

SOBRE *ONTHOPHAGUS* LATREILLE, 1802 AMERICANOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE)

Mario Zunino

Università di Palermo
Dipartimento di Biologia Animale
Via Archirafi, 18
90123 PALERMO. ITALY

Gonzalo Halffter

Instituto de Ecología, A. C.
Apartado Postal 63
XALAPA. VERACRUZ. 91000 MÉXICO.

ABSTRACT

About American *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae).

In this paper we present an advance in the classification of the American *Onthophagus*, by adding three new species-groups to the two we previously identified. We consider the *chevrolati* and *clypeatus* groups as well established taxonomic units, and present preliminary morphological descriptions and systematic composition of the three new species-groups named *mexicanus*, *hirculus*, and *landolti*. This proposed classification leads to the hypothesis that the genus *Onthophagus*—an ancient lineage originated in the Old World—has undergone to differentiation in several separated American areas. This latter is shown by the present geographical distribution as well as by the ecological requirements of each species-group.

Finally, three new species are described, *O. onorei*, *O. brachypterus* and *O. violetae*.

Key Words: Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, *Onthophagus*, America.

INTRODUCCIÓN

Las evidencias biogeográficas y filogenéticas señalan al Viejo Mundo como área de origen de *Onthophagus* Latreille, 1802. Es en los trópicos del Viejo Mundo donde se encuentran más géneros afines (dentro de la tribu Onthophagini), donde se presenta la mayor cantidad de subgéneros y grupos filéticos de *Onthophagus*, y sobre todo donde se encuentra el mayor número de formas plesiomórficas. Concretamente en Africa al sur del Sahara se encuentra la mayor diversidad taxonómica, morfológica, ecológica y etológica (790 especies de un total de 1768, según CAMBEFORT, 1991). Es también en Africa y en la región Oriental donde se presenta una supuesta «redundancia» de especies. Es decir, especies del mismo tamaño, que en el mismo lugar geográfico ocupan aparentemente el mismo nicho ecológico.

Onthophagus se ha expandido tanto a las regiones actualmente templadas de Eurasia, como a la región Australiana y a América. Es el Scarabaeoidea más cosmopolita, incluyendo numerosas introducciones accidentales o diseñadas debidas al hombre. En América, al igual que en Australia, la riqueza filética es menor. En América existe un sólo subgénero (excluyendo las introducciones antrópicas en tiempos recientes): *Onthophagus* s. str., que, por otra parte, incluye abundantes ramas filéticas y especies en el este de la región Oriental y en la Zona de Transición China (sensu PALESTRINI *et al.*, 1987).

ZUNINO & HALFFTER (1988a) señalan los argumentos que permiten suponer que los *Onthophagus* americanos representan varias ramas filéticas derivadas de troncos ancestrales, cuya representación extramericana actual se encuentra en la fauna del este y sureste asiático. Las ramas americanas son varias. Hasta donde permite el conocimiento actual es posible señalar cinco grupos de especies (en el sentido dado a «grupo de especies» por ZUNINO & HALFFTER (1988a: 16).

GRUPOS SUPRAESPECIFICOS DE *ONTHOPHAGUS* AMERICANOS

Grupo *chevrolati*

Este grupo ha sido detalladamente estudiado por ZUNINO & HALFFTER (1988a), donde se encuentra la relación de taxa que comprende. A las 31 especies listadas en ese trabajo, hay que añadir *Onthophagus moroni* Zunino y Halffter (ZUNINO & HALFFTER, 1988c). Distribuido de Arizona a Panamá, es un grupo de especies de montaña, característico de la Zona de Transición Mexicana (sensu HALFFTER, 1976) (véase Mapa 1). Incluye numerosas especies asociadas a nidos de roedores y algunas a cuevas (véase ZUNINO & HALFFTER, 1988a, c).

Grupo *mexicanus*

Diagnosis

Aparatos copuladores: a) Región apical de los parámetros bien desarrollada y definida, formando con el eje longitudinal de los propios parámetros un ángulo obtuso o fuertemente obtuso. b) Lamela copuladora grande, cóncava, su rama derecha muy desarrollada en sentido longitudinal; la parte lateral de la rama izquierda presenta una inflexión generalmente muy notoria. El margen interno, en su parte de mayor inflexión, se prolonga hacia la concavidad de la propia lamela en una lámina simple, con desarrollo variable. La lamela secundaria, relativamente simple, puede presentar un gran desarrollo longitudinal, alcanzando el nivel del ápice de la rama derecha de la lamela principal. c) La esclerosación de soporte de la pared ventral de la vagina en forma de H mayúscula, presentando un gran desarrollo de sus ramas cefálicas, mismas que suelen presentarse alargadas y ensanchadas, de contorno ovalado, y ocupar la mayor parte de la pared ventral de la porción expandida de la vagina.

Facies: El grupo está integrado por especies de tamaño medio a medio-grande, de coloración uniforme, negra, café oscuro o azulosa, mate o serícea, a veces con reflejos metálicos verdes o cobrizos. En cuanto a su morfología externa, el grupo se caracteriza por tener los machos el margen lateral del clipeo fuertemente

sinuoso, con el reborde apical muy evidente y a menudo prolongado hacia arriba, sinuado en el centro o entero; la quilla frontal prolongada en tubérculos o cuernos divergentes; el pronoto prolongado hacia adelante en una prominencia plana, bilobada o bífida; las tibias anteriores delgadas, alargadas, curvas, con su margen interno prolongado en un diente dirigido anterad. En las hembras se presentan las dos quillas cefálicas; la prominencia pronotal puede estar presente, plana, reducirse a dos menudos tubérculos anterolaterales, o ser casi inaparente. En ambos sexos al menos una parte de la escultura del pronoto está formada por puntos asociados a un gránulo.

A diferencia de los grupos *hirculus* y *chevrolati*, y sobre todo de los grupos *clypeatus* y *landolti*, el grupo *mexicanus* tiene una gran homogeneidad interna que aparentemente no permite la separación de conjuntos de especies.

A las 11 especies enlistadas por ZUNINO & HALFFTER (1988a), hay que añadir *O. velutinus* Horn, 1875. Es un grupo característico de los Estados Unidos al este de las Montañas Rocosas, con dos especies en México (una muy característica de los altiplanos: *O. mexicanus* Bates, 1887), y dos especies en Guatemala, una de las cuales parece extenderse hasta Costa Rica (*O. championi* Bates, 1887, según BOUCOMONT, 1932) (véase Mapa 1).

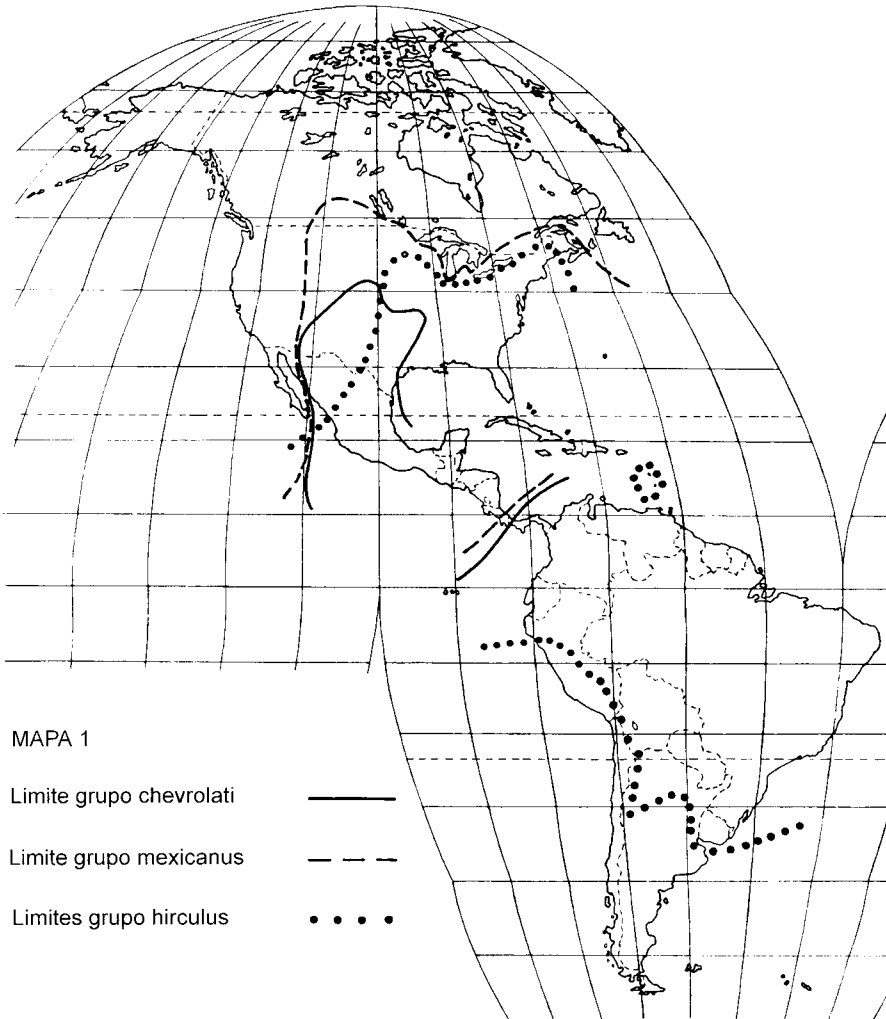
Grupo *hirculus*

Diagnosis

Aparatos copuladores: *a)* Región apical de los parámetros muy poco angulada con respecto al eje longitudinal del propio parámetro, generalmente bien definida y desarrollada. *b)* Lamela copuladora cóncava, la rama derecha con modesto desarrollo longitudinal, a veces muy complicada en su extremo. Porción externa del margen apical de la rama izquierda sinuada a profundamente escotada; margen interno en su tramo de mayor inflexión prolongado en una lámina simple dirigida hacia el interior de la propia lamela. Lamela secundaria simple, cóncava, cuadrangular isodiamétrica o algo alargada. *c)* Esclerosación de soporte de la pared ventral de la vagina muy desarrollada, en forma de H mayúscula, con los extremos de las ramas cefálicas curvas en dirección medial. Excepcionalmente casi toda la pared ventral de la porción expandida de la vagina puede estar enteramente esclerosada.

