



## ARTÍCULO ORIGINAL

**Dimorfismo sexual en *Phyllophaga insulaepinorum* García-Vidal, 1978 (Insecta: Scarabaeidae) en tres hábitats del occidente de Cuba**

*Sexual dimorphism in Phyllophaga insulaepinorum García-Vidal, 1978 (Insecta: Scarabaeidae) from three different habitats in western Cuba*

Gabriela Molina\* <sup>1</sup>, Annerly Serrano<sup>2</sup>, Alejandro Barro<sup>1</sup>

1 Facultad de Biología,  
Universidad de la Habana, Cuba

2 Facultad de Ciencias Químico  
Biológicas. Universidad Autónoma  
de Campeche, México

\*Autor para correspondencia:  
[abarro@fbio.uh.cu](mailto:abarro@fbio.uh.cu)

**RESUMEN**

La morfometría geométrica es una buena herramienta para evaluar diferencias entre caracteres que parecen idénticos. Nos permite cuantificar y visualizar variaciones morfológicas inter e intraindividuales. Los miembros del género *Phyllophaga* son conocidos por mantener una morfología externa uniforme, por lo que pocos trabajos se han enfocado en buscar dimorfismo sexual. *Phyllophaga insulaepinorum* es endémica de Cuba y una de las especies mejor distribuidas en el occidente. A simple vista no existen diferencias entre la morfología externa de ambos sexos. El objetivo fue detectar la presencia de dimorfismo sexual, mediante el uso de la morfometría geométrica, en el cuerpo, la protibia y el pronoto de 220 ejemplares de cinco localidades del occidente de los cuales 101 eran hembras y 119 machos. El análisis de variantes canónicas muestra diferencias significativas de forma entre los sexos. En el cuerpo, las mayores diferencias se encuentran en el tamaño siendo los machos de mayor talla. En las hembras las espinas de la protibia aumentan de tamaño mientras que en los machos son menos pronunciadas. El pronoto fue la estructura con las diferencias menos marcadas, aunque las hembras presentan el borde superior ligeramente más cóncavo y las esquinas del borde superior más aguzadas.

**Palabras clave:** cambios de forma, Coleoptera, habito, morfometría geométrica, pronoto, protibia

**ABSTRACT**

Geometric morphometry is a good tool for evaluating differences between characters that appear identical. It allows us to quantify and visualize inter and intra-individual morphological variations. Members of the genus *Phyllophaga*

Recibido: 2022-03-18

Aceptado: 2022-06-22

are known to maintain a uniform external morphology, so few works have focused on looking for sexual dimorphism. *Phyllophaga insulaepinorum* is endemic to Cuba and one of the best distributed species in the West. At first glance there are no differences between the external morphology of both sexes. The objective was to detect, through the use of geometric morphometry, the presence of sexual dimorphism in the body, protibia and pronotum of 220 specimens from five western localities, of which 101 were females and 119 males. Canonical variant analysis shows significant differences in form between the sexes. In the body, the greatest differences are found in size, with the males being of higher size. In females the spines of the protibia increase in size while in males they are less pronounced. The pronotum was the structure with the least marked differences, with females having a slightly more concave upper edge and sharper upper edge corners.

**Keywords:** shape changes, Coleoptera, habitus, geometric morphometry, pronotum, protibia

## INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual está definido como diferencias fenotípicas entre machos y hembras de una misma especie, apreciable en forma, coloración y tamaño (Berns, 2013). Las diferencias entre sexos a menudo representan una adaptación para una reproducción exitosa (Reynold y Harvey, 1994).

Estudios de dimorfismo sexual en insectos señalan que la diferencia principal es en el tamaño entre sexos. Las hembras son, en promedio, más grandes que los machos, lo que resulta en ventajas adaptativas que pueden incluir un aumento de la fecundidad y fertilidad y, en algunos casos, cuidado parental (Hoňek, 1993).

El tamaño corporal es un rasgo biológico clave que se utiliza con frecuencia para evaluar la aptitud biológica de una especie. Aparte del dimorfismo sexual, la variación en el tamaño del cuerpo también puede provenir de la heredabilidad genética y factores ambientales que tienen fuertes efectos sobre la reproducción, la capacidad de dispersión y la competencia intraespecífica (Foelker y Hofstetter, 2014).

