

## EL GÉNERO *DYNASTES* MAC LEAY, 1819 EN LA ZONA DE TRANSICIÓN MEXICANA (COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE: DYNASTINAE)

Miguel Ángel Morón

Instituto de Ecología, A. C. Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000 México – miguel.moron@inecol.edu.mx

**Resumen:** Se presenta una síntesis de los datos de distribución geográfica y ecológica de las especies de *Dynastes* Mac Leay que se encuentran entre el sur de los Estados Unidos y Honduras, que fundamenta análisis de trazos y de parsimonia de endemismos para proponer una hipótesis sobre la diversificación del género en la Zona de Transición Mexicana (ZTM). Con base en caracteres morfológicos y la distribución se propone pasar *D. hyllus moroni* Nagai a la categoría de especie, **stat. n.**, y sinonimizar *D. miyashitai* Yamaya con *D. hyllus* Chevrolat, **syn. n.** Cuatro especies son exclusivas de la ZTM, y dos solo penetran parcialmente en ella. *Dynastes hyllus* se distribuye en cuatro provincias biogeográficas de montaña; *D. granti* Horn se localiza en la mitad norte de la provincia de la Sierra Madre Occidental y su extensión hacia el suroeste de EUA; *D. maya* Hardy es exclusiva de la provincia de Chiapas; *D. moroni* Nagai es endémica de la Sierra de Los Tuxtlas; mientras que dos subespecies de *D. hercules* (L.) son raras en parte de las provincias de Chiapas y el Golfo de México; y *D. tityus* (L.) solo penetra ligeramente en el límite noreste de la ZTM. Los dos trazos generalizados obtenidos corresponden en parte con los dominios Mexicano de Montaña y Mesoamericano (*sensu* Morrone, 2004). Se incluyen ilustraciones y una clave para identificar machos y hembras de todas las especies citadas.

**Palabras clave:** Coleoptera, Melolonthidae, *Dynastes*, taxonomía, clave, distribución, panbiogeografía, México.

### The genus *Dynastes* Mac Leay in the Mexican Transition Zone (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae)

**Abstract:** A brief synopsis on the geographical and ecological distribution of the species of *Dynastes* Mac Leay from southern United States to Honduras is presented. Track methods and parsimony analysis of endemism were used to support a hypothesis on the diversification of the genus in the Mexican Transition Zone (ZTM). Based on morphological characters and distribution we here propose to upgrade *D. hyllus moroni* Nagai to the species level, **stat. n.**, and to synonymize *D. miyashitai* Yamaya under *D. hyllus* Chevrolat, **syn. n.** Four species are exclusive to the ZTM, and another two only have limited penetration in this zone. *Dynastes hyllus* is distributed in four mountain biogeographical provinces; *D. granti* Horn is localized in the northern half of Sierra Madre Occidental province and in its extension into the southwestern USA; *D. maya* Hardy is exclusive of Chiapas province; *D. moroni* Nagai is endemic to the Sierra de Los Tuxtlas mountains; two subspecies of *D. hercules* (L.) are scarce in some parts of Chiapas and Gulf of Mexico provinces; and *D. tityus* (L.) is only found in the northeastern limits of the ZTM. The two generalized tracks obtained correspond in part to the Montane Mexican and Mesoamerican domains (*sensu* Morrone, 2004). Illustrations and a key to males and females of all the mentioned species are included.

**Key words:** Coleoptera, Melolonthidae, *Dynastes*, taxonomy, key, distribution, panbiogeography, Mexico.

**Taxonomía/Taxonomy:** *Dynastes moroni* Nagai, **stat.n.** *Dynastes miyashita* Yamaya, **syn.n.**

## Introducción

Con pocas excepciones, el estudio de las especies de coleópteros gigantes se ha limitado a la taxonomía alfa y a ciertos aspectos de su variación morfológica, mientras que los datos de su distribución geográfica se han generalizado y no se ha publicado suficiente información sobre sus hábitos y ciclo de vida, aún cuando en tiempos recientes numerosos aficionados les estén criando en cautiverio. Tal es el caso de los escarabajos de los géneros *Goliathus*, *Mecynorrhina*, *Megasoma*, *Dynastes*, *Chalcosoma* y *Eupatorus*, entre otros (Endrödi, 1951; Lachaume, 1985; Kawano, 1995; Lai, 2001; Lai y Hsin-ping, 2008).

Hace cinco décadas las limitaciones para la investigación sobre estos coleópteros se justificaban con la escasez de ejemplares y la imprecisión de los datos de captura.

En los últimos 15 años se han obtenido vastas muestras de dichas especies en todas las regiones tropicales o subtropicales del mundo para satisfacer un mercado creciente de coleccionistas, y promover la afición por los escarabajos gigantes como mascotas en Japón, Europa y China, así como para incluirlos en las exhibiciones de algunos insectarios de zoológicos norteamericanos. Pero es sabido que los colectores comerciales disimulan las localidades para protegerlas de los competidores, además de que usualmente las

capturas se concentran en ejemplares perfectos de la mayor talla posible. En parte por ello persiste la escasez de publicaciones sobre la distribución precisa, la ecología de poblaciones y la biología de goliathinos y dinastinos.

## Antecedentes

En la actualidad México ocupa parte de un área extensa y compleja donde son notables las mezclas graduales de elementos florísticos y faunísticos con orígenes septentrionales y meridionales, y dentro de ella se ha situado el lindero imaginario entre las regiones Neártica y Neotropical. Como una consecuencia de esta condición transicional la riqueza biótica es notablemente elevada en relación con la superficie continental que ocupa. Darlington (1957: 456-462) fue uno de los primeros en reconocer este fenómeno con fundamento en la distribución de vertebrados y consideró necesario distinguir como “Central American-Mexican transition area” a la región comprendida entre el sur de los Estados Unidos y Panamá. De acuerdo con sus estudios de escarabajos Halffter (1964, 1976) presentó evidencias e hipótesis para explicar la distribución de la entomofauna en la Zona de Transición Mexicana (ZTM), que abarca parte de los

Tabla I. Distribución general de *Dynastes* MacLeay

Subgéneros	Registros
<b>Especies</b>	
Subespecies	
<b><i>Dynastes</i> MacLeay, 1819</b>	
<b><i>D. (D.) hercules</i> (Linné, 1758)</b>	
<i>D. (D.) h. hercules</i> (Linné, 1758)	Antillas Francesas Occidentales
<i>D. (D.) h. ecuatorianus</i> Ohaus, 1913	Ecuador: Napo
<i>D. (D.) h. septentrionalis</i> Lachaume, 1985	México: Chiapas – Panama: Chiriqui
<i>D. (D.) h. occidentalis</i> Lachaume, 1985	Colombia: Choco – Ecuador: Pichincha
<i>D. (D.) h. lichyi</i> Lachaume, 1985	Venezuela. Colombia. Ecuador. Perú: Tingo María.
<i>D. (D.) h. paschoali</i> Grossi & Arnaud, 1993	Brasil: Espíritu Santo – Bahía
<i>D. (D.) h. tuxtlaensis</i> Morón, 1993	México: Veracruz (Los Tuxtlas, Santa Marta)
<i>D. (D.) h. bleuzeni</i> Silvestre & Dechambre, 1995	Venezuela: Bolívar. Colombia: Amazonas. Brasil: Amazonas, Para. Perú: Amazonas.
<i>D. (D.) h. trinidadensis</i> Chalumeau & Reid, 1995	Trinidad y Tobago
<i>D. (D.) h. morishimai</i> Nagai, 2002	Bolivia: La Paz (Larecaja)
<i>D. (D.) h. takakuwai</i> Nagai, 2002	Brasil: Rondonia
<b><i>D. (D.) tityus</i> (Linné, 1763)</b>	EUA: Maryland - Texas
<b><i>D. (D.) hyllus</i> Chevrolat, 1843</b>	
<i>D. (D.) h. hyllus</i> Chevrolat, 1843	MEX: Sinaloa - Chiapas
<i>D. (D.) h. moroni</i> Nagai, 2005	MEX: Veracruz (Tuxtlas)
<b><i>D. (D.) granti</i> Horn, 1870</b>	EUA: Utah, Ariz., New Mex. MEX: Sonora, Chihuahua
<b><i>D. (D.) maya</i> Hardy, 2003</b>	México: Chiapas. Guatemala. Honduras.
<b><i>Theogenes</i> Burmeister, 1847</b>	
<b><i>D. (T.) neptunus</i> (Quenzel, 1806)</b>	
<i>D. (T.) n. neptunus</i> Quenzel, 1806	Colombia. Ecuador. Perú.
<i>D. (T.) n. rouchei</i> Nagai, 2005	Venezuela: Aragua.
<b><i>D. (T.) satanas</i> Moser, 1909</b>	Bolivia: La Paz (Yungas del norte).

territorios del sur de Texas, Nuevo Mexico, Arizona y California hasta la depresión nicaraguense. Por su parte, con base en estudios de la flora fanerogámica Rzedowski (1991) denominó Megaméxico 3 a una región similar a la antes referida (Fig. 1). Recientemente Morrone (2004) propuso restringir esta zona de transición para abarcar solamente las provincias de las Sierras Madre Occidental, Oriental, y del Sur, así como el Eje Volcánico Transmexicano y la cuenca del Balsas. La mayor parte de las evidencias sugieren un predominio de especies con origen tropical, antiguo o reciente, que se han distribuido por toda la ZTM de acuerdo con la fluctuación de las condiciones climáticas. En ocasiones estos linajes se han diversificado de manera notable y han proliferado en ambientes muy variados, mientras que otros linajes han visto reducida su distribución, tanto geográfica como ecológica, hasta el grado de calificar como endemismos.

Entre los representantes de la notable riqueza biológica de los escarabajos americanos se encuentran las especies del género *Dynastes* MacLeay (Tabla I), cinco de las cuales se distribuyen en los variados ambientes de la ZTM. El objetivo del presente trabajo consiste en recopilar y analizar la información disponible sobre la distribución geográfica y ecológica de *D. tityus* (Linné), *D. h. hyllus* Chevrolat, *D. granti* Horn, *D. hercules septentrionalis* Lachaume, *D. hercules tuxtlaensis* Morón, *D. maya* Hardy y *D. hyllus moroni* Nagai en la ZTM, para fundamentar una hipótesis sobre su origen y diversificación.

## Métodos

En principio se presenta una revisión cronológica sinóptica de los datos publicados para cada especie y después se incorpora la información geográfica-ecológica basada en los ejemplares colectados sobre todo durante los últimos 30 años. El material estudiado procede de las colecciones del

American Museum of Natural History, New York (AMNH); Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP); California Academy of Sciences, San Francisco (CASC); Florida State Collection of Arthropods, Gainesville (FSCA); Instituto de Biología, UNAM, Ciudad de México (IBUNAM); Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz (IEXA); Texas A & M University, College Station (TAMU), y las colecciones de Edward G. Riley (EGRC), Guillermo Nogueira, Guadalajara (GNPC), Enrique Benítez, Puebla (EBCP) y del autor (MXAL). En el Apéndice I se muestran todos los datos utilizados.

Los registros obtenidos se analizaron con un enfoque panbiogeográfico (Morrone, 2004) por medio de trazos individuales basados en las localidades de distribución de cada uno de los seis taxones, uniendo con líneas de menor distancia los puntos de distribución geográfica dibujados en los mapas. Cada trazo individual representa el área geográfica donde el taxón ha desarrollado al menos parte de sus caracteres distintivos actuales, y la congruencia de dos o más trazos individuales permite reconocer trazos generalizados que representan homología biogeográfica primaria (Morrone, 2001). Con las provincias biogeográficas propuestas por Morrone y Márquez (2003) que coincidieron con la distribución conocida de estas especies, y la presencia o ausencia de cada una de ellas en cada provincia se construyó una matriz para desarrollar un análisis de parsimonia de endemismos (PAE), apoyado con el programa NONA versión 2.0 (Goloboff, 1993), y mediante búsqueda heurística se obtuvieron cladogramas que fueron editados con el programa WinClada versión 0.9.99 (Nixon, 2000). Por último se contrastaron los resultados del análisis PAE y de los trazos con los fundamentos de los patrones de distribución de los escarabajos en la ZTM propuestos por Halffter (1976, 1987) y los conceptos de Morrone (2004, 2005) sobre los componentes bióticos principales, para apoyar una hipótesis zoogeográfica del género *Dynastes*.

