

Taxonomía y sistemática

***Pulchrotes*, nuevo subgénero de *Paranomala* (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) y descripción de dos especies nuevas de México y América Central**

***Pulchrotes*, new subgenus of *Paranomala* (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) and description of two new species from Mexico and Central America**

Andrés Ramírez-Ponce ^a, Leonardo Delgado ^a, Eder F. Mora-Aguilar ^a,
Daniel J. Curoe ^b y Santiago Zaragoza-Caballero ^c, *

^a Instituto de Ecología A.C., Red de Biodiversidad y Sistemática, Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México

^b Domicilio particular, Calle Schiller 524, Polanco, 11580 Ciudad de México, México

^c Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Tercer Circuito Universitario s/n, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: zaragoza@ib.unam.mx (S. Zaragoza-Caballero)

Recibido: 4 julio 2023; aceptado: 15 enero 2024

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:E7A136D0-1719-4BC6-8061-8ED107C1D6CD>

Resumen

Pulchrotes subgen. nov. es descrito para ubicar a *Paranomala doryphorina* (Bates, 1888) y a 2 especies inéditas, *P. chimalapensis* sp. nov. y *P. hondurana* sp. nov., de México y Honduras, respectivamente. Este subgénero destaca por el inusual patrón de coloración dorsal y la complejidad de su genitalia, que lo hacen difícil de vincular con el resto de las especies del género. Se discuten las posibles afinidades con otros subgéneros y especies, y se incluye una clave taxonómica para los subgéneros dentro de *Paranomala* y otra para las especies del subgénero *Pulchrotes* con láminas que incorporan caracteres diagnósticos y un mapa de distribución.

Palabras clave: Anomalini; Taxonomía; Clasificación; Mesoamérica

Abstract

Pulchrotes subgen. nov. is described to place *Paranomala doryphorina* (Bates, 1888) and 2 new species, *P. chimalapensis* sp. nov. and *P. hondurana* sp. nov., from Mexico and Honduras, respectively. This subgenus stands out by the unusual dorsal coloration pattern, and the complexity of the genitalia, making it difficult to link with the

other species of the genus. Possible affinities with other subgenera and species are discussed, and taxonomic keys for the subgenera in *Paranomala*, and species of the subgenus *Pulchrotes* are provided, and plates illustrating diagnostic characters, and a distribution map are included.

Keywords: Anomalini; Taxonomy; Classification; Mesoamerica

Introducción

Paranomala Casey incluye unas 200 especies en América, con la mayor diversidad en el Neotrópico, especialmente en México y Costa Rica, con cerca de 80 especies cada uno. Este género presenta un ensamble morfológicamente heterogéneo mucho más diverso que lo actualmente descrito, con notables problemas en sus límites genéricos y específicos (Morón y Ramírez-Ponce, 2012). A lo largo de su historia taxonómica se han propuesto múltiples arreglos supraespecíficos poco congruentes entre sí debido a la valoración de diferentes estructuras, criterios taxonómicos en cada época para definir las especies, diferente alcance geográfico (v.g. Bates, 1888; Casey, 1915; Machatschke, 1957; Ohaus, 1918), y la falta de análisis de morfología comparada detallada de estructuras de gran importancia como la genitalia (Ramírez-Ponce y Morón, 2012a, b).

Con base en una filogenia morfológica y el estudio detallado de un buen número de ejemplares tipo (Ramírez-Ponce y Morón, 2009), así como de morfología genital, se demostró la naturaleza polifilética de *Paranomala* y se contribuyó a entender sus límites morfológicos y su relación con diversos géneros con los que se había vinculado, como *Moroniella* Ramírez-Ponce (Ramírez-Ponce, 2015), *Pachystethus* Blanchard (Ramírez-Ponce y Morón, 2012a), *Xochicotlia* Ramírez-Ponce y Morón (Morón y Ramírez-Ponce, 2012), así como la descripción formal de un subgénero de *Paranomala* (Ramírez-Ponce y Morón, 2012b).

En un estudio posterior, Ramírez-Ponce (2012) propuso 9 subgéneros y diversos grupos de especies dentro de *Paranomala*, definiendo caracteres somáticos constantes y genitales con significado filogenético. Sin embargo, algunas especies fueron consideradas en posición incierta, ya que su morfología y posición las segregaba del resto de las especies, como en el caso de *P. doryphorina* (Bates, 1888), que a diferencia de los otros subgéneros (fig. 1), como *P. (Paranomala)* Ramírez-Ponce, *P. (Iuba)* Ramírez-Ponce, *P. (Blattitia)* Ramírez-Ponce, *P. (Tergustigma)* Ramírez-Ponce, *P. (Macundina)* Ramírez-Ponce, *P. (Forassidua)* Ramírez-Ponce, *P. (Chelilabia)* Morón y Nogueira, *P. (Bucaphallanus)* Ramírez-Ponce y Morón y *P. (Pulvincola)* Ramírez-Ponce, presenta patrones geométricos contrastantes en los élitros (figs. 2-4)

y genitalia con los parámetros y el lóbulo medio únicos por su tamaño y complejidad (fig. 3). Como parte de las contribuciones de reordenamiento taxonómico de este género tan diverso y de la tribu Anomalini en América, se presenta a continuación un subgénero nuevo para clasificar a *P. doryphorina* y se describen 2 especies nuevas.

Materiales y métodos

Se analizaron 27 especímenes provenientes de las siguientes colecciones: Colección Andrés Ramírez Ponce (ARPC); Colección Daniel J. Curoe (DJCC); Colección Eder F. Mora-Aguilar (EMAC); Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A. C. (IEXA); Colección Leonardo Delgado (LLDC); Colección Miguel Ángel Morón (MXAL); y Colección Entomológica de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAMX). El material tipo se depositó en las colecciones ARPC, DJCC, EMAC, IEXA y LLDC.

Los caracteres morfológicos, términos y criterios taxonómicos para la asignación genérica y descripción de las especies se basan principalmente en Ramírez-Ponce y Morón (2009), Ramírez-Ponce (2012) y Morón y Ramírez-Ponce (2012). Para la descripción de la escultura de la superficie se sigue el criterio de Harris (1979) y para los genitalia el de D'Hotman y Scholtz (1990). Usamos el concepto filogenético de especies propuesto por Wheeler y Platnick (2000) para reconocer a las especies definidas como "la agregación más pequeña de poblaciones (sexual) o linajes (asexual) diagnosticable por una única combinación de estados de carácter".

Los ejemplares se analizaron con un microscopio estereoscópico Leica MZ8 con un ocular P10x/21B. Las fotografías digitales se tomaron en un estereomicroscopio Nikon SMZ25 y una cámara DS-Fi2 acoplado con el software Nikon NIS-Elements Imaging. Las imágenes se procesaron y editaron en Adobe Photoshop CS6 (Adobe Systems Inc. San José California). El mapa de distribución se realizó con el programa Quantum GIS 3.2 software (QGIS Development Team, 2018). El modelo digital de elevación fue tomado del SRTM project (NASA, 2022).

Los datos textuales de las etiquetas se indican entre comillas. Las etiquetas diferentes para cada espécimen se indican con una letra diferente en orden alfabético seguidas de un paréntesis final- e.g. 'a'.

