**Figures 11–16.** *Diplotaxis complanatis* sp. nov. **11** male habitus, dorsal view **12** male habitus, lateral view **13** male protarsomeres **14** male genitalia, frontal view **15** male genitalia, lateral view **16** female habitus. Scale bars: 1 mm (**11**, **12**, **16**); 0.5 mm (**13–15**).

on each side; punctuation coarse on disc, confluent along sides; basal margin beaded, with a row of small punctures.

**Scutellum.** With sparse, medium-sized punctures. **Elytra.** 1.7 times longer than width, broad intervals with coarse punctures, many of which confluent, narrow intervals slightly raised; elytral punctures with setae minute, barely visible.

**Abdomen.** Without lateral carina; propygidium without groove anterior to pygidium; ventrites 2–5 subequal in length, surface with small setae; pygidium 1.8 times wider than long, slightly convex in basal 3/4, apical fourth flat; surface with coarse, deep punctures, with sparse setae on apical third.

**Legs.** Protibiae tridentate, basal tooth situated nearly at middle and removed from apical teeth; claws bent and subapically cleft; tarsi longer than respective tibiae; apex of protarsomere 2 with a small denticle (Fig. 13), mesotarsomere 1 longer than 2; metacoxal plates margined and rounded laterally; metafemora straight and slender; metatibial spurs long and acute; metatarsomere 1 shorter than 2, and almost as long as longest spur.

**Genitalia.** Basal piece almost as long as parameres, parameres joined along inner margin in basal third, almost parallel, and with apices rounded and slightly widened (Figs 14–15).

**Variation.** Three male and two female paratypes. Males: length 6.5–7.2 mm, width 3.1–3.3 mm. Females: length 7.2–7.6 mm, width 3.6–3.9. In both sexes, the color and punctuation varies slightly. Females differ from males in having frons more convex; abdomen slightly more convex; tibiae and femora broader and robust, protarsomere 2 without a denticle; inner metatibial spur longer than metatarsomere 1.

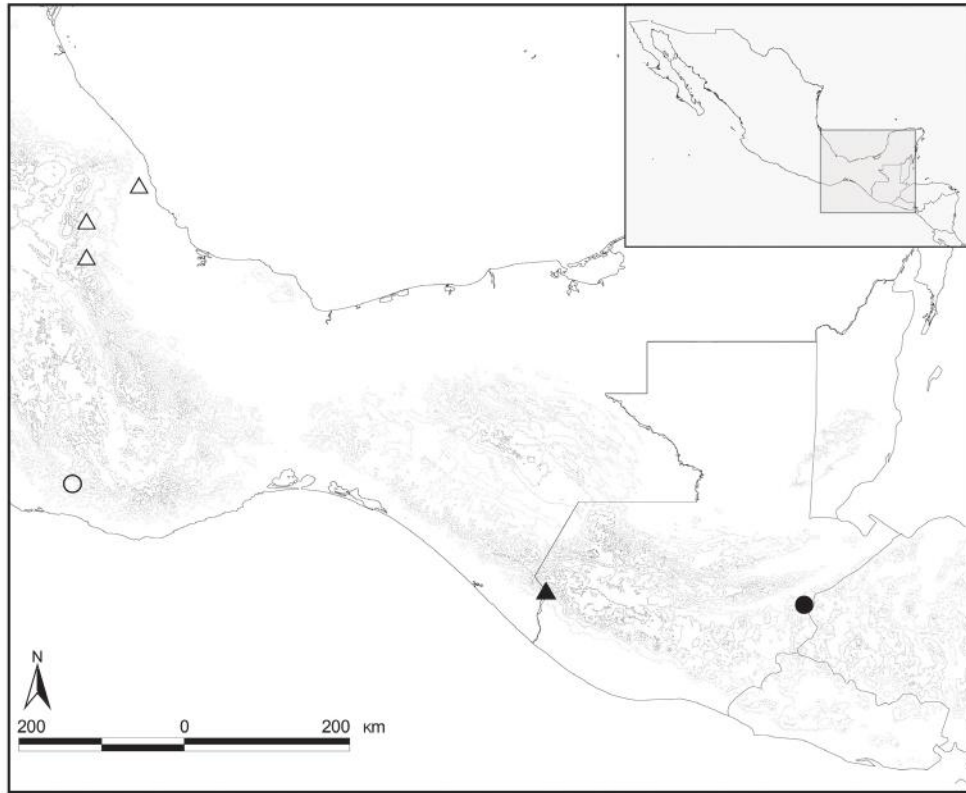
**Etymology.** The name of this species is derived from the Latin *complanatae*, meaning flat, in relation to the dorsoventrally flattened body.

