

Composición y análisis morfométrico del género *Canthon* en localidades de Santander y el sur de
Bolívar

Andrés Felipe Ordoñez Casadiego

Trabajo de Grado para optar al título de Biólogo

Director

Daniel Rafael Miranda Esquivel

Doctor en Ciencias Naturales

Codirectora

Juliette Cristina Gualdrón Díaz

Maestría en Biología de Agentes Infecciosos y Parasitarios

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias Básicas

Escuela de Biología

Bucaramanga

2020

Dedicatoria

Este trabajo viene dedicado para todas aquellas personas que apoyaron el desarrollo de este trabajo de grado y a mi formación como Biólogo.

Tabla de Contenido

Introducción	11
1. Objetivos	13
2. Marco teórico	14
2.1. Los escarabajos coprófagos	14
2.2. El género <i>Canthon</i>	15
2.3. Estudios en Scarabaeinae	16
2.4. Morfometría y sus aplicaciones	17
3. Metodología	19
3.1. Obtención de los datos	19
3.2. Análisis de composición	20
3.3. Selección de las estructuras y fotografía	20
3.4. Análisis morfométrico	21
3.4.1. Morfometría geométrica	21
3.4.2. Morfometría tradicional	22
3.4.3. Evaluación de los criterios de agrupamiento	22
3.4.4. Medidas de disparidad morfológica y correlación espacial	25

4. Resultados	25
4.1. Composición de especies	25
4.2. Análisis morfométrico	26
4.2.1. Disparidad morfológica y correlación espacial	34
5. Discusión	34
6. Conclusión	40
Referencias Bibliográficas	40

Lista de Figuras

Figura 1.	Mapa de los municipios de muestreo	20
Figura 2.	Estructuras medidas con MG e identidad de landmarks	23
Figura 3.	Estructuras medidas con MT	24
Figura 4.	Análisis de interpolación y extrapolación del muestreo dados los municipios	27
Figura 5.	Agrupamiento (UPGMA) de los sitios de muestreo usando la distancia de Jaccard	27
Figura 6.	Análisis morfométrico de la cabeza	29
Figura 7.	Análisis con MG de las partes de la cabeza: clipeo, genas y ojos	30
Figura 8.	Análisis morfométrico de la protibia	31
Figura 9.	Análisis morfométrico del metaesternito	32
Figura 10.	Análisis morfométrico del pronoto	33

Lista de Tablas

Tabla 1.	Esfuerzo de muestreo en las localidades	21
Tabla 2.	Abundancia de los individuos utilizados	26
Tabla 3.	Resumen de los análisis de PCA	28
Tabla 4.	Resumen de los resultados de diferencias en disparidad y variación de Procrustes en localidades	35
Tabla 5.	Resumen del resultado de diferencia de disparidad y variación de Procrustes en municipios	36

Resumen

Título: Composición y análisis morfométrico del género *Canthon* en localidades de Santander y el sur de Bolívar *

Autor: Andrés Felipe Ordoñez Casadiego **

Palabras Clave: Morfometría Geométrica, Morfometría Tradicional, *Canthon*, Santander, Sur de Bolívar

Descripción: La diversidad biológica se ha medido tradicionalmente con índices ecológicos, los cuales cubren cierta variación de la diversidad de especies en los sitios. La variación morfométrica es un alternativa a estas medidas tradicionales de diversidad, haciendo énfasis en la variación de las formas de los individuos presentes en los sitios. El objetivo de este trabajo fue evaluar la diversidad de las especies de *Canthon* en siete localidades de Santander y el sur de Bolívar, correspondientes a los sitios de expedición de los proyectos “SantanderBio” y “BioReto”. Por medio de análisis con morfometría geométrica 2D y tradicional, evaluamos el agrupamiento de 236 individuos clasificados en siete morfotipos, empleando cuatro estructuras morfológicas externas, y estimamos la diversidad morfométrica y composición de especies para cada localidad. Encontramos que el agrupamiento de los individuos obedece a su identidad taxonómica y no a su distribución, adicionalmente, la cabeza y protibia fueron las estructuras que reconocieron a la mayoría de los morfotipos. La composición fue diferente entre los sitios, con morfotipos únicos y de distribución restringida. Además, hayamos concordancia entre los índices de riqueza y los de diversidad morfométrica, donde los sitios con mayor riqueza poseen mayor diversidad morfométrica.

* Trabajo de grado

** Facultad de Ciencias Básicas. Escuela de Biología. Director: Daniel Rafael Miranda Esquivel, Doctor en Ciencias Naturales. Co-director: Juliette Cristina Gualdrón Díaz, Maestría en Biología de Agentes Infecciosos y Parasitarios

Abstract

Title: Composition and morphometric analysis of *Canthon* genus in Santander and south of Bolívar localities *

Author: Andrés Felipe Ordoñez Casadiego **

Keywords: Traditional morphometric, Geometrical morphometric, *Canthon*, Santander, South of Bolívar

Description: Diversity has traditionally been measured with ecological indices, these cover certain attributes of the sites. Morphometric variation is an alternative to these traditional measures of diversity, emphasizing the variation in the shapes of the individuals present at the sites. The objective of this work was to evaluate the diversity of the *Canthon* species in seven locations in Santander and south of Bolívar, corresponding to the expedition sites of the “SantanderBio” and “BioReto” projects. Through analysis with 2D geometric and traditional morphometry, we evaluated the grouping of 236 individuals classified into seven morphotypes, using four external morphological structures, and estimated morphometric diversity and species composition for each locality. We found that the grouping of the individuals obeys to their taxonomic identity and not to their distribution; additionally, the head and front tibiae were the structures that recognized the most of the morphotypes. The composition was different between the sites, with unique morphotypes and restricted distribution. In addition, our results suggest an agreement between the indices of richness and the morphometric diversity, where the sites with the highest richness have the highest morphometric diversity.

* Bachelor thesis

** Facultad de Ciencias Básicas. Escuela de Biología. Director: Daniel Rafael Miranda Esquivel, Doctor en Ciencias Naturales. Co-director: Juliette Cristina Gualdrón Díaz, Maestría en Biología de Agentes Infecciosos y Parasitarios

Introducción

El orden Coleoptera, tradicionalmente conocidos como escarabajos, son un grupo de gran interés para la biología, dado que es uno de los órdenes más diversos y que han logrado colonizar diferentes ambientes y nichos alimenticios (Bouchard et al., 2009). Dentro de este orden, algunos grupos son indicadores de factores ambientales como disponibilidad de recursos, calidad de suelo y presiones ecológicas, entre otros (Chown y Gaston, 2010). La subfamilia Scarabaeinae, conocidos como escarabajos peloteros o coprófagos, se utilizan para inferir la calidad de ambientes, suelos, y presencia de mamíferos y otros vertebrados (Halffter, 1991; Nichols et al., 2008). Estos estudios son realizados bajo un enfoque ecológico, siendo los índices de diversidad el componente base para la comparación de ambientes (Nunes et al., 2016; Frank et al., 2018; Muhirwa et al., 2018). Sin embargo, existen otras maneras de cuantificar la diversidad, como la variación morfológica que presentan los individuos, esta variación es un reflejo de presiones ambientales, diferenciación de poblaciones e incluso procesos evolutivos que sufren las especies (Beerli et al., 2019; Halffter y Morrone, 2017).

Por otra parte, hay pocos estudios que evalúen la variación morfológica entre las especies, y en su mayoría todos reconocen la incertidumbre en la cuantificación de la variación de las especies debido al vacío de información en algunas regiones de Colombia (Noriega et al., 2015; González et al., 2009) y a los métodos tradicionales de cuantificación, como la descripción de estados de un carácter de manera discreta, no describen por completo la variación (Zelditch et al., 2004). Por esto, acercamientos como la morfometría permiten evaluar aspectos morfológicos de manera cuantitativa y nos pueden ayudar a entender la historia natural, ecológica y evolutiva de las especies (Adams et al., 2004).

Para Colombia, la mayoría de trabajos realizados con escarabajos coprófagos consisten en inventarios biológicos (Medina-Uribe y Astrid, 2009; Giraldo et al., 2018), los cuales se limitan a caracterizar la composición de especies en una área determinada, por esto hay vacíos de conocimiento biológico. Zonas como el departamento de Santander y la región del Magdalena Medio, son lugares con una representación mínima en reportes biológicos y con pocos

estudios sobre la composición de especies. Sin embargo, los escasos trabajos revelan nuevos registros y especies para la ciencia (Navarro et al., 2011; González y Medina, 2015; González et al., 2017; Rangel-Acosta et al., 2018), lo que indica el potencial de la biodiversidad de estas regiones, en especial la diversidad de escarabajos coprófagos. Además, estos territorios cuentan con una amplia gama de ambientes y paisajes lo que puede servir como un primer piloto para evaluar la variación morfológica bajo un enfoque morfométrico de las especies, teniendo en cuenta la influencia de su distribución.

Dada su amplia distribución y las revisiones taxonómicas que se han realizado en el Neotrópico (Medina, 2001; Medina et al., 2003), las especies del género *Canthon*, son un buen comienzo para implementar un enfoque morfométrico. Hasta el momento, los estudios en *Canthon* se han basado en caracteres morfológicos externos en su mayoría de cuantificación discreta, y no se ha evaluado una alternativa de cuantificación continua para analizar la variación morfológica como la morfometría tradicional o la geométrica. Además, haciendo uso de índices de disparidad morfológica podemos comparar la diversidad de los sitios, viendo esta diversidad como la variación de formas, la cuál se puede extrapolar a inferencias evolutivas como picos adaptativos, procesos de especiación y diferenciación de poblaciones (Hopkins y Gerber, 2017).

Dado el vacío de conocimiento en las diferentes regiones de Colombia, nos planteamos evaluar la diversidad de las especies del género *Canthon* en diferentes localidades de Santander y el sur de Bolívar, esto mediante la caracterización de las especies presentes y de la diversidad morfométrica de las localidades, y bajo la hipótesis de que la diversidad, tanto morfométrica como de composición de especies, van a ser diferentes entre las localidades.

1. Objetivos

Objetivo general

Evaluar la diversidad de las especies del género *Canthon* en las diferentes localidades.

Objetivos específicos

Determinar la composición de las especies de *Canthon* en diferentes localidades.

Cuantificar la variación morfométrica de las especies de *Canthon* presentes en las diferentes localidades.

2. Marco teórico

2.1. Los escarabajos coprófagos

Coleoptera, es uno de los órdenes animales más abundantes y diversos (Bouchard et al., 2009). Este grupo conocido como escarabajos, se caracteriza por poseer un par de élitros que cubren una porción de su abdomen (Grimaldi et al., 2005). Actualmente, el orden cuenta con más de 386000 especies descritas, y dada esta gran diversidad, los escarabajos han colonizado diferentes ambientes, estrategias alimenticias, entre otros aspectos ecológicos (Bouchard et al., 2009).