## Resultados

Aunque a primera vista las diferencias entre las especies de *Dynastes* parecen muy obvias, la taxonomía de éste género ha sido difícil porque los caracteres que sustentan a cada taxón son muy variables, sobre todo por la hipertrofia que ofrecen las estructuras dimórficas de los machos. Si nos basamos solo en los tamaños, formas y accesorios de las proyecciones cefálicas y protorácicas, sería posible construir un gradiente continuo desde la especie más pequeña (*D. tityus*) hasta la más grande (*D. hercules*). Los caracteres no dimórficos han sido muy poco estudiados, y aún es necesario un análisis filogenético detallado para éste género. Para ello, es imprescindible comparar series grandes que incluyan la mayor parte del gradiente de variación de cada población, y ello no es fácil porque usualmente las poblaciones parecen ser pequeñas y la captura de los ejemplares es bastante azarosa. Las colecciones pueden reunir un buen número de especímenes, pero normalmente son producto de un gran número de eventos de colecta y con dificultad pueden ser representativos de las poblaciones locales o regionales. Así, ha sido frecuente trabajar con muy pocos ejemplares durante la descripción de las especies o las subespecies, y siempre queda evidencia de que puede faltar información. Debido a todo esto se considera muy importante el asociar a los ejemplares con datos de captura veraces y lo más precisos posibles, a fin de poder interpretar correctamente los registros geográficos en relación con los detalles morfológicos.

### *Dynastes hercules* (Linné, 1758)

Según Bates (1888) la distribución de esta especie abarcaba "Guatemala, Nicaragua (Chontales), Costa Rica, Panamá (Bugaba, Dolega in Chiriqui), Tropical South America and West Indies" pero aparentemente era muy rara en América Central, porque George C. Champion solo obtuvo fragmentos de machos en Guatemala y Panamá. La primera referencia precisa sobre su existencia en la ZTM es la de Bolívar y Pieltain *et al.* (1963) quienes revisaron una docena de ejemplares capturados en la región de Comitán, Chiapas, México, cuyos machos mas grandes alcanzaron 136 mm de longitud total (Fig. 2, 4).

Sin mayores detalles Endrödi (1976) citó la distribución de *D. h. hercules* (Linné, 1758) en México (con referencia a "Chiapas" según Bolívar Pieltain *et al.*, 1963), Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Trinidad y "Brasilien südlich bis Minas Geras"; ubicó a *D. h. ecuatorianus* Ohaus, 1913 en Ecuador y a *D. h. oculus* (Scopoli, 1769) en las islas antillanas de Guadeloupe y Dominica. Dechambre (1980) no consideró apropiado aplicar categorías subespecíficas para *D. hercules* y sólo denominó como formas a cinco razas geográficas integradas dentro de la distribución general entre México (Chiapas) y norte de Bolivia (región amazónica): forma A: Antillas Menores (Guadeloupe y Dominica); forma B: Venezuela; forma C: Colombia (valle del Putumayo); forma D: Colombia (valle del Cauca); forma E: Antillas Menores (Martinica y Santa Lucía), pero no citó localidades precisas, ni mencionó detalles sobre la distribución en América Central.

En un libro profusamente ilustrado Lachaume (1985) propuso otros nombres subespecíficos distribuidos en la siguiente forma: *D. h. hercules* (Linné) (= *oculus* Scopoli) en Guadeloupe y Dominica; *D. h. baudri* Pinchon, 1976 en las islas Martinica y Santa Lucía; *D. h. septentrionalis* La-



**Fig.1.** Área que ocupa la Zona de Transición Mexicana según Halffter (1964) o MegaMéxico 3 según Rzedowski (1991).

chaume, 1985 entre Chiapas, México y Panamá; *D. h. occidentalis* Lachaume, 1985 en la vertiente Pacífico de Colombia y el noreste de Ecuador; *D. h. lichyi* Lachaume, 1985 en las vertientes inferiores del borde norandino de la Orinoquia y la Amazonia, desde el noroeste de Venezuela, Colombia, Ecuador (Napo), hasta Perú (Tingo María); *D. h. ecuatorianus* Ohaus en Colombia (Mocoa, Leticia), noreste de Perú, Brasil (Rondonia) y Bolivia (Yungas); pero no proporcionó detalles precisos sobre las localidades, períodos de vuelo o número de ejemplares estudiados.

En 1993 el autor de estas líneas describió a *D. hercules tuxtlaensis* (Fig. 3, 5) con base en dos machos pequeños (62-80 mm) procedentes de la sierra de Santa Marta (800-1600 m de altitud), en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, ubicada 400 km al NO de la zona de Comitán, Chiapas, donde se ha registrado a *D. h. septentrionalis*. Morón *et al.* (1997) confirmaron los mismos registros para ambas subespecies. Chalumeau y Reid (2002) repasaron la clasificación subespecífica de *D. hercules* y proporcionaron algunos datos precisos sobre la distribución de cada una y la procedencia de los ejemplares tipo. De particular interés para este escrito son la validación de *D. h. tuxtlaensis* y los datos sobre *D. h. septentrionalis* en México (Chiapas), Guatemala (Quixal, Alta Verapaz, Cayuga, Senahu), Honduras (San Pedro Sula, La Ceiba), Nicaragua (Río Escondido), Costa Rica (Turrialba, Vara Blanca, Turis, Santa Clara, Santiago de Puriscal, Guapiles) y Panamá (Chiriqui). Estos autores indican que la longitud total de los machos de esta subespecie alcanza entre 80 y 145 mm (desde el ápice de la proyección pronotal hasta el ápice de los élitros) mientras que las hembras miden de 65 a 69 mm (desde el borde anterior del clipeo hasta el ápice de los élitros).

En una publicación sobre los Dynastinae de Costa Rica y Panamá, Ratcliffe (2003) consideró a todos los nombres subespecíficos antes citados como sinónimos de *D. hercules* hasta conseguir otro tipo de información para apoyar los caracteres derivados del polimorfismo de las proyecciones cefálicas y pronotales de los machos. También incluyó parte de los datos de 141 ejemplares procedentes de Costa Rica (departamentos de Alajuela, Cartago, Guanacaste, Heredia, Limón, Punta Arenas y San José) y Panamá (departamentos de Chiriqui y Panamá). Mencionó que miden



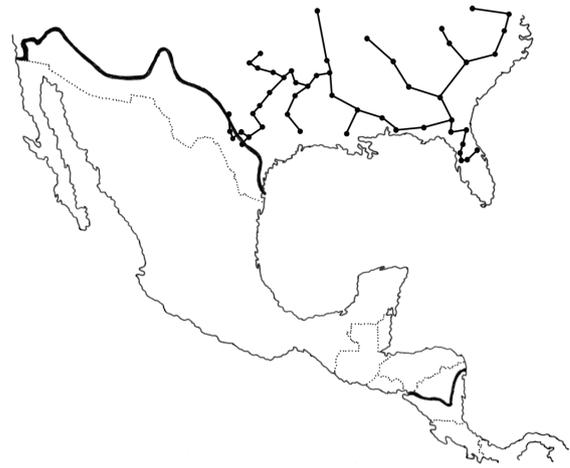
**Fig. 6.** Trazo individual de *Dynastes hercules* en Centroamérica y la ZTM.

entre 50 y 85 mm de longitud (desde el borde anterior del clípeo hasta el borde posterior de los élitros) y proporcionó esquemas del perfil de un macho grande y uno pequeño, pero no realizó ningún análisis sobre la frecuencia de las tallas corporales o las tendencias morfométricas de la muestra, ni mencionó la proporción sexual, lo cual hubiera sido de gran valor porque es uno de los mayores lotes de especímenes examinados con datos precisos de captura. Ratcliffe y Cave (2006) publicaron parte de los datos de 55 ejemplares de *D. hercules* capturados entre abril y febrero en Honduras (departamentos de Atlántida, Comayagua, Cortés, El Paraíso, Olancho, Santa Bárbara, Yoro) y Nicaragua (departamentos de Chontales, Jinotega, Matagalpa, Río San Juan y en la Región Autónoma Atlántico Norte), sin incluir registros para El Salvador.

**DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA-ECOLÓGICA de *D. hercules* en la ZTM.** Las escasas localidades de Guatemala y México donde se han registrado *D. hercules septentrionalis* y *D. h. tuxtlaensis* corresponden con ambientes forestales tropicales húmedos de montaña, ubicados entre los 25 y 1600 m de altitud, donde solo se han capturado adultos en julio y septiembre. Entre Honduras y el norte de Nicaragua se conserva el rango altitudinal y se amplía la fenología, porque habita en bosques tropicales húmedos situados entre 10 y 1525 m de altitud, sobre todo entre los 800-1000 m donde los adultos se han capturado durante todo el año, excepto en marzo, con mayor abundancia entre mayo y julio (Fig. 6).

#### ***Dynastes tityus* (Linné, 1763) (Fig. 7, 9)**

Se encuentra en una zona amplia de los EUA y en algunas localidades puede ser muy abundante, pero se han publicado pocos datos sobre su distribución precisa. Casey (1915) ubicó esta especie en Alabama, Florida, Indiana y Texas, y comentó sobre el olor intenso que producen los adultos. Manee (1915) fue el primero en informar que en North Carolina los adultos excavan la corteza de las ramas de fresnos (*Fraxinus* spp.) para alimentarse con el cambium, y que era posible encontrar hasta 387 individuos en un solo fresno [observaciones confirmadas posteriormente por Cartwright (1976) en South Carolina]. Ritcher (1966) describió las larvas de tercer estadio obtenidas en tocón de cerezo silvestre (*Prunus avium* L.) y en tronco de acacia de flor blanca (*Robinia pseudoacacia* L.). En Maryland, Glaser



**Fig. 11.** Trazo individual de *Dynastes tityus* en la ZTM y Norteamérica.

(1976) obtuvo información sobre el ciclo vital y el desarrollo larvario dentro de las oquedades basales formadas sobre todo en troncos de encinos (*Quercus* spp.) llenas con materia orgánica; aunque también los encontró en troncos de nogales (*Carya cordiformis* Wangenh) y tulíperos (*Liriodendron tulipifera* L.); dicho autor publicó mapas con la distribución precisa de *D. tityus* en Maryland y los límites aproximados de su distribución en los EUA. Endrödi (1976) designó un lectotipo etiquetado "Nlle Orleans, H. de Regnier, Mai 1900" [ZMB, Berlin], y mencionó que se le conoce de los estados de Pennsylvania, Maryland, Ohio, Virginia, North Carolina, Georgia, Florida, Alabama, Mississippi, Louisiana y Texas; también revisó un ejemplar etiquetado "México" [Museum A. Koenig, Bonn] pero consideró que posiblemente procedía de Texas. Dechambre (1980) sólo ilustró su distribución general en el sureste de los EUA. Lachaume (1985) confirmó el área que ocupa la especie en Norteamérica (pero en su mapa no alcanza Texas). Harpootlian (2001) indicó que la especie habita en los estados del este hasta Florida, y hacia el oeste hasta el centro de Indiana y Texas; se le encuentra entre mayo y agosto en casi todo el estado de Carolina del Sur excepto en altitudes mayores a 750 m. Riley y Wolfe (2003) informaron que en Texas *D. tityus* se distribuye en el cinturón de bosques del Este, en la pradera costera, en la pradera de tierras negras, la sabana con encinos y en la Meseta Edwards.