Resultados

Clave para separar los subgéneros de *Paranomala* Casey en América del Norte y Central (modificado de Ramírez-Ponce, 2012)

- 1 Pronoto con margen posterior generalmente incompleto en el área central (fig. 1A); proyección intercoxal del mesoesternón alcanzando ápice de las mesocoxas *Paranomala (Paranomala)* Ramírez-Ponce y Morón
- 1' Pronoto con margen posterior completo; espacio intercoxal del mesoesternón sin proyección conspicua..... 2
- 2 Espacio intercoxal del mesoesternón amplio, proyección mesometaesternal desarrollada solo como prominencia redondeada, con sutura gruesa en toda su extensión *Paranomala (Blattitia)* Ramírez-Ponce y Morón
- 2' Espacio intercoxal del mesoesternón estrecho, proyección mesometaesternal ausente, con sutura variable 3
- 3 Denticulo ventrobasal de protarsómero 5 muy desarrollado (fig. 3E, J, Ñ); parámetros elongados, convergentes, curvos en dirección ventral; lóbulo medio muy largo, subtriangular, ápice curvo elevado (fig. 3B, C, D, G, H, I, L, M, N); coloración elitral con manchas bien definidas de tono pardo rojizo, delimitadas por contorno oscuro sobre fondo amarillento (fig. 3A, F, K) *Paranomala (Pulchrotus)* Ramírez-Ponce, subgen. nov.
- 3' Denticulo ventrobasal de protarsómero 5 poco desarrollado; parámetros generalmente no muy elongados; lóbulo medio con ápice no elevado; coloración variable, sin manchas pardo rojizas delineadas por contorno oscuro (fig. 1A-I)..... 4
- 4 Vestidura abundante, densa y conspicua en pronoto, escutelo, élitros y patas (fig. 1B); puntuación amplia, profunda e irregular en casi todo el cuerpo, muy notable en frente, pronoto, escutelo y élitros.....
- *Paranomala (Iuba)* Ramírez-Ponce y Morón
- 4' Vestidura ausente o muy escasa, pequeña y dispersa en el dorso, apreciable solo mediante microscopio; puntuación variable pero no irregular 5
- 5 Coloración contrastante entre pronoto-escutelo y élitros, los primeros completamente castaños y los segundos amarillentos; puntuación de estrías elitrales muy discontinua, en grupos consecutivos de 2-4 unidades, de color negro que destacan sobre la superficie (fig. 1D) *Paranomala (Tergustigma)* Ramírez-Ponce y Morón..... 9
- 5' Coloración variable pero no contrastante entre pronoto-escutelo y élitros, pronoto puede tener gran mancha central, pero bordes del mismo color que élitros; puntuación de estrías elitrales no discontinua ni en grupos consecutivos, de color no contrastante con la superficie..... 6
- 6 Labro profundamente escotado y claramente expuesto delante del clipeo; coloración dorsal castaño uniforme o pardo oscuro rojiza variable (fig. 1G, H)..... 7
- 6' Labro ligeramente sinuado y casi oculto por clipeo; coloración dorsal amarillenta predominante, con o sin patrones de manchas oscuras en pronoto y/o élitros 8
- 7 Maxila con 5 dientes; uñas protarsales internas y mesotarsales externas claramente bifidas; borde anterior del labio sin sedas en forma de cepillo; bordes laterales de esternitos abdominales sin franja de sedas ni pliegues en forma de crestas..... *Paranomala (Chelilabia)* Morón y Nogueira
- 7' Maxila con 3 dientes; uñas protarsales internas y mesotarsales externas simples, solo con pequeño denticulo superior; borde anterior del labio con abundantes sedas en forma de cepillo; bordes laterales de esternitos abdominales con franja conspicua de densas sedas amarillentas sobre pliegues conspicuos en forma de crestas.....
- *Paranomala (Bucaphallanus)* Ramírez-Ponce y Morón
- 8 Metatibias gradualmente ensanchadas distalmente; uñas meso y metatarsales casi rectas; maza antenal mucho más larga que escapo, pedicelo y funículo juntos (fig. 1I); labio con borde anterior más angosto que base; mandíbulas bidentadas; lacinia maxilar reducida; clipeo con el borde anterior notablemente elevado; extremo distal de placa anal sin borde prominente, lis *Paranomala (Pulvincola)* Ramírez-Ponce y Morón
- 8' Metatibias ensanchadas en área mesial y apical; uñas meso y metatarsales notablemente arqueadas; maza antenal no mucho más larga que escapo, pedicelo y funículo juntos; labio con borde anterior de anchura similar a la base; mandíbulas tridentadas; lacinia maxilar desarrollada; clipeo con borde anterior ligera o moderadamente elevado; extremo distal de placa anal con borde prominente..... 9
- 9 Protibias claramente bidentadas (fig. 1E); metatarsos largos, los 5 claramente más largos que metatibia; capsula genital masculina con zona de contacto entre pieza basal y tecto sin evidencia de pliegues o membranas.....
- *Paranomala (Macundina)* Ramírez-Ponce y Morón
- 9' Protibias sutil o marcadamente tridentadas (fig. 1F); metatarsos cortos, los 5 similares o poco mayores que metatibia; cápsula genital masculina con zona de contacto entre pieza basal y tecto con bordes prominentes, separación bien marcada *Paranomala (Forassidua)* Ramírez-Ponce y Morón

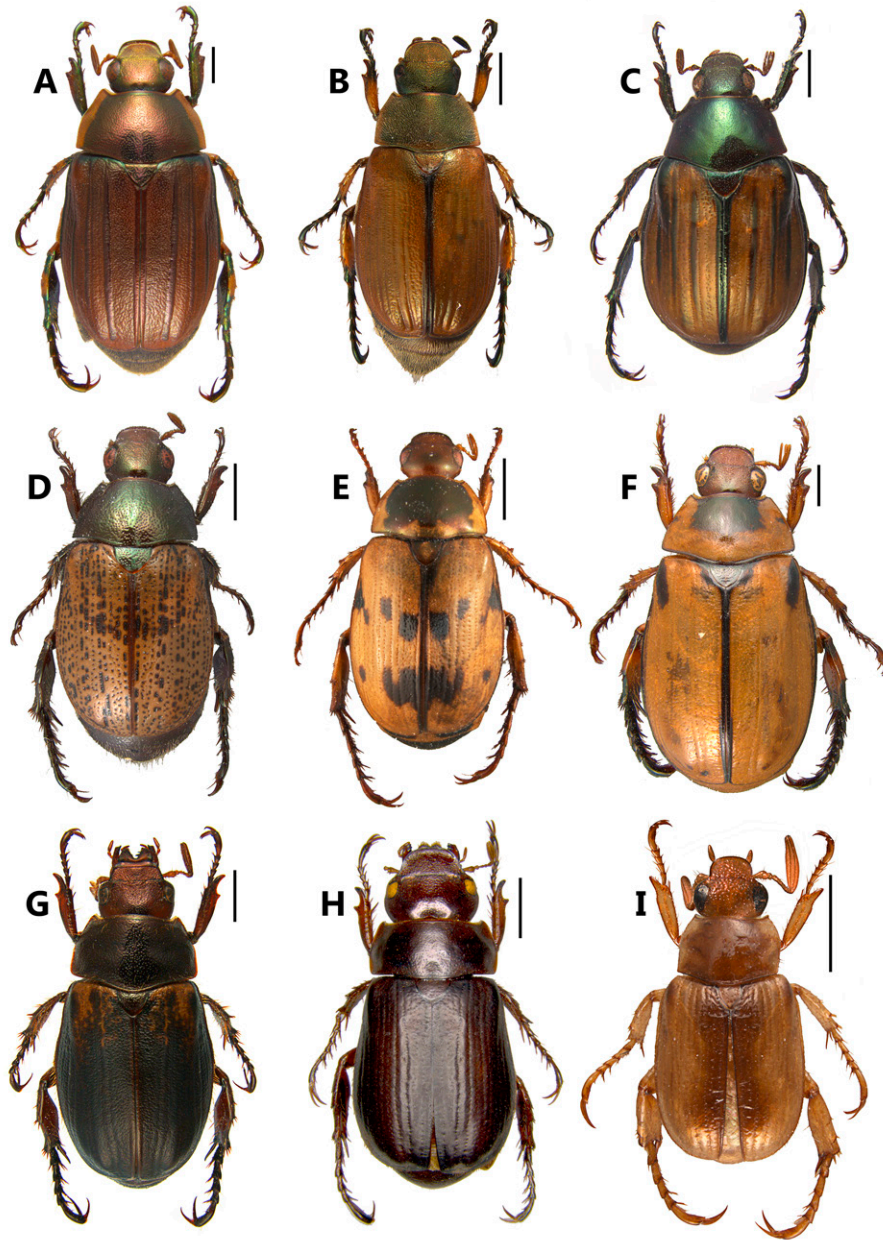


Figura 1. Hábito dorsal de los subgéneros de *Paranomala* Casey: A) *Paranomala* (*Paranomala*) Ramiréz-Ponce; B) *P. (Iuba)* Ramiréz-Ponce; C) *P. (Blattitia)* Ramiréz-Ponce; D) *P. (Tergustigma)* Ramiréz-Ponce; E) *P. (Macundina)* Ramiréz-Ponce; F) *P. (Forassidua)* Ramiréz-Ponce; G) *P. (Chelilabia)* Morón y Nogueira; H) *P. (Bucaphallanus)*; I) *P. (Pulvincola)* Ramiréz-Ponce.