En Coleoptera, la mayor parte de las diferencias se encuentran en la cabeza y el protórax de los machos, como en la forma y el tamaño de la mandíbula, longitud de los segmentos antenales, estructuras en forma de cuerno en el *frons* o en la superficie pronotal (Romero-López y Morón, 2013). Estos autores plantean que otras diferencias se encuentran en el tamaño de todo el cuerpo, desarrollo de élitros y alas traseras, así como en la longitud de las patas delanteras y traseras, o en forma de placa pigdial. También, los tarsómeros tienen valor para la

separación de los sexos (Hammack y French, 2007; Voigt *et al.*, 2008) y los machos usualmente tienen estas estructuras ensanchadas y con setas adhesivas (Fairn *et al.*, 2007).

El género *Phyllophaga* (Coleoptera: Scarabaeidae) cuenta con más de 856 según Evans y Smith (2005), de las cuales 83 están registradas para el archipiélago cubano (Serrano y Morón, 2017). Todas esas especies son endémicas excepto *P. patruelis* descrita para Guadalupe y Santo Domingo, aunque Smith y Paulsen (2015) sugieren que se debe tratar como endémica. Smith (1888), planteó que los miembros del género eran conocidos por mantener una morfología externa uniforme, y una genitalia diversa y específica a cada especie. Debido a esto, pocos trabajos se han enfocado en buscar dimorfismo sexual en el género. Polihronakis (2006) exploró las diferencias morfométricas en la genitalia de ambos sexos en *Phyllophaga hirticula* (Knoch, 1801). Además, se conoce que en algunas especies mexicanas el cuerpo de los machos es un poco más largo que el de las hembras al igual que sus antenas y lamelas (Romero-López y Morón, 2013). En Cuba no existen trabajos de esta índole con el género.

Serrano *et al.* (2017) registraron alta cantidad de individuos de *Phyllophaga insulaepinorum* en nueve de las 17 localidades visitadas en un estudio del género para el occidente de Cuba, lo que la hace una de las especies mejor distribuidas en esta región, pero sin diferencias entre la morfología de ambos sexos. García-Vidal (1978) planteó que estructuras como el cuerpo, clípeo, pronoto, genitalia y uñas tarsales son estructuras que presentan importancia en la identificación y diferenciación de esta especie.

Aunque la forma puede contribuir significativamente a varias funciones como alimentación, apareamiento, cuidado de los padres y otras características de la historia de vida, históricamente, patrones de dimorfismo sexual en cuanto a forma, han recibido mucha menos atención que diferencias sexuales de tamaño. El análisis de la forma permite una comprensión más profunda de mecanismos subyacentes de dimorfismo, debido a que diferentes partes del cuerpo pueden cumplir múltiples funciones y estar bajo distintos regímenes selectivos (Berns, 2013)

La morfometría geométrica es una buena herramienta para evaluar diferencias entre caracteres que parecen idénticos (Benítez *et al.*, 2011). Cuando está basada en puntos clave, es una herramienta muy poderosa que permite cuantificar y visualizar variaciones morfológicas inter e intraindividuales (Zelditch *et al.*, 2009). Con el desarrollo de esta herramienta muchos autores la han utilizado para explorar la presencia de dimorfismo sexual en coleópteros (Benítez *et al.* 2010; Benítez, 2013; Lemic *et al.*, 2014; Vergara *et al.*, 2014; Budec'evi *et al.*, 2021) y aplicada a órganos sexuales, para probar hipótesis de selección sexual y coevolución de estructuras en ambos sexos (Simmons y García-

González, 2011).

Por lo antes expuesto el objetivo de este trabajo es detectar, mediante el uso de la morfometría geométrica, la presencia de dimorfismo sexual en tres estructuras de individuos de *Phyllophaga insulaepinorum*, de hábitats diferentes del occidente de Cuba.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para el presente estudio se utilizaron 220 ejemplares (Tabla I), de los cuales 101 eran hembras y 119 machos, de *Phyllophaga insulaepinorum* (Coleoptera: Scarabaeidae) pertenecientes a cinco localidades del occidente de Cuba. Las recolectas fueron realizadas entre mayo de 2016 y octubre de 2018, en el cuabal de Lomas de Galindo (Mayabeque), los bosques siempreverdes de Soroa y La Estación Ecológica Sierra del Rosario (Artemisa), y los bosques semideciduos de Canímar (Matanzas) y Boca de Canasí (Mayabeque), todos en el occidente de Cuba. Los ejemplares fueron capturados mediante una trampa de luz de vapores de mercurio, conservados en alcohol etílico al 70% y depositados en la colección del Museo de Historia Natural Felipe Poey Aloy de la Universidad de la Habana.

**Tabla I.** Cantidad de individuos de *Phyllophaga insulaepinorum* (Coleoptera: Scarabaeidae) de cada localidad utilizados en el estudio de dimorfismo sexual.