La familia Scarabaeidae, es de los grupos más grandes dentro de Coleoptera, cuenta con más de 30000 especies descritas, y al igual que el orden, esta gran diversidad se ve expresada en la morfología, hábitos alimenticios y distribución de sus especies. Encontrando representantes a lo largo de la cadena alimenticia, desde cazadores hasta detritívoros; lo mismo ocurre en tamaño corporal, grandes especies como el escarabajo hércules (*Dynastes hercules* Lachaume 1985) de 18 cm de longitud, hasta las más pequeñas que no superan un centímetro de longitud total (Arnett et al., 2002). Dentro de esta familia se encuentra la subfamilia Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) (Zhang et al., 2018), que contiene a los verdaderos escarabajos peloteros que se caracterizan por atributos morfológicos y de comportamiento singulares (Halffter, 1991), tales como modificaciones en sus piezas bucales y cabeza (Bai et al., 2015), patas y musculatura corporal desarrolladas capaces de mover grandes cantidades de peso (Tong et al., 2005) y una configuración alar característica de la subfamilia (Bai et al., 2012; Browne y Scholtz, 1998). Estas características peculiares son modificaciones asociadas a su estilo de vida como organismos de alimentación coprófaga, donde usan las heces de vertebrados para su alimentación y reproducción (Spector, 2006; Estrada et al., 1993; Halffter, 1991). A su vez, poseen un comportamiento de cortejo y nidificación muy propio, donde el estiércol es el protagonista. En algunas especies el macho debe elaborar el nido y la hembra escoge a su futura pareja (González-Vainer et al., 2018), otras especies tienen machos con comportamiento territorial donde se pelean por permanecer en la pila de estiércol

(Cummings et al., 2018). Sin embargo, todos tienen en común que al finalizar la cópula la hembra deposita los huevos en el estiércol y las etapas iniciales de la larva se dan dentro del excremento (Halffter et al., 1982; Philips et al., 2004; Pessôa et al., 2017).

La subfamilia posee más de 6200 especies descritas en el mundo (Spector, 2006); se estima que el neotrópico posee la mayor riqueza, con aproximadamente 2000 especies (Nichols et al., 2008), pero la falta de muestreo y la presencia de complejos taxonómicos dificultan la cuantificación de las especies (Tarasov y Kabakov, 2010). En Colombia hay alrededor de 283 especies organizadas en 35 géneros y distribuidas en todo el territorio nacional o de distribución restringida (Medina et al., 2001).

2.2. El género *Canthon*

El género *Canthon* Hoffmanssegg 1817 está distribuido en todo el continente Americano y se caracteriza por presentar un pronoto glabro, sin protuberancias ni cuernos, sus mesopatas y metapatas alargadas y delgadas, y por presentar una fuerte reducción en los segmentos del protarso (Halffter y Martínez, 1966). Además, la mayoría de especies presentan dimorfismo sexual y una amplia variación de tamaño, color y estructuras morfológicas (Medina, 2001; Medina et al., 2003; Nunes et al., 2018).

Se han realizado trabajos de revisión taxonómica de este género, encontrando una alta variación en sus especies dada su distribución, esto lleva a pensar que hay complejos de especies o polimorfismos en sus poblaciones (Medina et al., 2003; Nunes et al., 2018). Para Colombia hay reportadas 36 especies (Medina et al., 2001), sin embargo, revisiones más recientes proponen la presencia de 19 especies (Medina et al., 2003), dadas nuevas clasificaciones. Trabajos como el de Medina (2001) y Nunes et al. (2018), hacen uso de la morfología externa y genitalia, mostrando una alta variación para las especies de *Canthon*, lo que deja la incertidumbre de cuán diverso es el género.

2.3. Estudios en Scarabaeinae

Los estudios con la subfamilia Scarabaeinae se han enfocado en evaluar la composición para la conservación de áreas, utilizando datos e índices ecológicos como principal eje comparativo (Nichols et al., 2008; Medina, 2019; Nichols y Gardner, 2011), estos análisis se basan en la cuantificación de la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos en determinados ambientes (Sánchez-Hernández et al., 2018; Ocampo-Castillo y Andresen, 2018).

La mayoría de estudios realizados en Colombia consisten en inventarios taxonómicos hasta nivel de género y morfotipo, estos trabajos son principalmente realizados en áreas de parques nacionales (Herrera et al., 2003), zonas de influencia en megaobras (Vargas-Pérez y Martínez-Revelo, 2016) o propiedad privada (Alvarado et al., 2016). En contraste con lo anterior, cabe destacar que las revisiones taxonómicas que se han realizado en Colombia son específicas a nivel de géneros (Medina et al., 2001; Manjarres y Molano, 2015), especies (Medina et al., 2003; Mondragón-F y Molano-R, 2016) e incluso subespecies (Pardo-Díaz et al., 2019), lo que sugiere que hay interés en el tema, sin embargo, estos estudios expresan que aun hay incertidumbre taxonómica, que está asociada a la falta de conocimiento sobre la riqueza de las diferentes regiones de Colombia y recomiendan revisar exhaustivamente las colecciones biológicas que se encuentran en el país.

A nivel general, la taxonomía y por ende todos los estudios de comparación con Scarabaeinae, se basan en caracteres morfológicos de estructuras externas, tales como color, forma, presencia de accesorios cuticulares, protuberancias y genitalia, entre otros (Medina y Toro, 2000; Vaz-de Mello et al., 2011; Nunes et al., 2018). El uso de este tipo de caracteres puede resultar en la omisión de información, ya que estos no recogen toda la variación posible que puede estar presente en las especies, y esta variación puede ser el reflejo de presión ambiental, diferenciación de poblaciones e incluso procesos evolutivos (Rohlf y Marcus, 1993; Bookstein, 1997a; Brazeau, 2011).

2.4. Morfometría y sus aplicaciones

La morfometría es el estudio de la variación en la forma y cómo está relacionada con otras variables (Bookstein, 1997b), como crecimiento, desarrollo, taxonomía e historia natural de los organismos (Adams et al., 2004). Los primeros acercamientos con esta herramienta fueron utilizando medidas planas como: ancho, largo y proporciones. Esto dio paso a un gran uso de la morfometría dado que esta variación expresada en números se podía utilizar para medir asociación entre variables ambientales y el cambio en el tamaño de los individuos y sus estructuras (Marcus, 1990). El análisis usando estas medidas de distancia plana se le conoce como morfometría tradicional (MT) y de esa manera nos referiremos en este trabajo. Una medida plana puede ser ambigua y poco informativa, por ejemplo, si medimos la longitud total de una estructura en su zona media de una población y no hay diferencias entre sus individuos, pero notamos que sus márgenes tienen diferencias a modo de contornos discontinuos o una forma específica, no podemos cuantificar esa variación y retomamos el uso de caracteres morfológicos (presencias, ausencias o conteos). Este dilema de variación no cuantificable llevó al desarrollo de la morfometría geométrica (MG) la cual es una herramienta que nos permite cuantificar la forma de las estructuras biológicas (Bookstein, 1986), este acercamiento fue innovador y trajo consigo nuevos retos para la estadística de sus análisis, lo que se denominó como la "revolución de la morfometría" (Rohlf y Marcus, 1993). Con la MG reemplazamos las medidas por coordenadas y podemos asociar la forma a otras variables o atributos que tengan los individuos, las coordenadas se denominan landmarks y un conjunto de landmarks son una configuración, es decir, cada estructura descrita con MG conforma una única configuración, la cual no se puede analizar en conjunto con otras configuraciones que describan estructuras diferentes o que posean diferente número de landmarks. La identidad de los landmarks en una estructura es un tema debatido, dado que se debe obedecer a la asunción de homología (Bookstein, 1986; Zelditch et al., 2004), es decir, el punto descrito por un landmark debe estar presente en todos los organismos a evaluar, manteniendo la misma posición relativa.

La aplicación de la MT y la MG ha sido amplia en el área de la paleontología, donde existe una gran dificultad para asignar un nivel taxonómico a un fósil, por esto se utiliza el etiquetado de morfotipo o morfoespecie (Krell, 2004). Este impedimento taxonómico ha resultado en el desarrollo de diferentes acercamiento numéricos que permiten

cuantificar la diversidad de categorías como: sitios, estratos de suelo y rangos temporales (Wills, 2001). La disparidad morfométrica es uno de estos índices de diversidad morfológica, se basa en la matriz de covarianza de las agrupaciones y nos indican que grupos son más diferentes en variación de formas (Zelditch et al., 2004), también existen acercamientos que incluyen la abundancia de los individuos en cada categoría, llamado disparidad morfológica parcial (Foot, 1993). Sin embargo, la aplicación de la disparidad se ha extendido a tiempos ecológicos, calculando la diversidad de formas a nivel de ensamblajes (McClain et al., 2004; Farré et al., 2013) y sitios (Price et al., 2011), incluso haciendo presencia en otras áreas de la biología como el desarrollo y la evolución (Foot, 1997; Hopkins y Gerber, 2017).

Estas herramientas de análisis morfométrico, han permitido diferenciar los cambios morfológicos a nivel de poblaciones (Wells et al., 2018), sexos (Vesović et al., 2019), e incluso hacer replanteamientos de taxonomía (Vladić et al., 2019) en distintos grupos taxonómicos como insectos. También se han implementado estos análisis en escarabajos (Bai et al., 2012; Zhang et al., 2019; Kerman et al., 2018), sin embargo, en Colombia estos estudios son escasos, desconociendo la variación que tienen los escarabajos y demás organismos, y así también ignorando la diversidad que existe. Por esto, es aconsejable utilizar medidas alternativas de variación para dilucidar las relaciones ecológicas e históricas de las especies con sus distribuciones actuales (Ricklefs y Miles, 1994; Nunes et al., 2018).

3. Metodología

3.1. Obtención de los datos

Utilizamos 236 especímenes del género *Canthon*, recolectados en 4 municipios, sitios correspondientes a las expediciones realizadas en los proyectos “Investigación de la Biodiversidad y los Servicios Ecosistémicos para la gestión y fortalecimiento de las capacidades – Descubriendo los ecosistemas estratégicos para el fortalecimiento de la gobernanza en el departamento de Santander” denominado SantanderBio, el cual culminó sus expediciones en 2018 en tres municipios del departamento de Santander y “Bio reto XXI 15:50 - Colombia Científica: Inventario de la diversidad biológica en una región del sur de Bolívar, Colombia” denominado BioReto que se llevó a cabo en 2019 en un municipio del sur de Bolívar. Estos municipios fueron separados en siete localidades a nivel de veredas, junto a su fecha (mes) de colecta: El Carmen de Chucurí durante el mes de febrero en La Bodega y La Belleza; Cimitarra durante julio en Bocas del Carare, El Tigre y La Dorada; Santa Bárbara en el mes de agosto en la vereda La Salina; Cantagallo durante junio-julio en Santo Domingo (Figura 1). Todos los individuos se encontraron depositados en la colección de Entomología del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander (MHN-UIS).