Descripción

Paranomala (*Pulchrotes*) Ramiréz-Ponce, subgen. nov.

Figs. 2-5

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:39F4E06E-F3D7-4318-9724-F23A4A5346DF>

Especie tipo: *Paranomala doryphorina* (Bates, 1888: 234), aquí designada.

Longitud corporal 11.19-12.35 mm. Anchura máxima humeral 5.3-5.97 mm. Forma: ovada, robusta, pigidio oculto casi totalmente por élitros, dorso marcadamente convexo, glabro (figs. 2A, 3A, F, K). Coloración: base de tegumento castaño rojizo o cobrizo con reflejos iridescentes, excepto élitros. Élitros amarillos o amarillo-ocre con 3 máculas de color similar al resto del cuerpo; máculas y sutura elitral con contorno café oscuro. Mácula

humeral pequeña, suboval; mácula central amplia e irregular, angosta en márgenes externos y muy ancha cerca de sutura; mácula apical sobre callos apicales (figs. 2 A, 3A, F, K, 4 C, F, I). Cabeza: clipeo subtrapezoidal, margen externo ligeramente elevado, superficie densamente rugoso y punteado. Ojos prominentes. Sutura frontoclipeal completa, sinuada, ligeramente marcada. Frente con ligera depresión a cada lado, densa y profundamente punteada; puntos más anchos que en clipeo (fig. 4A, D, G). Piezas bucales: completamente desarrolladas. Labio más largo que ancho; prementón cóncavo, con borde externo ligeramente sinuado; mentón con escasas sedas erectas muy largas. Maxila con 6 dientes en galea; dientes curvos, largos y agudos; palpómero distal poco más largo que los precedentes juntos. Mandíbula con área incisiva tridentada. Labro grueso, amplia y sutilmente sinuado. Maza antenal más larga que el pedicelo y funículo juntos. Pronoto: subtrapezoidal, marcadamente convexo. Bordes laterales completamente elevados en toda su extensión. Borde posterior con margen completo. Superficie finamente punteada, puntos pequeños, separados por 3-7 diámetros de punto (fig. 4A, D, G). Escutelo: más ancho que largo, con puntuación más densa y profunda que en pronoto. Ápice redondeado. *Élitros*: marcadamente convexos (fig. 2A). Superficie brillante, con 12-15 estrías pobremente definidas por puntuación fina y superficial. Sutura elitral elevada en tercio distal. Callos apicales bien desarrollados (figs. 3 A, F, G, 4 C, F, I). Bordes laterales redondeados, con pequeñas sedas dispersas. Metaesternito: área intercoxal moderadamente ancha, con discreta proyección ligeramente puntiaguda. Superficie uniformemente setosa; sedas amarillentas delgadas, poco largas; región mesial glabra, ampliamente hendida longitudinalmente. *Abdomen*: ventritos de anchura similar, poco más angostos en área central. Superficie setosa hacia los lados; sedas cortas dispuestas en una hilera longitudinal. Pigidio: base oculta por los élitros, notablemente más ancho que largo; 2 hendiduras a cada lado, una cerca del ángulo basal lateral y otra preapical. Superficie densamente estrigulosa, glabra, excepto en margen externo y zona apical; sedas delgadas, largas, muy dispersas. Patas: protibia bidentada; denticulo distal ampliamente curvo. Espolón protibial corto. Protarsómeros 1-4 ligera y gradualmente más cortos y ensanchados. Cara dorsal con 2 sedas setiformes, las externas más gruesas y largas. Cara ventral con 4 sedas; la segunda interna espiniforme en tarsómeros 1 y 2; las 2 medias espiniformes en tarsómeros 3 y 4. Protarsómero 5 más corto que los precedentes juntos. Denticulo ventrobasal muy desarrollado, ancho, con quillas longitudinales. Mesotibias ensanchadas en la porción media y constreñidas preapicalmente. Cara externa con 2 quillas transversales con sedas espiniformes; quilla proximal corta, con 2-4 espinas;

quilla distal larga, con 9-11 espinas gruesas. Ápice con 9-11 espínulas cortas. Espolón interno tan largo como el primer mesotarso. Metatibias marcadamente ensanchadas en la porción media, constreñidas preapicalmente. Cara externa con 2 quillas transversales con sedas espiniformes; quilla proximal corta, con 1-5 espinas; quilla distal larga, con 10-12 espinas. Ápice con 11-14 espínulas cortas. Espolón interno ligeramente más largo que el primer mesotarso. Alas metatorácicas: Coloración ligeramente oscurecida en la mitad distal. Margen inferior con los lóbulos poco acentuados, celda yugal no reducida (fig. 2B). Genitalia masculina: tegmen con pieza basal larga (2 veces la longitud del tecto). Parámetros comprimidos verticalmente, muy largos (casi del doble que el tecto), distalmente convergentes, ligeramente ondulados (vista ventral), ampliamente curvos en dirección ventral (vista lateral). Lóbulo medio muy largo, subtriangular (vista ventral), con ápice ampliamente elevado (vista lateral) (fig. 3B-D, G-I, L-N). Endófalo notablemente esclerosado, con la base del ápice ancha y distalmente elongado, ápice agudo (fig. 2C).

Diagnosis. Color cobrizo brillante con reflejos iridiscentes; élitros amarillentos con 3 amplias manchas cobrizas delimitadas por contorno café oscuro; una pequeña mancha oval sobre el húmero; una amplia mancha media ensanchada hacia la sutura elitral; una moderada mancha transversal sobre el callo apical. Denticulo ventrobasal de protarsómero 5 muy desarrollado. Parámetros elongados, convergentes, curvos en dirección ventral; lóbulo medio muy largo, subtriangular, ápice curvo elevado.

Resumen taxonómico

Dimorfismo sexual. Hembras más grandes (12.9-13.5 mm). Presentan maza antenal ligeramente más corta, protibia y denticulos externos más gruesos, protarsómero 5 con denticulo ventrobasal poco desarrollado y ramus inferior de la uña interna no engrosado.

Distribución. El subgénero se distribuye en el sur de México (Chiapas, Oaxaca) sin sobrepasar el istmo de Tehuantepec, Guatemala y Honduras (fig. 5), en selvas tropicales y bosques nubosos establecidos entre los 1,250 y 1,700 m snm.

Etimología. El nombre *Pulchrotes* es una combinación del adjetivo latín “*pulchra*” (hermoso) y el adjetivo sustantivado “-otes”, que forma nombres abstractos indicando un carácter especial, “que es pulcro”, aludiendo a la especial belleza del patrón de color dorsal de este subgénero. El género del nombre es femenino por el adjetivo.

Historia natural. Se desconocen sus hábitos alimenticios y ciclo de vida. Todos los ejemplares fueron colectados a la luz.

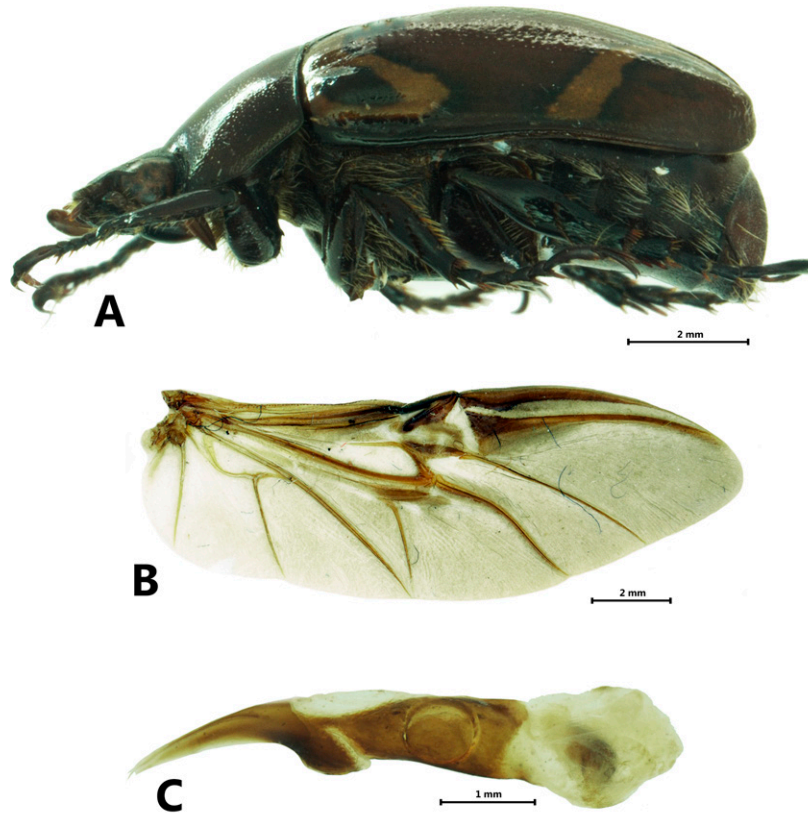


Figura 2. Morfología externa e interna de *Paranomala (Pulchrotes)*. a) Hábito lateral; B) ala derecha metatorácica; C) endófalo, vista lateral.

