

Taxonomía y sistemática

## Una especie nueva de México y un nuevo registro para Guatemala del complejo de especies *Onthophagus dicranius* (Coleoptera: Scarabaeidae)

### *A new species from Mexico and a new record from Guatemala of the Onthophagus dicranius species complex (Coleoptera: Scarabaeidae)*

Victor Moctezuma \* y Gonzalo Halffter

Red de Ecoetología, Instituto de Ecología, A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México

\*Autor para correspondencia: abadonjvpm@hotmail.com (V. Moctezuma)

Recibido: 30 marzo 2019; aceptado: 10 septiembre 2019

#### Resumen

Describimos a *Onthophagus chinantecus* sp. nov. de Oaxaca, México. La especie nueva pertenece al complejo de especies *O. dicranius*. Ilustramos y comparamos por primera vez la morfología genital femenina de *O. asperodorsatus* y *O. petenensis*. El estudio de la morfología externa y genital femenina justifica la necesidad de reconocer a *O. chinantecus* como especie nueva y demuestra su utilidad para la identificación de especies cercanamente relacionadas. Presentamos también el primer registro de distribución de *O. petenensis* en Guatemala y comentamos la distribución del complejo *O. dicranius* en México.

*Palabras clave:* Oaxaca; Los Chimalapas; Onthophagini; Escarabajos del estiércol

#### Abstract

We describe herein *Onthophagus chinantecus* sp. nov. from Oaxaca, Mexico. The new species belongs to the *O. dicranius* species complex. The genital morphology of females of *O. asperodorsatus* and *O. petenensis* is illustrated and compared for the very first time. The external and genital morphology of the female confirms the need of recognizing *O. chinantecus* as a new species and demonstrates its utility to identify closely related species. The first occurrence record of *O. petenensis* from Guatemala is presented and the distribution of the *O. dicranius* species group in Mexico is commented.

*Keywords:* Oaxaca; Los Chimalapas; Onthophagini; Dung beetles

#### Introducción

*Onthophagus* Latreille, 1802 es un género cosmopolita e hiperdiverso de escarabajos del estiércol, con más de 2,200 especies descritas (Roskov et al., 2019) y un

gran número de especies sin describir. *Onthophagus* es considerado un grupo no monofilético por diversos autores; sin embargo, existe un consenso acerca del posible origen monofilético de los *Onthophagus* del continente Americano (Breeschoten et al., 2016; Philips,

2016; Tarasov y Dimitrov, 2016). La taxonomía de los *Onthophagus* americanos ha sido frecuentemente estudiada, dando como resultado una fauna con más de 200 especies incluidas en 7 grupos de especies (Creedy y Mann, 2011; Delgado y Mora-Aguilar, 2019; Gasca-Álvarez et al., 2018; Génier, 2017; Génier y Howden, 2014; Halffter et al., 2019; Joaquín et al., 2019; Kohlmann et al., 2019; Moctezuma y Halffter, 2019; Moctezuma et al., en prensa; Pulido-Herrera y Zunino, 2007; Rossini et al., 2018a; Sánchez-Huerta et al., 2018).

El grupo de especies *O. dicranius* fue propuesto por Howden y Gill (1993) y redefinido por Kohlmann y Solís (2001) y Génier (2017). En su conformación actual, este grupo de *Onthophagus* se divide en 2 complejos de especies principalmente mesoamericanas: *O. dicranius* y *O. mirabilis*. El complejo de especies *O. dicranius* se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: puntos pronotales ocelados, la mayoría de los puntos en las interestrias elitales con sedas (a veces muy pequeñas), meso y metafémures bicolors, machos con el pronoto redondeado o con 2 protrusiones cónicas, hembras con el pronoto anteriormente convexo, y longitud menor a 7 mm (Howden y Gill, 1993).