Facies: Integran el grupo especies de aspecto generalmente robusto pero de tamaño muy variable, entre los 5.5 y los 11 mm de longitud, de coloración uniforme que varía entre el negro y el pardo, a veces con un brillo metálico más o menos acusado, o francamente bicolor por distinguirse netamente la coloración de la parte anterior del cuerpo de la de los élitros. En algunas especies el color de fondo es pardo amarillento y tanto en el disco del pronoto como en los élitros aparecen áreas y franjas netamente más oscuras.

En el macho el clipeo presenta un aspecto subtrapezoidal —a veces con los márgenes sinuados— con ángulos romos, a más o menos oval. La quilla clipeal puede faltar o ser entera, recta o muy debilmente curvada hacia adelante. Al menos en los machos eutélicos de las especies de tamaño medio o grande la quilla frontal —entera o interrumpida en el centro— se prolonga en dos cuernos erectos, cuyos ápices pueden curvarse en dirección medial. El pronoto suele presentar una prominencia anteromedial roma, o excepcionalmente aguda, delimitada por dos excavaciones laterales, cuyo desarrollo está relacionado con el de los cuernos cefálicos. Estos



Mapa 1: Límites extremos de distribución de los grupos *chevrolati*, *mexicanus* e *hirculus*.
 Map 1: Extreme boundaries of the geographic range of *chevrolati*, *mexicanus* and *hirculus* species-groups.

caracteres pueden atenuarse y hasta borrarse por completo, de acuerdo tanto al desarrollo individual como el tamaño de la especie (véase *O. onorei*, páginas siguientes). Tibia anterior moderadamente alargada y poco modificada; su margen interno forma con el margen apical un ángulo recto, cuando no se prolonga en un diente más o menos notorio. En la hembra se presentan las dos quillas cefálicas, como es frecuente dentro de los *Onthophagus*. La prominencia pronotal, cuando existe, presenta un desarrollo transversal, con los ángulos romos, y se sitúa muy

cerca del margen anterior del pronoto. La escultura del tegumento es en ambos sexos muy variable.

Aunque no delimitados en forma definitiva, dentro del grupo se reconocen algunos conjuntos de especies que parecen tener el grado de afinidad interna que presentan los establecidos dentro de los grupos *chevrolati* (ZUNINO & HALFFTER, 1988a) y *clypeatus* (ver páginas subsiguientes).

Este grupo comprende:

<i>O. acuminatus</i> Harold, 1880	<i>O. nitidior</i> Bates, 1887
<i>O. antillarum</i> Arrow, 1903	<i>O. nyctopus</i> Bates, 1887
<i>O. batesi</i> Howden y Cartwright, 1963	<i>O. onorei</i> sp. n.
<i>O. bidentatus</i> Drapiez, 1819	<i>O. ophion</i> Erichson, 1847
<i>O. bucus</i> Mannerheim, 1829	<i>O. osculatii</i> Guerin-Méneville, 1855
<i>O. crinitus</i> Harold, 1869	<i>O. ptox</i> Erichson, 1847
<i>O. curvicornis</i> Latreille, 1811	<i>O. ranunculus</i> Arrow, 1913
<i>O. embrikianus</i> Paulian, 1936	<i>O. rubrescens</i> Blanchard, 1843
<i>O. hirculus</i> Mannerheim, 1829	<i>O. schunkei</i> Paulian, 1936
<i>O. incensus</i> Say, 1835	<i>O. steinheili</i> Harold, 1880
<i>O. janthinus</i> Harold, 1875	<i>O. striatulus</i> Palisot de Beauvois, 1809
<i>O. marginicollis</i> Harold, 1880	<i>O. transisthmus</i> Howden y Young, 1981
<i>O. nabelecki</i> Balthasar, 1939	<i>O. tristis</i> Harold, 1873

Este es el grupo de *Onthophagus* más importante en Sudamérica. Del total de 26 especies, 23 se encuentran en Sudamérica o Panamá. En la Zona de Transición Mexicana (al norte del Lago de Nicaragua) existen siete especies, seis de las cuales son de muy amplia distribución en las zonas bajas, tropicales, de México y Centro América. Una de estas especies llega al extremo sudoeste de Texas (*O. batesi*). Dos especies amplían el esquema de distribución neotropical muy coherente de este grupo o línea filética: *O. striatulus*, ampliamente distribuido en los Estados Unidos al este del meridiano 100, y *O. antillarum* descrito de la isla de Saint-Vincent, Antillas (véase Mapa I).

Grupo *landolti*

Diagnosis

Aparatos copuladores: *a*) Con pocas excepciones conocidas (ver *O. zapotecus*, ZUNINO & HALFFTER, 1988b), los parámetros se presentan más o menos notablemente curvos en dirección ventral; el eje de la porción apical forma con el eje principal del parámetro un ángulo mayor de 90°. *b*) Lamela copuladora cóncava, su rama derecha ancha y complicada por quillas longitudinales, de las cuales una se continua en dirección distal con una amplia lámina simple asociada al tramo de mayor inflexión del borde interno de la propia lamela copuladora. El margen apical interno de la rama izquierda presenta un desarrollo longitudinal, a veces muy notable. El margen cefálico de la lamela copuladora puede sufrir procesos de reducción, en algunos casos muy evidentes. La lamela secundaria, cuyo esquema básico es bastante semejante al que se encuentra en el grupo *chevrolati*, presenta un desarrollo variado. *c*) En la genitalia femenina, el carácter más constante pare-

ce ser la total reducción de las ramas cefálicas de la esclerotización de soporte de la pared ventral de la vagina, que se presenta en forma de una (p griega mayúscula) con desarrollo transversal. En muchos casos una franja esclerosada, a veces asimétrica, conecta la rama transversal de tal estructura con el punto de emergencia del infundibulum.

Facies: Integran el grupo *landolti* especies de tamaño muy variable, entre 5 y 10 mm de longitud, aunque la mayor parte de ellas no rebasa los 6 - 6.5 mm. También la coloración es muy variable, pudiendo ser uniformemente mate, marrón oscuro o negro azulado, o bien brillante, metálica; en este último caso con frecuencia los élitros tienen una coloración diferente a la de la parte anterior del cuerpo, uniforme o con manchas simétricas o asimétricas; finalmente la coloración de fondo puede ser amarillo claro, mostrando el disco del pronoto una mancha verde oscura, grande y bien definida. En el macho el clípeo es generalmente sinuoso, con el margen apical truncado a escotado; con frecuencia las mejillas aparecen fuertemente ensanchadas; quilla frontal ausente, inaparente o por lo menos inerte; pronoto con una prominencia anteromedial en forma de tubérculo cónico, horizontal o levemente dirigido hacia arriba, entero o con el ápice sinuado o escotado. Tibias anteriores alargadas, curvas, su margen interno prolongado hacia adelante en un diente que lleva largas sedas, ralas o formando un pincel muy evidente; espolón apical un poco o muy reducido en comparación con el de la hembra. Con muy pocas excepciones en las hembras se presentan ambas quillas cefálicas y, a veces, los extremos de la quilla frontal pueden estar ligeramente elevados, sin que lleguen a aparecer verdaderos tubérculos. En las hembras la prominencia pronotal toma el aspecto de un modesto relieve transversal, a veces doblado hacia el margen anterior del pronoto, o bien desaparece totalmente.

Tal y como señalamos al hablar del grupo *hirculus*, también el grupo *landolti* parece integrado por varios conjuntos de especies. Existe la posibilidad de que algunas de las especies que se enlistan a continuación no pertenezcan al grupo, o por el contrario que algunas pocas especies que no conocemos de visu deban integrarse al grupo *landolti*. Como señalamos al discutir las afinidades de *O. zapotecus* (ZUNINO & HALFFTER, 1988b), la sistemática de este grupo particularmente difícil necesita una revisión en profundidad.