**Table I.** Amount of individuals of *Phyllophaga insulaepinorum* (Coleoptera: Scarabaeidae) of each localitie used in the sexual dimorfism study

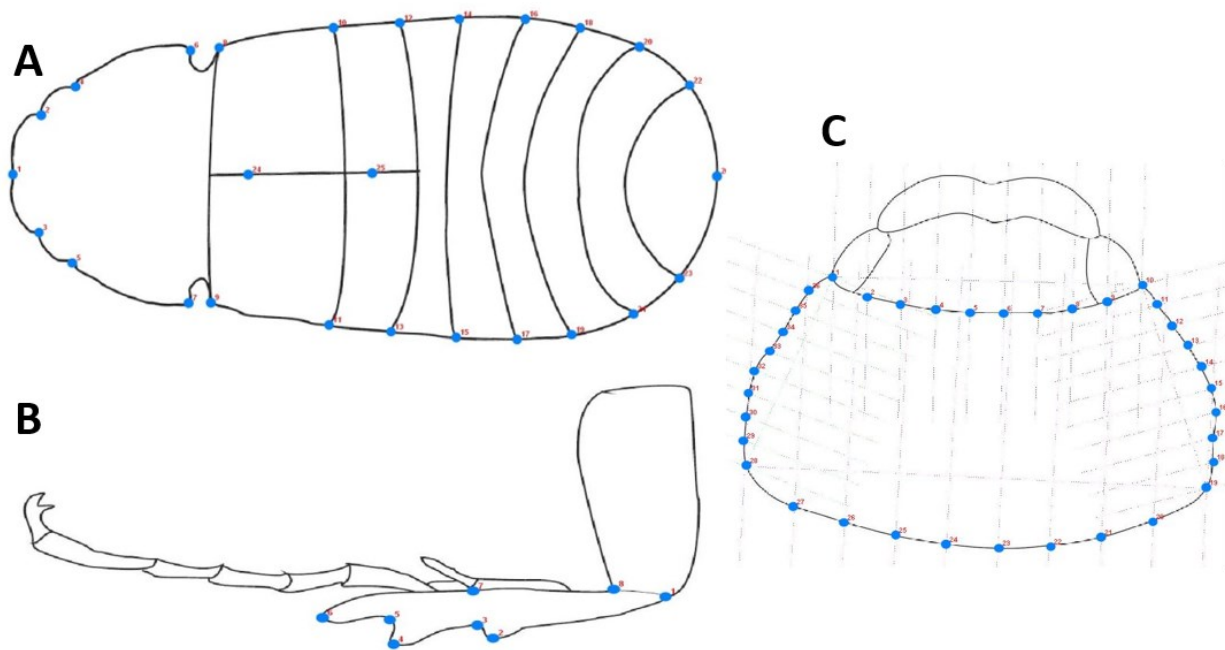
Localidades (tipo de hábitat y cordenadas)	Machos	Hembras
Lomas de Galindo - cuabal (23°06'65"N, 81°71'429"W)	25	25
Soroa - bosque siempreverde (22°48'30.16"N, 83°1'20.453"W)	25	25
Sierra del Rosario - bosque siempreverde (22°51'208"N, 82°55'810"W)	25	25
Canímar - bosque semideciduo (22° 59' 39.489"N, 81° 28' 2.027"W)	25	15
Canasí - bosque semideciduo (23°08'552"N, 81°46'391"W)	19	11

Para el análisis se tomaron tres fotografías de cada ejemplar que abarcaron el cuerpo completo (vista ventral), el pronoto (vista dorsal) y la protibia (vista dorsal), respectivamente. Se realizaron con una videocámara Zeiss acoplada a un microscopio estereoscópico de la misma marca. Todas las fotografías fueron realizadas junto a una regla ( $\pm 1$  mm) que sirviera como referencia de tamaño. Para el análisis mediante la morfometría geométrica se ubicaron en cada imagen puntos clave (de tipo 1 y 2) (Fig. 1); los que fueron ubicados de manera que describieran la forma de estas estructuras.

En el pronoto, donde no existen los suficientes puntos anatómicos disponibles que representen la forma general de la estructura, se dibujaron peines y abanicos tomando en cuenta los vértices del mismo.

Este procedimiento fue llevado a cabo con el programa MakeFan6 (Sheets, 2005) de la serie IMP. Las líneas creadas, fueron usadas como referencia para colocar consistentemente los puntos equivalentes en el contorno de la estructura.