Especies incluidas. *Paranomala (Pulchrotes) doryphorina* (Bates), *Paranomala (Pulchrotes) chimalapensis* sp. nov., *Paranomala (Pulchrotes) hondurana* sp. nov.

Comentarios taxonómicos

Bates (1888) ubicó a *P. doryphorina* en una sección caracterizada por presentar mesoesternón amplio, con ápice un poco incrementado, aunque la agrupación resultó morfológicamente heterogénea. Dentro del mismo grupo describió a *P. chrysomelina* (Bates), mencionando

la similitud que guardan ambas especies. Sin embargo, Machatschke (1957) consideró a ambas especies como incertae sedis.

De acuerdo con el análisis filogenético de Ramírez-Ponce (2012), *Paranomala* es un clado heterogéneo de especies y géneros que se invalidaron, conformado a la fecha por 10 subgéneros. Sin embargo, los caracteres del subgénero *P. (Pulchrotes)* lo distinguen fácilmente del resto de la fauna, posicionado como el grupo hermano del resto de *Paranomala* Casey.

Clave taxonómica para determinar los machos del subgénero *Paranomala (Pulchrotes)*

- 1 Élitros con mácula central cuyo extremo superior sobrepasa el ápice del escutelo (figs. 3K, 4I); parámetros con ápice agudo y marcadamente curvos ventralmente en vista lateral (fig. 3 N); Honduras.....*P. (P.) hondurana* sp. nov.
- 1' Élitros con mácula central sin llegar al nivel del ápice del escutelo (fig. 3A, F); parámetros con ápice inferior redondeado y ligeramente curvos ventralmente en vista lateral (fig. 3D, I); Guatemala y México..... 2
- 2 Protarsómero 5 con ápice del denticulo ventrobasal subtruncado (fig. 3E); lóbulo medio con ápice abruptamente estrecho y espatulado (fig. 3C); Guatemala y México (Chiapas).....*P. (P.) doryphorina* (Bates)
- 2' Protarsómero 5 con denticulo ventrobasal agudo (fig. 3J); lóbulo medio con ápice agudo, estrechándose gradualmente desde su base (fig. 3H); México (Oaxaca).....*P. (P.) chimalapensis* sp. nov.

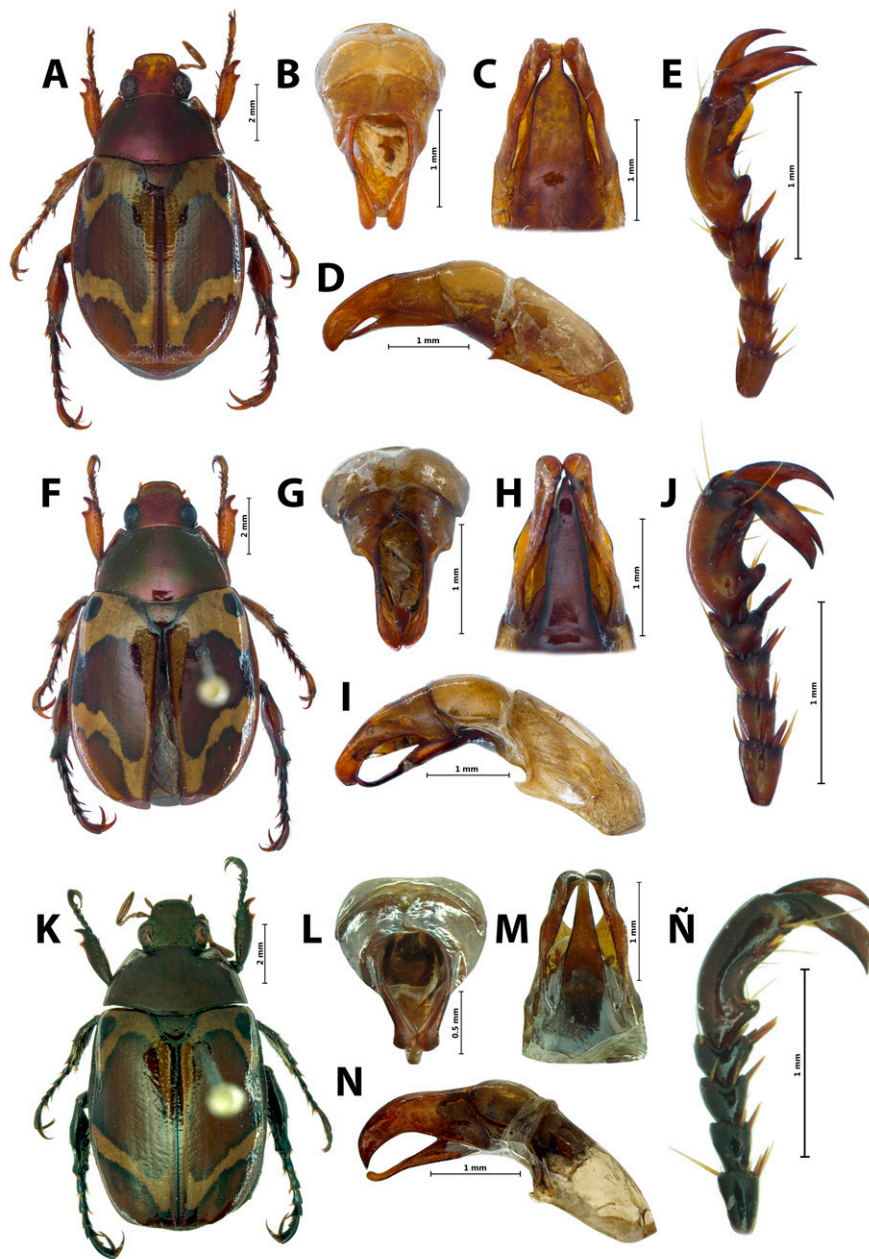


Figura 3. Caracteres diagnósticos de *Paranomala (Pulchrotes)*. Hábito dorsal, parámetros (vista caudal), lóbulo medio (vista ventral), edeago (vista lateral) y protarsómeros en: A-E) *P. (P.) doryphorina* Bates; F-J) *P. (P.) chimalapensis*; K-Ñ) *P. (Pulchrotes) hondurana*.

Paranomala (Pulchrotes) doryphorina (Bates, 1888: 234),
comb. nov.