Las especies que se incluyen en el complejo de especies *O. dicranius* son *O. asperodorsatus* Howden y Gill, 1993; *O. chimalapensis* Delgado y Mora-Aguilar, 2019; *O. cryptodicranius* Kohlmann y Solís, 2001; *O. dicranius* Bates, 1887; *O. dorsipilulus* Howden y Gill, 1987; *O. inediapterus* Kohlmann y Solís, 2001; *O. kohlmanni* Génier, 2017; *O. nubilus* Kohlmann y Solís, 2001; *O. petenensis* Howden y Gill, 1993; *O. quetzalis* Howden y Gill, 1993; *O. subcancer* Howden, 1973, y una especie nueva sin describir (Creedy y Mann, 2011; Delgado y Mora-Aguilar, 2019). En México, únicamente se ha reportado la presencia de *O. asperodorsatus*, *O. chimalapensis*, *O. petenensis* y *O. subcancer* (Delgado y Mora-Aguilar, 2019; Howden y Gill, 1993). El objetivo de este estudio es describir una especie nueva del complejo de especies *O. dicranius*, proveniente de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. Utilizamos la morfología externa y del aparato genital de la hembra como herramientas para reconocer a la nueva especie. Además, presentamos el primer registro de distribución para *O. petenensis* en Guatemala y comentamos la distribución de las especies en México.

## Materiales y métodos

El material revisado se encuentra depositado en las siguientes colecciones: Colección Entomológica “Dr. Miguel Ángel Morón”, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México (IEXA); Colección Gonzalo

Halffter, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México (GHC); y Colección Victor Moctezuma, Xalapa, Veracruz, México (VMC). Utilizamos el concepto de especie filogenética *sensu* Wheeler y Platnick (2000), que define a las especies como la agregación más pequeña de poblaciones o linajes que son diagnosticados por una combinación única de estados de carácter.

Los especímenes tipo tienen una etiqueta impresa en papel blanco que contiene los datos de recolecta y una segunda etiqueta de determinación impresa en papel rojo, indicando cuál ejemplar es el holotipo y cuál el paratipo. Las estructuras genitales fueron preparadas sumergiéndolas en una solución de KOH al 10% durante 24 horas a temperatura ambiente, posteriormente fueron enjuagadas con alcohol etílico de 96° y agua, y finalmente fueron almacenadas en microviales (BioQuip Products, Inc., Rancho Dominguez, California, USA) con glicerina. Los microviales fueron montados en un alfiler debajo de los ejemplares disecados.

Las mediciones y fotografías fueron obtenidas con un estereomicroscopio Leica Z16APOA (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany), utilizando el software del fabricante (método de integración de imágenes en z). La información climática fue obtenida del INEGI (2019) y los datos geográficos de las etiquetas de los ejemplares revisados, de literatura (Alvarado et al., 2014; Delgado y Mora-Aguilar, 2019; Creedy y Mann, 2011; Howden y Gill, 1993; Howden y Young, 1981; Génier y Medina, 2004; Kohlmann y Solís, 2001, 2012; Zunino y Halffter, 1981) y de la base de datos GBIF (2019).

## Descripción

Familia Scarabaeidae Latreille, 1802

Subfamilia Scarabaeinae Latreille, 1802

Género *Onthophagus* Latreille, 1802

*Onthophagus chinantecus* Moctezuma y Halffter sp. nov. (figs. 1, 4)

**Diagnosis.** Las hembras de *Onthophagus chinantecus* se pueden distinguir fácilmente de las hembras de especies cercanamente relacionadas por el siguiente conjunto de caracteres: hábito dorsal casi glabro, de coloración negra brillante con reflejos rojos y verdes; ápice del clipeo fuertemente escotado, con dos dientes claramente desarrollados; carina clipeal elevada (borde posterior de la sutura clipeal), y porción ventral de la vagina esclerosada, con forma de una banda angosta que se curva hacia arriba en las porciones laterales.

## Resumen taxonómico

**Holotipo hembra** (fig. 1). Longitud 5.1 mm, anchura elitral 3.3 mm, anchura pronotal 2.9 mm. Superficie

dorsal negra brillante, con reflejos rojos y verdes. Cabeza: superficie glabra. Clípeo fuertemente bisinuado, con puntos transversales impresos superficialmente. Carina clipeal elevada, volviéndose inaparente hacia las genas. Superficie de la frente plana, con puntos ocelados profundamente impresos. Carina frontal ausente. Suturas genoclipeales débilmente impresas. Puntuación de las genas similar a la puntuación de la frente. Pronoto: superficie glabra, sin proyecciones o tubérculos. Puntuación pronotal profundamente impresa, irregular en tamaño y ocelada. Fóveas laterales inconspicuas. Microescultura lisa. Élitros: estrías elitrales profundamente impresas, con puntos profundos y ocelados espaciados regularmente. Interestrías con puntuación débilmente impresa y simple (no ocelada). El ápice de las interestrías con sedas inconspicuas, escasas y dispersas; excepto en la interestría más extensa, que posee sedas en toda su superficie. Microescultura lisa. Pigidio: puntuación profundamente impresa, ocelada y espaciada regularmente. Sedas inconspicuas, escasas y dispersas. Microescultura lisa. Patas: protibia cuadridentada en el borde externo, de apariencia ancha, con proyecciones ausentes en el borde interno y el ápice. Meso y metafémures bicolorés. Vagina (fig. 4): porción ventral esclerosada, con forma de una banda delgada, que se curva hacia arriba en los extremos laterales.