**Distribution.** This species is known only from the type locality, which is situated in the Sierra Madre del Sur, in the state of Oaxaca, Mexico (16°14'33.4"N, 97°15'01"W) (Fig. 17). The locality is on the slope facing southward to the coast, at 1900 m altitude, in a transition between pine-oak and cloud forests. The specimens were attracted to ultraviolet light traps.

**Taxonomic remarks.** This small species has a dimorphic character which is so far unique for this genus: the presence in the males of a minute denticle on the apex of protarsomere 2 (Fig. 13). The clypeus with minute setae and the rest of the dorsum glabrous (or nearly so) relate this species with the *trapezifera* group, however, *D. complanatis* sp. nov. exhibits a dorsoventrally flattened body. This species can be distinguished from *D. chiapasensis* sp. nov. and *D. xalapensis* by its shiny body, but without a metallic green cast (Figs 11, 16).

## Discussion

The three species herein described, in addition to *D. xalapensis*, are distinguished from the other species of the genus *Diploaxis* by the following combination of



**Figure 17.** Distribution of *Diplotaxis* species. *Diplotaxis balam* sp. nov. (black circle), *D. chiapasensis* sp. nov. (black triangle), *D. complanatis* sp. nov. (white circle), *D. xalapensis* Delgado and Capistrán (white triangle).

characters: body dorsoventrally flattened, clypeal surface with at least a few and distinct setae, and pronotum and elytra glabrous or with scarcely visible setae (most setae shorter than one puncture diameter). The presence of setae on the clypeal surface, together with the pronotum and elytra glabrous or nearly, could include these species in the *trapezifera* species group. The species of this group, however, exhibit a convex body, a character widespread in this genus. Without an analysis of the phylogenetic relationships of the species of this genus (which is currently being carried out by the senior author), the flattened body character state should not, at this time, be considered as a synapomorphy, but only as an uncommon character state.

Besides these species, there are two species showing a flattened body, *D. hallei* Vaurie and *D. pilifera* Burmeister, but these species are included in the *pilifera* group by their distinctive scales on the dorsum and venter (Vaurie 1958). Because the new species here described, along with *D. xalapensis*, share the characters mentioned above with the *trapezifera* group, we included them in this group, and modified Vaurie's key accordingly (modifications are indicated by a lowercase letter).



Key to the *trapezifera* group [partly modified from Vaurie (1960)]