- **Fig. 2-5.** *Dynastes hercules*. 2. *D. h. septentrionalis*, Comitán, Chiapas, dorsal. 3. *D. h. tuxtlaensis*, Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, dorsal. 4. *D. h. septentrionalis* lateral. 5. *D. h. tuxtlaensis* lateral.
- **Fig. 7-10.** Machos de *Dynastes* spp. 7. *D. tityus*, Marshall Hall, Maryland, dorsal. 8. *D. hyllus*, Piedras Negras, Tamaulipas, dorsal. 9. *D. tityus* lateral. 10. *D. hyllus* lateral.
- **Fig. 12-15.** *Dynastes hyllus*. 12. Loberas, Sinaloa, dorsal. 13. Palo Blanco, Guerrero, dorsal. 14. Loberas, Sinaloa, lateral. 15. Palo Blanco, Guerrero, lateral.

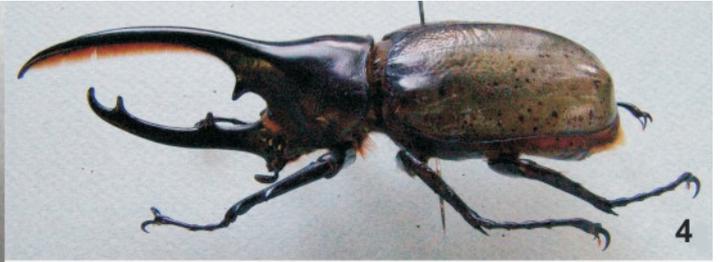




Fig. 20. Trazo individual de *Dynastes hyllus* en la ZTM.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA-ECOLÓGICA de *D. tityus* en la ZTM. Se le ha registrado en el borde noreste de la ZTM correspondiente a la Meseta Edwards, Texas, en localidades de los condados de Bandera, Bexar, Guadalupe, Kendall, Kerr y Menard, ubicados entre los 600 y 900 m de altitud (Fig. 11). Esta área se encuentra delimitada al norte por las Grandes Planicies, al oeste por el Desierto Chihuahuense, y al este y el sur por la falla Balcones y el Río Bravo, la cual según Cory y Parks (1937) y Griffith *et al.* (2004) reúne agrupaciones vegetacionales características. La vegetación primaria de la región fue una sabana con *Prosopis juliflora* (“mesquite”), *Juniperus pinchotii*, *J. ashei* (“juniperos”) y *Quercus stellata* Wangenh (“post oak”), de la cual se conservan pocos remanentes inalterados. En la zona de la falla Balcones se encuentran otras especies arbóreas grandes como *Quercus texana* (“Spanish oak”), *Q. fusiformis* (“live oak”), *Juglans major* (“nogal silvestre”) y *Fraxinus texensis* (“Texas ash”) (Amos y Gehlbach, 1988), las cuales podrían permitir el desarrollo de las larvas de *D. tityus*. Los ejemplares estudiados en el presente trabajo fueron colectados durante casi todos meses del año, excepto en febrero, octubre y diciembre, con mayor abundancia entre junio y agosto. Los adultos procedentes de la Meseta Edwards fueron capturados durante junio y julio, con mayor abundancia en junio.

#### *Dynastes hyllus* Chevrolat, 1843 (Fig. 8, 10, 12-19)

*Dynastes miyashitai* Yamaya, 2004. **syn. n.**

Originalmente *D. hyllus* se describió con ejemplares procedentes de Orizaba [Veracruz] México. Bates (1888) estudió ejemplares de México (Toxpam, Oaxaca, Jalapa, Acapulco) y Guatemala (Escuintla). Endrödi (1976) solo indicó “Mexico y Guatemala” como procedencia de los ocho ejemplares que revisó. Dechambre (1980) y Lachaume (1985) ilustraron la distribución general en el sur de México (incluyendo la península de Yucatán) y Guatemala, sin mencionar localidades precisas. Morón (1987) describió los estados inmaduros con cuatro larvas de tercer estadio obtenidas en oquedades de troncos de aguacatero (*Persea americana*) en Tlayacapan y Tepoztlán, Morelos, y un lote de 16 larvas criadas a partir de un pareja colectada en Chietla, Puebla, y proporcionó los datos de captura de 117 ejemplares en los estados de Chiapas, Durango, Guanajuato, Gue-

rrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas y Veracruz, que ampliaron la distribución previamente referida un poco más al norte del Trópico de Cáncer, y hacia el sureste hasta Honduras, pero sin nuevos datos para Guatemala, ni registros en la Península de Yucatán. Morón *et al.* (1997) confirmaron los registros estatales en México y su presencia en Guatemala y Honduras.

Yamaya (2004) describió a *D. miyashitai* como una especie nueva basada en 15 ejemplares procedentes de “Puebla y Tehuacán” en el estado de Puebla, México, pero los caracteres diferenciales referidos a la delgadez de la proyección pronotal, la abundancia de vestidura ventral, la forma del clipeo y de los parámetros genitales realmente están incluidos en la amplia variación que ofrece la población de *D. hyllus* en las vertientes interiores del centro de México, por lo cual se establece la sinonimia correspondiente. Además los datos proporcionados para la serie típica no son precisos, porque indica 1500 m de altitud para Puebla, Puebla, donde en realidad las altitudes son superiores a los 2200 m; y para el caso de Tehuacán indica 1800-2000 m, cuando realmente ese sitio alcanza entre 1600-1700 m de altitud. Los nombres de Puebla y Tehuacán corresponden a ciudades grandes que encabezan municipios importantes del estado de Puebla, pero las condiciones ambientales urbanas vigentes durante octubre y noviembre de 2003 difícilmente permitirían la existencia de poblaciones de *Dynastes*. Algunos kilómetros después de los suburbios de ambas ciudades en distintas direcciones existen ambientes propicios para encontrar esta especie en la actualidad, pero no pueden citarse como “Puebla” o “Tehuacán”. Como los datos del material tipo no incluyen el nombre del colector es posible inferir que se obtuvieron de un traficante anónimo, quien como es usual no proporcionó datos precisos.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA-ECOLÓGICA de *D. hyllus* en la ZTM. Es una especie exclusiva de la ZTM que habita varios tipos de comunidades vegetales siempre y cuando contengan especies arbóreas de porte mediano a grande, en cuyos troncos sea factible el desarrollo de sus larvas corpulentas. Sin embargo su distribución sigue los sistemas montañosos y las cañadas o valles estrechos, rara vez se le encuentra en planicies costeras, mesetas o altiplanos extensos, y no se le ha encontrado en las penínsulas de Baja California y Yucatán (Fig. 20). Las comunidades vegetales donde se le ha capturado incluyen bosque mesófilo de montaña, bosques tropicales caducifolios o perennifolios, bosques mixtos con

- Fig. 16-19. *Dynastes hyllus*. 16. Tochimilco, Puebla, dorsal. 17. Oaxtepec, Morelos, dorsal. 18. Tochimilco, Puebla, lateral. 19. Oaxtepec, Morelos, lateral.
- Fig. 21-24. *Dynastes granti*. 21. Payson, Arizona, dorsal. 22. Mesa del Campanero, Sonora, dorsal. 23. Payson, Arizona, lateral. 24. Mesa del Campanero, Sonora, lateral.
- Fig. 26-29. Machos de *Dynastes* spp. 26. *D. maya*, Ocuilapa, Chiapas, dorsal. 27. *D. moroni*, El Vigía, Santiago Tuxtla, Veracruz, dorsal. 28. *D. maya*, lateral. 29. *D. moroni*, lateral.





Fig. 25. Trazo individual de *Dynastes granti* en la ZTM.

encinos y pinos, así como huertos de aguacates o mangos. Los registros confiables indican un rango altitudinal de 330 a 2100 m, con mayor frecuencia entre los 1000 y 1800 m. Los límites de la distribución de esta especie hacia el noroeste se sitúan entre los 23° 29' N, 105°50'W (Loberas, Sinaloa), hacia el noreste 25°30'N, 100° 30'W (Cola de Caballo, Nuevo León) y hacia el sureste en los 17°17'N, 96°26'W (Santiago Xiacui, Oaxaca). Es necesario confirmar su presencia en las montañas del sur de Chiapas y Guatemala porque los registros de Ocuilapa, Chiapas y El Mochito, Honduras publicados por Morón (1987) y Morón *et al.* (1997) en realidad corresponden a *D. maya* Hardy. Los ejemplares estudiados para el presente trabajo fueron colectados entre mayo y noviembre, con mayor abundancia entre agosto y octubre.

#### ***Dynastes granti* Horn, 1870 (Fig. 21-24)**

Casey (1915) solo señaló las diferencias con *D. tityus* y su distribución en Arizona, EUA. Ritcher (1966) describió la larva de tercer estadio colectada en troncos podridos de *Platanus racemosa* Nutt. en Portal y Jhus Canyon, Arizona. Endrödi (1976) precisó que el holotipo procede de Fort Grant, [Pinal Co.] Arizona, y que solo se le conocía de localidades en dicho estado. Dechambre (1980) y Lachaume (1985) ilustraron la distribución restringida sin agregar datos precisos. Dajoz (1988) publicó una nota con aspectos de la biometría, periodos de actividad en Payson y Portal, Arizona, alimentación de adultos cautivos, y describió el aparato reproductor femenino. Menke y Parker (1988) observaron que machos y hembras excavan la corteza de las ramas del fresno *Fraxinus velutina* Torr. para consumir el cambium; también proporcionaron 27 localidades en Arizona, Utah y New Mexico en donde se ha capturado *D. granti*, así como un registro para Chihuahua, México. Éste último proviene de la expedición D. Rockefeller del American Museum of Natural History en 1947, cuando George M. Bradt colectó y fotografió ejemplares de esta especie cerca de Santa Bárbara, Chihuahua (Spieth, 1950: 31) que se encuentran depositados en la colección de dicha institución.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA-ECOLÓGICA de *D. granti* en la ZTM. Es una especie exclusiva del noroeste de la ZTM que habita en montañas y cañadas donde existan especies arbóreas de porte mediano a grande, en cuyos troncos puedan desarrollarse sus larvas. Se le ha capturado en bosques mixtos



Fig. 30. Trazo individual de *Dynastes maya* en la ZTM

con encinos, pinos, fresnos y sicomoros establecidos a lo largo de las cadenas montañosas asociadas con parte de la Western Sierra Madre y en las vertientes internas del extremo norte de la Sierra Madre Occidental (Fig. 25). Los registros indican un rango altitudinal de 1600 a 2100 m, con mayor frecuencia entre los 1800 y 2000 m. Los límites de la distribución de esta especie hacia el norte se sitúan en los 37°40'N 113°30'W (New Harmony, Utah) y hacia el sur en los 26°50'N, 105°48'W (Santa Bárbara, Chihuahua, registro confirmado por el autor durante la revisión de dos ejemplares colectados por Bradt en 1947). Un nuevo registro que relaciona las localidades del condado Cochise, Arizona con el sur de Chihuahua, es el de Mesa del Campanero, Sonora (28°21'N 109°1'W). Los ejemplares estudiados para el presente trabajo fueron colectados entre junio y octubre, con mayor abundancia en agosto y septiembre.