Realizamos una revisión taxonómica de los individuos determinando a nivel de subgénero y especie, además utilizamos el etiquetado de morfotipos para los individuos que fueron determinados hasta subgénero o especie pero que presenten variaciones en su morfología externa, como color, protuberancias, tamaño y distribución (Krell, 2004). Por último, comparamos nuestros morfotipos con la colección de referencia del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH-E) y utilizamos su sistema de nomenclatura, esto con el fin de homogeneizar los nombres de los morfotipos de Colombia.

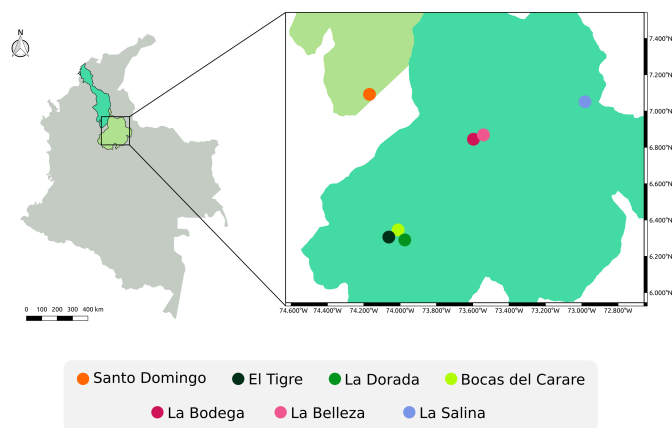


Figura 1. Mapa de los municipios de muestreo.

3.2. Análisis de composición

Construimos una matriz de presencia/ausencia de las especies y morfotipos en las localidades y municipios para determinar cuáles fueron los sitios de mayor incidencia de especies. Empleamos un agrupamiento (UPGMA) con la distancia de Jaccard (Jaccard, 1908) para evaluar el grado de similitud dado por la composición de las especies presentes en las localidades y municipios.

Realizamos un análisis de interpolación y extrapolación de los datos de riqueza utilizando los números de Hill (Chao et al., 2014) con el paquete "iNEXT" (Hsieh et al., 2016), para evaluar la suficiencia en el muestreo y establecer si nuestros datos son representativos de los sitios. Dadas las bitácoras de campo de los proyectos SantanderBio y Bio-Reto, pudimos estimar el número trampas establecidas en cada localidad y un tiempo aproximado de muestreo (Tabla 1).

3.3. Selección de las estructuras y fotografía

La selección de las estructuras a evaluar, se realizó a partir de trabajos que utilizaron estructuras morfológicas externas con el fin de encontrar diferencias en individuos de escarabajos coprófagos (Macagno et al., 2011; Nunes et al., 2018; Medina et al., 2003; Rios-Anaya y Miranda-Esquivel, 2019; Kerman et al., 2018), cabe resaltar que los trabajos men-

Tabla 1

Esfuerzo de muestreo en las localidades

Localidad	Número de trampas ¹	Tiempo (horas)	Esfuerzo de muestreo ²
Bocas del Carare	22	528	11616
El Tigre	21	504	10584
La Dorada	20	72	1440
La Bodega	24	576	13824
La Belleza	20	72	1440
La Salina	20	72	1440
Santo Domingo	44	1056	46464

¹ Trampas totales colocadas en cada sitio, no se incluyeron las colectas manuales.

² Producto del número de trampas \times horas de muestreo

cionados no son exclusivos para el género *Canthon*, ni todos tienen un objetivo taxonómico. Estas estructuras fueron fotografiadas y asumidas como planas o bidimensionales, que además cuentan con una perspectiva visual específica (Cardini, 2014), las estructuras seleccionadas fueron: cabeza en vista dorsal, protibia en vista dorsal, metaesternito y pronoto en vista dorsal. Las fotografías fueron tomadas con una cámara de 10.1 megapíxeles adaptada a un estereoscopio y siempre acompañadas con una escala de 0.4 mm.

3.4. Análisis morfométrico

El análisis morfométrico lo realizamos bajo dos enfoques cuantitativos, morfometría tradicional (MT) como medidas planas en las estructuras y morfometría geométrica (MG) bidimensional como la forma de las estructuras morfológicas.

3.4.1. Morfometría geométrica. Las estructuras fueron evaluadas de manera individual y cada configuración posee un número diferente de landmarks (Figura 2) con el fin de cubrir toda la variación en forma posible con el menor número de landmarks. Los landmarks fueron tipo I, incluyendo las descripciones de las curvaturas.

La digitalización de los landmarks fue con el software TPSDig (Rohlf, 2005), seguido a esto realizamos un

análisis generalizado de Procrustes -GPA- (Rohlf y Slice, 1990) para alinear, rotar y escalar las configuraciones de landmarks con el paquete "geomorph" (Adams y Otárola-Castillo, 2013). Luego realizamos un análisis de componentes principales -PCA- para reducir la dimensionalidad y variación de los datos (Pearson, 1901). Este análisis tuvo dos etiquetados, la identidad taxonómica de los organismos y su distribución. Calculamos una matriz de distancia euclídeana (Mardia et al., 1979) utilizando los PCA-scores y realizamos dos agrupamientos con UPGMA (Sokal, 1958), y con el método de K-medias (Forgy, 1965) evaluamos el número de grupos reconocidos. Para evaluar la alometría en las diferentes estructuras, utilizamos la función *procD.allometry()* del paquete "geomorph", este análisis consistió de una regresión lineal entre el tamaño del centroide y el cambio en la forma (Adams et al., 2013). Para evaluar el efecto alométrico en las diferentes estructuras, utilizamos la función *procD.allometry()* del paquete "geomorph", este análisis consistió de una regresión lineal entre el tamaño del centroide y el cambio en la forma (Adams et al., 2013).

3.4.2. Morfometría tradicional. Las cuatro estructuras seleccionadas fueron evaluadas por separado, en total utilizamos 14 medidas. Estas medidas fueron basadas en los landmarks colocados en la sección de MG, el análisis consistió en el cálculo de la distancias entre las coordenadas que marcan el principio y fin de la medida (Figura 3), siempre teniendo en cuenta la escala de 0.4 mm. Posterior realizamos un PCA (Pearson, 1901) y al igual que en el inciso anterior, evaluamos el agrupamiento de los individuos con dos etiquetados diferentes, taxonomía y distribución. Mediante un análisis de agrupamiento con UPGMA (Sokal, 1958) utilizando la distancia euclídeana (Mardia et al., 1979) de los PCA-scores, y evaluamos el número de grupos con el método de K-medias (Forgy, 1965).

3.4.3. Evaluación de los criterios de agrupamiento. Dados los dendrogramas resultantes y los grupos sugeridos por K-medias, realizamos una inspección visual de los agrupamientos de los individuos dada su identidad taxonómica y su distribución geográfica. Para así determinar si el agrupamiento de los individuos esta dado por su etiqueta taxonómica o por su distribución.

Empleamos una métrica de nodos comunes entre los dendrogramas de MG vs. MT dadas las diferentes es-

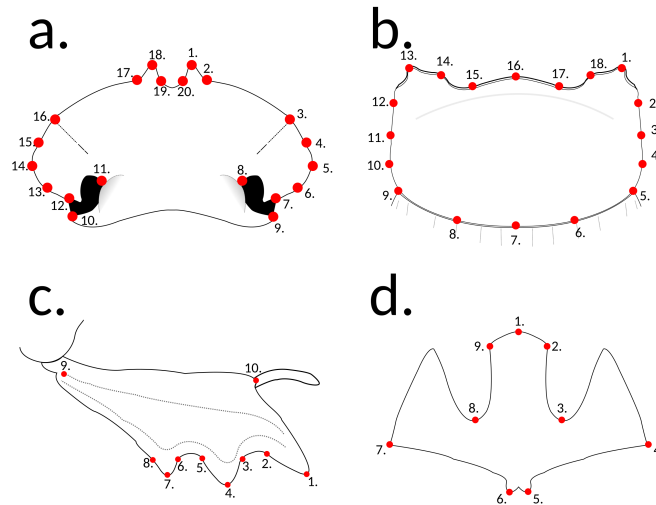


Figura 2. Landmarks utilizados para cada estructura. *a.* Cabeza: dientes del clipeo como triángulos (puntos 1, 2 y 17-20); la curvatura entre las suturas del clipeo y los márgenes anteriores de los ojos (puntos 3-7 y del 12-16); límite de la sutura frontal y los ojos (puntos 8 y 11); margen posterior de los ojos (puntos 9-10). *b.* Pronoto: la curvatura entre los ángulos anteriores (puntos 1, 13:18); la curvatura de los bordes laterales (puntos de 1:5 y de 9:13); y la curvatura entre los ángulos posteriores (puntos de 5:9). *c.* Protibia: dientes como triángulos (puntos de 1:8); punto más cercano a la articulación (9); y la punta distal del borde anterior (10). *d.* Metaesternum: punto medio en el borde anterior (1); límite en las inserciones anteriores (2 y 9) y posteriores de las mesopatas (3 y 8); ángulo externo posterior en límite con las pleuras (4 y 7); y ángulos medios de inserción de las metacoxas (5 y 6).

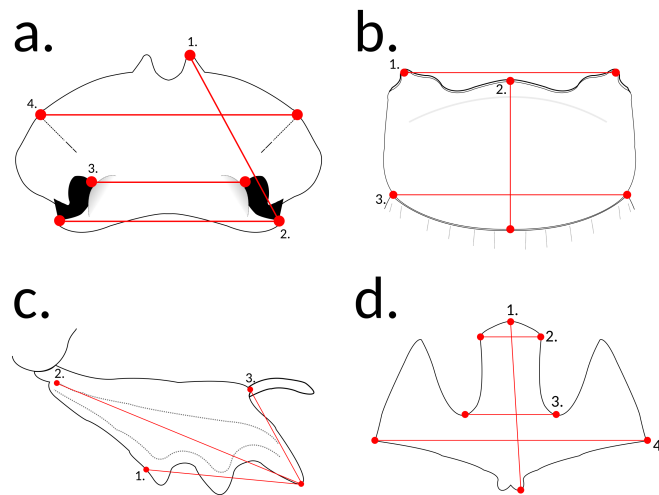


Figura 3. Medidas tomadas en las estructuras. *a.* Cabeza: 1. largo diente del clipeo - margen posterior del ojo; 2. ancho de los márgenes posteriores de los ojos; 3. ancho de la sutura frontal; 4. distancia entre las suturas clipeales. *b.* Pronoto: 1. distancia entre los ángulos anteriores; 2. largo en la zona media; 3. distancia entre los ángulos posteriores. *c.* Protibia: 1. distancia entre el primer y último diente; 2. distancia entre el 1^{er} diente y la articulación; 3. ancho anterior. *d.* Metaesterno: 1. largo total; 2. ancho anterior entre las metacoxas; 3. ancho posterior entre las metacoxas; 4. distancia entre las suturas con las pleuras.

estructuras. A su vez, realizamos una correlación de las matrices de distancia de los PCA-scores de los individuos, para evaluar si los análisis de cada estructura son similares en variación comparando MG vs. MT.