Figura 1. Hábito dorsal de la hembra de *Onthophagus chinantecus*.

*Variación en el paratipo.* Longitud 4.8 mm, anchura elitral 3.2 mm, anchura pronotal 2.8 mm. No se observó variación en la coloración o caracteres morfológicos externos y genitales del paratipo.

*Material tipo.* Holotipo hembra: “México, Oaxaca, Santa María Chimalapa, SnFco La Paz. 12/VI/2016, coprotrap t22c14, 17°6'11.2" N, 94°3'9.5" O, selva alta, 259 m, Victor Moctezuma Col.” (IEXA). 1 paratipo hembra con los mismos datos del holotipo, excepto: “t22c08, 17°6'5.5" N, 94°4'13.9" O, 245 m” (VMC).

*Localidad tipo.* México, estado de Oaxaca, municipio de Santa María Chimalapa, San Francisco La Paz (fig. 7).

*Etimología.* Dedicamos la especie nueva al grupo étnico chinanteco que habita en la localidad típica. Los chinantecos son originarios de la región de La Chinanta, Oaxaca, pero fueron desplazados hacia la cuenca del Uxpanapa como consecuencia de la construcción de la presa Cerro de Oro y la inundación de sus comunidades. Este acontecimiento provocó la devastación de los bosques tropicales de la cuenca del Uxpanapa (García-Aguirre, 2015; Gómez-Pompa, 2016).

*Ecología y distribución.* Dos ejemplares de la especie nueva fueron recolectados utilizando 120 trampas de caída cebadas con excremento humano, colocadas en la selva tropical lluviosa conservada de la cuenca del Uxpanapa, por lo que es posible que se trate de un especialista trófico que fue atrapado accidentalmente. El rango altitudinal en el que se registró la nueva especie es cercano a los 250 m, en una área dominada por regosoles, que recibe entre 2,500 y 3,000 mm de precipitación media anual y tiene una temperatura media anual cercana a los 24 °C.

#### *Onthophagus petenensis* (figs. 2, 5)

*Área de distribución conocida.* México (Chiapas, ¿Oaxaca?), Belice y Honduras (fig. 7).

*Nuevo registro de distribución.* Finca Seacte, municipio de Cobán, departamento de Alta Verapaz, Guatemala (fig. 7).

*Material revisado.* Dos hembras, etiquetadas: “Finca Seacte”, Coban, A.V. Guatemala. C.A. II-VII-1974. Kramer Carchá A.V.” (GHC, VMC), primer registro de distribución para Guatemala; 1 macho, etiquetado: “Mex., Palenque, Chiapas, 22-V-1995, selva tropical siempre verde, excremento humano, mañana, G y V Halffter Col.” (GHC).

#### *Onthophagus asperodorsatus* (figs. 3, 6)

*Área de distribución conocida.* México (región de Los Tuxtlas, Veracruz).

*Material revisado.* 1 macho, 1 hembra paratipos, etiquetados: “MEX: Ver. 33 km NE Catemaco, 160 m,

Los Tuxtlas Biol. Sta. 1.VII.83, SetJ Peck, ravine litter et fungi, Ber.” (GHC); 1 macho paratipo, etiquetado: “MEX: Veracruz, 33 km N Catemaco, Los Tuxtlas Biology Stn., 8-15.VI.1984, D. H. Lindeman” (VMC), 1 macho, 2 hembras, etiquetados: “Mexico: State of Veracruz, Lake Catemaco, Coyame, R. E. Woodruff, Coll. 2-7 VII 63, in malt trap” (GHC: 1 hembra, VMC: 1 macho, 1 hembra).