#### ***Dynastes maya* Hardy, 2003 (Fig. 26, 28)**

Hardy (2003) describió las diferencias con *D. hyllus* y *D. hercules*, mencionó que la mayor parte de la serie típica (19 machos y dos hembras) la obtuvo un colector anónimo en Lacanjá, Chiapas, México durante noviembre a una altitud de 550 m. Otros dos paratipos proceden de Yerbabuena, Chiapas y San Cristóbal, Alta Verapaz, Guatemala. Ratcliffe y Cave (2006) publicaron parte de los datos de 46 ejemplares capturados entre marzo y noviembre en Honduras (departamentos de Atlántida, Comayagua, Cortés, Intibucá, Olancho, Santa Bárbara, Yoro), sin incluir registros para El Salvador y Nicaragua.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA-ECOLÓGICA de *D. maya* en la ZTM. Es una especie exclusiva del sureste de la ZTM que habita en zonas montañosas con bosques tropicales caducifolios o perennifolios establecidos desde la Meseta central de Chiapas hasta la porción central de Honduras, pasando por las sierras centrales de Guatemala (como Santa Cruz y Chamá). Los registros indican un rango altitudinal de 50 a 1600 m, con mayor frecuencia entre los 500 y 1500 m (Fig. 30). Los límites de la distribución de esta especie hacia el noroeste se sitúan entre los 17°06'N y 93°30'-92°54'W (Ocuilapa y La Yerbabuena, Chiapas) y hacia el sureste en los 15°06'N, 86°44'W (Parque Nacional La Muralla, Olancho). Los ejemplares estudiados durante el presente trabajo fueron colectados entre julio y octubre.

***Dynastes moroni* Nagai, 2005 stat. n. (Fig. 27, 29)**

*Dynastes hyllus moroni* Nagai, 2005

La población de *Dynastes hyllus* establecida en la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, muestra varios caracteres constantes que la distinguen de las poblaciones ubicadas en otras regiones de México. En los machos son notables las proporciones de la proyección pronotal y la reducción de las espinas situadas en su base, así como el color oscuro del pronoto que contrasta con el color verde olivo de los élitros, donde lucen hileras de puntos pequeños oscuros; también destaca la proyección cefálica con uno o dos denticulos preapicales, y la forma del cuerpo ligeramente deprimida. Las hembras tienen el pronoto oscuro, punteado-rugoso y los élitros con puntuación basal tosca y abundante. Debido a lo anterior Nagai (2005) describió la subespecie nueva *D. hyllus moroni* basada en 8 machos y 9 hembras procedentes del “Volcano of San Martín (Santa Martha Volcano) 1200 m in alt. near Catemaco, Los Tuxtlas region, East of Veracruz City, southeastern Veracruz State, Mexico, VII-2004” (colector anónimo) y una hembra de “Dos Amates, southern Veracruz State, Mexico, 1-VI-1973, Peter Hubbell leg”.

Los primeros machos conocidos de esta región fueron colectados en el Cerro El Vigía, Santiago Tuxtla, Veracruz, en 1967 por un grupo de entomólogos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, y durante años permanecieron en la colección de esa institución rotulados como *D. hyllus* (M. A. Morón, obs. pers.). Pero como las diferencias existentes entre *D. hyllus* y *D. maya* son de una magnitud equivalente a las de cualquiera de estas especies con respecto a la población de Los Tuxtlas, aquí se considera pertinente situarla en el nivel específico porque reúne atributos morfológicos y zoogeográficos suficientes para ello.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA-ECOLÓGICA de *D. moroni* en la ZTM. Esta especie está circunscrita a la Sierra de Los Tuxtlas la cual se extiende en una superficie de casi 3.300 km<sup>2</sup> en el sureste del estado de Veracruz, ampliamente aislada de otros macizos montañosos por una planicie costera extensa (Fig. 31), reúne siete volcanes con altitudes de 640 a 1680 msnm y otros 300 conos más pequeños, que se formaron por una actividad ígnea intensa y constante que dio inicio en el período Terciario y aún continúa. El Cerro El Vigía (18°27'17"N, 95°21'03"W) está situado a 5 km al oeste de Santiago Tuxtla, Veracruz y alcanza los 860 m de altitud, hasta 1969 estuvo cubierto por un bosque tropical mixto que incluía encinos y lo rodeaba un bosque tropical perennifolio de mediana altura, todos los cuales fueron progresivamente destruidos para establecer plantaciones de caña de azúcar, café, tabaco y pastos forrajeros, que dominan el paisaje actual. El volcán San Martín Tuxtla (1680 m altitud, 18°33'26"N, 95°12'09"W) aún mantiene un gradiente de comunidades vegetales que incluyen desde el bosque tropical perennifolio en la parte baja hasta encinares y bosque nebuloso cerca de la cima. El volcán de Santa Marta (1680 m altitud, 18°20'42"N, 94°51'26"W) presenta varios tipos de vegetación que incluyen el bosque nebuloso y los encinares. El volcán San Martín Pajapan (1180 m altitud, 18°18'12"N, 94°43'54"W) también conserva bosques tropicales mixtos y encinares (Geissert, 2004; Castillo-Campos y Laborde, 2004). Estos ambientes semicálidos húmedos de montaña con encinos y lauráceas son propicios para el desarrollo de las especies de *Dynastes*, y desde finales del Pleistoceno han quedado paulatinamente aislados de las vertientes exte-

riores de las sierras de Zongolica y Juárez (Fig. 31). Es muy probable que las larvas de *D. moroni* se desarrollen en los troncos huecos de *Quercus skinneri*, *Q. affinis*, *Q. corrugata*, *Q. germana*, *Nectandra salicifolia* o *Licaria pecki*, que forman parte de los bosques tuxtlecos ubicados entre los 700 y 1200 m de altitud.

Los registros de Nagai (2005) para el “volcán de San Martín (volcán de Santa Marta)” deben corresponder al volcán San Martín Pajapan, vecino más cercano del volcán de Santa Marta, y “Dos Amates” es una localidad con baja altitud, cercana a la laguna de Catemaco situada en la parte central de la región de Los Tuxtlas. Los ejemplares estudiados durante el presente trabajo fueron colectados entre julio y agosto.

**Análisis de parsimonia de endemismos y trazos generalizados.**

La matriz de datos se formó con nueve áreas de endemismo y seis taxones (Tabla II). Para nombrar las áreas se atendió la propuesta de Morrone (2005) correspondiente a las provincias biogeográficas de México, aunque para acentuar su importancia como elemento periférico de la ZTM se consideró a las montañas de Guatemala y Honduras separadas de la provincia de Chiapas. También es pertinente aclarar que se otorga una categoría especial a la Sierra de Los Tuxtlas, como una ínsula de montañas dentro de la provincia del Golfo de México.

Del análisis de parsimonia se obtuvieron cuatro cladogramas igualmente parsimoniosos (Fig. 32) de siete pasos, índice de consistencia de 85 e índice de retención de 85. Se presentaron dos cladogramas principales, el primero de ellos (componente 2) carece de soporte en sinapomorfías (= especies compartidas) y corresponde a la región del Sureste de los Estados Unidos, donde solo habita *D. tityus*; el segundo clado principal (componente 3) está soportado por cuatro sinapomorfías. El componente 4 cuenta con dos sinapomorfías (*D. hercules* en Los Tuxtlas y Chiapas, y *D. maya* en Chiapas y Guatemala-Honduras), y puede representar un primer trazo generalizado con buen sustento. Las áreas de Chiapas y Guatemala-Honduras se representan en el componente 5 soportado por dos sinapomorfías (*D. hercules* y *D. maya*). Por otra parte, también el componente 6 tiene soporte en dos sinapomorfías (*D. granti* en Sierra Madre Occidental y Suroeste de los Estados Unidos, y *D. hyllus* en las Sierras Madre Occidental, Oriental y del Sur, y Eje Neovolcánico), lo cual puede representar un segundo trazo generalizado (Fig. 33).

Es interesante observar que solo una de las nueve áreas (SE de EUA) no comparte especies con alguna de las otras ocho áreas, que *D. hyllus* es la especie situada en el centro de la distribución y ocupa cuatro de las nueve áreas, y que el área de distribución más reducida corresponde a *D. moroni* en Los Tuxtlas. Cuatro especies son exclusivas de la ZTM, y dos solo penetran parcialmente en ella. *Dynastes hyllus* se distribuye en cuatro provincias biogeográficas de montaña; *D. granti* Horn se localiza en la provincia de la Sierra Madre Occidental y su extensión hacia el suroeste de EUA; *D. maya* Hardy es exclusiva de la provincia de Chiapas; *D. moroni* Nagai es endémica de la Sierra de Los Tuxtlas; mientras que dos subespecies de *D. hercules* (L.) ocupan parte de las provincias de Chiapas y el Golfo de México;

Tabla II. Matriz básica de datos sobre la distribución de *Dynastes* en la ZTM

Áreas	<i>hercules</i>	<i>tityus</i>	<i>hyllus</i>	<i>granti</i>	<i>maya</i>	<i>moroni</i>
Sierra Madre Occidental	0	0	1	1	0	0
Sierra Madre Oriental	0	0	1	0	0	0
Eje Volcánico Transmexicano	0	0	1	0	0	0
Sierra Madre del Sur	0	0	1	0	0	0
Sierra de Los Tuxtlas	1	0	0	0	0	1
Montañas de Chiapas	1	0	0	0	1	0
Suroeste de Estados Unidos	0	0	0	1	0	0
Sureste de Estados Unidos	0	1	0	0	0	0
Guatemala-Honduras	1	0	0	0	1	0

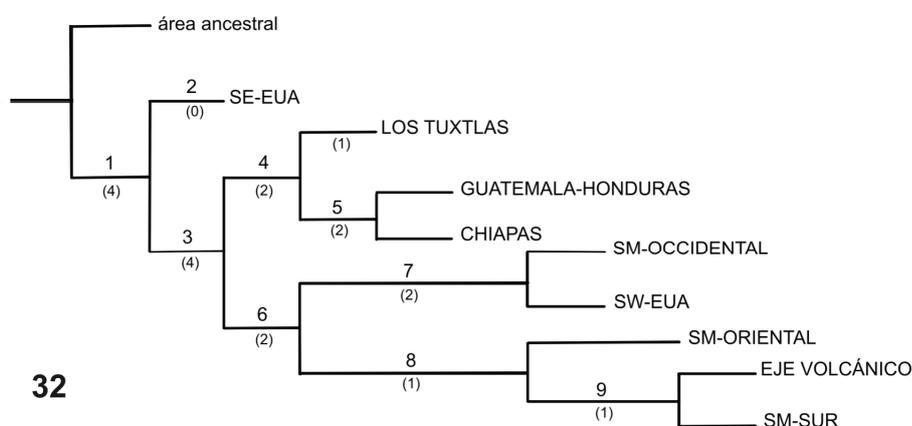
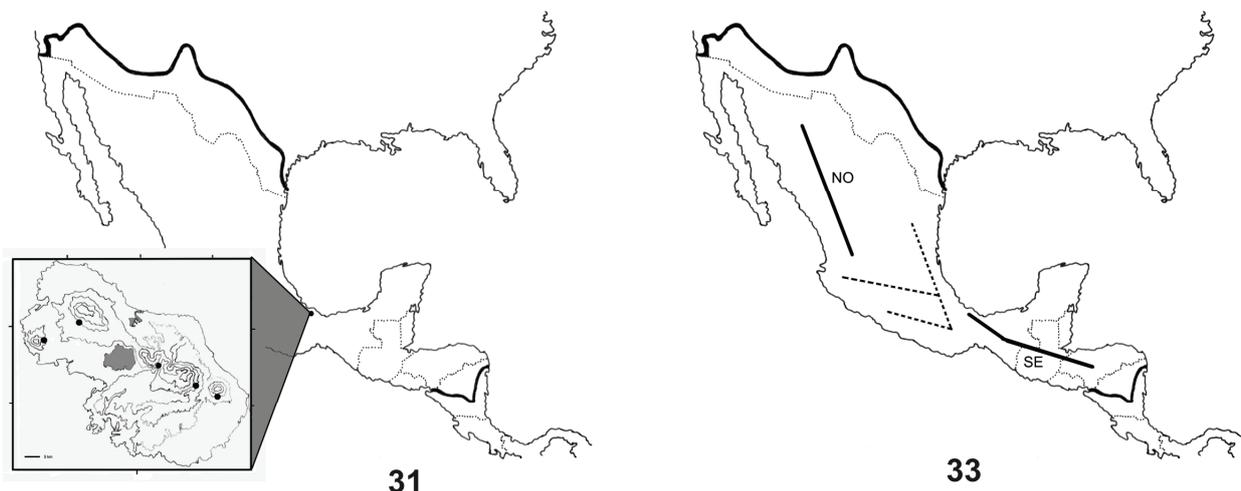


Fig. 31. Distribución de *Dynastes moroni* en la ZTM. Fig. 32. Cladograma de consenso estricto obtenido mediante el PAE. El número de cada componente está ubicado arriba de las líneas y entre paréntesis se indica el número de sinapomorfías. Fig. 33. Trazos generalizados obtenidos para *Dynastes* en la ZTM.

y *D. tityus* solo penetra ligeramente en el límite noreste de la ZTM. Los dos trazos generalizados obtenidos corresponden en parte con los dominios Mexicano de Montaña y Mesoamericano (*sensu* Morrone y Márquez, 2003; Morrone 2004) y apuntan hacia posibles nodos panbiogeográficos en los extremos del Eje Volcánico Transmexicano (Fig. 33).