3.4.4. Medidas de disparidad morfológica y correlación espacial. Como medida alternativa a la diversidad, realizamos el cálculo de disparidad morfológica parcial según Foote (1993), basándonos en la MG de cada estructura usando las localidades y municipios como grupos a comparar. Para establecer si existe una correlación entre la distancia geográfica y la disparidad, realizamos un test de Mantel (Mantel, 1967; Legendre y Legendre, 2012), teniendo en cuenta la distancia entre los centroides geográficos de las localidades y el valor de disparidad de cada sitio.

Todos los análisis descriptivos y estadísticos mencionados anteriormente se realizaron en R (Team, 2019) y los scripts correspondientes se encuentran disponibles en bitBucket (Ordoñez Casadiego y Miranda Esquivel, 2019).

4. Resultados

4.1. Composición de especies

De los individuos evaluados se separaron siete morfotipos, tres correspondientes al subgénero *Glaphyrocanthon* Olivier 1789, los cuales presentaron una morfología externa idéntica a excepción del color, fueron denominados como: *C. (G.) morfo1*, el cual presentó una coloración azul y un pigmento de color amarillo; *C. (G.) morfo2*, de coloración homogénea verde-azulado; y *C. (G.) morfo3* con coloración verde-dorada y homogénea en todo el cuerpo. Los cuatro morfotipos restantes correspondieron a las especies: *C. septemmaculatus* Latreille 1811, *C. subhyalinus* Harold 1867, *C. juvenis* Harold 1868 y *C. cyanellus* LeConte 1859.

La especie *C. subhyalinus* estuvo presente en dos municipios -Cimitarra y El Carmen de Chucurí-, *C. cyanellus* se encontró en Cantagallo y Cimitarra, y *C. (G.) morfo3* se encontró en El Carmen de Chucurí y Cimitarra.

Los demás morfotipos fueron exclusivos de un solo municipio. Los municipios con mayor riqueza específica fueron Cimitarra y El Carmen de Chucurí con cuatro especies, seguidos de Cantagallo y Santa Bárbara con solo una especie. El agrupamiento con base en la distancia de Jaccard resultó en dos grupos Cantagallo + Cimitarra y El Carmen de Chucurí + Santa Bárbara (Tabla 2).

Tabla 2

Individuos utilizados en el análisis morfométrico, separado por localidades y morfotipos

	Cimitarra			El Carmen de Chucurí		Santa Bárbara	Cantagallo
	Bocas del Carare	El Tigre	La Dorada	La Bodega	La Belleza	La Salina	Santo Domingo
<i>C. septemmaculatus</i>	47	6	0	0	0	0	0
<i>C. subhyalinus</i>	5	22	5	0	8	0	0
<i>C. juvencus</i>	32	0	0	0	0	0	0
<i>C. cyanellus</i>	27	0	0	0	0	0	1
<i>C. (G.) morfo1</i>	0	0	0	32	0	0	0
<i>C. (G.) morfo2</i>	0	0	0	30	0	0	0
<i>C. (G.) morfo3</i>	0	0	0	0	10	11	0

El análisis de interpolación y extrapolación del muestreo sugirió una baja representatividad de la diversidad de los ambientes. El municipio de Cantagallo al tener solo una incidencia fue excluido del análisis (Figura 4).

A nivel de localidad, la mayor riqueza específica fue Bocas del Carare con cuatro especies, seguida de El Tigre, La Belleza y La Bodega con dos especies, y finalmente Santo Domingo, La Dorada y La Salina con solo una especie. Con base en la distancia de Jaccard se recuperó La Bodega como la localidad más lejana (Figura 5), a su vez, las localidades no estuvieron agrupadas por el municipio al que pertenecen.

4.2. Análisis morfométrico

Ninguno de nuestros análisis, por estructuras y bajo MT o MG, reconocen un agrupamiento por localidad o municipio. Por lo que los resultados presentados fueron con base en la identidad taxonómica de los individuos. A su vez, la alometría para cada una de las estructuras se presenta en la Tabla 3, donde las correlaciones fueron bajas y sin significancia

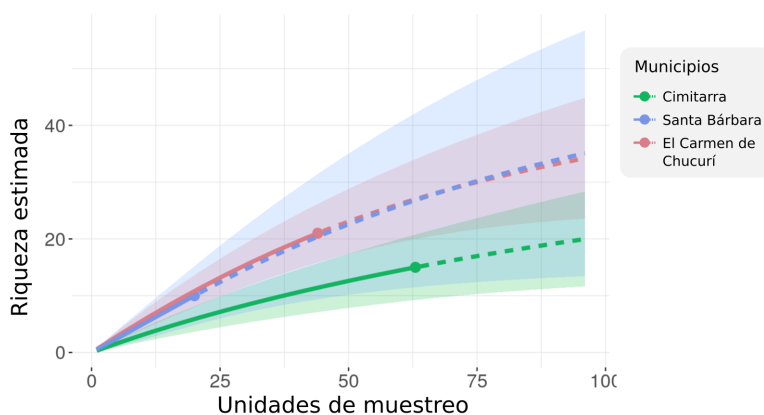


Figura 4. Interpolación y extrapolación del muestreo dados los municipios, Cantagallo fue excluido por presentar una sola incidencia. Las líneas continuas son los valores interpolados y las líneas discontinuas son extrapolados. El sombreado de las municipios representan los intervalos de confianza (95%).

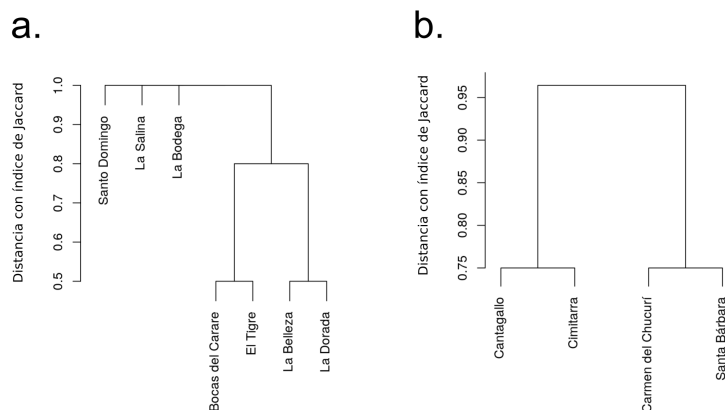


Figura 5. Agrupamiento (UPGMA) dada la distancia de Jaccard *a)* por localidad y *b)* por municipio.

Tabla 3
Resumen de los análisis de PCA por cada estructura

		Cabeza	Clipeo	Genas	Ojos	Protibia	Metaesternito	Pronoto
MT	Outliers ¹	10	-	-	-	4	15	12
	K-means ²	2	-	-	-	3	3	3
	Proporción de la variación 1 ^{er} Componente	98.6%	-	-	-	98.9%	98.8%	99.4%
	Proporción de la variación 2 ^{do} Componente	1.2%	-	-	-	0.9%	0.8%	0.4%
	Número de componentes necesarios para acumular 80% de la variación	1	-	-	-	1	1	1
MG	Outliers ¹	7	6	7	8	7	7	7
	K-means ²	5	2	2	1	6	3	5
	Proporción de la variación 1 ^{er} Componente	67.6%	86.8%	49.1%	69.5%	53.1%	47%	36.4%
	Proporción de la variación 2 ^{do} Componente	10.2%	4.8%	22.8%	12.3%	12.5%	12.8%	21%
	Número de componentes necesarios para acumular 80% de la variación	4	1	4	2	5	5	5
	Correlación entre el tamaño del centroide y la forma (r^2)	0.028	-	-	-	0.12	0.067	0.033

¹ Número de individuos encontrados por fuera de los rangos de 3 unidades de desviación estándar.

² Reconocimiento de grupos por el método de K-medias.

estadística. Por lo que el cambio en la forma no está relacionado con el tamaño de las estructuras.

Los grupos reconocidos con la cabeza desde MT con K-medias fueron dos, representaron en el dendrograma (Figura 6) a: todos los individuos de *C. septemmaculatus* y uno de *C. cyanellus*; y el segundo grupo correspondió a los demás individuos, en este mismo dendrograma se pudo observar un agrupamiento de más del 80% de los individuos de *C. cyanellus*, *C. juvenicus* y *C. subhyalinus*. En el análisis de MG (Figura 6) los cinco grupos reconocidos con K-medias estuvieron representados por: *C. cyanellus*; un agrupamiento, sin orden, de los morfotipos *C. (G.) morfo1*, *C. (G.) morfo2* y *C. (G.) morfo3*; *C. septemmaculatus*; *C. subhyalinus*; y más del 90% de individuos de *C. juvenicus*.

Los análisis de las tres partes de la cabeza (clipeco, genas y ojos) con MG resultaron en diferentes agrupamientos a nivel de dispersión de puntos en el PCA (Figura 7). El clipeco mostró agrupamiento total de los individuos determinados como *C. cyanellus* y *C. septemmaculatus*, los demás individuos mostraron un solapamiento casi completo (Figura 7c). Con las genas fue distinguible un agrupamiento de menos del 80% de los individuos de *C. subhyalinus*, los demás morfotipos se encontraron mezclados (Figura 7b). Finalmente, con los ojos solo fue distinguible menos del

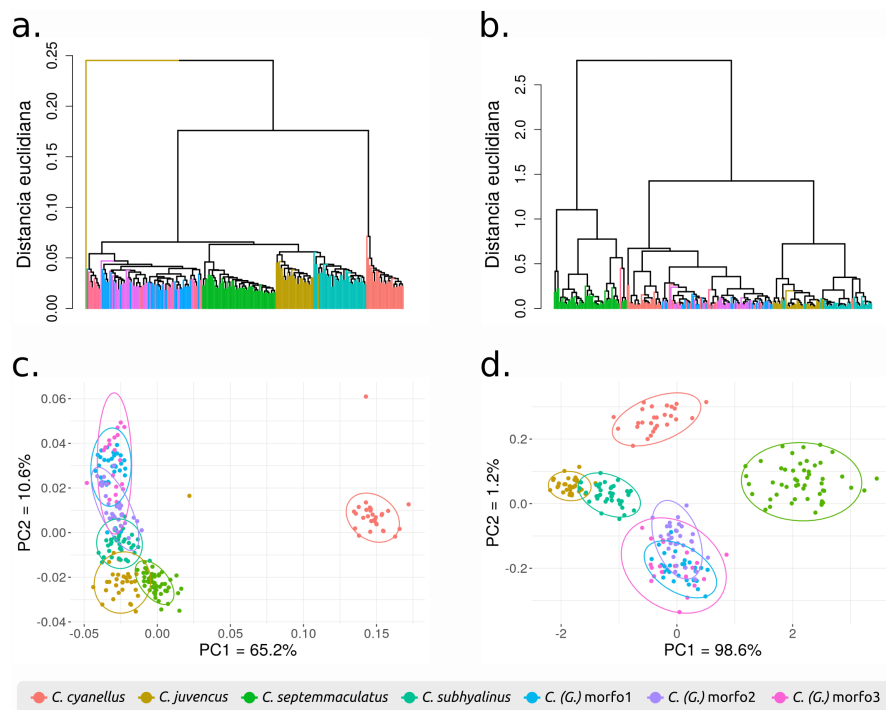


Figura 6. Análisis morfométrico de la cabeza: *a.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MG. *b.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MT. *c.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MG. *d.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MT.