Por el momento, incluimos en el grupo *landolti* las especies siguientes:

- | | |
|--|--|
| <i>O. aciculatulus</i> Blatchley, 1928 | <i>O. knulli</i> Howden y Cartwright, 1963 |
| <i>O. alluvius</i> Howden & Cartwright, 1963 | <i>O. landolti</i> Harold, 1880, con la subespecie |
| <i>O. anthracinus</i> Harold, 1875 | <i>O. l. texanus</i> Schaeffer, 1914 |
| <i>O. atrosericeus</i> Boucomont, 1932 | <i>O. lebasii</i> Boucomont, 1932 |
| <i>O. brachypterus</i> sp. n. | <i>O. lecontei</i> Harold, 1871 |
| <i>O. chryses</i> Bates, 1887 | <i>O. longimanus</i> Bates, 1887 |
| <i>O. columbianus</i> Boucomont, 1932 | <i>O. mariozuninoi</i> Delgado, Navarrete & |
| <i>O. cribricollis</i> Horn, 1881 | Blackaller, 1993 |
| <i>O. digitifer</i> Boucomont, 1932 | <i>O. mextexus</i> Howden, |
| <i>O. hoepfneri</i> Harold, 1869 | <i>O. rufescens</i> Bates, 1887 |
| <i>O. igualensis</i> Bates, 1887 | <i>O. schaefferi</i> Howden y Cartwright, 1963 |
| <i>O. iodiellus</i> Bates, 1887 | <i>O. subopacus</i> Robinson, 1940 |
| <i>O. knausi</i> Brown, 1927 | <i>O. tuberculifrons</i> Harold, 1871 |
| | <i>O. zapotecus</i> Zunino & Halffter, 1988 |

De *O. lebasi* sólo se conocía el ejemplar tipo (Cartagena, Colombia: BOUCOMONT, 1932: 327). Hemos visto ejemplares de El Tucuco, Yachiques, 400 m altitud, Estado Zulia, Venezuela.

Este grupo tiene su mayor diversidad de especies en Norteamérica. Se presenta desde el sur de Canadá (una especie en Ontario), los Estados Unidos, México y Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica: Colombia y Venezuela. Aunque dentro de la Zona de Transición Mexicana se encuentra en montañas con condiciones tropicales y en las planicies costeras en formaciones vegetales abiertas, no penetra o es escaso en las selvas siempreverdes (véase Mapa 2).

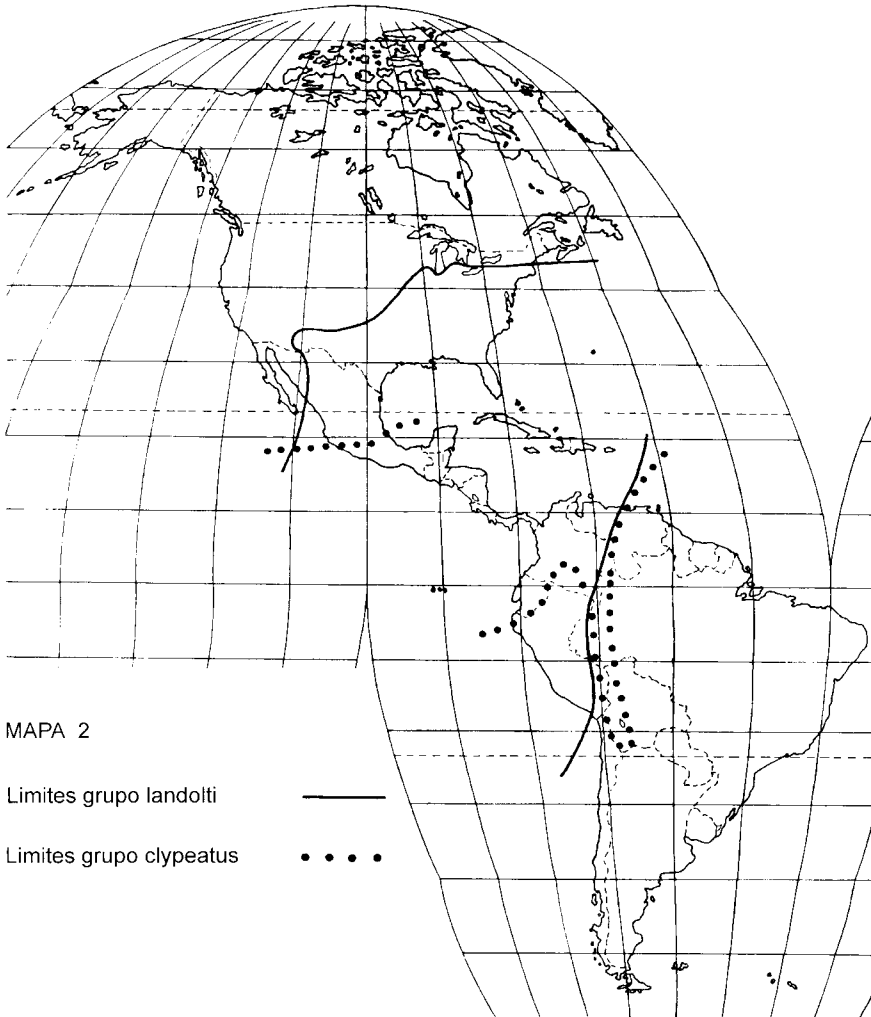
Grupo *clypeatus*

Diagnosis

Dado el avance de nuestro estudio del grupo *clypeatus*, podemos dar una diagnosis equivalente a la antes publicada para el grupo *chevrolati*: (ZUNINO & HALFFTER, 1988a).

Aparatos copuladores: Macho (ver Fig. 12). *a*) Región apical de los parámetros alargada o muy alargada (con la única excepción conocida de *O. sharpi*), formando con el eje longitudinal del propio parámetro un ángulo menor de 90° (ángulo ventral de los parámetros, ver ZUNINO & HALFFTER, 1988a : 18). *b*) Lamela copuladora cóncava, formada por una porción izquierda más simple, que tiende a desplazarse en posición central en las especies de los conjuntos *clypeatus* y *mirabilis* en donde la propia lamela toma un desarrollo más bien longitudinal. En estas mismas especies la lamela secundaria, que siempre está sólidamente conectada con el margen externo de la rama izquierda de la lamela principal, tiende a fusionarse con este margen y puede sufrir procesos de reducción. La rama derecha, con desarrollo longitudinal a veces muy marcado, presenta pliegues y quillas que derivan del margen interno de la porción cóncava de la propia lamela. Hembra (ver Fig. 13). *c*) La esclerificación de soporte de la pared ventral de la vagina en forma de herradura o cuadrado abierto. Margen cefálico de la esclerificación enteramente doblado hacia adentro.

Facies: Macho (ver Fig. 10). Margen apical del clipeo prolongado por una lámina erecta, con desarrollo variable, a veces aguda, o truncada, o ensanchada en el ápice formando una T cuya rama transversal puede ser curva, recta o francamente escotada. Quilla clipeal ausente o inaparente, a menudo reemplazada por una débil convexidad central. Quilla frontal ausente o breve, recta, o reemplazada por dos cuernos de distinto desarrollo. Pronoto provisto de dos tubérculos de desarrollo variable, dirigidos hacia adelante, agudos o romos, o reemplazados por dos prominencias convexas, separadas por un surco mediano, acompañadas o no por dos tubérculos laterales. Las prominencias pueden ser reemplazadas por un único tubérculo mediano de desarrollo variable, a veces escotado en el ápice. Este tubérculo puede ser la proyección anterior de un área plana o deprimida de la superficie anteromedial del disco del pronoto. Tibias anteriores poco modificadas o francamente alargadas, provistas de sedas largas o muy largas en la parte interna del margen apical. Espolón apical sin modificaciones (agudo) o algo reducido respecto al que presenta la hembra. Hembra (ver Fig. 11). Clipeo más alargado, inerme, con el margen apical distintamente sinuado en el centro o francamente escotado, en este último caso el borde apical con dos menudos dientes triangulares y levantados, romos o agudos. Quilla clipeal poco evidente, recta, o débilmente curva con convexidad



Mapa 2: Límites extremos de distribución de los grupos *landolti* y *clypeatus*.
 Map 2: Extreme boundaries of the geographic range of *landolti* and *clypeatus* species-groups.

anterior, o sinuada en el centro con lo que aparece débilmente bituberculada. Quilla frontal inaparente o corta, poco marcada, o reemplazada por dos tubérculos erectos. Pronoto regularmente convexo o provisto de un área plana oval, más o menos notoria, a nivel del declive anterior, acompañada o no por un tubérculo apical y a veces por un par de tubérculos laterales. El pronoto puede presentar dos tubérculos o quillas longitudinales, romas, paralelas, separadas por un surco anteromedial. Tibias anteriores sin modificaciones.