De acuerdo con las hipótesis de Halffter (1978, 1987) el patrón de dispersión Mesoamericano de montaña incluye taxones con afinidades sudamericanas que durante el Oligoceno se diversificaron en las montañas húmedas del Núcleo Centroamericano, y cuyos descendientes se han distribuido en casi todas las montañas de México, Guatemala, El Sal-

vador, y Honduras hasta las cordilleras de Costa Rica y Panamá. Las especies de *Dynastes* en la ZTM podrían considerarse como miembros de este patrón, si aceptamos que se originaron en la parte norte de Sudamérica, desde donde se dispersaron por distintas rutas hacia Bolivia, la costa brasileña, las Antillas Menores, y hacia el Núcleo Centroamericano. Desde éste último habrían avanzado hacia el centro de México, y desde allí hacia Arizona por una ruta y hacia los Apalaches por otra, para cubrir todas las regiones o provincias antes citadas.

Por su parte Morrone (2004) considera que el área de la ZTM queda comprendida en dos dominios, el Mexicano de

Montaña (que abarca las Sierras Madre y el Eje Volcánico) y el dominio Mesoamericano, que incluye la provincia del Golfo de México (donde emerge la Sierra de Los Tuxtlas), y la provincia de Chiapas (que abarca hasta las montañas de Honduras y noroeste de Nicaragua). La interpretación de los trazos generalizados y los posibles nodos, hacen suponer que la dispersión de estas especies ocurrió en dos eventos, el primero cuando los ancestros, probablemente originados en el Núcleo Centroamericano, ocuparon las montañas del centro de México y se distribuyeron hacia los Apalaches y la Western Sierra Madre, posiblemente durante el Mioceno-Plioceno. En un estudio sobre la distribución de especies de escarabaeoideos en Norteamérica, Howden (1966) consideró a *D. tityus* como un elemento relativamente antiguo de esa fauna posiblemente establecido en el este de los Estados Unidos desde el Mioceno. También se ha propuesto que *D. tityus* y otros escarabajos antiguos pudieron sobrevivir las glaciaciones del Pleistoceno en refugios de bosques deciduos en Florida u otras costas del Golfo de México, debido a que su distribución actual se ajusta bien con el esquema de recuperación post-pleistocénico de los bosques deciduos de la planicie costera del Atlántico y del valle del Mississippi, iniciado hace cerca de 14,000 años (Maxwell y Davis, 1972; Glaser, 1976). Tal vez la discontinuidad en los bosques situados entre el extremo norte de la Sierra Madre Oriental y la Meseta Edwards ocasionada por la aridez de la cuenca del Río Bravo durante el Pleistoceno (Rzedowski, 1978), determinó el aislamiento y propició la separación específica de *D. tityus* y *D. hyllus*. La diferenciación entre *D. granti* y *D. hyllus* también podría derivarse del aislamiento inicial en la Western Sierra Madre provocado por la expansión pleistocénica de los desiertos Sonorense y Chihuahuense, con una ligera penetración reciente hacia el sur de Chihuahua (trazo NO), restringida a las vertientes internas más secas.

En un segundo evento (trazo SE) tal vez pleistocénico, los ancestros de *D. moroni* y *D. hercules tuxtlaensis*, pasarían desde Chiapas hasta Los Tuxtlas, en tanto que los progenitores de *D. maya* permanecerían en el Núcleo Centroamericano en una condición parapátrica con *D. hercules septentrionalis*, la cual sí alcanzó una distribución hasta el istmo de Panamá. Los principales eventos que originaron los volcanes de Los Tuxtlas se iniciaron en el Oligoceno-Mioceno (hace 7 a 2,5 millones años) y concluyeron hace 800.000 a 40.000 años, con excepción del Volcán de San Martín Tuxtla que en 1793 tuvo una erupción importante que destruyó su cubierta de vegetación (Martín del Pozzo, 1997). Durante el Pleistoceno, grandes superficies de la vertiente del Golfo de México, entre Veracruz y Chiapas, deben haberse poblado con encinares y bosque mesófilo de montaña, debido al descenso de 4 a 5°C en la temperatura promedio ocasionado por las glaciaciones (Sarukhán, 1968). La combinación de estos fenómenos pudo permitir la colonización de la región tuxtla por los ancestros de *Dynastes* correspondientes al trazo SE, para los cuales suponemos unos hábitos similares a los de las especies actuales, o sea poco adaptados a las condiciones tropicales plenas, ya que como hemos mencionado en párrafos anteriores, se les encuentra sobre todo en climas templados o subcálidos-húmedos, donde prosperan las especies arbóreas que les proveen de sustento. Pero al retirarse el efecto glacial las condiciones tropicales paulatinamente retornaron a las tierras bajas del Golfo hace unos 11.000 años (Graham, 1975)

y los bosques de montaña de Los Tuxtlas quedaron aislados de sus equivalentes en el extremo sur de la Sierra Madre Oriental y de los Altos de Chiapas, y su fauna de escarabajos inició un proceso de diversificación local que ha sido posible documentar en otros géneros de Rutelinae y Melolonthinae (Morón, 1981, 2003).

La similitud morfológica y genital entre todas las especies citadas y la obtención de híbridos en cautiverio entre algunas de ellas (Lai y Hsin-ping, 2008) sugieren una cercanía genética propiciada por un proceso de diversificación muy reciente o, por un cierto grado de continuidad en el flujo génico entre todas las poblaciones del área ocupada desde el Mioceno-Plioceno. Esta continuidad pudo mantenerse a través de los corredores ecológicos que se forman en las cañadas húmedas y templadas, hasta que las modificaciones antrópicas han acentuado las barreras naturales. La distribución actual de *D. hyllus* puede ser un ejemplo de esta intrincada red de corredores en la Zona de Transición Mexicana, MegaMéxico o el dominio Mexicano de Montaña.

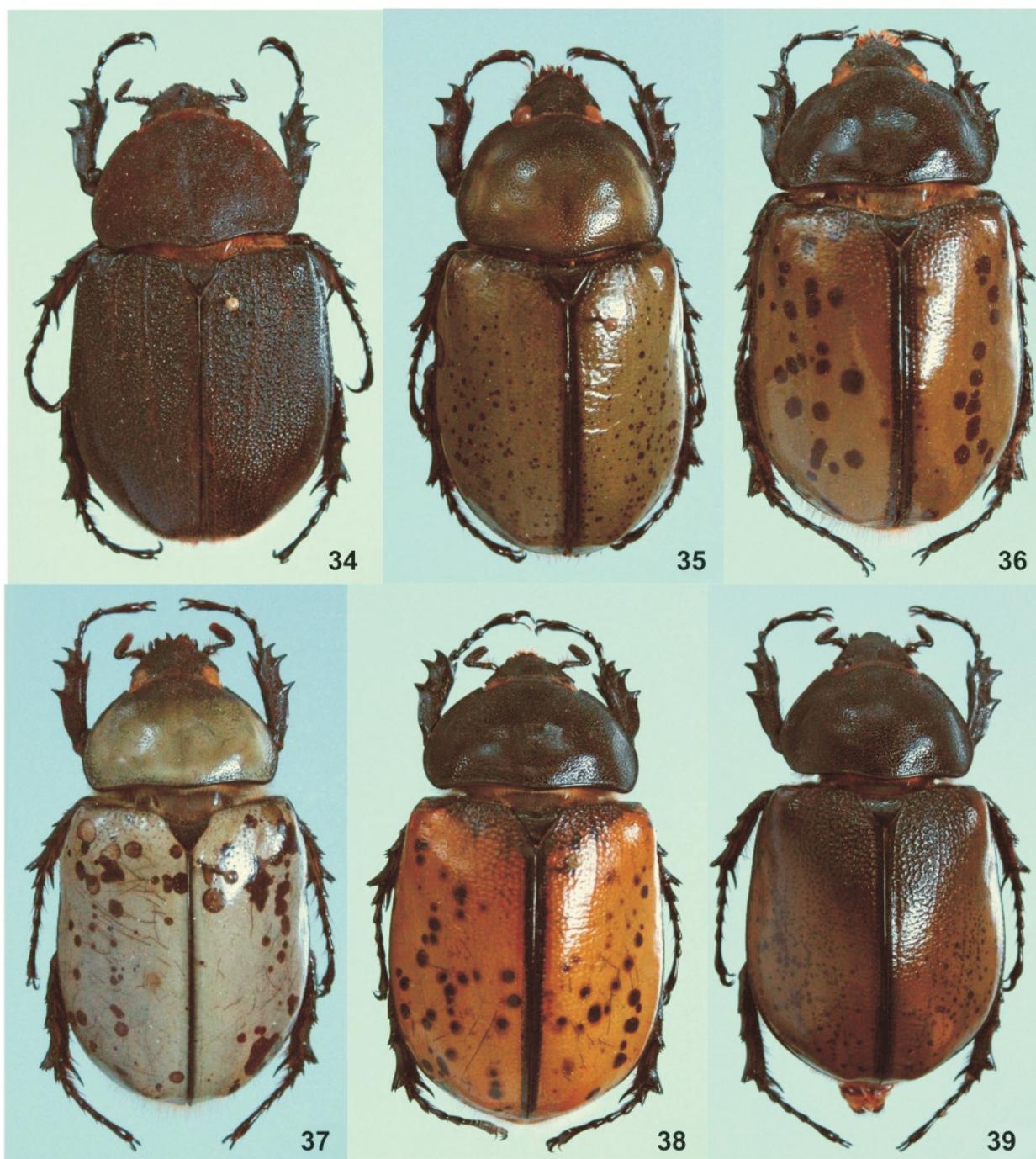
### Clave para separar las especies de *Dynastes* presentes en la Zona de Transición Mexicana o MegaMéxico