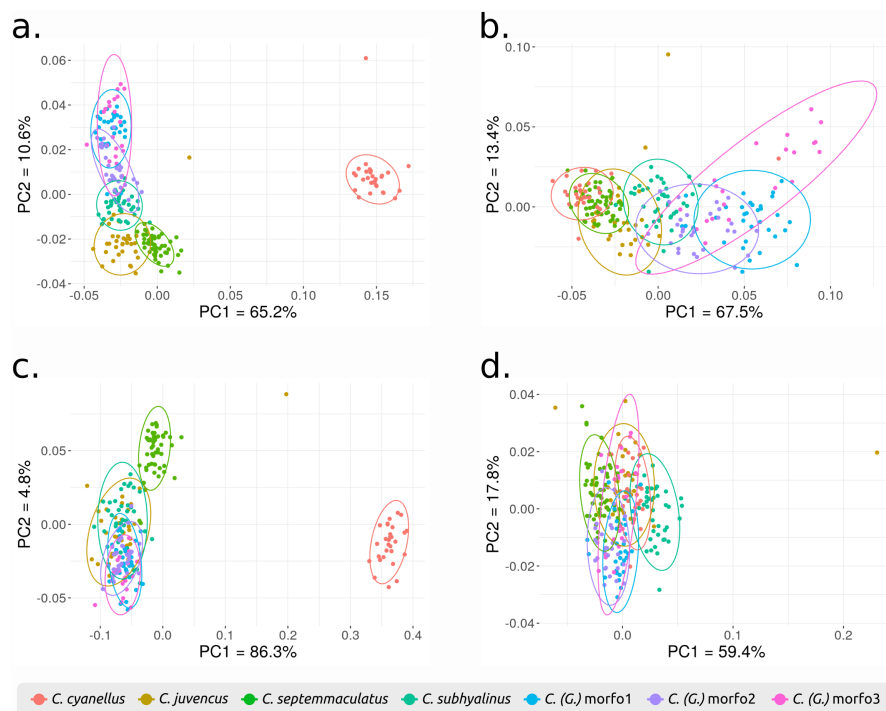


Figura 7. Análisis con MG de las partes de la cabeza, gráficos del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MG: a. cabeza; b. ojos; c. clipeo; d. genas.

50% de individuos de *C. (G.) morfo3*, los demás morfotipos estuvieron muy superpuestos (Figura 7d).

Para el análisis de protibia con MT (Figura 8), los tres grupos reconocidos con K-medias, correspondieron así: el primero más del 90% de individuos de *C. septemmaculatus*; el segundo grupo estuvo conformado por más del 80% de individuos de *C. subhyalinus* y un 90% *C. juvenus*, también se encontró un único espécimen de *C. cyanellus*; en el tercer grupo tenemos los individuos restantes de los demás morfotipos, donde no se evidenció algún agrupamiento que contuviese más del 50% de los individuos de algún morfotipo. Con MG, K-medias reconoció seis grupos, estos correspondieron a (Figura 8): 90% de los individuos de *C. cyanellus*; un segundo correspondiente a todo *C. septemmaculatus*; y los otros cuatro grupos encontrados es un agrupamiento no taxonómico de los individuos restantes.

El metaesterno desde el análisis de MT reconoció tres grupos por K-medias, en el agrupamiento estos corres-

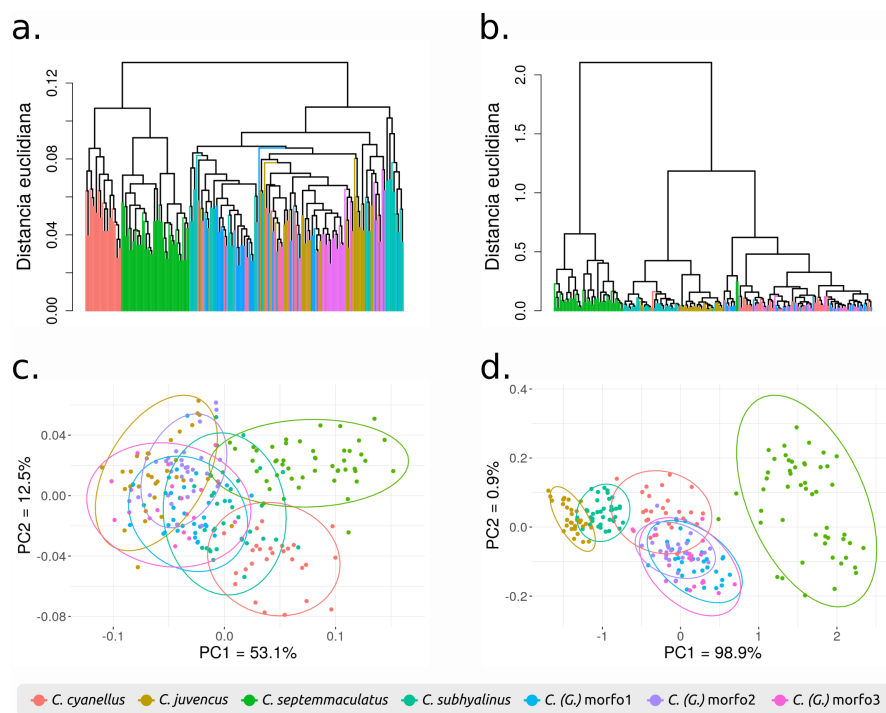


Figura 8. Análisis morfométrico de la protibia: *a.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MG. *b.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MT. *c.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MG. *d.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MT.

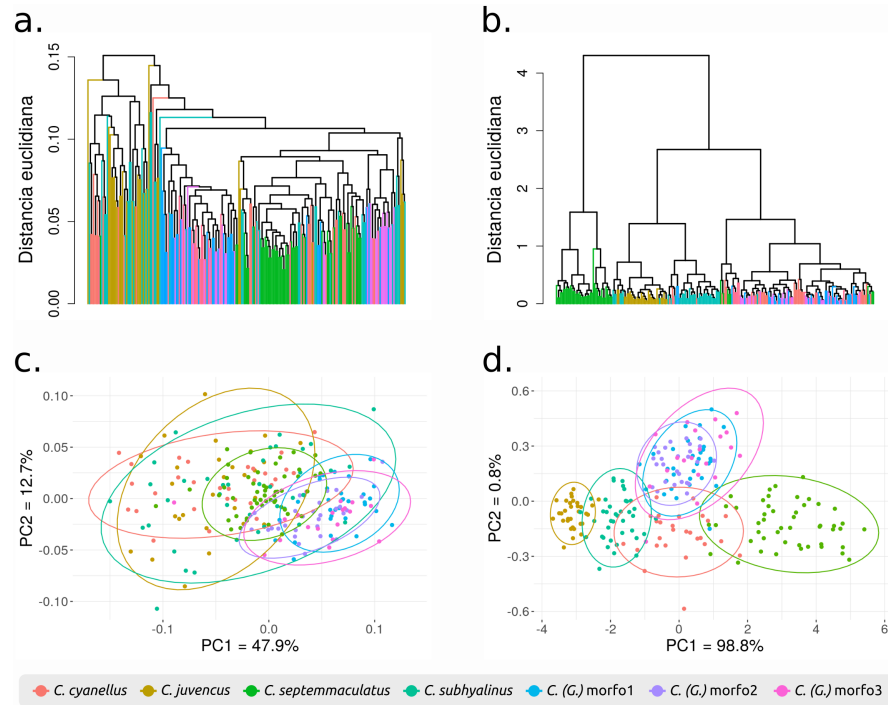


Figura 9. Análisis morfométrico del metaesternum: *a.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MG. *b.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MT. *c.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MG. *d.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MT.

pondieron a (Figura 9): 80% de los individuos de *C. septemmaculatus*; un grupo que reunió a *C. subhyalinus* y *C. juvenus* como grupos cercanos; y el tercer grupo contuvo a los demás morfotipos. Con la MG y K-medias se reconocen tres grupos, los cuales no se pudo evidenciar algún agrupamiento a nivel taxonómico (Figura 9).

El pronoto con MT señaló el reconocimiento de tres grupos por K-medias, en el dendrograma (Figura 10) estos correspondieron a: más del 80% de los individuos de *C. septemmaculatus*; un agrupamiento sin orden de *C. cyanellus*, *C. (G.) morfo1*, *C. (G.) morfo2* y *C. (G.) morfo3*; y el tercero correspondiente a *C. subhyalinus* y *C. juvenus*, donde más del 80% de sus individuos se agruparon en nodos separados. El análisis de MG con K-medias sugirió cinco grupos, (Figura 10) estos no fueron informativos en cuanto al etiquetado taxonómico, dado que hay cuatro grupos compuestos de menos de cinco individuos. Por otra parte, hubo agrupamiento de menos del 60% de los individuos de

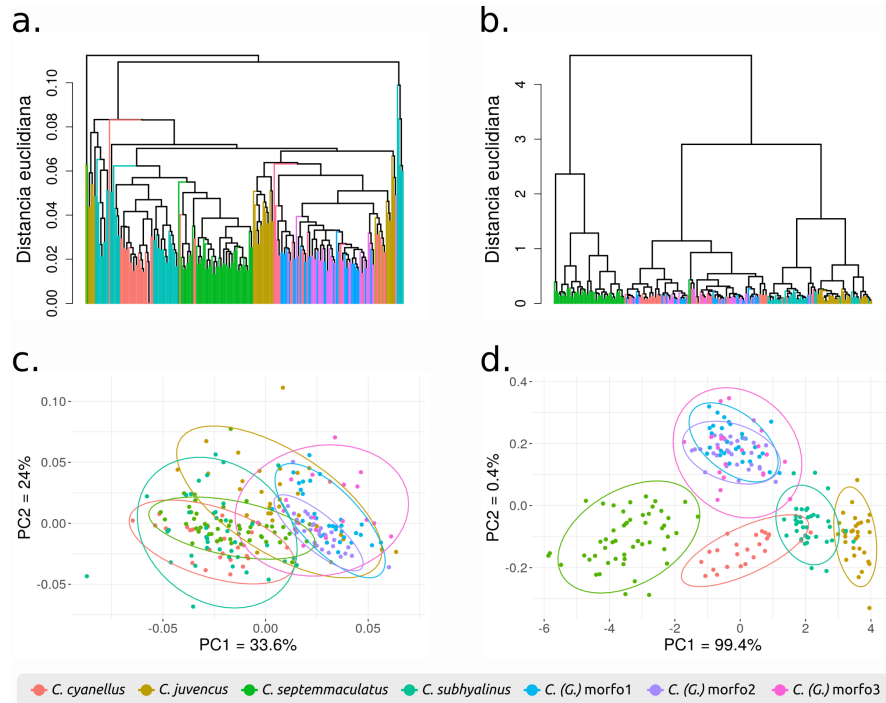


Figura 10. Análisis morfométrico del pronoto: *a.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MG. *b.* Dendrograma entre los PCA-scores con datos de MT. *c.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MG. *d.* Gráfico del 1^{er} contra el 2^{do} componente del PCA con datos de MT.