La digitalización de los puntos fue realizada en el programa tpsDig2 (Rohlf, 2008), el cual registra las coordenadas cartesianas ( $x$ ;  $y$ ) de cada punto. Fue realizado un registro Procrustes para cada estructura en el programa MorphoJ. La variación de forma en todo el conjunto de datos se analizó mediante el análisis de componentes principales (PCA) basado en la matriz de covarianza de componentes simétricos de forma (Klingenberg *et al.*, 2002). Para distinguir entre grupos se utilizó un análisis de variantes canónicas (CVA), con los sexos como variantes.



**Figura 1.** Ubicación de los puntos claves en tres estructuras con importancia en la identificación y diferenciación de *Phyllophaga insulaepinorum* (Coleoptera: Scarabaeidae) para el análisis de morfometría geométrica. **A** cuerpo, **B** pata con puntos en la protibia y **C** pronoto.

**Figure 1.** Location of the key points in three structures with importance in the identification and differentiation of *Phyllophaga insulaepinorum* (Coleoptera: Scarabaeidae) for geometric morphometry analysis. **A** body, **B** leg with points in the protibia and **C** pronotum.

## RESULTADOS

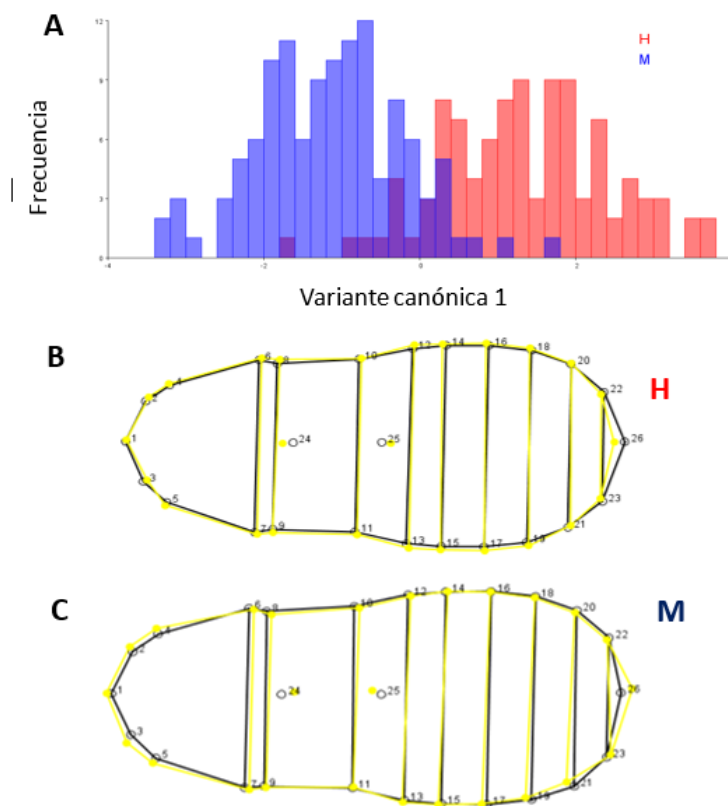
El PCA mostró que los dos primeros componentes explican más de la mitad de la variación. Para el cuerpo, los componentes principales 1 y 2 explican el 53,1 % de la variación, mientras que para el pronoto explican el 72,1 % y para la protibia el 97,6 %.

El análisis de variantes canónicas muestra diferencias significativas de forma entre los sexos, para la forma general del cuerpo y las dos estructuras analizadas (Tabla II). En el cuerpo (Fig. 2) las mayores diferencias se encuentran en el largo de último segmento del abdomen siendo en los machos de mayor talla. En los machos el punto 26, que corresponde con el extremo posterior del cuerpo, se mueve hacia atrás (Fig. 2C) a diferencia de las hembras (Fig. 2B) donde el punto se mueve hacia dentro del cuerpo.

**Tabla 2.** Resultados del análisis de variables canónicas entre sexos de *Phyllophaga insulaepinorum* colectados entre mayo de 2016 y octubre de 2018, en cinco localidades del occidente de Cuba. Se muestran las distancias de Mahalanobis y los valores de probabilidad obtenidos para el cuerpo y las dos estructuras analizadas.

**Table 2.** Results of the canonical variables analysis between sexes in *Phyllophaga insulaepinorum* collected between may of 2016 and octubre of 2018, in five regions of western's Cuba. Mahalanobis distances and probability values for the body and the two analyzed structures are shown.

