



DUGESIANA

Revista de Entomología

CUCBA



Volumen 30 número 2



Dugesiana, Año 30, No. 2, (julio-diciembre, segundo semestre 2023), es una publicación semestral, editada por la Universidad de Guadalajara, a través del Centro de Estudios en Zoología, por el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Camino Ramón Padilla Sánchez # 2100, Nextipac, Zapopan, Jalisco, Tel. 37771150 ext. 33218, <http://148.202.248.171/dugesiana/index.php/DUG/index>, glenusmx@gmail.com. Editor responsable: José Luis Navarrete-Heredia. Reserva de Derechos al Uso Exclusivo 04-2009-062310115100-203, ISSN: 2007-9133, otorgados por el Instituto Nacional del Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: José Luis Navarrete-Heredia, Editor y Ana Laura González-Hernández, Asistente Editorial. Fecha de la última modificación 1 de julio de 2023.

Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

Queda estrictamente prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Universidad de Guadalajara.

Luchando contra los déficits Linneano y Wallaceano en el avance del conocimiento de la diversidad de los escarabajos del estiércol: el caso de los géneros *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae)

Overcoming the Linnean and Wallacean shortfalls in the progress of the knowledge of the diversity of dung beetles: the case of the genera *Onthophagus* Latreille, 1802 and *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae)

Victor Moctezuma

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México abandonjvpm@hotmail.com
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4532-0302>

RESUMEN

Se presenta una introducción acerca de la importancia de los insectos (particularmente los escarabajos del estiércol), y del origen e importancia de dos limitaciones mayores para los estudios de biodiversidad: los déficits Linneano y Wallaceano. Posteriormente, se sintetizan los avances en el conocimiento taxonómico y geográfico más recientes sobre los géneros *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Phanaeus* MacLeay, 1819; presentando también ideas inéditas sobre los vacíos actuales de conocimiento de la taxonomía y distribución de estos géneros, como una referencia para estudios futuros.

Palabras clave: Scarabaeinae, Onthophagini, Phanaeini, Zona de Transición Mexicana, Paleoamericano, Neotropical, cibertaxonomía.

ABSTRACT

An introduction is presented on the importance of insects (particularly dung beetles), and the origin and importance of two major limitations for the studies on diversity: the Linnaean and Wallacean shortfalls. Afterwards, the most recent progress in the taxonomic and geographic knowledge of the genera *Onthophagus* Latreille, 1802 and *Phanaeus* MacLeay, 1819 are synthesized; and some unpublished ideas on the current lack of knowledge on the taxonomy and distribution of the genera are presented as a reference for future studies.

Key words: Scarabaeinae, Onthophagini, Phanaeini, Mexican Transition Zone, Paleoamerican, Neotropical, cybertaxonomy.

El mundo atraviesa una crisis a causa de la pérdida de diversidad biológica, que a su vez es provocada por las actividades antropogénicas. Esta crisis no solamente está relacionada con un proceso de extinción masiva de especies, sino que también con la pérdida de los ecosistemas del planeta (Cardinale *et al.* 2012). El impacto de las actividades humanas en el planeta es tan grande que ha provocado la designación de un nuevo periodo geológico, conocido como el Antropoceno (Steffen *et al.* 2011). En consecuencia, resulta apremiante el estudio de la diversidad biológica. Sin embargo, existen distintos déficits del conocimiento que representan un impedimento grave para los estudios de diversidad biológica. Estos déficits hacen referencia a los vacíos que existen dentro del dominio del conocimiento biológico actual, y han sido agrupados en siete categorías mayores (Hortal *et al.* 2015) y son resumidos en el siguiente párrafo.

El déficit Linneano se refiere a la falta del conocimiento de la taxonomía de las especies, y se origina principalmente en el hecho de que la mayoría de las especies del planeta permanecen sin ser descritas o catalogadas (Brown y Lomolino 1998; Hortal *et al.* 2015). El déficit Wallaceano