- 26 Front margin of pronotum at sides drawn forward to acute angle ..... 27
- 26' Front margin of pronotum at sides truncate or virtually so, forming obtuse or right angle..... 27a
- 27 Pronotum with sides strongly arcuate behind middle, and hind angles rounded; lateral margins of clypeus almost parallel with indentation in front of eyes..... *D. incisa* Vaurie
- 27' Pronotum with sides scarcely arcuate and hind angles distinctly angulate; lateral margins of clypeus without indentation in front of eyes .....  
..... *D. saltensis* Vaurie (in part)
- 27a Dorsum red or reddish-brown ..... 27b
- 27a' Dorsum of different color, sometimes with metallic cast ..... 27d
- 27b Head and pronotum shiny; elytra yellowish, with scattered black foveae .....  
..... *D. balam* sp. nov.
- 27b' Head and pronotum with metallic green cast; elytra of different color, without black foveae ..... 27c
- 27c Elytra dull green, sericeous..... *D. xalapensis* Delgado & Capistrán
- 27c' Elytra shiny green ..... *D. chiapasensis* sp. nov.
- 27d Body dorsoventrally flattened; clypeus rectangular, with front angles rounded ..... *D. complanatis* sp. nov.
- 27d' Body dorsoventrally convex; clypeus trapezoidal, with front angles right or acute ..... 28
- 28 Eyes very large, each eye about 1/3 or nearly of width of head; size small (6 to 7 mm) ..... 29
- 28' Eyes not quite so large, each 1/5 or 1/4 of width of head; size usually larger than 7 mm..... 30

**Acknowledgments**

We thank Enio Cano for the loan and donation of specimens from the Collection of the Universidad del Valle de Guatemala. We thank Benigno Gómez y Gómez for the loan and donation of specimens from Chiapas. We thank Eder F. Mora-Aguilar for taking the photographs, preparation of figure plates, and comments on the manuscript. We also thank José Luis Navarrete-Heredia and Georgina Quiroz for their help with collecting in the state of Oaxaca. We also thank Daniel Curoe for his linguistic review of the manuscript.

**References**

- Bezdek A (2004) Catalogue of Diplotaxini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthidae) of the Old World. Zootaxa 463: 1–90. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.463.1.1>

- Cherman MA, Morón MA, Almeida LM (2016) Phylogenetic relationships within Diplotaxini Kirby (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae) with emphasis on *Liogenys* Guérin-Méneville. *Systematic Entomology* 41(4): 744–770. <https://doi.org/10.1111/syen.12188>
- Davidson JP, Davidson JM (2006) Two new species of *Diplotaxis* Kirby, 1837, from Arizona with a key and notes on the *D. misella* group (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 82(1): 74–81.
- Delgado L, Capistrán F (1992) Two new species of *Diplotaxis* from Biosphere Reserve of El Cielo. *Revista Brasileira de Entomologia* 37(2): 267–272.
- Delgado L, Mora-Aguilar EF (2012) *Diplotaxis multicarinata* (Coleoptera: Scarabaeidae), a new species from a relict forest in Oaxaca, Mexico. *Florida Entomologist* 95(2): 285–289. <https://doi.org/10.1653/024.095.0207>
- Evans AV, Smith ABT (2009) An Electronic Checklist of the New World Chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae), Version 3. <http://www.museum.unl.edu> [Accessed on 15 May 2019]
- McCleve S (1993) Three new species of flightless *Diplotaxis* from Oaxaca, Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *The Coleopterists Bulletin* 47(1): 43–50.
- Vaurie P (1958) A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), Part I. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 115(5): 267–396.
- Vaurie P (1960) A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae), Part II. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 120(2): 161–434.

## Conclusiones finales

- Este trabajo pretendió resolver las relaciones filogenéticas de las especies del género *Diplotaxis* Kirby.
- Algunos grupos de especies fueron mostrados como grupos monofiléticos, y otros fueron mostrados como grupos artificiales.
- Es necesario más estudios para poder soportar la monofilia de la tribu Diplotaxini, ya que ésta parece mostrarse como un grupo polifilético.
- El género *Diplotaxis* se revela posiblemente como un grupo parafilético al no incluir a la tribu Tanyproctini.
- Algunos grupos de especies del género *Diplotaxis* podrían mantenerse como grupos monofiléticos, no obstante hay que incluir mayor número de especies de estos grupos.
- Dado el elevado número de árboles obtenidos, es indispensable añadir mayor número de caracteres que podrían añadir mayor información.
- Este estudio, aunque sin ser conclusivo, añade mayor información de algunos grupos de la enorme subfamilia Melolonthinae, que ha permanecido como una de las menos estudiadas.