- 1 Con una proyección ceratiforme de longitud variable en la región frontoclipeal y otra en la porción central del pronoto, ambas dirigidas hacia el frente y más o menos enfrentadas a modo de tenaza [machos] .....2
- 1' Con un tubérculo más o menos aguzado en la región frontal. Pronoto convexo, sin prominencias [hembras] .....8
- 2 Sutura elitral marginada con sedas rojizas erectas uniformemente distribuidas entre el escutelo y el ápice del élitro ..... [*D. hercules* (L.)] 3
- 2' Sutura elitral sin sedas erectas entre el escutelo y el ápice del élitro .....4
- 3 Proyección pronotal con un par de dentículos ventrolaterales cercanos a su base. Borde dorsal de la proyección cefálica con un dentículo preapical y un dentículo situado en el tercio basal (Fig. 2, 4). Este de Chiapas a Panamá. Longitud total: 80-145 mm .....  
.....*D. h. septentrionalis* Lachaupe
- 3' Proyección pronotal sin dentículos ventrolaterales, solo con leves indicaciones laterobasales. Borde dorsal de la proyección cefálica sin dentículos (Fig. 3, 5). Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. Longitud total: 62-80 mm .....  
.....*D. h. tuxtlaensis* Morón
- 4 Dentículos laterobasales de la proyección pronotal apenas indicados por pequeñas protuberancias, aún en machos hipertélicos. Borde dorsal de la proyección cefálica con 1 o 2 dentículos preapicales. Borde basal del pigidio con sedas rojizas muy cortas (0,5 mm). Pronoto negro o pardo oscuro. Élitros verde oliva con hileras de manchas negras pequeñas (Fig. 27, 29). Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. Longitud total 56-85 mm .....*D. moroni* Nagai
- 4' Dentículos laterobasales de la proyección pronotal bien diferenciados, aún en machos hipotélicos. Borde dorsal de la proyección cefálica con o sin dentículos preapicales. Borde basal del pigidio con sedas amarillentas o blanquecinas más o menos largas (1,0-2,5 mm). Pronoto y élitros del mismo color .....5

- 5 Proceso prosternal postcoxal con sedas largas solo en la mitad apical de la superficie posterior. Borde dorsal de la proyección cefálica sin denticulos, aún en machos hipertélicos. Denticulos laterobasales de la proyección protorácica aguzados y grandes en proporción al pronoto. Pronoto y élitros verde claro a verde grisáceo (Fig. 7, 9). Este y sureste de EUA. Longitud total: 37-58 mm ..  
..... *D. tityus* (Linné)
- 5' Proceso prosternal postcoxal con sedas largas en toda la superficie posterior. Borde dorsal de la proyección cefálica con o sin denticulos, dependiendo del grado de hipertelia. Denticulos laterobasales de la proyección protorácica pequeños en proporción al pronoto ..... 6
- 6 Parte central del disco pigidial casi glabra, solo con algunas sedas finas muy cortas esparcidas. Denticulos laterobasales de la proyección protorácica redondeados o aguzados, pequeños o apenas indicados, aún en machos hipertélicos. Cuerpo esbelto. Pronoto y élitros gris claro a gris azulado (Fig. 21-24). Suroeste de EUA y noroeste de México. Longitud total: 36-70 mm.....  
..... *D. granti* Horn
- 6' Parte central del disco pigidial con abundantes sedas finas largas o cortas. Denticulos laterobasales de la proyección protorácica prominentes, aún en machos mesotélicos. Cuerpo robusto. Pronoto y élitros en distintos tonos de verde o gris ..... 7
- 7 Borde basal del pigidio con abundantes sedas largas (2-3 mm). Vestidura esternal larga. Machos hipertélicos y mesotélicos con un denticulo preapical en el borde dorsal de la proyección cefálica, rara vez con dos denticulos fusionados. Pronoto y élitros verde grisáceo, verde amarillento, gris azulado o gris blanquecino (Fig. 8, 10, 12-19). Montañas entre el Trópico de Cáncer y el Istmo de Tehuantepec, México. Longitud total: 43-80 mm .....  
..... *D. hyllus* Chevrolat
- 7' Borde basal del pigidio con numerosas sedas cortas (1,0-1,5 mm). Vestidura esternal corta. Machos hipertélicos y mesotélicos siempre con dos denticulos anchos fusionados en forma de laminilla en el borde dorsal de la proyección cefálica. Pronoto y élitros verde amarillento (Fig. 26, 28). Montañas entre Chiapas y Honduras. Longitud total: 62-84 mm ..... *D. maya* Hardy
- 8 Pronoto negro, cubierto con abundantes sedas rojizas cortas. Superficie elitral negra, intensamente punteada rugosa, con excepción de los bordes apicales, casi lisos y verdosos o grisáceos (Fig. 34) .....  
..... *D. hercules septentrionalis*
- 8' Pronoto total o parcialmente negro, sin sedas. Superficie elitral con tonos de verde o gris y manchas oscuras, casi lisa o con textura más o menos intensa cerca del escutelo..... 9
- 9 Borde anterior del clipeo amplio, ligeramente redondeado. Borde basal del pigidio con sedas rojizas muy cortas (0,5 mm). Pronoto completamente negro. Élitros con una amplia zona punteada semirugosa triangular negra alrededor del escutelo, la mitad posterior verde oliva con hileras de manchas negras pequeñas (Fig. 39). Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. Longitud total 50-56 mm .....  
..... *D. moroni*
- 9' Borde anterior del clipeo más o menos estrecho, ligeramente sinuado. Borde basal del pigidio con sedas amarillentas o blanquecinas más o menos largas (1,0-2,5 mm). Pronoto total o parcialmente negro, élitros verdes o grises con manchas oscuras irregulares. Región basal de los élitros casi lisa o con puntuación variable, pero no semirugosa ..... 10
- 10 Proceso prosternal postcoxal con sedas largas solo en la mitad apical de la superficie posterior. Pronoto parcialmente colorido. Élitros verdes o grisáceos (Fig. 37). Este y sureste de EUA. Longitud total: 40-45 mm ... *D. tityus*
- 10' Proceso prosternal postcoxal con sedas largas en toda la superficie posterior. Distribución diferente ..... 11
- 11 Parte central del disco pigidial casi glabra, solo con algunas sedas finas muy cortas esparcidas. Pronoto en parte colorido. Élitros gris claro a gris azulado (Fig. 35). Suroeste de EUA y noroeste de México. Longitud total: 42-50 mm ..... *D. granti*
- 11' Parte central del disco pigidial con abundantes sedas finas largas o cortas. Élitros en distintos tonos de verde o gris ..... 12
- 12 Borde basal del pigidio con abundantes sedas largas (2-3 mm). Vestidura esternal larga. Pronoto usualmente bicolor. Élitros verde grisáceo, verde amarillento, gris azulado o gris blanquecino (Fig. 36). Montañas entre el Trópico de Cáncer y el Istmo de Tehuantepec, México. Longitud total: 43-56 mm ..... *D. hyllus*
- 12' Borde basal del pigidio con numerosas sedas cortas (1,0-1,5 mm). Vestidura esternal corta. Pronoto casi negro y élitros verde amarillento (Fig. 38). Montañas entre Chiapas y Honduras. Longitud total: 51-59 mm .....  
..... *D. maya*

#### Agradecimiento

A Roberto Terrón (UAM-X), Alejandro Morón (ECOSUR) y Agustín Aragón (BUAP) y especialmente a Guillermo Nogueira (UAG) por la colecta de numerosos ejemplares de *Dynastes*. Edward G. Riley gentilmente proporcionó los datos de su colección particular y de TAMU. Robert E. Woodruff (FSCA), Lee H. Hermann Jr. (AMNH), David H. Kavanaugh (CAS) y Santiago Zaragoza (IBUNAM) ofrecieron las facilidades para consultar las colecciones a su cargo. A César Vicente Rojas y Roberto Arce (IECOL) por su apoyo técnico en varias etapas del trabajo.



**Fig. 34-39.** Aspecto dorsal de hembras de *Dynastes* spp. **34.** *D. hercules septentrionalis*, Turrialba, Costa Rica. **35.** *D. tityus*, Prince Frederick, Maryland. **36.** *D. hyllus*, Zacualtipan, Hidalgo. **37.** *D. granti*, Payson, Arizona. **38.** *D. maya*, Ocuilapa, Chiapas. **39.** *D. moroni*, San Martín Pajapan, Los Tuxtlas, Veracruz.

## Literatura citada

- AMOS, B. B. & F. R. GEHLBACH 1988. *Edwards Plateau vegetation*. Baylor University Press, Waco, Texas.
- BATES, H. W. 1888. Pectinicornia and Lamellicornia, Family Dyastidae. In: Godman, F.D. and O.Salvin (eds.). *Biologia Centrali Americana. Insecta, Coleoptera*, vol. 2, pt.2: 296-342.
- BOLÍVAR Y PIELTAÍN, C., L. JIMÉNEZ-ASÚA & A. MARTÍNEZ 1963. Notas sobre Dynastinae neotropicales con especial referencia a especies mexicanas. *Ciencia (México)*, **22**(6): 181-190.
- CARTWRIGHT, O.L. 1976. Adult feeding by *Dynastes tityus* (Linn.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, **30**: 336.
- CASEY, T. L. 1915. A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae and Cetoniinae. *Memoirs on the Coleoptera*. Vol. 6. New Era Printing Company. Lancaster, Philadelphia. pp. 258-261.
- CASTILLO-CAMPOS, G. & J. LABORDE 2004. La vegetación. [pp. 231-265]. En: Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, México. 288 pp.
- CHALUMEAU, F. & W. REID 2002. Aperçus sur le complexe *hercules* et statut du *Dynastes alcides* (Coleoptera, Dynastidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, **19**: 83-91.
- CORY, V. L. & H. B. PARKS 1937. Catalogue of the Flora of the state of Texas. *Texas Agriculture Extension Services Bulletin*, 550: 1-130.
- DAJOZ, R. 1988. Note sur la biologie de *Dynastes granti* LeConte et de quelques autres Dynastidae de l'Arizona (Insectes, Coleopteres). *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **57**(5): 150-158.
- DARLINGTON, J. P. 1956. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 675 pp.
- DECHAMBRE, R.P. 1980. Le genre *Dynastes* (Col. Scarabaeoidea Dynastidae). *Bulletin Sciences Nat*, **27**: 5-10.
- ENDRÖDI, S. 1951. Die Arten und Aberrationen der Gattung *Goliathus* Lam. (I). *Folia entomologica Hungarica (n.s.)*, **4**: 29-56.
- ENDRÖDI, S. 1976. Monographie der Dynastinae (Coleoptera) 6. Tribus: Dynastini. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **22**(3-4): 217-269.
- GEISSERT, D. 2004. La geomorfología. [pp.159-178]. En: Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, México. 288 pp.
- GLASER, J. D. 1976. The biology of *Dynastes tityus* (Linn.) in Maryland (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, **30**: 133-138.
- GOLOBOFF, P. A. Nona, version 2.0. Publicada por el autor. Tucumán
- GRAHAM, A. 1975. Late Cenozoic evolution of the tropical lowland vegetation in Veracruz, Mexico. *Evolution*, **29**: 723-735.
- GRIFFITH, G.E., S.A. BRYCE, J.M. OMERNIK, J.A. COMSTOCK, A.C. ROGERS, B. HARRISON, S.L. HATCH & D. BEZANSON 2004. *Ecoregions of Texas, U.S.* Environmental Protection Agency, Corvallis, Oregon.
- HALFFTER, G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, **6**: 1-108.
- HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, **35**: 1-64.
- HALFFTER, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, **32**: 95-114.
- HARDY, M. 2003. Description of a new species of *Dynastes* Kirby (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) from North and Central America. *Besoiro*, **9**: 3-7.
- HARPOOTLIAN, P. J. 2001. *Scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of South Carolina. Biota of South Carolina*. Vol. 2. Clemson University, Clemson, S.C. 157 pp.
- HOWDEN, H. F. 1966. Some possible effects of the Pleistocene on the distributions of North American Scarabaeidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, **98**(11): 1177-1190.
- KAWANO, K. 1995. Horn and wing allometry and male dimorphism in giant rhinoceros beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of tropical Asia and America. *Annals of the Entomological Society of America*, **88**: 92-99.
- LACHAUME, G. 1985. *Dynastini 1. Les Coleopteres du Monde V*. Sciences Nat. Compiègne. 85 pp.
- LAI, J. T. 2001. *For the love of rhinoceros and stag beetles. Keeping, breeding, and more*. Morning Star Publisher Inc. Taiwan. 346 pp.
- LAI, J. T. & K. HSIN-PING 2008. *For the love of rhinoceros and stag beetles*. Second edition. Morning Star Publisher Inc. Taiwan. 447 pp.
- MANEE, A. H. 1915. Observations in Southern Pines, North Carolina (Hym., Col.) *Entomological News*, **26**: 265-268.
- MARTÍN DEL POZZO, A.L. 1997. Geología. Pp.25-31. En: González-Soriano, E., R. Dirzo, y R. C. Vogt (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM y CONABIO. México. 647 pp.
- MAXWELL, J.A. & M. B. DAVIS 1972. Pollen evidence of Pleistocene and Holocene vegetation on the Allegheny Plateau, Maryland. *Quaternary Research*, **2**(4): 506-530.
- MENCKE, A. S. & F. D. PARKER 1988. Adult feeding and distribution of *Dynastes granti* Horn (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, **42**(2): 161-164.
- MORÓN, M. A. 1981. Descripción de dos especies nuevas de *Plusiotis* Burmeister, 1844 y discusión de algunos aspectos zoogeográficos del grupo de especies "costata" (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomológica Mexicana*, **49**: 49-69.
- MORÓN, M. A. 1987. Los estados inmaduros de *Dynastes hyllus* Chevrolat (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae) con observaciones sobre su biología y el crecimiento alométrico del imago. *Folia Entomológica Mexicana*, **72**: 33-74.
- MORÓN, M. A. 1993. Nueva subespecie mexicana de *Dynastes hercules* (L.) (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae). *Giornale italiano di Entomologia*, **6**: 257-262.
- MORÓN, M. A. 2003. Revision of the *Phyllophaga s.s. schizorhina* species group (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *The Canadian Entomologist*, **135**: 213-302.
- MORÓN, M. A., B. C. RATCLIFFE & C. DELOYA 1997. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia Vol. I Familia Melolonthidae*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Sociedad Mexicana de Entomología, A.C. México. 280 pp.
- MORRONE, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA 3, Zaragoza (España). 148 pp.
- MORRONE, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, **48**(2): 149-162.
- MORRONE, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **7**(2): 207-252.
- MORRONE, J. J. & J. MÁRQUEZ 2003. Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. In: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México. 217-220.