C. cyanellus y *C. septemmaculatus*, los demás morfotipos poseen agrupamientos de varios individuos pero no llegaron a ser mayoría.

La alometría para cada una de las estructuras se presenta en la Tabla 3, donde ninguna de las regresiones presentó ser significativamente. Por lo que el cambio en la forma no está relacionado con el tamaño de las estructuras.

La correlación de las matrices de MG vs. MT en cada estructura resultó ser baja, donde el valor más alto es el de la protibia ($r^2 = 0,47$), seguido del pronoto ($r^2 = 0,23$), cabeza ($r^2 = 0,08$) y el metaesterno ($r^2 = 0,04$). Esta baja congruencia también se evidenció en los nodos compartidos por los dendrogramas, donde todos resultaron en menos del 10% de grupos compartidos, es decir que los individuos no se agruparon igual.

4.2.1. Disparidad morfológica y correlación espacial. La localidad que presentó los valores más altos de disparidad es Bocas del Carare, seguida de La Bodega; las demás localidades tuvieron valores muy bajos. Las localidades mostraron diferentes valores de p para las diferencias entre ellas (Tabla 4). En cuanto a la correlación de la disparidad con la distancia geográfica de las localidades, no se encontraron valores significativos de correlación entre las distancias ($p = 0,09$, $r^2 = 0,39$).

Para municipios, Cimitarra fue el que mayor disparidad presentó, seguido de El Carmen de Chucurí, Santa Bárbara y Cantagallo. Las diferencias entre los municipios fueron significativas con todas las estructuras excepto en la protibia, donde ninguna diferencia fue significativa (Tabla 5).

5. Discusión

Cuando se asume cada municipio como un ambiente diferente, se corrobora la idea de Días Rojas y Favila Castillo (1998) en la cual, las especies de *Canthon* presentan una alta especificidad de ambiente, ya que solo 3 morfotipos son compartidos entre dos municipios (Tabla 2), el resto de morfotipos son exclusivos de un solo municipio. A nivel de departamento la riqueza encontrada se ajusta a lo reportado por Herrera et al. (2003), Medina-Uribe y Astrid (2009) y Giraldo et al. (2018), trabajos realizados en diferentes regiones en Colombia, donde se encontraron menos de 11 especies de *Canthon*. De igual manera, los resultados en muestreo de insectos principalmente los holometábolos, como los escarabajos, están sujetos a la época del año y las condiciones ambientales dadas durante la colecta (Wolda, 1988; Kishimoto-Yamada y Itioka, 2015). Dada la gráfica de interpolación y extrapolación de nuestro muestreo (Figura 4), donde las curvas de riqueza estimada de los municipios no alcanza un comportamiento asintótico y sus desviaciones estándar son muy amplias, podemos asumir que la composición de especies realizada no es representativo de los sitios (Chao et al., 2014; Chao y Chiu, 2014), por esto las afirmaciones de nuestro trabajo están sujetos a un sesgo por falta de muestreo. De igual manera, esta falta de representatividad puede ser dada por la naturaleza de nuestro grupo estudio, dada la distribución restringida de las especies de *Canthon*.

Tabla 4

Resultados de las diferencias en disparidad morfométrica de las diferentes localidades

	Estructura	El Tigre	La Dorada	La Bodega	La Belleza	La Salina	Santo Domingo	Var. Procrustes ¹
Bocas del Carare	cabeza	0.31	0.45	0.32*	0.41*	0.45*	0.48*	0.48
	protibia	10.37*	11.93*	6.13	11.06*	11.15*	11.95*	12.07
	metaesterno	21.76	23.43	22.01	21.9	23.74	24.34	24.35
	pronoto	46.53	47.47	42.71	45.19	42.81	49.99	50.06
El Tigre			0.14*	0.12	0.1*	0.15*	0.17*	0.17
			1.56	4.24	0.69	11.95	1.58	1.69
			1.67	0.25	0.13	1.98	2.58	2.59
			0.94	3.82	1.34	3.72	3.46	3.54
La Dorada				0.13	0.05	0.01	0.03*	0.03
				5.8	0.87	0.78	0.02	0.13
				1.42	1.53	0.31	0.92	0.92
				4.76	2.28	4.66	2.52*	2.53
La Bodega					0.09	0.13	0.16	0.16
					4.93	5.02	5.82	5.93
					1.53	0.31	2.34	2.34
					2.48	0.1	7.28	7.36
La Belleza						0.05*	0.05	0.08
						0.09	0.89	1
						1.84	2.45	2.46
						2.38	4.8	4.88
La Salina							0.03	0.03
							0.8	0.91
							0.61	0.62
							7.18	7.25
Santo Domingo								0.01
								0.01
								0.01
								0.08

* Diferencia significativa ($p < 0,05$).¹ Variación de Procrustes propia del municipio.

Tabla 5

Resultados de las diferencias en disparidad morfométrica de los diferentes municipios

	Estructuras	El Carmen de Chucurí	Santa Bárbara	Cantagallo	Var. Procrustes ¹
Cimitarra	cabeza	0.45*	0.66*	0.69*	0.69
	protibia	6.95	12.98	13.78	13.89
	metaesternó	23.07*	27.25*	27.86*	27.87
	pronoto	43.96*	48.94*	56.12*	56.2
El Carmen de Chucurí			0.21	0.24	0.24
			6.03	6.82	6.94
			4.2	4.8	4.8
			4.98	12.16	12.23
Santa Bárbara				0.03	0.03
				0.8	0.91
				0.6	0.6
				7.18	7.25
Cantagallo					0.01
					0.12
					0.01
					0.07

* Diferencia significativa ($p < 0,05$).¹ Variación de Procrustes propia del municipio.

La disparidad morfológica estuvo en concordancia con la riqueza específica, donde la localidad de Bocas del Carare presentó el mayor número de especies y la mayor disparidad morfológica, también es concordante con Santo Domingo, la localidad con menor número de especies y menor disparidad morfológica. Lo mismo sucedió a nivel de los municipios, Cimitarra presentó cuatro especies y el valor más alto de disparidad, a su vez, Cantagallo presentó solo una especie y el valor más bajo de disparidad. Esta congruencia entre los índices tradicionales de diversidad y los de diversidad de forma, ha sido reportada por Farré et al. (2013) donde ambos tipos de índices están correlacionados, haciendo énfasis que entre más especies en un sitio hay, mayor competencia o recursos por consumir, esto se ve expresado en la diversidad de formas que pueden tomar las especies. Tener en cuenta la abundancia relativa en los sitios evaluados es de vital importancia, dado que nos puede dar información sobre cómo las especies están ocupando los recursos (McClain et al., 2004). Cantagallo solo presenta una especie y un individuo de *C. septemmaculatus*, que nos indica que este municipio y localidad presentan valores muy bajos de abundancia y riqueza, así como en diversidad de formas. Por otro lado, Cimitarra y su localidad Bocas del Cararé fueron los que presentaron mayor número de especies, número de individuos y disparidad morfológica, esta congruencia entre la abundancia y la disparidad es dada por el índice en sí (Foot, 1993), donde la disparidad tiene en cuenta el número de individuos presentes en un grupo. Este cálculo con la abundancia es un acercamiento más acertado a nuestro set de datos, donde las localidades son muy diferentes en su abundancia y composición. De igual manera debemos tener presente que las afirmaciones de abundancia y riqueza en este trabajo tienen un gran sesgo dada la poca representatividad del ambiente dado el muestreo. Las implicaciones a nivel trófico de que haya una gran diferencia en los valores de disparidad, son que las especies están sujetas a diferentes disponibilidad de recursos, donde una baja disparidad indica convergencias en la formas y así ocupar un mismo nicho o recurso, mientras que valores más alto de disparidad indica que las especies están ocupando diferentes recursos y esto se ve expresado en adaptaciones morfológica, en este caso visto como un espacio morfológico más amplio o variado (Erwin, 2007; Gerber et al., 2008). Lo que a fin de cuentas indica, que hay una oferta de recursos en la localidad de Bocas del Carare y en el municipio de Cimitarra; y una baja disponibilidad de recursos en Cantagallo.

El análisis de las estructuras morfológicas nos permitió hacer inferencias acerca de su utilidad o aplicabilidad en la taxonomía, por lo que nuestra discusión se enfoca en las estructuras y su variación entre los morfotipos.

Con los resultados de MG, encontramos a la cabeza como una sola estructura variable, capaz de reconocer a las especies de *Canthon*. La cabeza está compuesta de tres partes (clipeo, genas y ojos), que en conjunto dan un mayor reconocimiento taxonómico. En nuestros resultados, la cabeza resulta en una separación de los morfotipos desde el análisis de MG, donde podemos reconocer en su totalidad a las cuatro especies y un grupo que contiene a los tres morfotipos del mismo subgénero. Lo anterior en concordancia con lo propuesto por Medina et al. (2003), donde se reconoce a la variación de la cabeza y sus partes como caracteres de importancia taxonómica, dada su forma y proporción. Por su parte la MT también agrupó a la mayoría de individuos pertenecientes a las cuatro especies y los del subgénero, sin embargo este método resultó en agrupamientos con algunos individuos de otros morfotipos. A su vez, nuestros análisis de MG por separado de las partes de la cabeza (clipeo, genas y ojos) no reconocen ni a la mitad de los morfotipos, lo que sugiere que la cabeza es una sola estructura donde sus partes varían en conjunto y esta interacción es la que determina la identidad taxonómica de los individuos, lo cual va en contra de lo descrito por Medina et al. (2003) donde tratan al clipeo y los ojos, como estructuras independientes con variación propia, dado que sus límites estructurales son claros en las especies de *Canthon*. En estas interacciones las piezas que componen a la cabeza se desarrollan en relación con sus estructuras vecinas (Nijhout y Emlen, 1998; Emlen, 2001; Moczek y Nijhout, 2004), lo que explica por qué es necesario el uso del clipeo, los ojos y el borde las genas en conjunto, para recuperar los cinco grupos, y que el uso unitario de estas estructuras resulta en una separación más precaria de los individuos por su identidad taxonómica. El trabajo de Emlen (2001) realizado con el género *Onthophagus* Latreille 1802 concluye que el ojo es una de las estructuras con mayor variación en tamaño o área, y esta variación está relacionada con ornamentaciones o expansión de otras estructuras en la cabeza (Macagno et al., 2009). En nuestro caso, *Canthon* no presenta ornamentaciones ni deformaciones en su cabeza, pero los dientes del clipeo sí varían en tamaño, distancia y ancho, por ejemplo, los morfotipos *C. septemmaculatus*, *C. (G.) morfo1*, *C. (G.) morfo2* y *C. (G.) morfo3*, son los que presentan los dientes del clipeo más llanos y cercanos, y también presentan los ojos más grandes; contrario a este comportamiento, *C. cyanellus* posee dientes agudos y distantes, y presenta ojos pequeños. Lo que nos puede dar

una idea de que estas dos estructuras (ojos y dientes del clipeo) tienen algún grado de relación, lo que es un aspecto interesante para realizar futuros estudios de alometría y desarrollo.