Análisis de variables canónicas	Estructuras morfológicas estudiadas		
	Cuerpo	Protibia	Pronoto
Distancia de Mahalanobis/p	2,5087 / < 0,0001	3,0088 / < 0,0001	2,4216 / < 0,0001
Distancia Procrustes/p	0,0167 / 0,0001	0,1212 / 0,0010	0,0107 / 0,0037



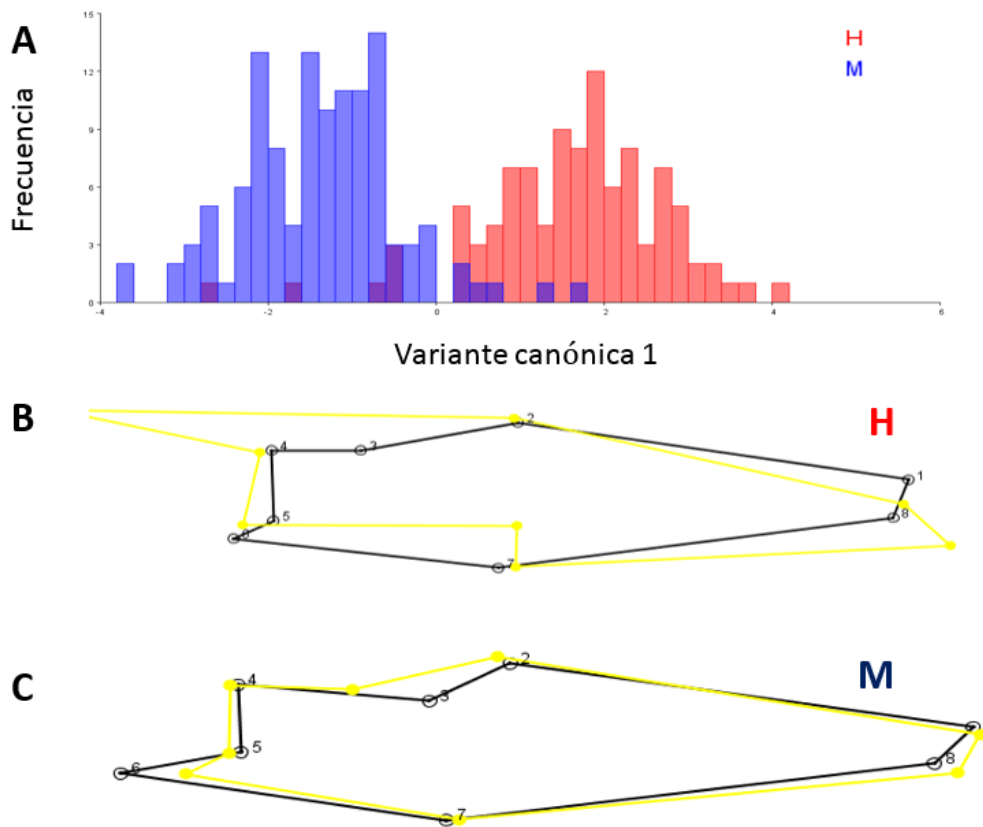
**Figura 2.** A Análisis de variables canónicas para la forma del cuerpo de *Phyllophaga insulaepinorum* de tres hábitats diferentes del occidente de Cuba, en rojo se observa la variación de formas con respecto a la media de las hembras y en azul de los machos. B y C Visualización wireframe para las hembras (H) y los machos (M) de la forma media del cuerpo, extraída del CV1 (en amarillo), en negro se muestran los desplazamientos de los puntos clave para cada sexo.

**Figure 2.** A Canonical variables analysis for the body shape of *Phyllophaga insulaepinorum* from three different habitats in western Cuba, in red the variation of shapes with respect to the mean of the females is shown and males in blue. B and C Wireframe visualization for females (H) and males (M) of the average body shape, extracted from CV1 (in yellow), in black the displacements of the key points for each sex are shown.

La forma de la protibia se separa completamente (Fig. 3A), aunque presenta 12 individuos que se parecen más al sexo opuesto. En esta estructura las mayores diferencias están dadas en los puntos 3 y 6, el primero marca la zona intermedia entre el dientecillo proximal y el medio de la protibia, mientras que el segundo señala la punta del dientecillo distal. En las hembras (Fig. 3B) las espinas aumentan de tamaño