## Discusión

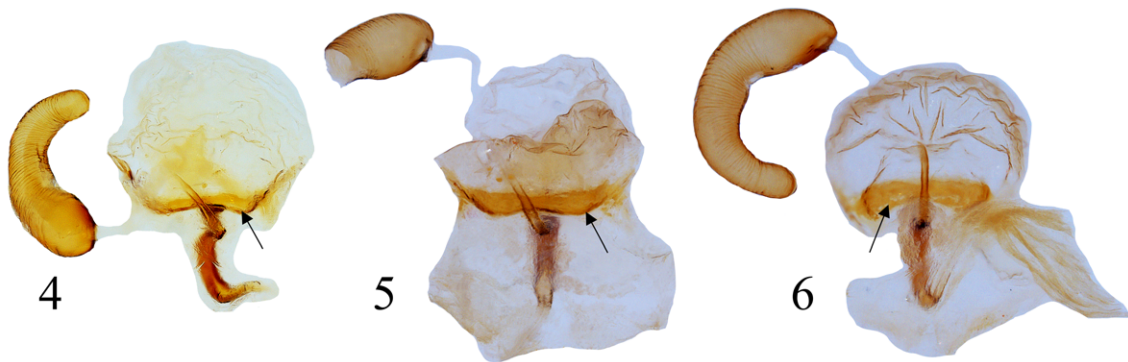
*Onthophagus chinantecus* se puede separar fácilmente de las especies cercanamente relacionadas *O. petenensis* y *O. asperodorsatus*. *Onthophagus chinantecus* y *O. asperodorsatus* poseen una carina clipeal elevada (figs. 1, 3), mientras que *O. petenensis* carece de quilla clipeal



Figura 2. Hábito dorsal de la hembra de *Onthophagus petenensis*.



Figura 3. Hábito dorsal de la hembra de *Onthophagus asperodorsatus*.



Figuras 4-6. Aparato copulador femenino. 4, *Onthophagus chinantecus*; 5, *O. petenensis*; 6, *O. asperodorsatus*. Las flechas negras indican el área ventral esclerosada de la vagina.

(fig. 2). *Onthophagus chinantecus* y *O. petenensis* tienen un hábito dorsal casi completamente glabro (figs. 1, 2), mientras que *O. asperodorsatus* posee sedas abundantes (fig. 3). La porción ventral esclerosada de la vagina de *O. chinantecus* forma una banda angosta y curvada hacia arriba (fig. 4); en *O. petenensis* la porción esclerosada es de forma similar pero más ancha que en *O. chinantecus* (fig. 5); en *O. asperodorsatus* la porción esclerosada forma una banda gruesa que se curva hacia abajo (fig. 6).

*Onthophagus chinantecus* es una especie enigmática, de la que se tiene un conocimiento pobre. A pesar de que se desconocen los machos, se ha podido separar a la especie nueva de las cercanamente relacionadas complementando la morfología externa con la morfología genital. La taxonomía de los *Onthophagus* americanos ha sido dominada tradicionalmente por el estudio de la morfología de los machos. Los machos con mayor desarrollo corporal (machos mayor) suelen ser designados como holotipos y lectotipos, ya que son los individuos que representan mejor la variabilidad morfológica de las especies, mientras que las hembras de especies cercanamente relacionadas pueden presentar una morfología externa homogénea (Génier y Howden, 1999; Howden y Gill, 1993; Joaqui et al., 2019; Kohlmann y Solís, 2001; Moctezuma et al., 2016; Rossini et al., 2018a, b; Zunino y Halffter, 1988).

La primera descripción de la morfología genital femenina del grupo de especies *O. dicranius* fue hecha por Zunino (1981). Sin embargo, nuestro estudio es el primero que compara los genitales femeninos para reconocer especies distintas dentro del grupo de especies *O. dicranius*. Autores anteriores han explorado únicamente la morfología del edeago y el endofalito copulador (*sensu* Génier, 2019) para describir y separar especies cercanamente relacionadas (Delgado y Mora-Aguilar, 2019; Génier, 2017; Génier y Howden, 1999; Howden, 1973; Howden y Gill, 1993; Kohlmann et al., 2019; Kohlmann y Solís, 2001; Zunino y Halffter, 1981). Kohlmann y Solís (2012) describieron una especie nueva, pero no comentaron o ilustraron su morfología genital. Dado el caso de *O. chinantecus*, donde únicamente se conoce la hembra de la especie, la esclerosación ventral de la vagina proporciona evidencia para considerarlo como una especie nueva. La utilidad del estudio de la morfología genital femenina ha sido reconocida ampliamente en el grupo americano de especies *O. chevrolati* (Arriaga-Jiménez et al., 2016; Gasca-Álvarez et al., 2018; Joaqui et al., 2019; Moctezuma et al., 2016; Sánchez-Huerta et al., 2015, 2018; Zunino y Halffter, 1988).