- NAGAI, S. 2005. Two new subspecies of the genus *Dynastes* Kirby (Coleoptera: Scarabaeidae) from Mexico and Venezuela. *Gekkan-Mushi*, **418**: 31-35.
- NIXON, K. 2000. WinClada version 0.9.99. Publicado por el autor. Ithaca, New York.
- RATCLIFFE, B. C. 2003. The Dynastine scarab beetles of Costa Rica and Panama (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **16**: 1-504.
- RATCLIFFE, B. C. & R. D. CAVE 2006. The Dynastine scarab beetles of Honduras, Nicaragua and El Salvador (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **21**: 1-424.
- RILEY, E. G. & C. S. WOLFE 2003. An annotated checklist of the Scarabaeoidea of Texas (Coleoptera). *Southwestern Entomologist*, supplement **26**: 1-37.
- RITCHER, P. O. 1966. *White grubs and their allies*. Oregon State University Press. Corvallis. Oregon. 219 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, **14**: 3-21.
- SARUKHÁN, K. J. 1968. *Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México*. Tesis. Colegio de Postgraduados. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México. 300 pp.
- SPIETH, H. T. 1950. The David Rockefeller Mexican expedition of the American Museum of Natural History. Introductory account. *American Museum Novitates*, **1454**: 1-67.
- YAMAYA, S. 2004. Discovery of a new species allied to *Dynastes hyllus* from Puebla State, Mexico. *Gekkan.Mushi*, **396**: 4-9.

## APENDICE 1

### Datos de los ejemplares del género *Dynastes* revisados para el presente artículo.

#### *D. hercules septentrionalis*

MEXICO. *Chiapas*: Comitán, zona caliente, VII-1950, M. del Toro, 2 ♂♂ (IBUNAM ex-colección J. Hendrichs); Comitán, 1530 m, 14-VII-1951, G. Velásquez, 1 ♂ (MXAL). COSTA RICA. *Cartago*: Jiménez, Pejibaye, 23-IV-1977, J.F. Murillo, 1 ♂; Turrialba, Santa Rosa, 22-IV-1977, J.F. Murillo, 1 ♂; Turrialba, Santa Cruz, 14-IV-1977, J.F. Murillo, 1 ♂♀; mismos datos excepto 21-IV-1977, 1 ♀; Turrialba, 630 m, 7-IV-1986, S. Rodríguez, 1 ♀ (MXAL).

#### *D. hercules tuxtlaensis*

MEXICO. *Veracruz*: Los Tuxtlas, Sierra de Santa Marta, IX-1992, E. Benítez, 1 ♂ (MXAL). Mismos datos, 1 ♂ (EBCP).

#### *D. tityus*

EUA. *Alabama*: Baldwin Co. Mobile, H. P. Loding, 1 ♂; Lee Co., Auburn 1 ♀ (TAMU). *Florida*: P. Orange, 15-VII, M. W. Sanderson, 1 ♀ (MXAL); Gilchrist Co. Trenton, 1-VIII-1991, Lloyd & Davis, 1 ♀; Marion Co. Ocala, 30-VI-1989, E. Simmonis, 1 ♀; Ft. McCoy, 22-VII-1997, J. Cicero, 2 ♀♀; Alachua Co. Gainesville, 6-VIII-1985, E. Lanier, 1 ♀; Alachua, 1-VIII-1972, B. Hartman, 1 ♀; Hernando Co. Mithlacooches, St Forest Coat Rd, 4-VI-1991, R. Morris & J. Heuter, 1 ♀; Suinter Co. Green Swamp WMA, 3-VII-2000, R. Morris, 1 ♀; Duval Co. Jacksonville, 1979, P. Boyle, 1 ♂; Volusia Co. DeLand, 21-VI-1989, J. Beckwith, 1 ♀; Pierson, 1-III-1971, 1 ♀; Leon Co. Dameronia, 30-VII-1973, 1 ♀; Hamilton Co. Jasper, 15-VIII-1979, 1 ♀; Hillsborough Co. FIA 582 E Hills R. 3-V-1974, R. Martens, 1 ♂; Flagler Co. Bunnell, 9-VI-1972, 1 ♂; Liberty Co. Torreya State Park, 24-VII-1971, G.W.Raeson, 1 ♂; Orange Co. Apopka, 24-VIII-1966, C. J. Musgrove, 1 ♀; Gadsden Co. Quincy Ars, 11-VIII-1979, 1 ♂; Pensacola, 12-VII-1966, R. E. Woodruff, 1 ♂; Daytona Beach, VII-1951, D. Pence, 1 ♀; Winter Park, 5-VII-1942, H. T. Fernald, 1 ♀; Eagle Beach, 12-VII-1972, 1 ♀; Stn. Augustine, 9-VI-1972, 2 ♂♂; Parker, 18-VII-1968, D. W. Brzoska, 1 ♂; near Banford, 12-VII-1972, 1 ♀; Crystal River, 24-VI-1966, C. F. Zeiger, 1 ♂; near Banford, 12-VII-1972, 1 ♀ (FSCA). *Georgia*: Athens, 1-IV-1977, A. P. Fisher, 1 ♂; Washington, 9-VII-1904, 1 ♀ (TAMU); Crisp Co. near Dordelle, 9-VII-1980, 1 ♂; Tifton, 9-VII-1980, 1 ♂; Atlanta, 24-VI-1954, D. R. Paulson, 1 ♂; Albany Co. Dougherty, 27-VI-1973, L. R. Davis, 1 ♀; Cornelia, 28-VI-1959, H. V. Weems, 1 ♀; Upson Co. Wof Tomaston, VII-1991, E. Donalson, 1 ♀ (FSCA). *Illinois*: Fayetteville, 12-VI-1956, F. Boser, 1 ♂ (MXAL). *Louisiana*: East Baton Rouge Par., Baton Rouge, 24-VI-1976, S. Hewitt, 1 ♀; Evangeline Par., nr Ville Platte, 4-VII-1981, E. G. Riley, 1 ♀; Morehouse Par., Chemin-a-huat St. Pk., 27-VII-1981, E. G. Riley, 1 ♀; St. Tammany Par., Ridge Nursery, 3 mi E. Folsom, VIII-1983, E. G. Riley, 1 ♀; Vernon Par., Rosepine Agr. Exp. Sta. 7-VIII-1982, C. Bagley & E. Riley, 1 ♀ (EGRC). *Maryland*: Baltimore, Big Rock Girl Scout Camp, 25-VI-1969, 1 ♀ (TAMU). Calvert Co. Prince Frederick, XI-1982, J.D.Glaser 1 ♀♂;

Marshall Hall, 14-XII-1974, J.D.Glaser 1 ♂♀; Prince George Co., Clinton, 9-VI-1976, J. D. Glaser 1 ♀♂ (MXAL); Anne Arundet Co. Edgewater, 13-VII-1993, C.L.Staines, 1 ♀; College Park, 20-VII-1950, H. Moorefidel, 1 ♀; Cambridge, Castle Haven, VII-1949, Taylor, 1 ♀; Dorchester Co. Church Creek, 27-VII-1993, L. Service, 1 ♀; Charles Co. Waldorf, 6-VI-1991, C. L. Staines, 1 ♂ (FSCA). *Mississippi*: Brok-haven, 8-VII-1970, E.G. Riley, 1 ♀ (EGRC). Hancock Co. Hwy I-10, 1 mi E Louis, 21-VIII-1982, D.W. Sundberg 1 ♂ (MXAL). *Missouri*: War-saw, 15-IV-1973. T. Griffin, ex decaying log, 1 ♂ 2 ♀♀ (EGRC); Barry Co. 3 mi SE Roaring River St.Pk. 3-VII-1986, E.G. Riley, 1 ♂ (EGRC); Texas Co. nr. Cabool, 27-VII-1967, C. Hubert, 1 ♂; Mississippi Co., Sikeston, 5-IX-1984, M. Grimson, 1 ♂ (TAMU); Springfield, 20-VI-1936, R.Voria, 1 ♂ (FSCA). *North Carolina*: Granville Co. Oxford, 10-VIII-1962, 1 ♀ (TAMU); Wake Co. 29-VI-1955, 1 ♂; Carteret Co. Jct NC101 & Core Creek, 27-VII-1982, J. Sullivan, 1 ♂; Raleigh, 15-VII-1950, H. F. Howden, 1 ♀; Henderson Co. Fletcher, 23-VII-1963, L. L. Lampert, 1 ♀; Buncombe Co. Asheville, 15-VII-1975, L. L. Lampert, 1 ♀; Brevard, 14-VIII-1972, O. W. Price, 1 ♂; Hyde Co. Rt. 264, 10 mi E Susan Corner, 4-VIII-1980, E. Digney, 2 ♀♀; Craven Co. North Harlowe, 31-VII-1990, J. B. Sullivan, 3 ♀♀ (FSCA). *Oklahoma*: Latimer Co. VI-1982, K. Stephan, 2 ♂ (TAMU); Latimer Co. VIII-1986, K. Stephan, 1 ♀; 5 mi W Red Oak, VIII-1980, K. Stephan, 1 ♀ (FSCA). *South Carolina*: Oconee Co. Oak-way, 22-VII-1973, J. R. Ables, 1 ♀; Jocassee, 14-VII-1972, A. Sluiks, 1 ♀; Pickens Co. Clemson, 4-VI-1972, R. Piegler, 1 ♂ (TAMU); Meri-deth, 20-VIII-1928, 1 ♀ (FSCA). *Tennessee*: Carroll Co. 17-VIII-1969, D.B. Gates, 1 ♂ (TAMU); Sevier Co. NE edge of Gatlinburg, 11-VII-1980, 1 ♂ (FSCA). *Texas*: Bandera Co. Lost Maples St. Pk. 23-VI-1990, E. Riley & C. Wolfe, 1 ♂♀; Bell Co. 4 mi W Temple, 19-VI-1997, C. M. Riley, 1 ♂ (EGRC); Bowie Co. De Kalb, 3-IV-1938, O. Dovough, 1 ♀; Cass Co. Bivins, 14-VII-1927, 1 ♂; Kerr Co. Kerrsville, 15-VI-1956, 1 ♀; Hunt Co. Caddo Mills, IV-1926, 1 ♂; Bosque Co. Meridian, 26-VI-1922, A. Myers, 1 ♂; Clay Co. Shannon, 18-I-1914, 1 ♀ (TAMU); Na-cogdoches Co. nr Garrison, 13-VII-1985, E. G. Riley, 1 ♀ (EGRC); Nacogdoches, 26-VI-1965, 1 ♀; Guadalupe Co. Seguin, VI-1996, D. James, 1 ♀; Williamson Co. Liberty Hill, IV-1993, C. Cobb, 1 ♂; Smith Co. Tyler, 23-VI-1919, 1 ♂; Menard Co. Menard, 7-VI-1940, 1 ♀; Camp Co. Pittsburg, 11-VII-1932, W. R. Morgon, 1 ♂; Throckmorton Co. Throckmorton, 22-VI-1935, 1 ♂; Brazos Co. College Station, 9-VI-1950, H. J. Reinhard, 1 ♀; Harris Co., Houston, 15 mi N Kinwood Subdivision, 13-VII-1978, W. D. Olhausen, 1 ♂; Henderson Co. Trini-dad, 1 ♂; Kendall Co. Boerne, 12-VI-1978, D. Lathrop, 4 ♂♂ 2 ♀♀; Bexar Co. San Antonio, VI-1971, G. Sinton, 1 ♂; Ebony Hill Research Station, 15-VII-1978, R.O. Kendall, 1 ♂; Stone Oak, 18-VI-1994, J. E. Wappes, 1 ♂; Bastrop Co. Bastrop, 25-VI-1996, S. G. Wellso, 1 ♀; Kerr Co. 4 mi N Kerrville, 8-VII-2000, W.R. Gazaway, 1 ♀; Parker Co. Brock, 12-VII-1982, C. S. Wolfe, 1 ♀; Dallas Co. Dundanville, 12-VII-1988, M. Anthony, 1 ♂; Cherokee Co. Jacksonville, 8-VIII-1979, 1 ♂;