se relaciona con la carencia del conocimiento de la distribución de las especies, debido a que el conocimiento geográfico de la mayoría de las especies está incompleto o es inadecuado (Lomolino 2004; Hortal *et al.* 2015). El déficit Prestoniano implica la falta de datos sobre la abundancia y dinámica poblacional de las especies, debido a que este tipo de información suele ser escasa (Cardoso *et al.* 2011; Hortal *et al.* 2015). El déficit Darwiniano es consecuencia de la ignorancia de las relaciones y patrones evolutivos de las especies, así como del árbol de la vida (Diniz-Filho *et al.* 2013; Hortal *et al.* 2015). El déficit Hutchinsoniano tiene relación con el desconocimiento de las respuestas y tolerancias de las especies a las condiciones abióticas (Cardoso *et al.* 2011; Hortal *et al.* 2015). El déficit Raunkiaeriano se refiere al desconocimiento de los rasgos funcionales y funciones ecológicas de las especies (Hortal *et al.* 2015). Finalmente, el déficit Eltoniano implica el vacío del conocimiento de las interacciones ecológicas y los efectos de esas interacciones en la adecuación y supervivencia de los individuos (Hortal *et al.* 2015).

De los déficits anteriormente mencionados, el Linneano pareciera ser el más básico de todos, ya que corresponde

con la taxonomía de las especies (tan sencillo como que ni si quiera se conocen los nombres de las especies en estudio), e implica que se desconoce el número total de especies del planeta, mientras que muchas especies se extinguen actualmente sin siquiera haber sido descritas (Engel *et al.* 2021). Por otra parte, el déficit Wallaceano también es básico dentro del entendimiento de la diversidad, ya que algunas de las regiones más diversas del mundo son remotas e inaccesibles, por lo que no se disponen de registros de distribución adecuados para las especies que habitan en ellos (Hortal *et al.* 2015).

Es aquí en donde radica la importancia de este manuscrito, ya que resume los resultados de aproximadamente una década de investigación para ayudar a reducir los déficits Linneano y Wallaceano en dos géneros de insectos: los escarabajos del estiércol *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Phanaeus* MacLeay, 1819.

Los déficits Linneano y Wallaceano en insectos

Cuando hablamos de diversidad biológica indudablemente debemos hacer referencia a los insectos. Los insectos son considerados como el grupo de organismos más rico en especies del mundo, pues en la actualidad tiene más de 1 millón de especies descritas, mientras que se estima que podrían existir de 5.5 millones (Eggleton 2020) a 30 millones (Erwin 1982) de especies en total. A pesar de que el estudio de los insectos se caracteriza por tener una larga tradición que remonta a siglos atrás (Komarek y Beutel 2006), se les considera como el grupo más difícil para su estudio taxonómico, debido en parte al elevado número de especies que permanecen sin describir (Eggleton 2020).

En consecuencia, resulta evidente que los insectos son un grupo especialmente vulnerable ante el déficit Linneano. Además, los insectos son considerados como un grupo pobremente muestreado en la mayoría de regiones del mundo, por lo que para la mayoría de sus grupos no es factible el describir adecuadamente sus patrones de distribución geográfica, siendo afectados también por el déficit Wallaceano (Hortal *et al.* 2015; Rocha-Ortega *et al.* 2021).

Los escarabajos del estiércol como grupo modelo de insectos para estudios de biodiversidad

Un grupo modelo que destaca dentro de los insectos por su gran utilidad para los estudios de diversidad biológica son los escarabajos del estiércol. Los escarabajos del estiércol son un gremio de coleópteros que se caracteriza por utilizar el estiércol como recurso alimenticio. Por lo general, se considera como escarabajos del estiércol a los integrantes de la subfamilia Scarabaeinae, aunque distintos autores pueden incluir ocasionalmente a grupos como las subfamilias Aphodiinae y Geotrupinae (Halffter y Matthews 1966; Hanski y Cambefort 1991; Scholtz *et al.* 2009). El estudio biológico de los escarabajos del estiércol aumentó ostensiblemente a raíz de la publicación de la obra clásica titulada “The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)” publicado por Halffter

y Matthews (1966), la obra más citada y referente obligado dentro de su campo de estudio.

Entre las razones por las que los escarabajos del estiércol son considerados como un grupo modelo adecuado se consideran: su historia natural está bien conocida, pueden ser colectados fácilmente con métodos estandarizados que son muy efectivos en términos de costo-beneficio, responden rápidamente a los efectos de la perturbación antropogénica, se encuentran correlacionados con otros taxones (como son los mamíferos terrestres), proveen servicios ecosistémicos clave (como la limpieza de suelo, bioturbación, reciclaje de nutrientes y fertilización, supresión y dispersión de parásitos) y se encuentran ampliamente diversificados (Halffter y Favila 1993; Favila y Halffter 1997; Spector 2006; Gardner *et al.* 2008; Nichols *et al.* 2008; Beynon *et al.* 2015; Iwasa *et al.* 2015).