Antes de nuestro estudio, *Onthophagus petenensis* había sido reportado únicamente para Belice, Honduras, y

los estados mexicanos de Oaxaca y Chiapas (Alvarado et al., 2014; Creedy y Mann, 2011; Howden y Gill, 1993). En este trabajo se reportan los primeros ejemplares de Guatemala. Considerando la ubicación geográfica, es posible que los ejemplares reportados por Alvarado et al. (2014) como *O. petenensis* para el norte de Oaxaca, sean individuos incorrectamente identificados de *O. chinantecus*. Sin embargo, tales ejemplares no han sido revisados en este estudio, ya que su ubicación actual es desconocida. La base de datos GBIF (2019) reporta registros de distribución de *O. asperodorsatus* para la localidad rancho Las Margaritas (19.95° N, -97.285833° O). Sin embargo, como no fue posible verificar la fuente de tal registro, la localidad rancho Las Margaritas se omitió del mapa de distribución. Wheeler (2003) y Turney et al. (2015) han señalado la importancia de depositar ejemplares voucher en colecciones institucionales o museos, lo que permite la verificación de las identificaciones taxonómicas y la repetibilidad de los estudios ecológicos, faunísticos y taxonómicos.

Halffter et al. (2019) sugieren que el complejo de especies *O. dicranius* se ajusta al patrón de distribución Paleamericano Mesoamericano. Este patrón de distribución agrupa a linajes holárticos de insectos que probablemente radiaron durante el Mioceno en los bosques tropicales de montaña del Núcleo Centroamericano, donde muestran su mayor diversificación (Halffter y Morrone, 2017; Halffter et al., 2019). El complejo *O. dicranius* muestra una importante diversificación en las montañas tropicales de la cordillera de Talamanca, en Costa Rica y Panamá (Delgado y Mora-Aguilar, 2019; Howden y Gill, 1993; Howden y Young, 1981; Kohlmann y Solís, 2001, 2012). Es posible que no todas las especies del complejo *O. dicranius* se ajusten al patrón Paleamericano Mesoamericano. Con excepción de *O. chimalapensis* y *O. subcancer*, las especies del norte de Mesoamérica se asemejan más al patrón Paleamericano Tropical, ya que se han reportado en selvas tropicales lluviosas típicas de las tierras bajas (Alvarado et al., 2014; Delgado y Mora-Aguilar, 2019; Halffter y Morrone, 2017; Howden y Gill, 1993).

Para el conocimiento de la sistemática y la biogeografía del complejo de especies *O. dicranius*, resulta imperativo completar el vacío de conocimiento que se tiene en Centroamérica, ya que no se han reportado registros del complejo de especies en Nicaragua y El Salvador, así como también en gran parte del territorio de Honduras, Panamá, Colombia y Ecuador (fig. 7). Además, sería importante descubrir y describir al macho de *O. chinantecus* y a la hembra de *O. nubilus*, para poder elaborar una clave de identificación completa del grupo de especies.