Kaufman Co. Kemp, 28-V-1984, J. Mc Cord, 1♀ (TAMU); Comal Co. 1♀ (AMNH); Bexar Co. Fair Oaks, VI-1990, D.W. Sundberg, 1♂; Medina Co, VIII-1989, D.W Sundberg 1♂ (MXAL). *Virginia*: Louisa Co. 8 mi N Mineral, 17-VIII-1990, D. C. Hildebrant, 1♀ (TAMU); Norfolk, 1♀; Alberta, 5-VII-1947, H. L. Dozier, 1♀ (FSCA).

#### ***Dynastes hyllus***

MEXICO. *Guanajuato*, Manuel Doblado, 14-IX-1974, C. R. Beutelspacher, 1♀. *Guerrero*: Chilpancingo, Palo Blanco, 1300m, 26-XI-1988, M. A. Morón y C. Deloya, 1♀♂ (MXAL); Mochitlán, 650m, 2-X-1986, L. Delgado, 1♀ (IEXA). *Hidalgo*: Molango, 12-IX-1977, M. A. Morón, 1♂; 3-X-1977, 1♂; 28-VII-1977, 1♂; 1650m, 29-VII-1978, R. Terrón, 1♀ (MXAL); Molango, 1650m, 16-X-1981, M. A. Morón, 1♀ (IEXA); Molango, Xochicoatlán, 1670m, 6-VIII-1983, B. López, 1♀; Cañada Otongo, 1100m, 7-X-1980, R. Terrón, 1♀; Otongo, 1050m, 4-X-1980, R. Terrón, 1♀; Zacualtipán, 2060 m, 15-VIII-1978, M. A. Morón, 1♀♂; 3-X-1977, 1♂; 15-VIII-1978, 1♂; 4-VIII-1978, 1♂♀; 18-VIII-1980, 1♂; 10-VIII-1977, 1♀. 15-IX-1979, 1♀ (MXAL). *Jalisco*: Guadalajara, C. R. Beutelspacher, 1♂ (MXAL). *México*: Zumpahuacan, Tlalpizallo, 7-I-1988, G. Rendón, 1♂; Ixtapan del Oro, XII-1992, S. Pokorny, 1♂♀; Villa Guerrero, San Felipe, 1800m, 17-X-1986, G. Rendón, 1♂ (MXAL). *Michoacán*: Cotija, X-1970, B. Villegas, 1♂ (MXAL). *Morelos*: Oaxtepec, VIII-1967, R. Mancera, 1♂; Tepoztlán, 4-IX-1971, A. Díaz, 1♂; Tlaltizapán, Acamilpa, 2-XI-1988, A. C. Deloya, 1♂; Chamilpa, 1850 m, 7-XI-1984, N. Arellano, 1♂; Tlayacapan, 23-IX-1980, F. Cervantes, 1♀; Jojutla, 3-X-1974, A. Ortega, 1♀ (MXAL); Cuernavaca, 1700m, 25-V-1978, C. Pedroza, 1♀; Cuautla, 1300m, 21-V-1975, 1♀; Tepoztlán, 1-X-1974, A. Díaz, 1♀ (IEXA). *Nuevo León*: Cola de Caballo, 21-VI-1976, H. V. Weems, 1♂ (FSCA). *Oaxaca*: Nazareno Xoxocotlán, 24-IX-1982, M. A. Vásquez, 1♀ (MXAL); Santiago Xiacui, 2000 m, VI-2003, A. Ramírez y J. Allende, 1♂ (IEXA); Oaxaca de Juárez, 1563 m, 7-X-1974, J. Westerman, 1♀ (CASC). *Puebla*: Izúcar de Matamoros, 21-IX-1976, A. Díaz, 1♂; Chietla, 2-XI-1980, C. Gallardo, 1♂♀ (MXAL); Chietla, 1122m, 20-VII-1983, M. A. Morón, 1♀ (IEXA); Xicotepec de Juárez, 2-IX-1973, R. Boue, 1♀; Tochimilco, 2083m, 10-IX-1992, A. Aragón, 1♂ (MXAL); mismos datos 1♂♀ (BUAP): Caltepec, San Juan Acatitlán, 1900m, 15-X-2000, V. Herrera, 1♂♀ (MXAL); mismos datos 2♂♀ (BUAP). *Sinaloa*: Loberas, 1900m, 28-VIII-1998, G. Nogueira, 1♀♂ (MXAL); mismos datos 1♂♀ (GNPC). *Tamaulipas*: San Francisco, IX-1967, G. Velásquez, 1♀; Palmillas, 1165m, 21-VIII-2003, G. Nogueira, 1♀ (MXAL); mismos datos 1♂♀ (GNPC); Piedras Negras, 330m, 26-VII-2004, G. Nogueira, 1♂ (MXAL); mismos datos 1♂♀ (GNPC); 15 km W Soto La Marina, 600m, 17-VII-1993, P. J. Landolt, 1♀ (FSCA). *Veracruz*: Xalapa, Rancho Guadalupe, IX-1992, M. A. Morón, 1♀; Estación Presidio, 4 km N Motzorongo, 510 m, VIII-1970, A. Díaz, 1♀ (MXAL); Córdoba, 927 m, 10-VII-1964, T. W. Taylor, 1♂ (CASC).

#### ***Dynastes granti***

EUA. *Arizona*: Cochise Co. Southwestern Research Station, Chiricahua Mountains, 26-VIII-1968, 1♂; Portal, 8-IX-1970, R. Turnbow, 1♂ (FSCA); Pima Co. Madera Canyon, 2-VIII-1996, M. E. Rice, 1♀; 8-VIII-2003, E. G. Riley, 1♂ (TAMU); Gila Co. Payson, 1-IX-1974, T. W. Taylor 2♂♂♀♀; Payson, 28-VIII-1976, R. Lenczy, 1♀♂; Star Valley, 26-VIII-1978, N. Rulien, 1♂2♀♀; 20-VIII-1982, A. Reifchneider, 2♂♂1♀ (MXAL); Preacher Canyon, 6 mi E Star Valley, 1-IX-1997, J. E. Wappes & R. H. Turnbow, 1♂♀; 5 mi N Payson, East Verde Park, 12-IX-1969, Cheary, Wargo, Culver & Smith, 2♀♀ 1♂ (TAMU); Globe, VI-1957, W.F. Amish, 1♂; Houston Mesa, Rd E Verde River, 1-IX-1997, Wappes & Turnbow, 1♂ (FSCA); Yavapai Co. Prescott 23-VIII-1971, B. Villegas 1♂♀; Ashfork, 7-IX-1964, G. Walters 1♀♂ (MXAL); Navajo Co. Heber, 1♂; Snowflake, 1♂; Baboquivari Mts, 1♂; Presidio, 1♀ (AMNH). *New Mexico*: Catron Co. 14 mi SW Reserve, 29-VIII-1997, D. W. Sundberg, 2♂♂2♀♀ (TAMU); Grant Co. Emory Pass, Hwy 152, 28-IX-2002 M. H. Rabovsky, 1♂; Albuquerque, 2-X-1964, 1♀ (FSCA); Silver City, 2♂♂ (AMNH). *Utah*: Iron Co., 2 mi N New Harmony, 2-IX-1970, R. Turnbow, 1♂ (FSCA); Washington Co. Springdale, 27-VIII-1984, A.V. & L. S. Evans, 1♂ (EGRC); Zion National Park, 26-X-1956, W. J. Gertsch, 1♂ (AMNH). MEXICO. *Chihuahua*: Sta. Barbara, 6200', 28-IX-1947, G. M. Bradt, 1♂; 6300' Cazier, Rockefeller Exp. 1♂; 6200' 10-IX-1947, G. M. Bradt, 1♂ (AMNH). *Sonora*: La Mesa del Campanero, 1930 m, 2-IX-1997, G. Nogueira, 1♂♀ (MXAL); mismos datos 1♂♀ (GNPC).

#### ***Dynastes maya***

GUATEMALA. *Izabal*: 5 km E El Estor, X-1991, J. Monzón, 1♂♀ (MXAL). MEXICO. *Chiapas*: Ocuilapa, 1100m, VIII-1983, J. De la Maza 1♂♀; Ocuilapa, 16 km N Ocozocoautla, 1100m, 15-VII-81, S. de la Cruz col, 1♂ (MXAL); Laguna Bélgica, 1000m, 1-VI-1989, P. Lago, 1♂ (PLPC); Albino Corzo, 1200 m, 13-X-1997, A. Morón y O. Gómez, 1♂♀ (MXAL).

#### ***Dynastes moroni***

MEXICO. *Veracruz*: Santiago Tuxtla, El Vigía, 850 m, IX-1967, S. Zaragoza, 2♂♂ (IBUNAM); mismos datos, 1♂ (MXAL). San Andrés Tuxtla, vertiente SW volcán San Martín Tuxtla, 710 m, 23-VIII-2009, G. Nogueira, 1♂♀ (MXAL); mismos datos, excepto 24-VIII-2009, 1♀ (IEXA); Pajapan, volcán San Martín Pajapan, VII-2008, S. Rodríguez, 2♂♂ (MXAL); mismos datos 2♂♂ (IEXA) 1♂♀ (GNPC); vertiente S volcán San Martín Pajapan, 685 m, 28-VIII-2009, G. Nogueira, 1♀ (MXAL).