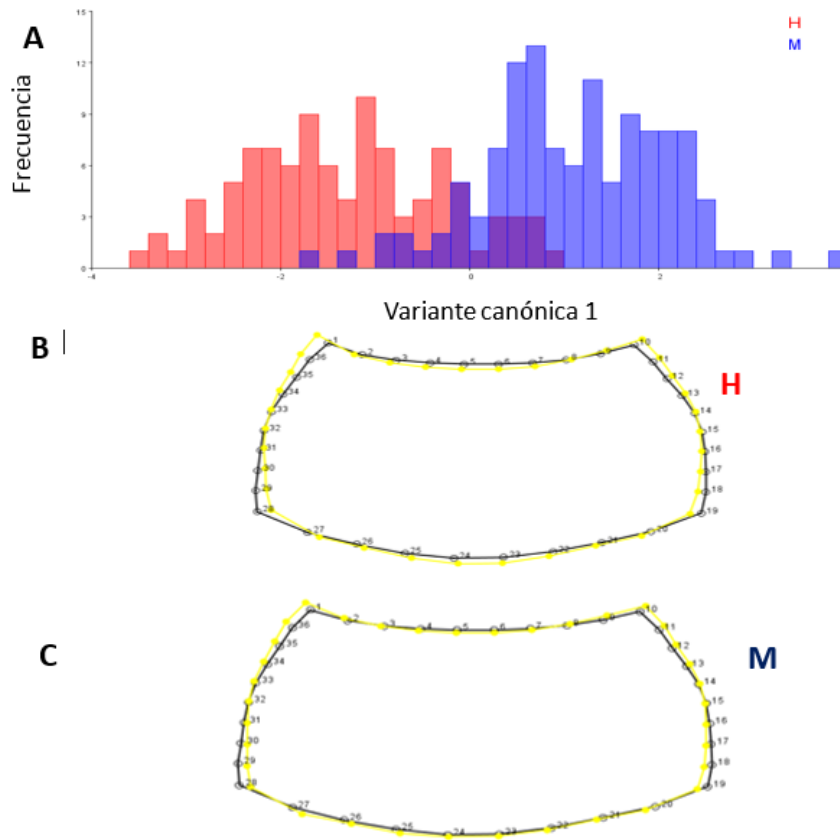
mientras que en los machos (Fig. 3c) son menos pronunciadas.

El pronoto (Fig. 4) es la estructura con las diferencias menos marcadas entre ambos sexos (Fig. 4A), con hembras con el borde superior ligeramente más cóncavo y con los puntos 1 y 10 (esquinas del borde superior) más aguzados.



**Figura 3.** A Análisis de variables canónicas para la forma de la protibia de *Phyllophaga insulaepinorum* de tres hábitats diferentes del occidente de Cuba, en rojo se observa la variación de formas con respecto a la media las hembras y en azul de los machos. B y C Visualización wireframe para las hembras (H) y los machos (M) de la forma media de la protibia, extraída del CV1 (en amarillo), en negro se muestran los desplazamientos de los puntos clave para cada sexo.

**Figure 3.** A Canonical variables analysis for the shape of the protibia of *Phyllophaga insulaepinorum* from three different habitats in western Cuba, in red the variation of shapes with respect to the mean of the females is shown and males in blue. B and C Wireframe visualization for females (H) and males (M) of the average shape of the protibia, extracted from CV1 (in yellow), in black the displacements of the key points for each sex are shown.



**Figura 3.** A Análisis de variables canónicas para la forma de la protibia de *Phyllophaga insulaepinorum* de tres hábitats diferentes del occidente de Cuba, en rojo se observa la variación de formas con respecto a la media las hembras y en azul de los machos. B y C Visualización wireframe para las hembras (H) y los machos (M) de la forma media de la protibia, extraída del CV1 (en amarillo), en negro se muestran los desplazamientos de los puntos clave para cada sexo.

**Figure 3.** A Canonical variables analysis for the shape of the protibia of *Phyllophaga insulaepinorum* from three different habitats in western Cuba, in red the variation of shapes with respect to the mean of the females is shown and males in blue. B and C Wireframe visualization for females (H) and males (M) of the average shape of the protibia, extracted from CV1 (in yellow), in black the displacements of the key points for each sex are shown.

## DISCUSIÓN

Las formas de ambos sexos fueron significativamente diferentes cuando se cuantificaron por Distancias de Mahalanobis y Procrustes, lo que indica dimorfismo sexual en *P. insulaepinorum* en la vista ventral del cuerpo entero y en estructuras como el pronoto y la protibia.

A diferencia de lo reportado en la literatura, los machos de *P. insulaepinorum* presentaron cuerpos más alargados que las hembras. Tatsuta y Akimoto (1998) plantearon que esta excepción a la regla puede

deberse a competencia intersexual por parejas. Otra explicación dada por estos autores es que la morfología de las hembras puede verse afectada en mayor medida por cambios ambientales, por lo que cambios de presencia, calidad o cantidad de recursos en el hábitat, durante el desarrollo larval, puede resultar en hembras más pequeñas.