Figs. 3A-E, 4 A-C

Anomala doryphorina Bates, 1888: 234

Redescripción

Longitud corporal 11.20-12.35 mm. Anchura máxima
humeral 5.3-5.50 mm. Coloración: base de tegumento

castaño rojizo o cobrizo con reflejos violáceos iridiscentes,
en pronoto (figs. 3A, 4A). Élitros amarillentos; mácula
humeral amplia, irregular, suboval; mácula central
de contorno irregular, sin alcanzar el nivel del ápice
escutelar; mácula apical sobre callos (fig. 3C), de borde
amplio en ápice (fig. 3B). Contorno de máculas poco
marcado (fig. 3C). Cabeza: clipeo subtrapezoidal, margen

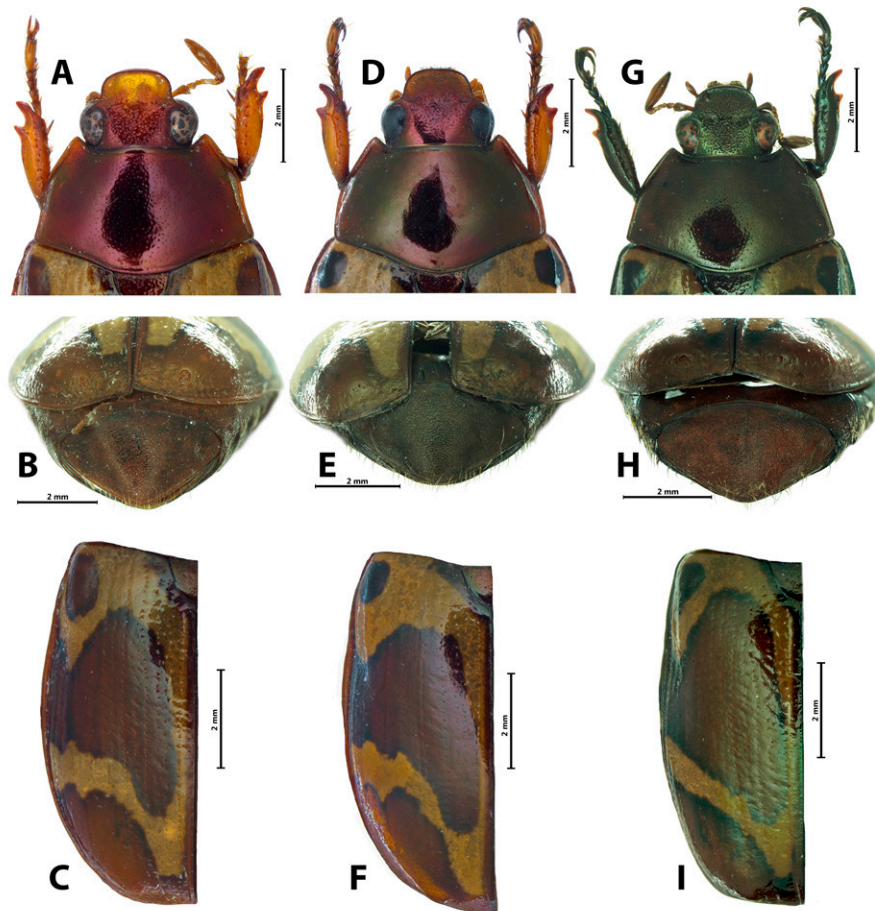


Figura 4. (A, D, G) Detalle del pronoto, cabeza y patas anteriores; (B, E, H) pigidio; (C, F, I) élitro en *Paranomala* (*Pulchrotres*) subgen. nov. A-C) *P. (Pulchrotres) doryphorina* Bates; D-F) *P. (Pulchrotres) chimalapensis*; G-I) *P. (Pulchrotres) hondurana*.

externo elevado, superficie rugoso-punteada, puntuación superficial. Sutura frontoclipeal aparentemente incompleta en el centro. Frente con una ligera depresión a cada lado, densamente punteada; puntos superficiales (fig. 3A). Maza antenal poco más larga que el pedicelo y funículo juntos. Pronoto: subtrapezoidal, poco convexo. Bordes laterales completamente elevados en toda su extensión, redondeados. Superficie punteada, puntos pequeños, separados por 3-6 diámetros de punto (figs. 2A, 3A). Escutelo: más ancho que largo, con puntuación ligeramente más grande que en pronoto. Ápice redondeado. Élitros: muy convexos, con 12 estrías débilmente definidas por puntuación muy fina y superficial. Bordes laterales redondeados, con pequeñas sedas dispersas. Epipleura redondeada hasta el tercer ventrito, ligeramente sinuada sobre la metacoxa. Metaesternito: área intercoxal moderadamente ancha, proyección discreta, ligeramente puntiaguda. Superficie uniformemente setosa; sedas amarillentas delgadas, poco

largas; región mesial glabra, hendida longitudinalmente. Abdomen: ventritos de longitud similar, poco más cortos en área central. Superficie fina y superficialmente punteada, excepto borde apical sin puntuación. Vestidura dispuesta como una hilera longitudinal en la mitad exterior; sedas cortas, no sobrepasando el borde del ventrito. Pigidio: superficie densamente imbricada, glabra, excepto en margen externo y zona apical; sedas delgadas, largas, dispersas (fig. 3B). Patas: protibia bidentada; denticulo distal ancho. Espolón protibial ligeramente alargado, alcanzando el borde interno de la protibia. Protarsómero 5 con el denticulo ventrobasal notable, con ápice subtruncado, tan ancho como largo en longitud. Uña protarsal interna con ramus superior de longitud similar al inferior, el inferior 2.5 veces más ancho que el superior (fig. 2E). Mesotibias con quilla transversal distal definida por 9 espinas gruesas. Ápice con 10 espinulas cortas. Espolones de similar longitud. Metatibia con quilla proximal definida por 5-6

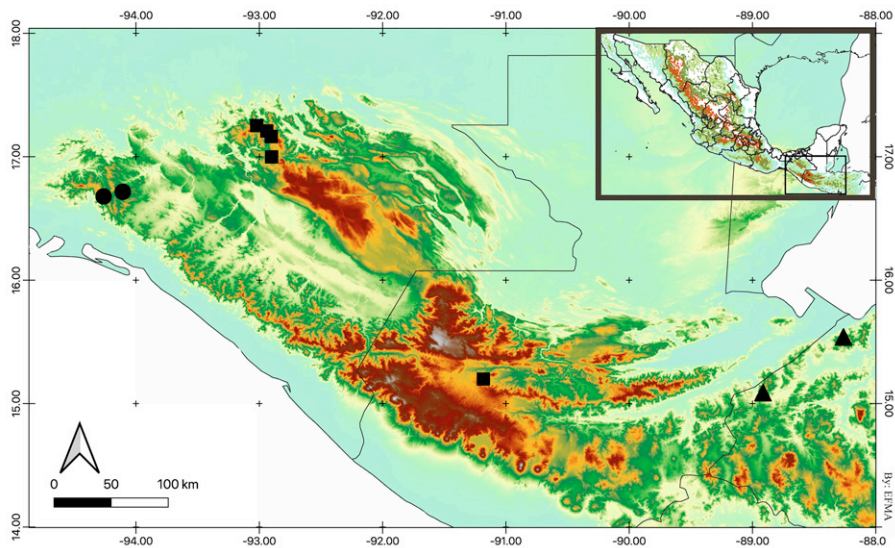


Figura 5. Distribución de las especies de *Paranomala* (*Pulchrotes*). *Paranomala* (*Pulchrotes*) *doryphorina* Bates (cuadros); *P. (Pulchrotes)* *chimalapensis* (círculos); *P. (Pulchrotes)* *hondurana* (triángulos).

espinas muy cortas, quilla distal definida por 10 espinas cortas. Ápice con 15 espinulas cortas. Espolón interno ligeramente más largo que el primer metatarsómero; el externo de longitud similar a la mitad del interno. Genitalia masculinos: Parámetros ligeramente curvos ventralmente, gradualmente más angostos hacia la mitad, mitad distal de anchura similar, ápice ampliamente redondeado. Lóbulo medio abruptamente delgado en la porción apical, espatulado (fig. 2B-D).

Diagnosis. Mácula elitral central sin llegar al nivel del escutelo. Protarsómero 5 con denticulo ventrobasal subtruncado. Parámetros ligeramente curvos ventralmente y lóbulo medio abruptamente estrecho preapicalmente, ápice espatulado.

Resumen taxonómico

Material examinado. Ordinario: a) “Chiapas: Bochil. 21-V-79”, b) Alt. 1,720 m. Luz: u. v. R. Terrón, col.”, c) “M. A. Morón R., det. *Anomala doryphorina* Bates” (2♂♂, 7♀♀: ARPC, DJCC, EMAC, IEXA, LLDC).

Dimorfismo sexual. Similar al macho con las siguientes excepciones: Longitud 12.9-13.5 mm. Maza antenal un poco más corta; abdomen un poco más convexo, con el borde externo de la placa anal entero; protibia con el denticulo apical notablemente ancho y con ápice redondeado; protarsómero 1 más largo que el segundo, tercero o cuarto; denticulo ventrobasal del protarsómero 4 muy reducido; uña interna protarsal delgada, con el ramus superior poco más delgado que el basal.