La protibia desde los análisis de MG reconoce a las especies *C. septemmaculatus* y *C. cyanellus*, los demás morfotipos no son reconocidos. Un comportamiento similar ocurre con la MT, donde se agrupan la mayoría de individuos de *C. septemmaculatus*, *C. subhyalinus* y *C. juvenus*, y los demás morfotipos no son identificados. Esta separación parcial y diferencial de la protibia con los dos análisis, puede estar dada por la variación misma de la estructura. Trabajos como los de Pereira y Martínez (1956) y Halffter-Salas (1961) utilizan el grado de concavidad del borde anterior como carácter confirmatorio para dos subgéneros de *Canthon*, sin embargo, trabajos más recientes como Medina et al. (2003); Vaz-de Mello et al. (2011); Nunes et al. (2018); Vieira et al. (2019); de OA Nunes et al. (2020) no utilizan este carácter con un fin taxonómico y optan por aplicar caracteres descriptivos de posición y número de pelos, y presencia de protuberancias de la cutícula. Estos caracteres morfológicos son de cuantificación discreta, los cuales no pueden ser evaluados con morfometría. De igual manera, la deformación del borde anterior de la protibia dado un grado de concavidad, no fue evidenciado durante la selección de landmarks y el grado de concavidad no fue encontrado en las rejillas de deformación.

El análisis de MT del metaesterno solo reconoció tres morfotipos identificados a nivel de especie, la MG no discriminó a los individuos por su etiqueta taxonómica. La morfología descriptiva del metaesterno ha sido utilizada para determinar géneros de Scarabaeinae (Howden y Cook, 2002; Vaz-de Mello et al., 2011), y para describir especies de los subgéneros *Glaphyrocantion* (Cervantes y Halffter, 1999) y *Goniocantion* (Nunes et al., 2018), sin embargo, a pesar de contar con tres morfotipos pertenecientes *Glaphyrocantion*, no pudimos reconocerlos con nuestros análisis. Los resultados muestran que la variación de la estructura discrimina a las especies que tienen tamaños extremos, es decir, *C. septemmaculatus* es el morfotipo más grande del análisis, por otra parte, *C. juvenus* y *C. subhyalinus* son los morfotipos más pequeños. Además el PCA indica que el primer componente reúne más del 90% de la variación de todos los datos de MT, en los análisis de morfometría el primer componente del PCA está asociado al tamaño (Zelditch

et al., 2004), por lo que en este caso el reconocimiento de morfotipos no es dado por la estructura sino por los tamaños de los individuos.

Los análisis con el pronoto tienen un comportamiento similar al metaesterno, donde se reconocen los mismos morfotipos desde la MT y la MG no lo hace. En el trabajo de Medina et al. (2003), se describe la variación de los ángulos anteriores y posteriores del pronoto, indicando que la variación entre especies no es lo suficientemente clara como para ser utilizada con fines taxonómicos, esta idea es reforzada con nuestros resultados donde la MG no distingue entre los morfotipos, es decir, la forma no varía. Sin embargo, patrones de color en el pronoto sí son utilizados para determinar especies (Solís-Blanco y Kohlmann, 2002; Nunes et al., 2018), pero ese tipo de cuantificación no es posible desde las morfometría. Por otra parte, con los análisis de MT sí se reconocen morfotipos, los mismos que reconoce el metaesterno. El primer componente del pronoto supera el 90% de la variación contenida, demostrando que la variable más relevante es la tamaño del individuo y no la estructura y su forma inherente.

La agrupación fue diferencial en las estructuras dado el método de cuantificación, es decir MT y MG dieron resultados diferentes en todas las estructuras. Mediante el resultado de nodos compartidos, podemos inferir que los dendrogramas resultan en agrupamientos diferentes, donde no se reconocen más de 10% de los mismos grupos. Al igual que con la correlación de las matrices, la cual fue muy baja, indicando que la variación de MT no esta asociada con la variación de MG.

6. Conclusión

Las especies de *Canthon* presentan restricción geográfica, en la cual hay un bajo número de especies compartidas entre los municipios evaluados. La disparidad morfológica y la riqueza específica son congruentes, las localidades y municipios con mayor riqueza presentan mayor disparidad. La cabeza fue la estructura que separó en mayor medida a los morfotipos desde el análisis de MG y de MT, siendo mejor la resolución en MG. En las demás estructuras, la cuantificación con MT resultó en un agrupamiento más acorde con la taxonomía, por lo que es la estructura la que presenta un mayor impacto en el reconocimiento taxonómico, y no el método de cuantificación morfométrico utilizado.

Referencias Bibliográficas

- Adams, D. C. y Otárola-Castillo, E. (2013). geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4):393–399.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the ‘revolution’. *Italian Journal of Zoology*, 71(1):5–16.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24(1):7.
- Alvarado, J. A. N., Barranco, W., Hernández, J., Hernández, E., Castillo, S., Monroy, D., y García, H. (2016). Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(154):75–83.
- Arnett, R. H., Frank, J. H., Thomas, M. C., y Skelley, P. E. (2002). *American Beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC press.
- Bai, M., Beutel, R. G., Song, K.-Q., Liu, W.-G., Malqin, H., Li, S., Hu, X.-Y., y Yang, X.-K. (2012). Evolutionary patterns of hind wing morphology in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Arthropod Structure & Development*, 41(5):505–513.
- Bai, M., Li, S., Lu, Y., Yang, H., Tong, Y., y Yang, X. (2015). Mandible evolution in the scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) and adaptations to coprophagous habits. *Frontiers in Zoology*, 12(1):30.
- Berli, N., Bärtschi, F., Ballesteros-Mejía, L., Kitching, I. J., y Beck, J. (2019). How has the environment shaped geographical patterns of insect body sizes? a test of hypotheses using sphingid moths. *Journal of Biogeography*, 46(8):1687–1698.
- Bookstein, F. L. (1986). Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical science*, 1(2):181–222.
- Bookstein, F. L. (1997a). Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical image analysis*, 1(3):225–43.
- Bookstein, F. L. (1997b). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press.
- Bouchard, P., Grebennikov, V. V., Smith, A. B. T., y Douglas, H. (2009). *Biodiversity of Coleoptera*, volume I. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Brazeau, M. D. (2011). Problematic character coding methods in morphology and their effects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(3):489–498.

- Browne, J. y Scholtz, C. H. (1998). Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, 23(4):307–326.
- Cardini, A. L. (2014). Missing the third dimension in geometric morphometrics: how to assess if 2d images really are a good proxy for 3d structures? *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 25(2):73–81.
- Cervantes, L. E. R. y Halffter, G. (1999). Monografía de las especies mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocanthon* (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, (77):23–150.
- Chao, A. y Chiu, C.-H. (2014). Species richness: estimation and comparison. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, pages 1–26.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T., Sander, E. L., Ma, K., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1):45–67.
- Chown, S. L. y Gaston, K. J. (2010). Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85(1):139–169.
- Cummings, M., Evans, H. K., y Chaves-Campos, J. (2018). Male horn dimorphism and its function in the neotropical dung beetle *Sulcophanaeus velutinus*. *Journal of Insect Behavior*, 31(5):471–489.
- de OA Nunes, L. G., Nunes, R. V., y Vaz-De-Mello, F. Z. (2020). Taxonomic revision of the South American subgenus *Canthon* (*Peltecanthon*) Pereira, 1953 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Deltochilini). *European Journal of Taxonomy*, (594).
- Días Rojas, A. y Favila Castillo, M. E. (1998). *Ecología y Comportamiento de Escarabajos Rodadores del Estiércol (Scarabeidae: Scarabaeinae) de Selvas y Pastizales en los Tuxtlas, Veracruz*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Maestría.
- Emlen, D. J. (2001). Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, 291(5508):1534–1536.
- Erwin, D. H. (2007). Disparity: morphological pattern and developmental context. *Palaeontology*, 50(1):57–73.
- Estrada, A., Halffter, G., Coates-Estrada, R., y Meritt, D. A. (1993). Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9(1):45–54.
- Farré, M., Tuset, V., Maynou, F., Recasens, L., y Lombarte, A. (2013). Geometric morphology as an alternative for measuring the diversity of fish assemblages. *Ecological Indicators*, 29:159–166.
- Foot, M. (1993). Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*, 19(4):403–419.
- Foot, M. (1993). Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*, 19(4):403–419.

- Foot, M. (1997). The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1):129–152.
- Forgy, E. W. (1965). Cluster analysis of multivariate data: efficiency versus interpretability of classifications. *Biometrics*, 21:768–769.
- Frank, K., Krell, F.-T., Slade, E. M., Raine, E. H., Chiew, L. Y., Schmitt, T., Vairappan, C. S., Walter, P., y Blüthgen, N. (2018). Global dung webs: high trophic generalism of dung beetles along the latitudinal diversity gradient. *Ecology Letters*, 21(8):1229–1236.
- Gerber, S., Eble, G. J., y Neige, P. (2008). Allometric space and allometric disparity: a developmental perspective in the macroevolutionary analysis of morphological disparity. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(6):1450–1457.
- Giraldo, C., Santiago, E., Molina, M., y Sarria, F. E. (2018). *Escarabajos del estiércol en paisajes ganaderos de Colombia*. CIPAV, Cali, COL.
- González, F., Molano, F., y Medina, C. (2009). Los subgéneros *Calhyboma* Kolbe 1893, *Hybomidium* Shipp 1897 y *Telhyboma* Kolbe 1893 de *Deltochilum* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 35:253–274.
- González, F. A. y Medina, C. U. (2015). The genus *Ontherus* Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): description of a new species, and notes on the genus in Colombia. *Zootaxa*, 3949(1):82–90.
- González, M. A., Lasso, C. A., Barriga, J. C., Mendoza-Cifuentes, H., Aguilar-Cano, J. R., Galvis, A., Rymel, A., Córdoba-Córdoba, S., Sierra-Buitrago, S., y Mesa, S. (2017). *Expedición Colombia BIO. Biodiversidad y conservación de los sistemas subterráneos y ambientes exocársticos asociados en El Peñón, Santander, Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- González-Vainer, P., Cantil, L. F., y Genise, J. F. (2018). Plasticity in the nesting behavior of *Ontherus sulcator* (Fabricius)(Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 72(1):203–209.
- Grimaldi, D., Engel, M. S., y Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography*, 15.
- Halffter, G., Edmonds, W. D., et al. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México.
- Halffter, G. y Martínez, A. (1966). Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos (Coleoptera, Scarabaeidae)(1a. parte). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 27:89–177.
- Halffter, G. y Morrone, J. J. (2017). An analytical review of halffter's mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa*, 4226(1):1.