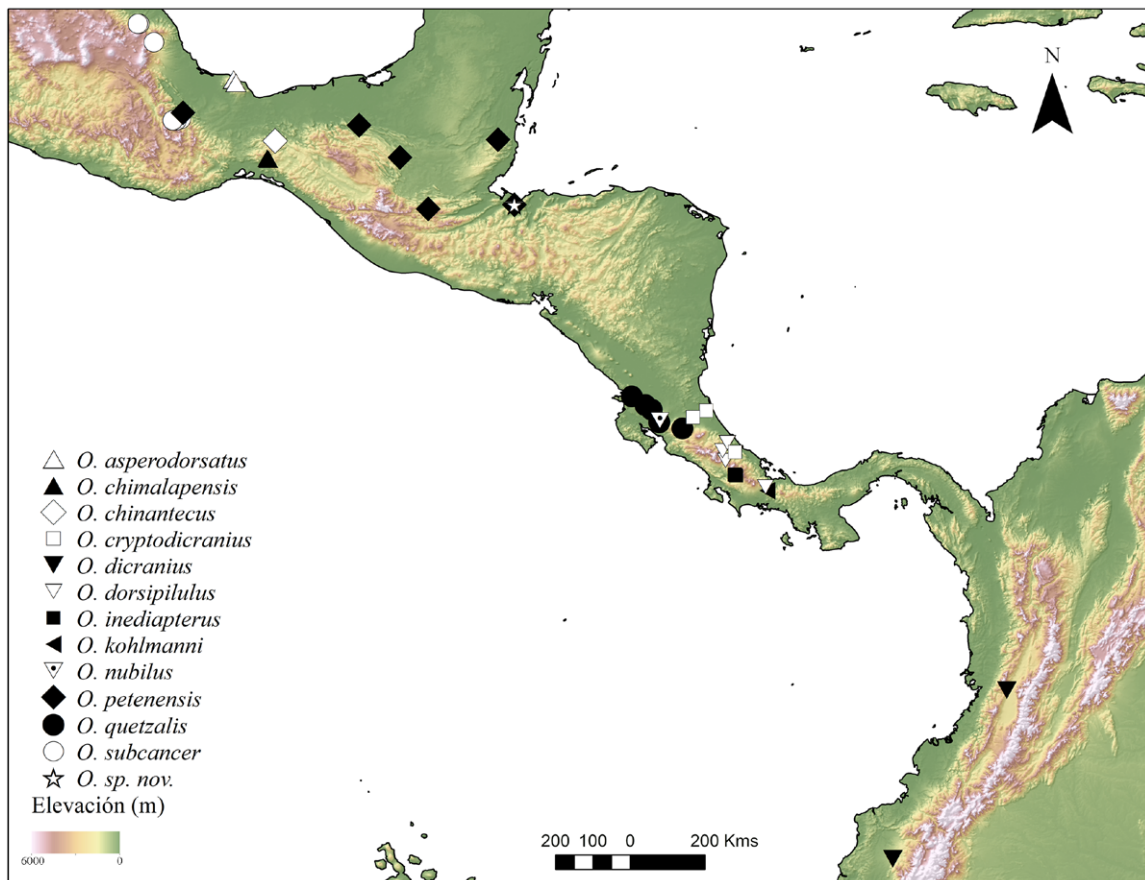


Figura 7. Área de distribución de las especies del complejo *Onthophagus dicranus*.

## Agradecimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin el apoyo de los pobladores de la región de Los Chimalapas, particularmente de la comunidad de San Francisco La Paz. Agradecemos el financiamiento recibido por la Dirección General del Instituto de Ecología A.C. (Núm. 20035/30916), del Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-Conacyt México (Núm. 257039) y de la Organización para Estudios Tropicales (beca Hovore-Horn Núm. 3116). El primer autor recibió una beca del Conacyt para estudios de doctorado (Núm. 412700). Fernando Escobar-Hernández (Instituto de Ecología A.C.) y José Luis Sánchez-Huerta fueron de gran ayuda para el trabajo de campo. Agradecemos a Maderas del Pueblo del Sureste A.C. por el apoyo logístico.

## Referencias

Alvarado, F., Escobar, F. y Montero-Muñoz, J. (2014). Diversity and biogeographical makeup of the dung beetle communities

inhabiting two mountains in the Mexican Transition Zone. *Organisms Diversity & Evolution*, 14, 105–114. <https://doi.org/10.1007/s13127-013-0148-0>

Arriaga-Jiménez, A., Moctezuma V., Rossini, M., Zunino, M. y Halffter, G. (2016). A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its relationships and distribution. *Zootaxa*, 4072, 135–143. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4072.1.7>

Breeschoten, T., Doorenweerd, C., Tarasov, S. y Vogler, A.P. (2016). Phylogenetics and biogeography of the dung beetle genus *Onthophagus* inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1051, 86–95. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.016>

Creedy, T. J. y Mann, D. J. (2011). *Identification guide to the Scarabaeinae dung beetles of Cusuco National Park, Honduras. Version 1.0*. Lincolnshire, United Kingdom: Operation Wallacea.