Variación. Existe ligera variación en la densidad de puntuación de la cabeza. Los contornos de la mácula elitral media son diferentes pero el patrón de manchas es constante.

Etimología. En la descripción de la especie, Bates (1888) menciona la similitud que guarda con el género *Doryphora* (Say), ahora *Leptinotarsa* Say (Chrysomelidae), con el sufijo diminutivo -ina, frecuentemente usado para indicar géneros con una menor talla.

Distribución. *Paranomala* (*P.*) *doryphorina* se distribuye en Vera Paz, Guatemala (Panimá) (Bates, 1888) y el centro y norte del estado de Chiapas, México (Bochil, Rincón Chamula, Solistahuacán, Tapilula) (GBIF, 2023; Morón et al., 1997), en comunidades con vegetación de bosque de coníferas y bosque mesófilo de montaña establecidos entre los 1,400 y 1,700 m snm. Estas localidades están situadas en la región terrestre prioritaria para la conservación denominada Bosques Mesófilos de los Altos de Chiapas (RTP-139), caracterizado por los bosques mesófilos más húmedos de México, pero con serios problemas de fragmentación del hábitat (Arriaga et al., 2000). A reserva de revisar a detalle muestras entre Chiapas (México) y Guatemala, esta es la especie con la distribución geográfica más amplia (fig. 5).

Fenología. Todos los ejemplares fueron colectados en mayo.

Historia natural. Se desconoce su ciclo de vida y preferencias alimenticias. Todos los ejemplares fueron atraídos a trampas de luz.

Comentarios taxonómicos

Paranomala (P.) doryphorina presenta mayor parecido con *P. (P.) chimalapensis* sp. nov., además de tener distribuciones más cercanas. Ambas especies son similares en la presencia de reflejos metálicos del pronoto, el tamaño de la puntuación y la forma general de las máculas elitrales, sin embargo, se separan fácilmente por la configuración de las quillas metatibiales, el tamaño del denticulo basoventral del quinto tarsómero y la genitalia.

Paranomala (Pulchrotres) chimalapensis sp. nov.

Figs. 3 F-J, 4 D-F

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:984116F7-5CE9-4440-97FA-0D17144BCA7D>

Holotipo (♂; IEXA). Longitud 11.65 mm; anchura 6 mm. Coloración: base de tegumento castaño cobrizo con reflejos violáceos y azul-verdosos iridiscentes en pronoto (figs. 3F, 4D). Élitros amarillentos; mácula humeral moderada, suboval, definida; mácula central de contorno irregular, sin alcanzar el nivel del ápice escutelar; mácula apical sobre callos (fig. 3F, 4F), de borde poco ancho en ápice (fig. 4E). Contorno de máculas obscuro, bien definido. Cabeza: clipeo subtrapezoidal, disco convexo, margen externo marcadamente elevado, superficie densamente rugoso y punteado, puntuación profunda. Sutura frontoclipeal aparentemente incompleta en el centro. Frente con una ligera depresión a cada lado, punteado; puntos amplios dispersos hacia la base (fig. 4D). Maza antenal poco más larga que el pedicelo y funículo juntos. Pronoto: subtrapezoidal, poco convexo. Bordes laterales completamente elevados en toda su extensión, ligeramente angulados. Superficie finamente punteada, puntos muy pequeños, separados por 3-7 diámetros de punto (figs. 3F, 4D). Escutelo: más ancho que largo, con puntuación más amplia que en pronoto. Ápice redondeado. Élitros: poco convexos, con 12 estrías casi imperceptibles, definidas por puntuación muy fina y muy superficial. Bordes laterales con pequeñas sedas dispersas. Epipleura redondeada hasta el cuarto ventrito, marcadamente sinuada sobre la metacoxa. Metaesternito: área intercoxal moderadamente ancha, proyección discreta, ligeramente puntiaguda. Superficie uniformemente setosa; sedas amarillentas delgadas, poco largas; región mesial glabra, hendida longitudinalmente. Abdomen: ventritos de longitud similar, poco más cortos en área central. Superficie fina y superficialmente punteada. Vestidura dispuesta como una hilera longitudinal en la mitad exterior; sedas cortas, no mayores al borde del ventrito. *Pigídio*: superficie densamente imbricada, glabra, excepto en margen externo y zona apical; sedas delgadas, largas, dispersas (fig. 4E). Patas: protibia bidentada; denticulo distal poco ancho. Espolón protibial corto, no

alcanzando el borde interno de la protibia. Protarsómero 5 con el denticulo ventrobasal curvo, muy desarrollado, con ápice agudo, estrechándose desde su porción media, más largo que ancho en longitud. Uña protarsal interna con ramus superior más corto que el inferior, el inferior 3 veces más ancho el superior (fig. 3J). Mesotibias con quilla transversal distal definida por 10 espinas gruesas. Ápice con 9 espínulas medianas. Espolón externo más corto. Metatibia con quilla proximal ausente o corta, solo presente de 1 a 3 espínulas cortas, quilla distal definida por 10-11 espinas cortas. Ápice con 13 espínulas cortas. Espolón interno tan largo como el primer metatarsómero; el externo de longitud similar a la mitad del interno. Genitalia masculinos: Parámetros marcadamente curvos ventralmente, notablemente más angostos próximo a la base y ligeramente más anchos gradualmente en la mitad distal, ápice ampliamente redondeado, con un denticulo ventral. Lóbulo medio gradualmente más angosto, ápice agudo (fig. 3G-I).

Diagnosis. Mácula elitral central sin llegar al nivel del escutelo. Protarsómero 5 con denticulo ventrobasal agudo. Parámetros ligeramente curvos ventralmente y lóbulo medio gradualmente estrecho hacia el ápice.

Resumen taxonómico

Material examinado. Holotipo (♂; IEXA): a) "Mex. Oaxaca, Chimalapas, Sn Antonio. El Gringo. T. Luz. Mesófilo 1,600 m. 16/vii/2018. 16.6786° N, -94.2627° O. Ramírez-Ponce et al. cols", b) "*Paranomala chimalapensis* Holotipo ♂ Ramírez-Ponce et al., 2023" (etiqueta roja, mecanografiada). Paratipos (3♂♂, 4♀♀: ARPC, DJCC, EMAC, IEXA, LLDC). Mismos datos del holotipo, excepto: b) "*Paranomala chimalapensis* Paratipo Ramírez-Ponce et al., 2023" (1♂, 3♀♀, etiqueta amarilla, mecanografiada); a) "México: Oaxaca, San Miguel Chimalapa, Benito Juárez, El Puerto, 6-VI-2013, Alt. 1,250 m, Tr. Luz, 16.7159° N, -94.1076° O, L. Delgado y E. Mora cols" (1♂); a) "México: Oaxaca, San Miguel Chimalapa, San Antonio, El Gringo, 7-VI-2013", b) "Luz, 1,600 m, 16.6786° N, -94.2627° O, Bosque mesófilo de montaña, E. Mora, L. Delgado cols" (1♂, 1♀).

Dimorfismo sexual. Similar al macho con las siguientes excepciones: Longitud 12.9-13.5 mm; anchura 6.1-6.17. Maza antenal ligeramente más corta; abdomen un poco más convexo, con el borde externo de la placa anal entero; protibia con denticulo apical más curvo y más ancho, marcadamente redondeado; protarsómeros 1 más largo que los 3 protarsómeros subsecuentes; denticulo ventrobasal del protarsómero 5 muy reducido; uña interna protarsal delgada, con el ramus superior poco más delgado que el basal.

Variación. Longitud 11.50-11.78 mm; anchura 6.15-6.55 mm. Los contornos de las máculas elitrales muestran amplia variación, pero el patrón general de las 3 manchas es constante.

Etimología. El epíteto específico alude a la región de Chimalapas, Oaxaca, de donde procede esta especie.