Estudios previos sugerían que la taxonomía de los escarabajos del estiércol estaba relativamente bien estudiada, y que era estable y accesible (Halffter y Favila 1993; Favila y Halffter 1997; Spector 2006). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que este aspecto aún se encuentra lejos de ser alcanzado, particularmente en las regiones tropicales donde se concentra la mayor diversidad de especies. Como ejemplo se tiene al género Neotropical *Deltochilum* Eschscholtz, 1822. Este género se divide en ocho subgéneros distintos, pero recientemente ha iniciado la revisión en particular del subgénero *Deltohyboma* Lane, 1946. De forma preliminar, se considera que *Deltohyboma* incluye 47 especies descritas y al menos 165 especies nuevas sin describir (González-Alvarado y Vaz-de-Mello 2020). En consecuencia, es difícil considerar que la taxonomía de los escarabajos del estiércol está bien estudiada, cuando permanece sin describir un número tan grande de especies.

El caso del género *Onthophagus*

Este género se caracteriza por tener una distribución casi cosmopolita, estando ausente en la Antártida, y se integra por más de 2200 especies descritas, por lo que es uno de los géneros hiperdiversos del Mundo (Howden y Cartwright 1963; Hanski y Cambefort 1991; Breeschoten *et al.* 2016; Schoolmeesters 2021). Particularmente, el género *Onthophagus* en el continente americano se encuentra dividido en distintas categorías infragenéricas, jerárquicas y artificiales, como lo es el caso de los grupos de especies. Los grupos de especies de *Onthophagus* del Nuevo Mundo son los siguientes: *Onthophagus chevrolati*, *O. clypeatus*, *O. dicranus*, *O. gazellinus*, *O. hircus*, *O. landolti* y *O. mexicanus* (Halffter *et al.* 2019).

Al iniciar el estudio de los *Onthophagus*, los principales antecedentes que se pueden encontrar son el estudio clásico de la Biología Centrali-Americana (Bates 1887), y la sinopsis sobre las especies del género en Sudamérica, que de forma llamativa incluye también a las especies de México y Centroamérica (Boucomont 1932). Ya en una etapa más reciente, se encuentran estudios sobre las especies de *Onthophagus* presentes en el continente americano al norte

de México (Howden y Cartwright 1963), la revisión monográfica del grupo de especies *O. chevrolati* (Zunino y Halffter 1988), la propuesta formal de los grupos actuales de *Onthophagus* (Zunino y Halffter 1997), el “Atlas de los escarabajos de México” (Morón 2003), y el catálogo de los Onthophagini de América (Pulido-Herrera y Zunino 2007), entre otros.

La línea de investigación sobre el género *Onthophagus* que se describe a continuación inicia con el estudio ecológico-biogeográfico de los escarabajos copronecrófagos de dos montañas de la región central de México. Estas montañas son de un tamaño relativamente pequeño (aproximadamente 3,000 m de elevación) en comparación con algunos de los mayores conos volcánicos de la región, como son La Malinche, El Cofre de Perote y El Pico de Orizaba (Moctezuma *et al.* 2016a). En un principio, no se tenían grandes expectativas ante el estudio de la fauna de dos formas topográficas tan pequeñas, pero se descubrió que su fauna se integraba por siete especies del género *Onthophagus* (Figura 1): *O. aureofuscus* Bates, 1887, *O. chevrolati* Harold, 1869, *O. lecontei* Harold, 1871, *O. mexicanus* Bates, 1887 (Moctezuma *et al.* 2016a); además de tres especies nuevas para la ciencia (Arriaga *et al.* 2016; Moctezuma *et al.* 2016b). De estas especies nuevas, dos pertenecían al grupo *O. chevrolati* (*O. bolivari* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016 y *O. clavijeroi* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016) y una al grupo *O. lecontei* (*O. martinpierai* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016).