Delgado, L. y Mora-Aguilar, E. (2019). A new Mexican species of *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae:

- Scarabaeinae), with a revised key to the species of the *O. dicranus* species complex. *Zootaxa*, 4695, 586–592. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4695.6.9>
- García-Aguirre, M. A. (2015). *Chimalapas: La defensa del territorio y de los bienes naturales como un factor de identidad indígena*. México D.F.: Centro de Estudios para el Cambio en el Campo Mexicano, Brot für die Welt. <http://ceccam.org/sites/default/files/Folleto%20Chimalapas%20digital.pdf>
- Gasca-Álvarez, H. J., Zunino, M. y Deloya C. (2018). The ninth brachypterous *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the world: a new species from Mexico. *Journal of Natural History*, 52, 2121–2132. <https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1515382>
- GBIF. (2019). GBIF Occurrence Download. Recuperado el 30 de marzo, 2019 de: <https://doi.org/10.15468/dl.5snjfy>; <https://doi.org/10.15468/dl.7ujh73>; <https://doi.org/10.15468/dl.bn2tn7>; <https://doi.org/10.15468/dl.u8q7ga>; <https://doi.org/10.15468/dl.jjx4ph>; <https://doi.org/10.15468/dl.vu2chg>
- Génier, F. (2017). A new Guatemalan cloud forest endemic *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Canadian Entomologist*, 149, 574–580. <https://doi.org/10.4039/tce.2017.32>
- Génier, F. (2019). Endophallites: a proposed neologism for naming the sclerotized elements of the insect endophallus (Arthropoda: Insecta). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 2019). <https://doi.org/10.1080/00379271.2019.1685907>
- Génier, F. y Howden, H. F. (1999). Two new Central American *Onthophagus* Latreille of the *mirabilis* species group (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 53, 130–144.
- Génier, F. y Howden, H. F. (2014). *Onthophagus fragosus* n.sp. a second endemic species of *Onthophagus* Latreille from Cuba (Coleoptera : Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Zootaxa*, 3795, 597–599. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3795.5.10>
- Génier, G. y Medina, C. A. (2004). *Onthophagus mirabilis* Bates, description of the newly discovered female (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 58, 610–612.
- Gómez-Pompa, A. (2016). *Mi vida en las selvas tropicales. Memorias de un botánico*. Ciudad de México. [https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&cad=rja&uact=8&ved=2ahUKewjP8YrG2KrhAhUwwMQHHVatBP0QFjAAegQIARAC&url=http%3A%2F%2Fwww.reserveleden.org%2Fagp%2Fpdf%2FAutobiografiaAGP.pdf&usg=AOvVaw3BsqBSTiuhjKB\\_8JB\\_NtUU](https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&cad=rja&uact=8&ved=2ahUKewjP8YrG2KrhAhUwwMQHHVatBP0QFjAAegQIARAC&url=http%3A%2F%2Fwww.reserveleden.org%2Fagp%2Fpdf%2FAutobiografiaAGP.pdf&usg=AOvVaw3BsqBSTiuhjKB_8JB_NtUU)
- 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, 1–46. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4226.1.1>
- Halffter, G., Zunino, M., Moctezuma, V. y Sánchez-Huerta, J. L. (2019). The integration processes of the distributional patterns in the Mexican Transition Zone: Phyletic, paleogeographic and ecological factors of a case study. *Zootaxa*, 4586, 1–34. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4586.1.1>
- Howden, H. F. (1973). Four new species of *Onthophagus* from Mexico and the United States (Coleoptera; Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 75, 329–337.
- Howden, H. F. y Gill, B. D. (1993). Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the *dicranus* and *mirabilis* species groups (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*, 125, 1091–1114.
- Howden, H. F. y Young, O. P. (1981). Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, 18, 1–204.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía y Estadística). (2019). *Datos. Mapas. Climatología*. Recuperado el 30 de marzo, 2019 de: <https://www.inegi.org.mx/temas/climatologia/>
- Joaqui, T., Moctezuma, V., Sánchez-Huerta, J. L. y Escobar, F. (2019). The *Onthophagus fuscus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex: an update and the description of a new species. *Zootaxa*, 4555, 151–186. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4555.2.1>
- Kohlmann, B. y Solís, A. (2001). El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 9, 159–261.
- Kohlmann, B. y Solís, A. (2012). New species and revalidations of scarab beetles (Coleoptera: Geotrupidae: Athyreini and Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Costa Rica and Panama. *Zootaxa*, 3193, 28–52. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3193.1.2>
- Kohlmann, B., Solís, A. y Alvarado, G. E. (2019). Description of *Onthophagus humboldti* and *Uroxys bonplandi*, two new scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) from Costa Rica, with notes on tropical mountain brachyptery and endemism. *ZooKeys*, 881, 23–51. <https://doi.org/10.3897/zookeys.881.38026>
- Moctezuma, V. y Halffter, G. (2019). New biogeographical makeup for colonisation of the Baja California Peninsula, with the description of a new *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Journal of Natural History*, 53, 2057–2071. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1685694>
- Moctezuma, V., Rossini, M., Zunino, M. y Halffter, G. (2016). A contribution to the knowledge of the mountain entomofauna of Mexico with a description of two new species of *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Zookeys*, 572, 23–50. <https://doi.org/10.3897/zookeys.572.6763>
- Moctezuma, V., Sánchez-Huerta, J. L. y Halffter, G. (En prensa). Two new species of the *Onthophagus clypeatus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Florida Entomologist*.
- Philips, T. K. (2016). Phylogeny of the Oniticellini and Onthophagini dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae) from morphological evidence. *ZooKeys*, 579, 9–57. <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.579.6183>