- Halffter-Salas, G. (1961). Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg.(Coleoptera: Scarabaeidae). *Universidad del Zulia*, 20:225–320.
- Herrera, L. A. P., Cañas, R. A. R., Harders, F. G., y von Hildebrand, P. (2003). Parque Nacional Natural el Cocuy. *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento*, 3.
- Hopkins, M. J. y Gerber, S. (2017). Morphological disparity. *Nuño de la Rosa L, Müller GB, editors. Evolutionary Developmental Biology. Springer International Publishing*, pages 1–12.
- Howden, H. F. y Cook, J. (2002). *Paracryptocanthon*, a new canthonine genus from Brazil (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56(4):585–588.
- Hsieh, T., Ma, K., y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12):1451–1456.
- Jaccard, P. (1908). Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, 44:223–270.
- Kerman, K., Roggero, A., Rolando, A., y Palestrini, C. (2018). Evidence for male horn dimorphism and related pronotal shape variation in *Coprins lunaris* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Scarabaeidae, Coprini). *Insects*, 9(3):108.
- Kishimoto-Yamada, K. y Itioka, T. (2015). How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*, 18(4):407–419.
- Krell, F.-T. (2004). Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies—pitfalls and applicability of ‘morphospecies’ sorting. *Biodiversity & Conservation*, 13(4):795–812.
- Legendre, P. y Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Macagno, A., Pizzo, A., Roggero, A., Rolando, A., y Palestrini, C. (2009). Horn polyphenism and related head shape variation in a single-horned dung beetle: *Onthophagus (Palaeonthophagus) fracticornis* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(1):96–102.
- Macagno, A. L., Pizzo, A., Rolando, A., y Palestrini, C. (2011). Size and shape interspecific divergence patterns partly reflect phylogeny in an *Onthophagus* species-complex (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162(3):482–498.
- Manjarres, E. H. y Molano, F. (2015). Estudio de la variación de la genitalia masculina de las especies de la tribu Phanaeini (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos de Historia Natural*, 19(1):245–258.

- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research*, 27(2 Part 1):209–220.
- Marcus, L. F. (1990). Traditional morphometrics. In *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*, volume 2, pages 77–122. University of Michigan Museum of Zoology Ann Arbor.
- Mardia, K., Kent, J., y Bibby, J. (1979). Multivariate statistics.
- McClain, C. R., Johnson, N. A., y Rex, M. A. (2004). Morphological disparity as a biodiversity metric in lower bathyal and abyssal gastropod assemblages. *Evolution*, 58(2):338–348.
- Medina, A. M. (2019). Climatic stability and resource availability explains dung beetles (Scarabaeinae) richness pattern on the Americas. *bioRxiv*.
- Medina, C. A. (2001). *Diagnostic and phylogenetic character variation in the genus Canthon Hoffmannsegg and related genera (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Tesis de Doctorado.
- Medina, C. A., Lopera-Toro, A., Vítolo, A., y Gill, B. (2001). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 2(2).
- Medina, C. A., Scholtz, C. H., y Gill, B. D. (2003). Morphological variation and systematics of *Canthon* Hoffmannsegg 1817, and related genera of new world Canthonini dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 50(1):23–68.
- Medina, C. A. y Toro, A. L. (2000). Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22(2):209–315.
- Medina-Urbe, C. A. y Astrid, L. (2009). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Orinoquía colombiana. *Editorial Instituto Alexander Von Humboldt*.
- Moczek, A. P. y Nijhout, H. F. (2004). Trade-offs during the development of primary and secondary sexual traits in a horned beetle. *The American Naturalist*, 163(2):184–191.
- Mondragón-F, S. P. y Molano-R, F. (2016). Órgano genital masculino en *Eurysternus* (scarabaeidae, scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 38(1):211.
- Muhirwa, F., Maniragaba, A., y Kaplin, B. (2018). Dung beetle distribution, abundance, and diversity along an elevation gradient in Nyungwe National Park, Rwanda: a preliminary survey. *Journal of Entomology and Zoological Studies*, 6:2367–2640.
- Navarro, I. L., Roman, A. K., Gomez, F. H., y Perez, H. A. (2011). Listado de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) De La Serranía De Coraza, Sucre (Colombia). *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 3(2):262–268.

- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., y Favila, M. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6):1461–1474.
- Nichols, E. S. y Gardner, T. A. (2011). Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. *Ecology and evolution of dung beetles*, pages 267–291.
- Nijhout, H. F. y Emlen, D. J. (1998). Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(7):3685–3689.
- Noriega, J. A., Camero, E., Arias-Buriticá, J., Pardo-Locarno, L. C., Montes, J. M., Acevedo, A. A., Esparza, A., Murcia Ordóñez, B., García, H., y Solís, C. (2015). Grado de cobertura del muestreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(1).
- Nunes, C. A., Braga, R. F., Figueira, J. E. C., Neves, F. d. S., y Fernandes, G. W. (2016). Dung beetles along a tropical altitudinal gradient: Environmental filtering on taxonomic and functional diversity. *PloS one*, 11(6):e0157442.
- Nunes, L. G. d. O., Nunes, R. V., y Vaz-de Mello, F. Z. (2018). Taxonomic revision of the South American subgenus *Canthon* (*Goniocanthon*) Pereira & Martínez, 1956 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Deltochilini). *European Journal of Taxonomy*, 1956(437):1–31.
- Ocampo-Castillo, J. y Andresen, E. (2018). Interacciones entre semillas y escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en un bosque tropical seco. *Revista especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 21(1):24–33.
- Ordoñez Casadiego, A. F. y Miranda Esquivel, D. R. (2019). Morfometría de canthon en santander. https://bitbucket.org/andres_foc/thesis-coleoptera/src/master/. Accessed: 2020.
- Pardo-Díaz, C., Toro, A. L., Tovar, S. A. P., Sarmiento-Garcés, R., Herrera, M. S., y Salazar, C. (2019). Taxonomic reassessment of the genus *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeinae) through integrative taxonomy. *PeerJ*, 7:e7332.
- Pearson, K. (1901). LIII. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 2(11):559–572.
- Pereira, F. y Martínez, A. (1956). Os gêneros de Canthonini americanos (Col. Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 6:91–192.
- Pessôa, M. B., Izzo, T. J., y Vaz-de Mello, F. Z. (2017). Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. *PeerJ*, 5:e3978.
- Philips, T. K., Pretorius, E., y Scholtz, C. H. (2004). A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae : Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18(1):53.

- Price, S. A., Holzman, R., Near, T. J., y Wainwright, P. C. (2011). Coral reefs promote the evolution of morphological diversity and ecological novelty in labrid fishes. *Ecology letters*, 14(5):462–469.
- Rangel-Acosta, J. L., Solano-Torres, J. A., y Martínez-Hernández, N. J. (2018). Variación temporal y vertical de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico-Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 22(1):179–198.
- Ricklefs, R. E. y Miles, D. B. (1994). Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. *Ecological morphology: integrative organismal biology*, 1:13–41.
- Rios-Anaya, I. V. y Miranda-Esquivel, D. R. (2019). Gremio escarabajos coprófagos , un acercamiento con morfometría geométrica. In de Zoología ACZ, A. C., editor, *Reconciliarte con la biodiversidad, un acto de paz. Libro de resúmenes V Congreso Colombiano de Zoología*, page 98, Bogotá. Asociación Colombiana de Zoología ACZ.
- Rohlf, F. J. (2005). tpsdig, digitize landmarks and outlines, version 2.05. *Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook*.
- Rohlf, F. J. y Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology and evolution*, 8(4):129–132.
- Rohlf, F. J. y Slice, D. (1990). Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*, 39(1):40–59.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Delgado, L., Rodríguez-López, M. E., y Chamé-Vázquez, E. R. (2018). Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*, 40(1):144–160.
- Sokal, R. R. (1958). A statistical method for evaluating systematic relationship. *University of Kansas science bulletin*, 28:1409–1438.
- Solís-Blanco, A. y Kohlmann, B. (2002). El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia.*, 10(50):1–68.
- Spector, S. (2006). Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*, 60(mo5):71–83.
- Tarasov, S. I. y Kabakov, O. N. (2010). Two new species of *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) from Indochina, with a discussion of some problems with the classification of *Serrophorus* and similar subgenera. *Zootaxa*, 28(2344):17–28.
- Team, R. C. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Tong, J., Sun, J., Chen, D., y Zhang, S. (2005). Geometrical features and wettability of dung beetles and potential biomimetic engineering applications in tillage implements. *Soil and Tillage Research*, 80(1-2):1–12.
- Vargas-Pérez, A. A. y Martínez-Revelo, D. E. (2016). Composición y estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque del departamento de Antioquia. *Revista de la Facultad de Ciencias*, 5(2):114–123.
- Vaz-de Mello, F. Z., Edmonds, W. D., Ocampo, F. C., y Schoolmeesters, P. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854(1):1.
- Vesović, N., Ivanović, A., y Čurčić, S. (2019). Sexual size and shape dimorphism in two ground beetle taxa, *Carabus (Procrustes) coriaceus cerisyi* and *C.(Morphocarabus) kollari praecellens* (Coleoptera: Carabidae) - A geometric morphometric approach. *Arthropod structure & development*, 49:1–9.
- Vieira, M. K., Vaz-de Mello, F. Z., y Silva, F. A. (2019). A taxonomic revision of the *Canthon* subgenus *Pseudepilissus* Martínez, 1954 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insect Systematics & Evolution*, 1(aop):1–57.
- Vladić, Ž. J., Benítez, H. A., Pirnat, A., Hristovski, S., y Jelaska, L. Š. (2019). Variations in body shape of mountain habitat specialist *Carabus croaticus* and its sister species *Carabus caelatus* (Coleoptera: Carabidae) populations across Dinaric Alps. *Zoomorphology*, 138(1):85–96.
- Wells, C., Munn, A., y Woodworth, C. (2018). Geomorphic morphometric differences between populations of *Speyeria diana* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Florida Entomologist*, 101(2):195–203.
- Wills, M. A. (2001). *Morphological disparity: a primer*. Springer.
- Wolda, H. (1988). Insect seasonality: why? *Annual review of ecology and systematics*, 19(1):1–18.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., y Sheets, H. D. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier.
- Zhang, M., Ruan, Y., Wan, X., Tong, Y., Yang, X., y Bai, M. (2019). Geometric morphometric analysis of the pronotum and elytron in stag beetles: insight into its diversity and evolution. *ZooKeys*, 833:21.
- Zhang, S.-Q., Che, L.-H., Li, Y., Dan Liang, Pang, H., Ślipiński, A., y Zhang, P. (2018). Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9(1):205.