Las especies del grupo conocidas hasta la fecha, son las siguientes:

<i>O. asperodorsatus</i> Howden & Gill, 1993	<i>O. petenensis</i> Howden & Gill, 1993
<i>O. atriglabrus</i> Howden & Gill, 1987	<i>O. praecellens</i> Bates, 1887
<i>O. belorhinus</i> Bates, 1887	<i>O. propraecellens</i> Howden & Gill, 1987
<i>O. carpophilus</i> Pereira & Halffter, 1961	<i>O. quetzalis</i> Howden y Gill, 1993
<i>O. clypeatus</i> Blanchard, 1843	<i>O. rhinolophus</i> Harold, 1869
<i>O. dicranius</i> Bates, 1887	<i>O. rhinophyllus</i> Harold, 1868
<i>O. dicranoides</i> Balthasar, 1939	<i>O. rostratus</i> Harold, 1869
<i>O. dorsipilulus</i> Howden & Gill, 1987	<i>O. sharpi</i> Harold, 1875
<i>O. maya</i> Zunino, 1981	<i>O. solisi</i> Howden & Gill, 1993
<i>O. micropterus</i> Zunino & Halffter, 1981	<i>O. subcancer</i> Howden, 1973
<i>O. mirabilis</i> Bates, 1887	<i>O. tapirus</i> Sharp, 1877
<i>O. nasicornis</i> Harold, 1869	<i>O. villanuevai</i> Delgado & Deloya, 1990
<i>O. nasutus</i> Guérin-Méneville, 1855	<i>O. violetae</i> sp. n.
<i>O. neomirabilis</i> Howden, 1973	<i>O. xanthomerus</i> Bates, 1887

O. hoogstrali fue descrito por SAYLOR (1943) en base a un ejemplar de Tacántaro, Estado de Michoacán, México. Según el autor citado esta especie pertenece al tercer grupo de Boucomont y es afín a *O. dicranius* Bates. El examen del holotipo (California Academy of Sciences) ha revelado que se trata de un ejemplar de *Liatongus rhinocerus* (Bates), por lo que establecemos la nueva sinonimia: *O. hoogstrali* Saylor, 1943 = *Liatongus rhinocerus* (Bates, 1890, sub *Oniticellus*)

En 1932, Boucomont propuso una primera clasificación por grupos de los *Onthophagus* americanos. En este esquema, las especies conocidas en aquella época que consideramos dentro del grupo *clypeatus*, fueron clasificadas por BOUCOMONT (*l.c.*) en sus grupos II (*O. orphnoides* Bates, 1887 = *O. mirabilis*), III (*O. dicranius*, *O. clypeatus*, *O. rhinolophus*, *O. canellinus* Bates, 1887 = *O. xanthomerus*, *O. belorhinus*, *O. rhinophyllus*, *O. praecellens*, *O. xanthomerus*, *O. rostratus*, *O. tapirus*, *O. sharpi*, *O. nasutus*, *O. nasicornis*) y VII (*O. mirabilis*).

En 1981, ZUNINO menciona a varias de estas especies como integrantes de un grupo natural al que denomina *clypeatus*, pero sin mayor discusión.

ZUNINO & HALFFTER (1981) al discutir la posición sistemática de la nueva especie *O. micropterus*, señalan algunas características que definen al grupo *clypeatus* y dan una lista de 20 especies que consideran integrarlo.

En base a las especies centroamericanas, HOWDEN & GILL (1993) establecen dos grupos a los que denominan *dicranius* y *mirabilis*. Según estos autores la fauna americana de *Onthophagus* comprendería más de 20 grupos de especies resultados de la evolución in situ de otras tantas especies invasoras procedentes del este asiático. Consideramos que los dos «grupos» antes mencionados constituyen conjuntos de especies (sensu ZUNINO & HALFFTER, 1988a) dentro del grupo *clypeatus* como aquí se establece.

Las razones principales en las que nos basamos para considerar las especies antes enlistadas como grupo *clypeatus* son:

a) El patrón morfológico de la genitalia es homogéneo para todas las especies que incluimos en el grupo y, al parecer, exclusivo de ellas.

Dentro de este patrón una serie de características aparentemente sinapomorfias permiten establecer tres conjuntos de especies (sensu ZUNINO & HALFFTER, 1988a): 1) El conjunto *mirabilis* que comprende *O. mirabilis*, *O. neomirabilis*, *O. micropterus*, *O. quetzalis*, *O. solisi* y *O. subcancer*. A grandes rasgos este conjunto corresponde al «grupo» establecido con el mismo nombre por HOWDEN y GILL (1993). 2) el conjunto *nasicornis* que comprende *O. carpophilus*, *O. nasicornis*, *O. nasutus*, *O. rostratus*, *O. atrigladius*, *O. sharpi*, *O. tapirus*, *O. villanuevai*, y *O. violetae*. 3) Las demás especies incluidas en la relación precedente integran el conjunto *clypeatus*. El «grupo» *dicranus* de HOWDEN y GILL queda incluido en lo que consideramos conjunto *clypeatus* (nombre a conservar por prioridad histórica).

b) La discusión de la morfología externa más allá de lo señalado en la diagnosis, rebasa los propósitos del presente trabajo. Sin embargo, al comparar con la morfología externa de otros grupos de *Onthophagus*, cabe subrayar secuencias evolutivas como las que se ilustran en la figura 1 que llevan a la aparición de aspectos muy divergentes, así como a convergencias sorprendentes. En los Scarabaeoidea este fenómeno no está restringido a los *Onthophagus*. Por ejemplo, en los Geotrupinae el patrón morfológico tan diferente que muestran los representantes de los géneros hermanos *Typhaeus* Leach, 1815 y *Enoplotrupes* Lucas, 1869 (ver ZUNINO, 1984) se explica en base a la fusión en estos últimos de los cuernos pronotales del macho en una prominencia sagital única, y por el desarrollo del tubérculo cefálico en un verdadero cuerno. También dentro de los Geotrupinae, el mismo fenómeno pero en sentido contrario lleva a la convergencia morfológica de dos géneros filéticamente muy alejados (ni siquiera corresponden a la misma tribu: Zunino, cit.), como son *Ceratotrupes* Jekel, 1865 y *Ceratophyus* Fischer, 1823.

En *Onthophagus*, a partir de un modelo relativamente simple se puede explicar la diferenciación de los otros tipos morfológicos del grupo *clypeatus* (ver Fig. 1). Por el contrario, también en *Onthophagus*, una prominencia pronotal muy semejante a la que se presenta en las especies americanas del grupo *mexicanus* aparece en especies de Madagascar que hemos comprobado que no presentan ninguna relación directa con el grupo antes mencionado, como se desprende del estudio de su genitalia (ni siquiera son *Onthophagus s. str.*).

En cuanto a las afinidades extramericanas del grupo *clypeatus*, HOWDEN & GILL (1993) señalan que sus grupos *dicranus* y *mirabilis* muestran una serie de caracteres en común con dos especies de Nueva Guinea (*O. eliptaminus* Balthasar, 1969 y *O. latenasutus* Arrow, 1941). No conocemos de *visu* estas dos especies, sin embargo hemos examinado una serie de especies de Filipinas (*O. lunulifer* Boucomont, 1914, *O. sceptrafer* Boucomont, 1924, *O. batillifer* Harold, 1875 y *O. galeatus* Boucomont, 1919) y del Archipiélago de la Sonda (*O. limbatus* Herbst, 1789 y *O. parryi* Harold, 1869) pertenecen al mismo tronco filético que las especies americanas que integran el grupo *clypeatus*. Lo anterior está de acuerdo con nuestra hipótesis (ZUNINO & HALFFTER, 1988a) que señala para los grupos supraespecíficos de *Onthophagus* americanos un origen en líneas cuyos representantes actuales están en el este (por ejemplo, grupo *chevrolati*) o sudeste de Asia (por ejemplo, grupo *clypeatus*). En el último caso, tanto la actual representación asiática de la línea ancestral, como la americana, tienen su distribución presente en los trópicos húmedos.

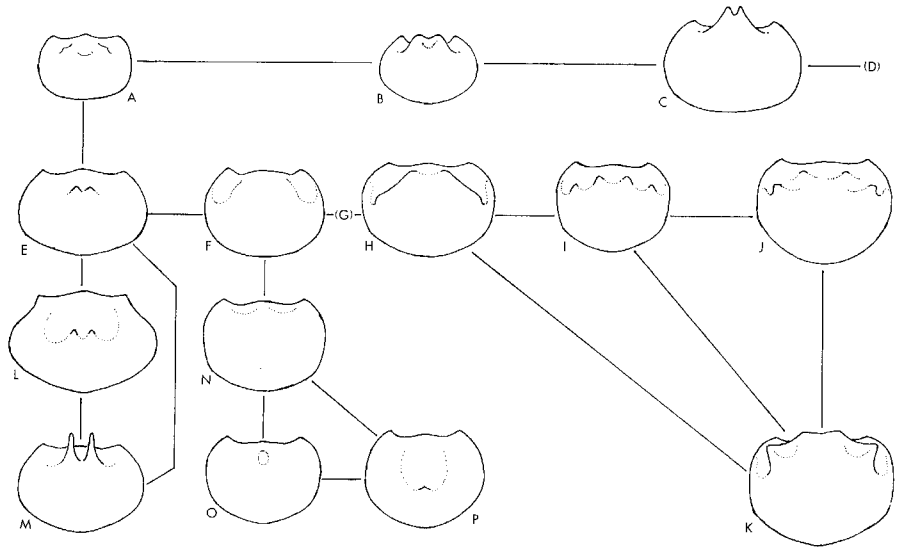


Fig. 1: Patrones de modificación del pronoto en los machos de las especies de *Onthophagus* del grupo *clypeatus* y sus posibles relaciones evolutivas. Tan solo el análisis de las relaciones filéticas podría aclarar el sentido de las transformaciones, y permitiría elegir entre las diferentes opciones que indicamos en el esquema por medio de conexiones múltiples. A: *O. dorsipilulus*; B: *O. subcancer*; C: *O. neomirabilis*; (D): *O. mirabilis* (no figurado); E: *O. clypeatus*; F: *O. rostratus*; (G): *O. violetae* (ver fig. 10); H: *O. villanuevai*; I: *O. atriglabrus*; J: *O. nasicornis*; K: *O. nasutus*; L: *O. maya*; M: *O. praecellens*; N: *O. sharpi*; O: *O. tapirus*; P: *O. carpophilus*.