En algunos miembros de la subfamilia Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae), el macho y la hembra suelen diferir en el número de dientes en la protibia y los últimos dientes siempre están ausentes o son muy

pequeños en las hembras (Sha Li *et al.*, 2016). En los especímenes de *Phyllophaga insulaepinorum* estudiados, la variación principal de forma en la protibia se encuentra en los dientes, principalmente de las hembras, donde presentan un mayor tamaño. Goodrich (1963) encontró variaciones parecidas en una población de *Cotinis nitida* (Linnaeus, 1764) del noreste de los Estados Unidos, e indicó que este era un carácter de dimorfismo sexual secundario en la especie. Mientras que Pszczolkowski *et al.* (2008), en trabajos en la misma especie, planteó que variaciones en los dientes de la protibia estaban asociadas al uso de estas, en el caso específico de las hembras, en cavar el suelo para la oviposición.

Koçak *et al.* (2021) en un estudio de dimorfismo sexual en el pronoto de *Oxythyrea cinctella* (Schaum, 1841) encontraron diferencias significativas entre la forma de esta estructura para ambos sexos, con las hembras presentando un pronoto más ancho y más corto que los machos. Mientras que Benítez (2013) encontró una elongación de estos segmentos en los machos del carábido *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829)

En *P. insulaepinorum* no se encontraron diferencias relacionadas a largo y ancho, sino cambios en la concavidad de los bordes anterior e inferior, lo que coincide con la variación encontrada por Garnier *et al.* (2005) en *Carabus solieri* (Dejean, 1826). En *C. solieri* las variaciones estaban relacionadas con características de los hábitats donde habitaba cada población, por lo que sería de interés explorar si las diferentes formaciones vegetales, suelos, régimen de lluvias o temperaturas presentes en las localidades de este estudio pudiesen estar influyendo también en los cambios de forma.

Según los resultados obtenidos, en esta especie la tendencia es a la presencia de machos con el último segmento abdominal más ancho, protibias con espinas casi ausentes y pronotos casi rectangulares. Al contrario de las hembras que tienen abdómenes más pequeños, protibias con las espinas más marcadas y pronotos con el borde superior más cóncavo.

## AGRADECIMIENTOS

Gracias al MSc. Maike Hernández Quintana y al resto de los trabajadores del Departamento de Zoología del

Instituto de Ecología y Sistemática, por facilitarnos el uso de la cámara donde fueron tomadas las fotografías del estudio. Este estudio es parte del proyecto "Riqueza, composición de especies y endemismo de siete órdenes de insectos en áreas del occidente de Cuba" PS211LH003-031 asociado al programa sectorial "Uso sostenible de los componentes de la diversidad biológica en Cuba".

## LITERATURA CITADA

- Benítez, H.A. (2013). Assessment of Patterns of Fluctuating Asymmetry and Sexual Dimorphism in Carabid Body Shape. *Neotrop Entomol.* DOI 10.1007/s13744-012-0107-z
- Benítez, H.A., Vidal, M., Briones, R., Jerez, V. (2010). Sexual dimorphism and morphological variation in populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae). *J. Entomol. Res. Soc.* 12: 87–95.
- Benítez, H.A., R. Briones, V. Jerez (2011). Intra and Inter-population morphological variation of shape and size of the Chilean magnificent beetle, *Ceroglossus chilensis* in the Baker River Basin, Chilean Patagonia. *J. Insect Sci. (Online)* 11: 94.
- Berns C. M. (2013). The Evolution of Sexual Dimorphism: Understanding Mechanisms of Sexual Shape Differences. En: *Sexual Dimorphism* Publisher: InTech Editors: Hiroshi Moriyama
- Budec'evic' S., U. Savkovic', M. Đord'evic', L. Vljajnic' y B. Stojkovic' (2021). Sexual Dimorphism and Morphological Modularity in *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831) (Coleoptera: Chrysomelidae): A Geometric Morphometric Approach. *Insects* 12: 350. <https://doi.org/10.3390/insects12040350>
- Fairm, E.R; A. I., Schulte-Hostedde e Y., Alarie (2007). Sexual selection on the accessory glands, genitalia and protarsal pads in the whirligig beetle *Dineutus nigrior* (Coleoptera: Gyrinidae). *Ethology* 113 (3), 257-266.
- Foelker C. J y R. W. Hofstetter (2014) Heritability, Fecundity, and Sexual Size Dimorphism in Four Species of Bark Beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 107(1): 143-151
- García-Vidal, M. (1978). El género *Phyllophaga* Harris, 1826 (Coleoptera: Scarabaeidae) en Cuba. Descripción de cinco nuevas especies. *Poeyana* (182): 1-14.
- Garnier S, F.J. Magniez-Jannin, Y. Rasplus, P. Aliber (2005). When morphometry meets genetics: inferring the phylogeography of *Carabus solieri* using Fourier analyses of pronotum and male genitalia. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 269–280.
- Goodrich, M. A. (1963) Secondary sexual dimorphism in *Cotinis nitida* L. (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterist Bulletin* 17: 70–72.
- Hammack, L. y B. W. French (2007). Sexual dimorphism of basitarsi in pest species of *Diabrotica* and *Ceratomyza* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annals of the Entomological Society of America* 100 (1), 59-63.
- Hoňek, A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Klingenberg, C.P., M. Barluenga, y A. Meyer (2002). Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56: 1909–1920.
- Koçak Y., A. Doğan Sarıkaya, Ö. Sarıkaya, Ü. Şahin (2021). Morphological variations based on geometric morphometrics between male and female pronota of *Oxythyrea cinctella* (Schaum,