- Pulido-Herrera, L. A. y Zunino, M. (2007). Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeinae). En M. Zunino y A. Melic (Eds.), *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter* (pp. 93–129). Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, Monografías Tercer Milenio. <http://sea-entomologia.org/PDF/PDFSM3MVOL7/Pdf9093129PulidoYZunino.pdf>
- Roskov, Y., Abucay, L., Orrell, T., Nicolson, D., Bailly, N., Kirk, P. et al. (2019). Genus *Onthophagus*. Species 2000 & ITIS catalogue of life. Recuperado el 30 de Marzo, 2019 de: [www.catalogueoflife.org/col/browse/classification/genus/Onthophagus/fossil/0/match/1](http://www.catalogueoflife.org/col/browse/classification/genus/Onthophagus/fossil/0/match/1)
- Rossini, M., Vaz-de Mello, F. Z. y Zunino, M. (2018a). Toward a comprehensive taxonomic revision of the “*hirculus*” group of American *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *European Journal of Taxonomy*, 432, 1–21. <https://doi.org/10.5852/ejt.2018.432>
- Rossini, M., Vaz-de Mello, F. Z. y Zunino, M. (2018b). A taxonomic revision of the New World *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the *osculatii* species-complex, with description of two new species from South America. *Journal of Natural History*, 52, 541–586. <https://doi.org/10.1080/00222933.2018.1437230>
- Sánchez-Huerta, J. L., Tonelli, M., Zunino, M. y Halffter, G. (2015). Redescription of *Onthophagus halffteri* Zunino (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with ecological and distributional notes. *The Coleopterists Bulletin*, 69, 225–230. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-69.2.225>
- Sánchez-Huerta, J. L., Zunino, M. y Halffter, G. (2018). New species of *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) associated with rodent (Geomyidae) burrows. *The Coleopterists Bulletin*, 72, 407–416. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-72.3.407>
- Tarasov, S. I. y Dimitrov, D. (2016). Multigene phylogenetic analysis redefines dung beetles relationships and classification (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *BMC Evolutionary Biology*, 16:257, 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0822-x>
- Turney, S., Cameron, E. R., Cloutier, C. A. y Buddle, C. M. (2015). Non-repeatable science: assessing the frequency of voucher specimen deposition reveals that most arthropod research cannot be verified. *PeerJ*, 3, e1168. <https://dx.doi.org/10.7717/peerj.1168>
- Wheeler, Q. D. y Platnick, N. I. (2000). The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). En Q. D. Wheeler y R. Meier (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate* (pp. 55–69). New York: Columbia University Press.
- Wheeler, T. A. (2003). The role of voucher specimens in validating faunistic and ecological research. *Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*, 9, 1–21.
- Zunino, M. (1981). Note su alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bolletino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 6, 75–86.
- Zunino, M. y Halffter, G. (1981). Descrizione di *Onthophagus micropterus* n.sp. (Coleoptera, Scarabaeidae), note sulla sua distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. *Bolletino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 8, 95–110.
- Zunino, M. y Halffter, G. (1988). Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie*, 9, 1–211.