Fig. 1. Patterns of male pronotal shape within the *Onthophagus clypeatus* species-group and their possible evolutionary relationships. An analysis of the phylogeny of the group should be necessary in order to make clear the direction of the transformation process, as well as the doubtful relations we indicated by multiple arrows. A: *O. dorsipilulus*; B: *O. subcancer*; C: *O. neomirabilis*; D: *O. mirabilis* (not figured); E: *O. clypeatus*; F: *O. rostratus*; G: *O. violetae* (see fig. 10); H: *O. villanuevai*; I: *O. atriglabrus*; J: *O. nasicornis*; K: *O. nasutus*; L: *O. maya*; M: *O. praecellens*; N: *O. sharpi*; O: *O. tapirus*; P: *O. carpophilus*.

En el grupo *clypeatus* vuelve a repetirse, aunque en forma menos llamativa, un fenómeno que ya resaltamos al tratar el grupo *chevrolati* (ZUNINO & HALFFTER, 1988a): en términos generales y a reserva de un análisis en profundidad de las especies orientales, en el grupo americano las diferencias intraespecíficas son menos marcadas que en su equivalente asiático. Un fenómeno similar ocurre (C. Palestini, comunicación personal) dentro de cada uno de los grupos australianos de *Onthophagus* que en su enorme mayoría corresponde al subgénero nominotípico (*sensu* ZUNINO, 1979), al igual que los *Onthophagus* americanos. Según MATTHEWS (1972) la fauna australiana de *Onthophagus* deriva de 34 invasiones, la mayoría de las cuales aparentemente ocurrirían a través del Archipiélago Indo-Malayo.

El grupo *clypeatus* se distribuye desde la sierra de Manantlán (estado de Jalisco) sobre la vertiente Pacífica de México (*O. rostratus*), y Molango (estado de Hidalgo) sobre la vertiente al Golfo, hasta el sur de la Amazonia boliviana (ver Mapa 2). Se trata de un grupo esencialmente de selvas siempreverdes, en el que

muchas especies muestran atracción por los frutos en descomposición (saprofa-gia). La mayor riqueza de especies se encuentra desde México al sur del Sistema Volcánico Transversal, hasta Panamá.

En este trabajo hemos confirmado o situado en cinco grupos supraespecíficos 121 especies de *Onthophagus* americanos. CAMBEFORT (1991) estima que en América existen 133 especies. Aunque las especies que nosotros situamos incluyen varias (fácilmente un 20 %) no conocidas en el momento en que Cambefort hace su estimación, es evidente que el número de especies por situar es mucho menor que el ya ordenado. Por el momento no es posible colocar la totalidad de las especies en grupos coherentes, pero los cinco ya establecidos nos dan una idea de la estructura intragénérica de los *Onthophagus* americanos, de sus líneas filéticas y de sus áreas de distribución y de mayor riqueza .en especies.

DESCRIPCION DE NUEVOS TAXA

Onthophagus onorei sp. n.

Descripción

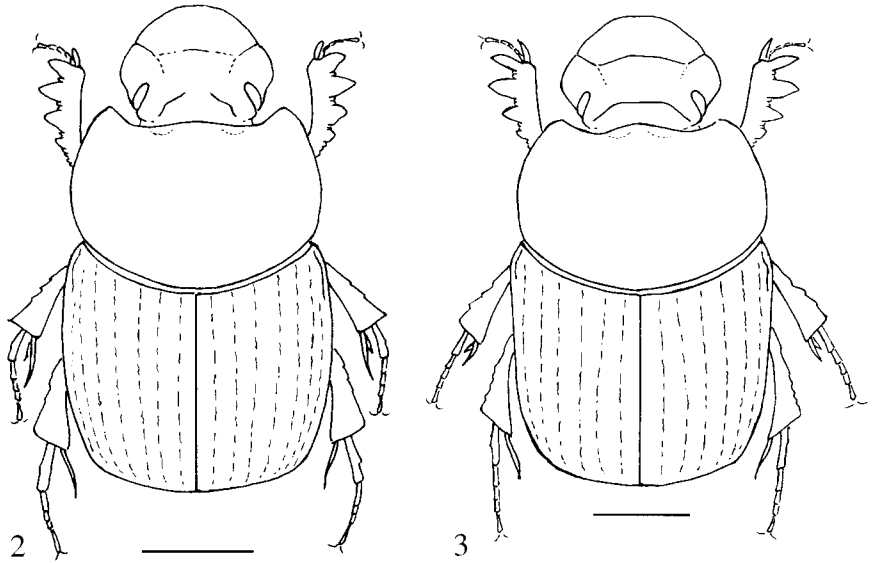
Macho (Fig.2). Longitud 5,5-5,8 mm; máxima anchura 2 mm, cerca de la mitad del protórax. Aspecto general subhialino. Color castaño claro, brillante, superficie dorsal aparentemente glabra, con tan sólo una pocas sedas claras, extremadamente menudas, en los márgenes de los élitros. Clípeo transversal, subtrapezoidal; margen de la cabeza continuo en el límite clípeogenal. Genas ensanchadas, subtriangulares, su mayor anchura un poco detrás de la mitad. Suturas genales apenas indicadas. Quilla clipeal evanescente, rectilínea. Quilla frontal en forma de V invertida, muy abierta, interrumpida en el centro, más evidente en sus extremos. Escultura de la superficie dorsal de la cabeza formada por puntos simples, regulares, de tamaño medio, regularmente distribuidos. Pronoto enteramente rebordeado, margen lateral casi regularmente convexo, ángulos anteriores obtusos, los posteriores apenas indicados. Parte anterior del pronoto ligera y obtusamente prominente en el centro. Escultura del pronoto formada por puntos de tamaño medio, simples, poco definidos, densos; microescultura inaparente. Estrías elitrales finas pero evidentes, con puntos poco definidos; interestrías ligeramente convexas, con puntuación muy menuda y microescultura inaparente. Pigidio con puntuación muy fuerte, densa. Tibias anteriores sin modificaciones.

Hembra (Fig.3). Difiere del macho por la quilla clipeal evidente, al igual que las suturas genales, la quilla frontal subtrapezoidal tan sólo ligeramente sinuada en el centro y regularmente elevada, y la falta de cualquier huella de prominencia pronotal.

Genitalia (Figs. 4, 5).

Afinidades

Los caracteres morfológicos externos, muy atenuados en ambos sexos, no permiten ubicar con seguridad a *O. onorei* en ninguno de los grupos establecidos por BOUCOMONT (1932), los que por otra parte representan a menudo agrupaciones totalmente convencionales. Sin embargo, los caracteres de la lamela copulatrix y de las esclerosaciones de soporte de la pared ventral de la vagina sugieren



Figs. 2-3: Facies esquemática de *O. onorei* sp. n., macho (2). Facies esquemática de *O. onorei* sp. n., hembra (3). Línea: 1 mm.

Figs. 2-3: Outline of the habitus of male *O. onorei* sp. n. (2). Outline of the habitus of female *O. onorei* sp. n. (3). Scale: 1 mm.

relaciones filéticas bastante estrictas con un conjunto de especies al que denominamos grupo *hirculus*.

Localidad típica

Ecuador, Napo: La Joya de los Sachis, 290 m.

Material tipo

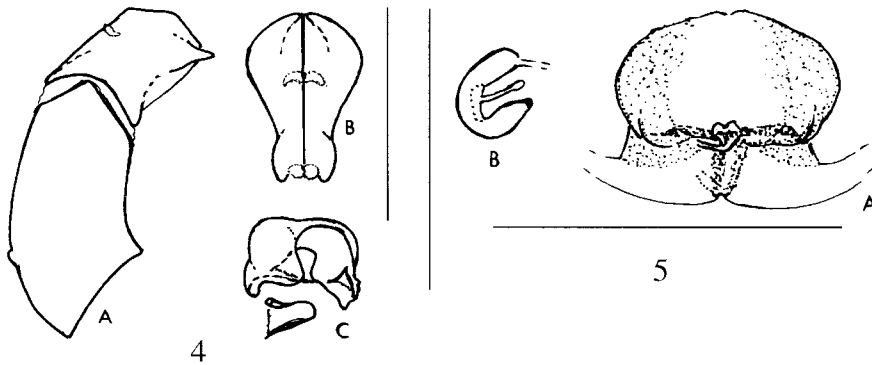
Holotipo, macho etiquetado «Ecuador, Napo, La Joya de los Sachis, m 290, M. Z., S. Sandoval 18-19/X/1986»; «Selva Pluvial, excremento humano, día-noche» (col. Mario Zunino). Paratipos: un macho, 13 hembras, mismos datos de Holotipo (colecciones G. Halffter, H. Howden, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, M. Zunino).