Distribución. Solo se conoce de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, una extensa área de bosques y selvas poco exploradas con alto grado de conservación y endemismo. Es considerada como una región terrestre prioritaria para la conservación por presentar las masas forestales con mayor extensión de Mesoamérica y refugio Pleistocénico, con gran diversidad y endemismos (Arriaga et al., 2000; Mora-Aguilar y Delgado, 2019). La serie tipo fue colectada en bosques húmedos de pino-encino-liquidámbar y mesófilo de montaña establecidos entre los 1,250 y 1,600 m snm. (fig. 5).

Fenología. Todos los ejemplares fueron colectados en julio.

Historia natural. Se desconoce su ciclo de vida y preferencias alimenticias. Todos los ejemplares fueron atraídos a trampas de luz.

Comentarios taxonómicos

Paranomala (P.) chimalapensis sp. nov., presentan mayor similitud en caracteres somáticos y de distribución con *P. (P.) doryphorina* (ver comentarios taxonómicos de esta última). Sin embargo, los genitalia presentan parámetros similares a *P. (P.) doryphorina* y el lóbulo medio a *P. (P.) hondurana* sp. nov., diferenciándose en el ápice de ambas estructuras.

Paranomala (Pulchrotes) hondurana sp. nov.

Figs. 2 A, 3 K-Ñ, 4 G-I

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:9D3E2058-19C1-4487-9695-04AF5B3D6963>

Holotipo (♂; IEXA). Longitud 11.20 mm; anchura 5.65 mm. Coloración: base de tegumento café oscuro brillante (figs. 3K, 4G). Élitros ocre; mácula humeral moderada, suboval aguda distalmente; mácula central amplia de contorno poco irregular, pasando el nivel del ápice escutelar; mácula apical sobre callos (fig. 4I), de borde ancho en ápice (fig. 4H). Máculas central y apicales contiguas (fig. 4I). Contorno de máculas obscuro, grueso y bien definido. Cabeza: clipeo subtrapezoidal, disco convexo, margen externo moderadamente elevado, superficie densamente rugoso-punteado, puntuación muy profunda. Sutura frontoclipeal ligeramente definida en el centro. Frente con una ligera depresión a cada lado, densamente punteado y rugoso; puntos amplios (figs. 4G). Maza antenal poco más larga que el pedicelo y funículo juntos. Pronoto: subtrapezoidal, marcadamente convexo.

Bordes laterales completamente elevados en toda su extensión, ligeramente angulados. Superficie finamente punteada, puntos muy pequeños, separados por 5-6 diámetros de punto (figs. 3K, 4G). Escutelo: más ancho que largo, con puntuación más amplia que en pronoto. Ápice redondeado. Élitros: muy convexos, con 12 estrias muy discretas, definidas por puntuación muy fina y muy superficial (fig. 4I). Bordes laterales con pequeñas sedas dispersas. Epipleura redondeada hasta la curvatura apical, poco sinuada sobre la metacoxa. Metaesternito: área intercoxal moderadamente ancha, proyección discreta, ligeramente puntiaguda. Superficie uniformemente setosa; sedas amarillentas delgadas, poco largas; región mesial glabra, con hendidura longitudinal profunda. Abdomen: ventritos de longitud similar, poco más cortos en área central. Superficie densamente punteada, puntos finos y algo profundos. Vestidura dispuesta como una hilera longitudinal en la mitad exterior; sedas poco largas, superando el borde del ventrito. Pigidio: superficie densamente coliculado, glabra excepto en margen externo y zona apical; sedas delgadas, largas, dispersas (fig. 4H). Patas: protibia bidentada; denticulo distal curvo, delgado y agudo. Espolón protibial corto, no alcanzando el borde interno de la protibia. Protarsómero 5 con el denticulo ventrobasal muy desarrollado, con ápice transversalmente truncado. Uña protarsal interna con ramus superior más corto que el inferior, el inferior 3 veces más ancho el superior (fig. 3Ñ). Mesotibias con quilla transversal distal definida por 8 espinas gruesas. Ápice con 11 espinulas largas. Espolones de similar longitud. Metatibia con quilla proximal ausente, solo presente 1 o 2 espinulas cortas, quilla distal definida por 10-11 espinas cortas. Ápice con 14 espinulas medianas. Espolón interno tan largo como el primer metatarsómero; el externo ligeramente mayor a la mitad del interno. Genitalia masculinos: parámetros notablemente curvos ventralmente, gradualmente más angostos distalmente, ápice agudo en vista lateral, lóbulo medio gradualmente más angosto hacia el ápice redondeado (fig. 3L-N).

Diagnosis. Mácula elitral central por arriba del nivel del ápice de escutelo. Mácula central y apical contiguas. Parámetros con ápice redondeado (vista caudal), marcadamente curvos ventralmente, agudos (vista lateral). Lóbulo medio gradualmente angosto hacia el ápice.

Resumen taxonómico

Material examinado. Holotipo (♂; IEXA): a) "Honduras: Cortes, PN Cusuco. 1,500 m. VII-94. 15.541, -88.263. Curoe col."; b) "*Paranomala hondurana* holotipo ♂ Ramírez-Ponce et al., 2023" (etiqueta roja, mecanografiada)." Paratipos (2♂♂, 4♀♀: ARPC, DJCC, IEXA): Mismos datos del holotipo, excepto: b)

“*Paranomala hondurana* Ramírez-Ponce et al., 2023 paratipo” (2♂♂) (etiqueta amarilla, mecanografiada); a) “Honduras: Cortes, Cusuco 1,500 m. 1-10/VII/94 luz hg, bosque secundario pino-liquidambar”, b) “15.541-88.263”, c) “*Paranomala hondurana* Ramírez-Ponce et al., 2023 paratipo” (1♀) (etiqueta amarilla, mecanografiada); a) “Honduras: Cortes, Cusuco. Camp. visitantes, 1,500 m 25 vi 94. Curoe col”, b) “15.541-88.263”, c) “*Paranomala hondurana* Ramírez-Ponce et al., 2023 paratipo” (2♀) (etiqueta amarilla, mecanografiada); a) “Honduras, Copán, Quebrada Grande, El Cangrejal 1,500 m. 19 VII 95 D. Curoe”, b) “15.089-88.915”, c) “*Paranomala hondurana* Ramírez-Ponce et al., 2023 Paratipo” (1♀) (etiqueta amarilla, mecanografiada).

Dimorfismo sexual. Similar al macho con las siguientes excepciones: Longitud 11.30-12.50 mm. Maza antenal ligeramente más corta; abdomen un poco más convexo, con el borde externo de la placa anal entero; protibia con el denticulo apical más curvo y más ancho, marcadamente redondeado; protarsómero 1 más largo que los 3 protarsómeros subsecuentes; denticulo ventrobasal del protarsómero 5 muy reducido; uña interna protarsal delgada, con el ramus superior poco más delgado que el basal.

Variación. Longitud 11.1-12.5 mm; anchura 5.6-5.97 mm. Los contornos de las máculas elitrales muestran variación, pero el patrón general de las 3 manchas es constante, con los contornos bien definidos.

Etimología. El epíteto específico alude al país de procedencia de la especie, Honduras.

Distribución. *P. (P.) hondurana* solo se conoce de la sierra del Merendón, Honduras, donde se ha colectado en el PN Cusuco (Depto. de Cortés) y el PN Cerro Azul (Depto. de Copán). Su hábitat es bosque mesófilo de montaña alrededor de los 1,500 m snm (fig. 5).

Fenología. La serie tipo fue colectada en junio (2) y julio (5).

Historia natural. Se desconoce su ciclo de vida y preferencias alimenticias. Todos los ejemplares fueron atraídos a trampas de luz.

Comentarios taxonómicos

Paranomala (P.) hondurana sp. nov., presentan mayor similitud en caracteres somáticos y de distribución con *P. (P.) doryphorina* (ver comentarios taxonómicos de esta última).

Discusión

En diferentes trabajos que tratan la taxonomía supraespecífica de Anomalini, *P. doryphorina* (Bates), la especie nominal del subgénero *Pulchrotes*, ha sido clasificada en conjuntos heterogéneos, principalmente por

la anchura intercoxal del mesoesternón (Bates, 1888), por distribución geográfica (Ohaus, 1918) o bien, en posición incierta (Machatschke, 1957), incluso con aproximaciones filogenéticas (Ramírez-Ponce, 2012).