- 1841) (Coleoptera: Scarabaeidae, Cetoniinae). AÇÜ Orman Fak Derg 22(2): 331-337
- Lemic D., H. A. Benítez, R. Bažoka (2014) Intercontinental effect on sexual shape dimorphism and allometric relationships in the beetle pest *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera: Chrysomelidae). Zoologischer Anzeiger 253: 203–206
- Moriyama H. (2013) Sexual Dimorphism. InTech <http://dx.doi.org/10.5772/2960>
- Peck, S. B. (2005) A checklist of the beetles of Cuba with data on distributions and bionomics (Insecta: Coleoptera). Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas. Volúmen 18: 241 pp.
- Polihronakis, M. (2006) Morphometric analysis of intraspecific shape variation in male and female genitalia of *Phyllophaga hirticula* (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). Ann. Entomol. Soc. Am., 99: 144–150.
- Pszczolkowski, M. A., Hampton, K., & Johnson, D. (2008). Sexual characteristics in a midwestern USA population of *Cotinis nitida* Linnaeus (Coleoptera: Scarabaeidae) and consequences for determining gender. The Coleopterists Bulletin, 62(4): 527-534.
- Reynolds, J. D., y Harvey, P. H. (1994). Sexual selection and the evolution of sex differences. En: The differences between the sexes. Ed. Short, R. E. Cambridge University Press. 53-70 pp.
- Rohlf, F. J. (2008): TPSdig, v. 2.12. NY: State University at Stony Brook.
- Romero-López A. A. y M. A. Morón (2013) Sexual Dimorphism in Antennae of Mexican Species of *Phyllophaga* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). En: Sexual Dimorphism Publisher: InTech Editors: Hiroshi Moriyama
- Serrano A. y M. A. Morón (2017) Four new species of *Phyllophaga* Harris (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) from western Cuba. Zootaxa 4362 (4): 575–583
- Serrano, A., M. A. Morón, A. Barro y G. Molina (2017) Comparación entre ensambles de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae) del Occidente de Cuba. Rev. Biol. Trop., 65 (1): 351-363.
- Sha Li, E. Ricchiardi, M. Bai y X. Yang (2016) A taxonomy review of *Oreoderus* Burmeister, 1842 from China with a geometric morphometric evaluation (Coleoptera, Scarabaeidae, Valgini) ZooKeys 552: 67–89
- Sheets, H. D. (2005): MakeFan 6, 6th Beta version. New York: Department of Physics, Canisius, College, Buffalo.
- Simmons, L. y Garcia-Gonzalez, F. (2011) Experimental coevolution of male and female genital morphology. Nat Commun 2, 374
- Smith, J. B. 1888. Notes on the species of *Lachnosterna* of temperate North America, with descriptions of new species. Proc. U.S. Natl. Mus. 11: 481-525
- Smith, A. B., y Paulsen, M. J. (2015): Ten New Species of *Phyllophaga* Harris (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) from Cuba. The Coleopterists Bulletin, 69(3), 435–452.
- Tatsuta, H., y S. Akimoto. (1998) Sexual differences in the pattern of spatial variation in the brachypterous grasshopper, *Podisma sapporensis* (Orthoptera: Podisminae). Can. J. Zool. 76: 1450-1455.
- Vergara O., H. A. Benítez, M. Pincheira y V. Jerez (2014) Determinación del dimorfismo sexual en la forma corporal de *Chiasognathus grantii* (Coleoptera: Lucanidae). Revista Colombiana de Entomología 40 (1): 104-110
- Voigt, D., J. M., Schuppert; S., Dattinger; S.N., Gorb (2008) Sexual Dimorphism in the attachment ability of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) to rough substrates. Journal of Insect Physiology 54 (5), 765-776.
- Zelditch M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheetsy y W. L. Fink (2009) Geometric morphometric for biologists: a primer. Second edition. Academic Press, Londres. 482 pp.