Dedicamos esta especie al entomólogo Giovanni Onore, de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, con agradecimiento y amistad.

Onthophagus brachypterus sp. n.

Descripción

Macho (Fig. 6). Longitud 4,8-5 mm entre el ápice del clípeo y el extremo de los élitros; máxima anchura 2,5-3 mm, cerca de la mitad del protórax. Color café muy oscuro a francamente negro, brillante. Pubescencia dorsal clara, corta; la del clípeo erecta y muy rala; la del pronoto y élitros inclinada hacia atrás; en las inte-

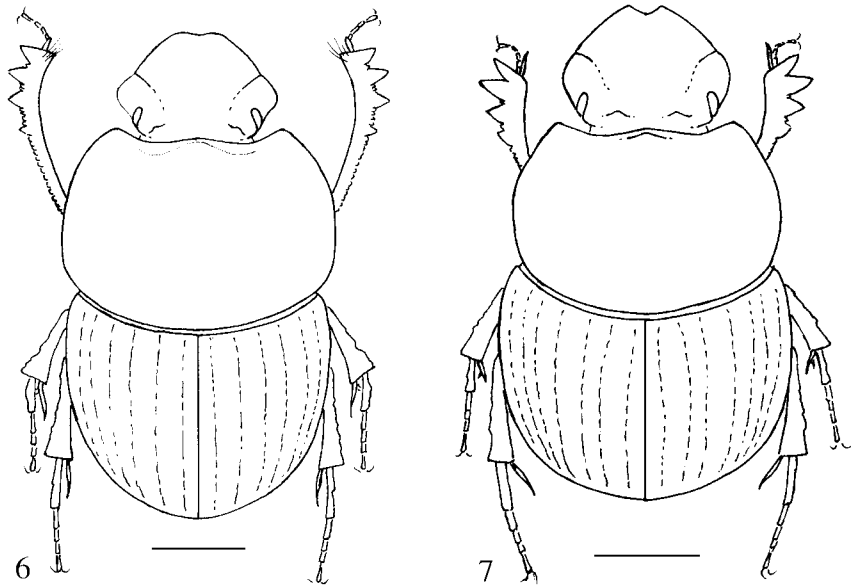


Figs. 4-5: Genitalia masculina de *O. onorei* (4). eedeago in toto, vista lateral (A); parámetros, vista dorsal (B); lamela copuladora (la lamela secundaria ha sido separada artificialmente) (C). El índice gráfico (mm 1) del mayor aumento se refiere a la lamela copuladora, el del menor aumento al eedeago y a los parámetros. Genitalia femenina de *O. onorei* (5). vagina, vista ventral (A); espermateca, separada artificialmente (B). Índice gráfico: mm 1.

Figs. 4-5: Male genitalia of *O. onorei* (4). aedeagus in toto, lateral view (A); parameres, dorsal view (B); copulatory lamella (the secondary lamella artificially moved) (C). Scale mm 1. Lower magnification: aedeagus and parameres; higher magnification: copulatory lamella. Female genitalia of *O. onorei* (5). vagina, ventral view (A); spermatheca, artificially separated (B). Scale: mm

restrías 2 a 5 las sedas están ordenadas en dos filas longitudinales. Clípeo triangular, el ápice más o menos escotado; el borde anterior del clípeo levemente relevado. Genas triangulares con el ápice francamente redondeado. Sutura clipeo-genal señalada por una muy fina quilla. En el centro del área clipeal una levísima protuberancia, apenas señalada. Frente con un pequeño dientecillo cónico a cada lado; por delante una breve protuberancia oblicua en la prolongación de la sutura clipeo-genal. Escultura de la superficie dorsal de la cabeza formada por puntos grandes, densos, menos abundantes sobre el centro del borde anterior y sobre la parte posterior. Angulos anteriores del pronoto casi rectos, romos; mitad anterior del borde lateral muy poco convexa; borde posterior sin reborde. Superficie pronotal regularmente convexa, con una muy leve indicación de gibosidad transversal hacia el borde anterior. Escultura del pronoto integrada por puntos grandes, densos, bien marcados, de fondo chagrinado; cada punto provisto de una seda. Elitros regularmente arqueados, no alargados, de longitud aproximadamente igual a la del pronoto; margen epipleural evidente; epipleuras bastante desarrolladas, con muchas menos sedas que la superficie dorsal; callo humeral inaparente; sutura elitral unida. Estrías elitrales marcadas, con puntos transversales poco profundos. Interestrías casi planas, con puntuación bastante fuerte, aunque no tanto como en el pronoto; cada punto con una seda. Braquíptero. Pigidio con puntuación bien marcada, los puntos confluentes. Tibias anteriores delgadas y arqueadas hacia el ápice.

Hembra (Fig. 7). Muy semejante al macho. El clípeo es más triangular, con la escotadura anterior más marcada, incluso puede llegar a presentar dos pequeños dientes sobre el borde anterior, con una muy fina quilla clipeal que sustituye a la leve protuberancia central que se presenta en el macho. Los dientecillos de la fren-



Figs. 6-7: Facies esquemática de *O. brachypterus* sp. n., macho (6). Facies esquemática de *O. brachypterus* sp. n., hembra (7). Línea: 1 mm.

Figs. 6-7: Outline of the habitus of male *O. brachypterus* sp. n. (6). Outline of the habitus of female *O. brachypterus* sp. n. (7). Scale: 1 mm.

te están más marcados y unidos por una quilla en U apenas indicada. El punteado de la parte anterior de la cabeza es más denso, los puntos son confluentes en sentido transversal. Tibias anteriores más rectas y menos estrechas.

Genitalia (Figs. 8, 9).

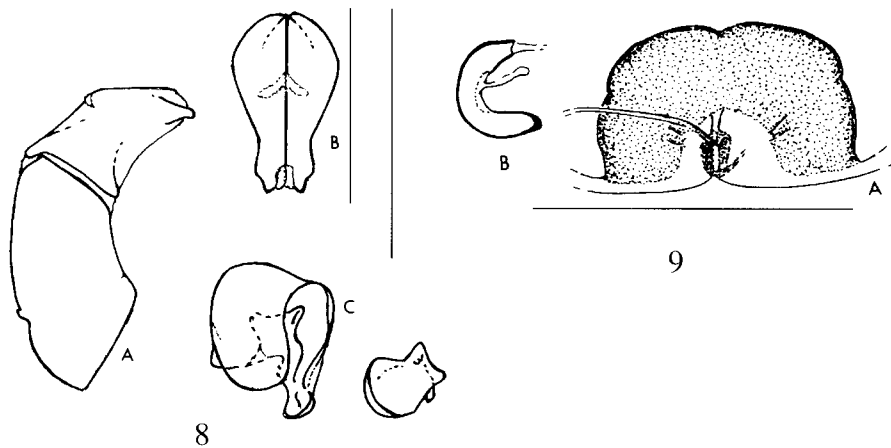
Afinidades

Tanto las características de la morfología externa, como las de la genitalia femenina, indican con suficiente evidencia que *O. brachypterus* forma parte del grupo *landolti* que comprende también otra de las especies americanas de *Onthophagus* con reducción alar: *O. zapotecus* (véase ZUNINO & HALFFTER, 1988b), así como a varias especies voladoras.

Los aspectos estructurales de la reducción alar en *Onthophagus* han sido discutidos con antelación (ver ZUNINO, 1980; ZUNINO & HALFFTER, 1981; 1988a, 1988b). El patrón de modificación tanto de la morfología general, como de la propia ala, parece homogéneo en todas las especies con reducción alar. Con relación a *O. zapotecus* la relación longitud ala/longitud total del cuerpo es un poco mayor (0.163) en *O. brachypterus* que conserva algo más de la porción distal del ala.

Localidad típica

Parte alta del macizo calcáreo de la Sierra de Manantlán (Cerro Grande), Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Estado de Colima, México.



Figs. 8-9: Genitalia masculina de *O. brachypterus* (8). eedeago in toto, vista lateral (A); parámetros, vista dorsal (B); lamela copuladora (la lamela secundaria ha sido separada artificialmente) (C). El índice gráfico (mm 1) del mayor aumento se refiere a la lamela copuladora, él del menor aumento al eedeago y a los parámetros. Genitalia femenina de *O. brachypterus* (9). vagina, vista ventral (A); espermateca, separada artificialmente (B). Índice gráfico: mm 1.

Figs. 8-9. Male genitalia of *O. brachypterus* (8). aedeagus in toto, lateral view (A); parameres, dorsal view (B); copulatory lamella (the secondary lamella artificially moved) (C). Scale mm 1. Lower magnification: aedeagus and parameres; higher magnification: copulatory lamella. Female genitalia of *O. brachypterus* (9). vagina, ventral view (A); spermatheca, artificially separated (B). Scale: mm 1.