Bates (1888) precisa la similitud que existe entre *P. doryphorina* y *P. chrysomelina*, sin embargo, la principal similitud se observa en los patrones de las máculas de los élitros, aunque existen diferencias morfológicas fuertes tanto en el resto de los caracteres somáticos como sexuales. Por ejemplo, en *P. chrysomelina*, la superficie del pronoto es muy irregular y con sedas gruesas erectas (vs. pronoto uniforme y glabro en las especies de *P. [Pulchrotes]*), además del aedeagus con los parámeros simples (vs. parámeros y lóbulo medio muy largos y complejos en *P. [Pulchrotes]*).

Existe cierta similitud general en la estructura del genital del macho entre *P. (Pulchrotes)* y algunas especies de Centro y Sudamérica, como en el caso de *P. sulcans* (Bates) (una especie sin manchas, unicolor), principalmente en la forma y disposición de los parámeros, así como del lóbulo medio elongado; sin embargo, la combinación del resto de los caracteres somáticos son diferentes, por ejemplo, la figura convexa, el tamaño del denticulo del quinto protarsómero, las estrías elitrales finamente marcadas, el patrón de máculas, entre otros. Por el momento, es difícil emitir una hipótesis sobre la afinidad del subgénero *Pulchrotes* debido a su morfología inusual y a la falta de evidencia filogenética.

Respecto a la distribución de *P. (Pulchrotes)*, diversos grupos taxonómicos muestran que Los Chimalapas, además de ser el hotspot más diverso de Mesoamérica (Aguilar-López et al., 2016; Lira-Torres et al., 2012; Moctezuma, 2021; Olguín-Monroy et al., 2008; Peterson et al., 2003; Santos-Moreno et al., 2019), también se considera como un refugio durante las oscilaciones climáticas en el Pleistoceno (Arriaga et al., 2000; Pérez-Farrera et al., 2016; Wendt, 1987), separando poblaciones de diversas especies, y promoviendo una alta diversificación y elevado número de endemismos. Solo para el caso de los coleópteros Scarabaeoidea, se han documentado cerca de 20 especies exclusivas de la región (Mora-Aguilar y Delgado, 2019). Por su extensión y nivel de conservación, la región de Los Chimalapas representa un área prioritaria para su conservación y estudio.

Agradecimientos

Este trabajo fue apoyado por UNAM-PAPIIT IN208121. Expresamos nuestro agradecimiento a las autoridades de la comunidad de San Antonio por el permiso y apoyo logístico en el trabajo de campo. Se agradece el apoyo de Roberto Arce (INECOL) para el procesamiento de muestras.

Referencias

- Aguilar-López, J. L., Pineda, E., Luría-Manzano, R. y Canseco-Márquez, L. (2016). Species diversity, distribution, and conservation status in a Mesoamerican region: Amphibians of the Uxpanapa-Chimalapas region, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 9, 1–16.
- Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E. (coordinadores). (2000). Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México. Recuperado el 03 de mayo de 2023 de: <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/Tsureste.html>
- Bates, H. W. (1888). Pectinicornia and Lamellicornia, Family Rutelidae. En F. D. Godman y O. Salvin (Eds.), *Biología Centrali-Americana. Insecta Coleoptera Vol. II, part 2* (pp. 216–413). Londres: Taylor and Francis.
- Casey, T. L. (1915). *A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoniinae*. Memoirs on the Coleoptera. Lancaster, PA: The New Era Printing Company.
- D’Hotman, D. y Scholtz, C. H. (1990). Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in Scarabaeoidea. *Entomology Memoirs*, 77, 1–51.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). (2023). Occurrence download: *Anomala doryphorina* Bates, 1888. The Global Biodiversity Information Facility. Recuperado el 20 de abril de 2023 de: <https://www.gbif.org/species/5989067>
- Harris, R. A. (1979). A glossary of surface sculpturing. *Occasional Papers in Entomology*, 28, 1–31.
- Lira-Torres, I., Galindo-Leal, C. y Briones-Salas, M. (2012). Mamíferos de la selva Zoque, México: riqueza, uso y conservación. *Revista de Biología Tropical*, 60, 781–797.
- Machatschke, J. W. (1957). Rutelinae II. Tribus Anomalini. Genera Insectorum. P Wytzman, 199b: 1-219. Bélgica.
- Moctezuma, V. (2021). Spatial autocorrelation in a Mexican dung beetle ensemble: implications for biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*, 125, 107548. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107548>
- Mora-Aguilar, E. F. y Delgado, L. (2019). A new species of *Canthidium* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from the endemic biota of Los Chimalapas, Oaxaca, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 73, 1067–1074. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-73.4.1067>
- Morón, M. A. y Ramírez-Ponce, A. (2012). Mesoamerican genera of Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae): a brief review. *Trends in Entomology*, 8, 97–114.
- Morón, M. A., Ratcliffe, B. C. y Deloya, C. (1997). *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I Familia Melolonthidae*. Ciudad de México: Sociedad Mexicana de Entomología A.C./ CONABIO.
- NASA (National Aeronautics and Space Administration). (2022). Shuttle Radar Topography Mission. The Mission to Map the World. Jet Propulsion Laboratory. California Institute of Technology. USA Government. Recuperado el 10 de mayo de 2023 de: <http://www2.jpl.nasa.gov>
- Ohaus, F. (1918). Scarabaeidae: Euchirinae, Phaenomerinae, Rutelinae. En Schenkling (Ed.), *Coleopterorum Catalogus* (20: 1–241). Berlín: W. Junk.
- Olguín-Monroy, H. C., León-Paniagua, L., Samper-Palacios, U. M. y Sánchez-Cordero, V. (2008). Mastofauna de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. En C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (Eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México. Publicaciones especiales, Vol. II* (pp. 165–216). Ciudad de México: Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Pérez-Farrera, M. A., Espinosa-Jiménez, J. A., López, A., Gómez-Domínguez, H. y Gordillo-Ruiz, M. C. (2016). Flora y vegetación de la selva Zoque de Chiapas. En Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (Ed.), *Ecoregión Zoque: retos y oportunidades ante el cambio climático* (pp. 52–76). Chiapas: Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural.
- Peterson, A. T., Navarro-Sigüenza, A. G., Hernández-Baños, B. E., Escalona-Segura, G., Rebón-Gallardo, F., Rodríguez-Ayala, E. et al. (2003). The Chimalapas Region, Oaxaca, Mexico: a high-priority region for bird conservation in Mesoamerica. *Bird Conservation International*, 13, 227–253. <https://doi.org/10.1017/S0959270903003186>
- QGIS Development Team. (2018). QGIS geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. Recuperado el 11 de mayo de 2023 de: <https://www.qgis.org/en/site/>
- Ramírez-Ponce, A. (2012). *Sistemática supraespecífica del género Paranomala Casey en el Norte y Centroamérica (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae: Anomalini)* (Tesis doctoral). Instituto de Ecología-Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Ramírez-Ponce, A. (2015). *Moroniella*, un nuevo género americano de Anomalini (Coleoptera: Melolonthidae). *Dugesiana*, 22, 261–266. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v22i2.4742>
- Ramírez-Ponce, A. y Morón M. A. (2009). Relaciones filogenéticas del género *Anomala* (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 357–394. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.002.610>
- Ramírez-Ponce, A. y Morón, M. A. (2012a). Revision of the genus *Pachystethus* Blanchard with description of three new species from Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Anomalini). *Zootaxa*, 3394, 1–24. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3394.1.1>
- Ramírez-Ponce, A. y Morón, M. A. (2012b). Revision of *Bucaphallanus*, a new subgenus of *Paranomala* (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae, Anomalini) with description of six new species from Mexico. *Annals of the Entomological Society of America*, 105, 781–803. <https://doi.org/10.1603/ANI2048>

- Santos-Moreno, A., Pérez-Irineo, G., y Ventura-Cristóbal, E. (2019). Diversity of understory birds in a perennial tropical forest at Los Chimalapas, Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 131, 606–614. <https://doi.org/10.1676/18-182>
- Wendt, T. (1987). Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: evidencia de refugios florísticos cenozoicos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 58, 29–54.
- Wheeler, Q. D. y Platnick, N. I. (2000). The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). En Q. D. Wheeler y R. Meier (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate* (pp. 55–69). Nueva York: Columbia University Press.