Material tipo

Holotipo, macho.- Etiquetado «México, Jalisco. Sierra de Manantlán, 7-VII-1988. L. Rivera col.» «Camino La Laguna El Terrero, Municipio de Minatitlán. Bosque pino-oyamel. Alt. 2300 m». (col. Halffter). Alotipo hembra.- Misma procedencia pero E. García col. (col. Halffter). Paratipos.- 98 de México, Jalisco. Sierra de Manantlán. El Terrero, Municipio de Minatitlán. Bosque pino-oyamel. Alt. 2300 m. Diversas capturas en julio y octubre 1988, varios colectores. 1 de México, Jalisco. Sierra de Manantlán, El Trillito. Bosque Mesófilo. 26-XII-1985, L. Rivera col. 34 de México, Colima, Sierra de Manantlán, El Terrero, Municipio de Minatitlán. Bosque encino subperenifolio. Alt. 2100 m. Capturas de julio y octubre 1988, varios colectores [colecciones Zunino, Halffter, Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad- Universidad de Guadalajara, Morón (Xalapa, México), Instituto de Biología- UNAM (México)].

Distribución geográfica

O. brachypterus se conoce únicamente de la Sierra de Manantlán (Mapa 3). Esta sierra forma parte de la Sierra Madre del Sur y se encuentra localizada a la altura del contacto entre esta cordillera que corre paralela a la costa del Pacífico y el Sistema Volcánico Transversal que se desarrolla en sentido W-E. Lo anterior crea una diversidad de situaciones fisiográficas, además de situar a Manantlán como un verdadero lugar de cruce en la distribución de los biota de la Zona de



Mapa 3: Situación de la reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, área de procedencia de *O. brachypterus*.

Map 3: Geographic situation of the Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, where *O. brachypterus* was collected.

Transición Mexicana. En esta sierra, relativamente aislada, que se alza de los 400 a los 2860 m de altitud, no sólo se presenta la sobreposición de elementos faunísticos con afinidades neárticas y neotropicales que es característica de toda la Zona de Transición Mexicana, sino que además por su relieve y situación geográfica se muestra una sucesión y reemplazo altitudinal. Los elementos de afinidad neotropical dominan en las partes bajas; los de afinidad neártica en las partes altas. (Para una información detallada sobre la Sierra de Manantlán y su fauna de Scarabaeoidea copro-necrófagos, véase GARCIA-REAL, 1995). La Sierra de Manantlán está dividida en dos macizos: el oriental que comprende una meseta cárstica, y el occidental de origen ígneo. En el macizo calcáreo, de origen Cretácico, está el límite entre los estados de Jalisco y Colima. Esto explica la confusión de las etiquetas al atribuir el Municipio de Minatitlán tanto a Jalisco, como a Colima.

O. brachypterus se colectó en los bosques templados de la zona calcárea de la reserva, de menor a mayor altitud: bosques de encinos subperennifolios, mesófilo de montaña y de pino-abeto (*Abies*); a altitudes entre los 2100 y los 2300 m, siendo más abundante a 2300 m en bosques de pino-abeto. Junto con *O. brachypterus* se colectaron otras 10 especies de Scarabaeoidea coprófagos, todas de afinidades septentrionales y endémicas de las montañas de México.

A pesar de que los Scarabaeoidea copro-necrófagos de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán han sido bien colectados por Edith GARCIA-REAL y Luis Eugenio RIVERA (véase GARCIA-REAL, 1995), *O. brachypterus* se ha

encontrado sólo en el macizo calcáreo. Lo anterior, unido a la condición braquíptera, nos hace pensar que se trata de un endemismo muy restringido.

El material ha sido capturado en trampas-cebo con pescado o excremento humano, tanto correspondientes a día como a noche. Sin embargo, lo más posible es que la especie sea coprófaga y vespertino-nocturna.

Todo el material de *O. brachypterus* ha sido puesto a nuestra disposición por los M. en C. Edith GARCIA-REAL y Luis Eugenio RIVERA (Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad, Universidad de Guadalajara, Autlán, Jalisco, México) quienes han dedicado varios años a la colecta y estudio de los Scarabaeoidea de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán.

Onthophagus violetae sp.n.

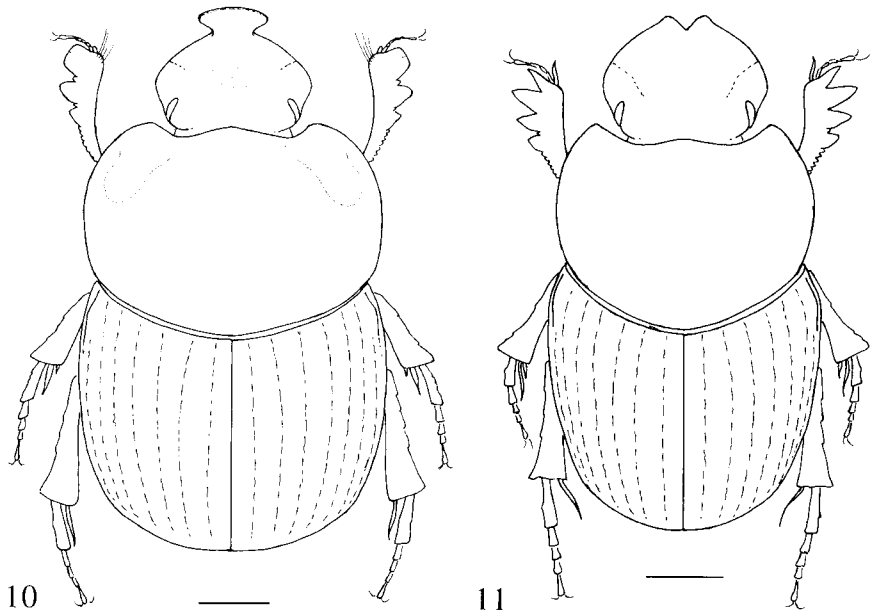
Descripción

Macho eutélico (Fig. 10). Longitud 8 mm, anchura máxima 4,2 mm. Pronoto con leve brillo verduzco; superficie dorsal glabra. Margen lateral del clípeo débilmente convexo, margen apical prolongado en una lámina erecta regularmente ensanchada hacia el ápice, éste truncado, con los ángulos romos. Genas subtriangulares, su ancho mayor a la mitad, margen basal recto. Suturas clípeogenales muy débiles. Quilla clipeal ausente, reemplazada por una convexidad central; quilla frontal apenas indicada, limitada por las suturas genales, ligeramente cóncava hacia adelante. Margen basal del pronoto no rebordado, acompañado por una fila de puntos finos, más netos en la parte central. La parte anterior del pronoto presenta dos excavaciones longitudinales muy evidentes y una fuerte convexidad media, aparentemente bilobada por la presencia de una depresión longitudinal en el declive anterior, márgenes laterales convexos. Estrías elitrales finas, dobles, con puntos bien señalados y separados; interestrías convexas. Escultura de la cabeza formada por puntos grandes, fuertes, de contornos indefinidos, algo rugosos a nivel de las mejillas; la superficie pronotal lisa con puntos de diferente tamaño, finos o muy finos, ralos, algo más densos y fuertes hacia los ángulos anteriores del pronoto; interestrías elitrales lisas, con escasos puntos muy menudos; pigidio con puntuación umbilicada bien marcada y densa y algunas sedas erectas. Tibias anteriores un poco alargadas y curvas; espolón apical muy reducido; los dos dientes apicales del margen externo de la tibia fusionados, formando una estructura cuadrangular en espátula.

Macho hipotético. En los machos menores es muy notable la atenuación de casi todos los caracteres sexuales secundarios: la lámina del borde anterior del clípeo puede presentar la forma de un corto rectángulo o hasta de un trapecio con los ángulos romos; la escultura de la superficie del clípeo es más fuerte y la del pronoto más acentuada; las excavaciones laterales y la depresión anteromedial del pronoto están muy reducidas.

Sin embargo, en ninguno de los ejemplares estudiados se observaron variaciones de la llamativa estructura del borde externo de la tibia anterior, misma que hasta donde sabemos es única en los *Onthophagus* americanos.

Hembra (Fig. 11). Difiere del macho por el clípeo profundamente inciso en el centro, el pronoto simple y regularmente convexo, los dos dientes apicales del mar-



Figs. 10-11: Facies esquemática de *O. violetae* sp. n., macho (10). Facies esquemática de *O. violetae* sp. n., hembra (11). Línea: 1 mm.

Figs. 10-11: Outline of the habitus of male *O. violetae* sp. n. (10). Outline of the habitus of female *O. violetae* sp. n. (11). Scale: 1 mm.

gen externo de las tibias anteriores no unidos en espátula, el área clipeal más fuertemente punteada que en el macho y claramente separada de la frente.

Genitalia (Figs. 12, 13).

Afinidades

El patrón morfológico general de *O. violetae* es muy semejante al de *O. rostratus* Harold. Esta última especie se separa de *O. violetae* por no tener los dos dientes apicales de la tibia anterior unidos en una espátula, también por tener la quilla frontal del macho incisa en el centro, por la falta del surco anteromedial del pronoto, y la presencia de una evidente quilla frontal en la hembra. En ambos sexos, la puntuación del pronoto es más fuerte y evidente en *O. rostratus*.

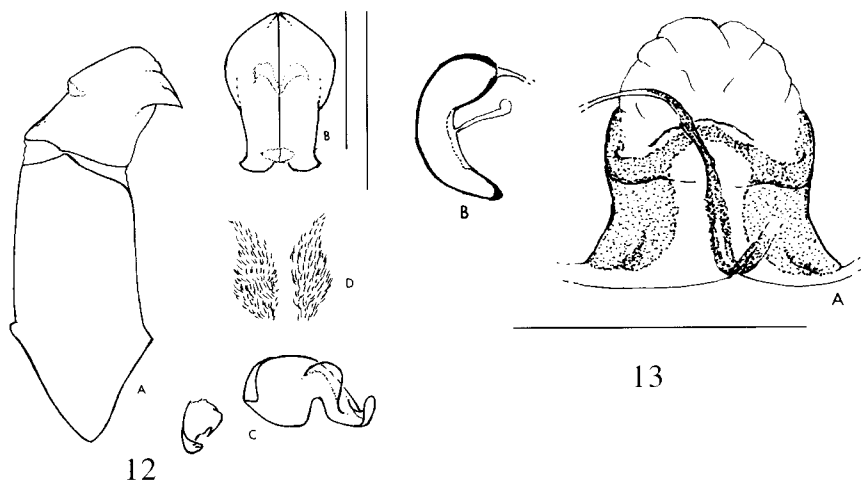
Dedicamos esta especie a la Sra. Violeta Halffter, investigadora del Instituto de Ecología, Xalapa, México.

Localidad típica

México, Estado de Veracruz: Catemaco (Pipiapan).

Material tipo

Holotipo macho. Etiquetado «México, Veracruz, Catemaco, Pipiapan, Parque de la Flora y Fauna Tropical, 600 m snm, 31-V-1990. Acahual. F. Capistrán col., HTP - 80» (col. G. Halffter). Paratipos. 18 machos y 18 hembras. 8 machos y 12 hembras etiquetados como el holotipo. 4 machos y una hembra etiquetados «Mex.,



Figs. 12-13: Genitalia masculina de *O. violetae* (12). eedeago in toto, vista lateral (A); parámetros, vista dorsal (B); lamela copuladora (la lamela secundaria ha sido separada artificialmente) (C); raspulae (D). El índice gráfico (mm 1) del mayor aumento se refiere a la lamela copuladora y a las raspulae, el del menor aumento al eedeago y a los parámetros. Genitalia femenina de *O. violetae* (13). vagina, vista ventral (A); espermateca, separada artificialmente (B). Índice gráfico: mm 1.

Figs. 12-13: Male genitalia of *O. violetae* (12). aedeagus in toto, lateral view (A); parameres, dorsal view (B); copulatory lamella (secondary lamella artificially moved) (C); raspulae (D). Scale mm 1. Lower magnification: aedeagus and parameres; higher magnification: copulatory lamella and raspulae. Female genitalia of *O. violetae* (13). vagina, ventral view (A); spermatheca, artificially separated (B). Scale: mm 1.

Ver., 33 km NE Catemaco, 160 m, S. & J. Peck, Los Tuxtlas Biol. Sta., I-VII- I-VIII 83 (o 22-29 VI 84 o 13-20 VII 84, D. H. Lindeman) 1 macho y dos hembras etiquetados «México, Estación Biológica Tropical UNAM Los Tuxtlas, 31.VII.78. Trampa plátano. M.A. Morón col.». Un macho ibid., «trampa piña». 1 macho etiquetado «México, Veracruz, Estación Biológica Los Tuxtlas. Selva alta. 20-VIII-1987. En fruto *Philodendron*. G. y V. Halffter cols.» 2 hembras ibid. «22-VIII-1987. En fruto *Araceae Syngonium podophyllum*». 1 macho ibid. «27-VIII-1987. En fruto mamey». 2 machos y una hembra etiquetados «Mex., 5 mi. SW El Bosque, Chis., VII-4-69, Campbell & Bright». (Colecciones M. Zunino, F. Capistrán, G. Halffter, H. F. Howden, M.A. Morón).

Ecología y distribución geográfica

Como ocurre en otras muchas especies del grupo *clypeatus*, los adultos de *O. violetae* se han encontrado en frutos maduros o en putrefacción. En esta especie la asociación a frutos es muy marcada. Todos los ejemplares examinados que tienen datos precisos fueron colectados en frutos: plátano, piña, *Philodendron* sp. y *Syngonium podophyllum* (Araceae), y mamey (*Ponteria sapota*, Sapotaceae). Esta asociación es muy significativa en un área como Los Tuxtlas (Veracruz) intensamente colectada con trampas cebadas con excremento y carroña.

Aunque *O. violetae* debe considerarse como una especie de la selva lluviosa, por los datos de que se dispone parece ser más abundante en los bordes de la selva.

La distribución disyunta que muestra *O. violetae* (Los Tuxtlas - Chiapas) se encuentra en otros Scarabaeinae asociados a la selva lluviosa. Por ejemplo, en varias especies del subgénero *Glaphyrocantion* (género *Canthon*). Esta distribución puede obedecer a causas naturales: Se trata de dos áreas de selva lluviosa en el este de México (en la actualidad, Los Tuxtlas es el límite norte de este tipo de comunidades). Pero también puede estar acentuada por efectos antropogénicos: la destrucción de la selva en el área intermedia para su conversión a pastizales de uso ganadero, así como por falta de capturas en los remanentes de selva entre las dos áreas bien colectadas.

La especie próxima *O. rostratus* también se ha colectado en frutos, aunque asimismo en excremento. Es una especie de selva, aunque en este caso de la selva caducifolia. Se distribuye en el Occidente de México, en el litoral Pacífico (Estados de Jalisco y Colima) y en la Depresión del Balsas (Estados de Guerrero y Morelos).

AGRADECIMIENTOS

La colaboración entre Zunino y Halffter se ha mantenido desde hace años gracias al apoyo del acuerdo de cooperación entre el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-México) y el CNR de Italia. La colecta y estudio del material del Manantlán y centro de Veracruz ha recibido el apoyo de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México (Proyecto E007, Convenio Específico FB091/P168/94, CONABIO) y el Proyecto (2481P-N9506) del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México). D. Kavanaugh (California Academy of Sciences), G. Onore (P.U.C.E., Quito), C. Bord-n (Maracay), M. A. Mor-n, A. C. Deloya, L. Delgado (I. E., Xalapa) nos facilitaron valiosos materiales. Esta es una contribución al Subprograma XII - Diversidad Biológica del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED).

REFERENCIAS

- BOUCOMONT, A. 1932. Synopsis des *Onthophagus* d'Amérique du Sud (Col. Scarab.). *Ann. Soc. entomol. Fr.*, 101: 293-332.
- CAMBEFORT, Y. 1991. *Biogeography and Evolution*. In: I. Hanski and Y. Cambefort (Eds.) *Dung Beetle Ecology*: 51-67. Princeton University Press, Princeton, N. J. xii+ 481 pp.
- GARCIA-REAL, E. 1995. *Abundancia, distribución y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae), en un gradiente altitudinal de la Sierra de Manantlán, Jalisco, Colima, México*. Tesis de Maestría, 129 pp. Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
- HOWDEN, H. F. & B. D. GILL. 1993. Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the *dicranus* and *mirabilis* species groups (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canad. Entomol.*, 125: 1091-1114.
- MATTHEWS, E. G. 1972. A revision of the Scarabaeinae dung beetles of Australia, I. Tribe Onthophagini. *Austr. Jour. Zool. Suppl. Series*, 9: 1-330.

- PALESTRINI, C., A. SIMONIS & M. ZUNINO. 1987. Modelli di distribuzione dell'entomofauna della Zona di Transizione Cinese, analisi di esempi ed ipotesi sulle sue origini. *Biogeografia, N. S.*, 11, Suppl.: 195-209.
- SAYLOR, L. W. 1943. Eight new mexican scarab beetles collected by the Hoogstraal expeditions. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 56: 21-28.
- ZUNINO, M. 1979. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1: 1-18.
- ZUNINO, M. 1980. Note sul brachitterismo nel genere *Onthophagus* Latr. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1980 (2): 9-12.
- ZUNINO, M. 1980. Note su alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 6: 75-86.
- ZUNINO, M. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1984 (2): 9-162.
- ZUNINO, M. & G. HALFFTER. 1981. Descrizione di *Onthophagus micropterus* n. sp. (Coleoptera: Scarabaeidae), note sulla sua distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1981 (8): 95-110.
- ZUNINO, M. & G. HALFFTER, 1988a. *Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae)*. Monogr. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, IX, 220 pp.
- ZUNINO, M. & G. HALFFTER, 1988b. Una nueva especie braquíptera de *Onthophagus* de México (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron.*, 2: 137-142.
- ZUNINO, M. & G. HALFFTER. 1988c. Nueva especie de *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae) asociada a cuevas. *Folia Entomol. Mex.*, 75: 17-32.

(Received: June 30, 1997; Accepted: December 10, 1997)