La siguiente aportación que será mencionada describió a *O. orizabensis* Moctezuma, Joaqui y Sánchez-Huerta, 2019 del volcán del Pico de Orizaba, en Veracruz, México (Joaqui *et al.* 2019), especie que se encuentra morfológicamente relacionada con *O. clavijeroi*. Adicionalmente, tres taxones fueron revisados y elevados al nivel de especie: *O. canescens* Zunino y Halffter, 1988, *O. mycetorum* Zunino y Halffter, 1988 y *O. parafuscus* Zunino y Halffter, 2005. Finalmente, *O. navarretorum* Delgado y Capistan, 1996 fue incluido dentro del complejo de especies *O. fuscus*, mientras que *O. semiopacus* Harold, 1869 fue excluido del mismo. Gracias a estos cambios taxonómicos, fue posible obtener un panorama más claro de la distribución geográfica de estas especies, que se encuentran putativamente relacionadas y distribuidas en distintos sistemas montañosos, pero principalmente en el Eje Neovolcánico Transversal (Figura 2).

Un par de meses después del estudio del complejo de especies *O. fuscus*, fue publicado otro trabajo sobre el grupo *O. chevrolati*, donde se revisó el estatus taxonómico de todas las subespecies que se incluían en el grupo (Halffter *et al.* 2019). Como consecuencia, *O. oaxacanus* Zunino y Halffter, 1988, *O. howdeni* Zunino y Halffter, 1988, *O. jaliscensis* Zunino y Halffter, 1988, *O. longecarinatus* Zunino y Halffter, 1988, *O. omiltemius* Bates, 1887 y *O. retusus* Harold, 1869 fueron reconocidas con el nivel de especie. Adicionalmente, se presentaron una serie de hipótesis biogeográfico-evolutivas para explicar los posibles orígenes del género *Onthophagus* en América, y los posibles proce-

dos que favorecieron la diversificación del grupo *O. chevrolati* en las montañas de Norteamérica. Finalmente, también se incluyó el esquema taxonómico para la división supraespecífica del grupo *O. chevrolati*, junto con la lista completa de las especies conocidas en ese momento.

De forma completamente inesperada, el siguiente estudio trató sobre la descripción de una especie endémica del extremo sur de la península de Baja California del grupo *O. chevrolati*: *O. bajacalifornianus* Moctezuma y Halffter, 2019. Esta especie es muy rara en colecciones (en la actualidad solo se conocen 2 especímenes) y fue descubierta poco después de que se publicara el último estudio general de Halffter *et al.* (2019). La distribución geográfica de *O. bajacalifornianus* es desconcertante debido a que se encuentra aislada en los ecosistemas tropicales de Cabo San Lucas, Baja California Sur, México (Moctezuma y Halffter 2019a), mientras que numerosos estudios previos habían sugerido que las especies del grupo *O. chevrolati* eran casi exclusivas de las regiones de montaña (Zunino y Halffter 1988; Morón 2003; Halffter *et al.* 2019). Como posible explicación para la distribución geográfica de *O. bajacalifornianus*, se propuso que esta especie es un posible relicto Miocénico. Además, se determinó que *O. bajacalifornianus* no era la única especie del grupo *O. chevrolati* adaptada a ambientes tropicales que no son típicos de los sistemas de montaña, ya que *O. subtropicus* Howden y Cartwright, 1963 se ubica en la región costera del sur de Texas, en Estados Unidos (Moctezuma y Halffter 2019a).

Como una continuación del estudio general de Halffter *et al.* (2019) fue publicada una serie de tres trabajos distintos (Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2020c), enfocados particularmente en la taxonomía y morfología para redescubrir a algunas de las subespecies que habían sido elevadas a nivel específico anteriormente, y para describir a algunas especies nuevas que habían sido recientemente encontradas, como consecuencia de la búsqueda y revisión de material atípico del grupo *O. chevrolati*. En consecuencia, *O. chevrolati* y *O. retusus* fueron redescritas y sus lectotipos fueron ilustrados. Además, fueron descritas cuatro especies endémicas de Oaxaca (*O. ixtepecorum* Moctezuma y Halffter, 2020, *O. ixtlanensis* Moctezuma y Halffter, 2020, *O. mateui* Moctezuma y Halffter, 2020 y *O. sanpabloetlorum* Moctezuma y Halffter, 2020;), dos de Jalisco (*O. neofuscus* Moctezuma y Halffter, 2020 y *O. viridichevrolati* Moctezuma y Halffter, 2020), una de Chiapas (*O. sancristobalensis* Moctezuma y Halffter, 2020), una de Durango (*O. civitasorum* Moctezuma y Halffter, 2020), una de Puebla (*O. inecolorum* Moctezuma y Halffter, 2020), y una más de San Luis Potosí (*O. potosinus* Moctezuma y Halffter, 2020) (Figuras 3–4). Finalmente, se determinó que *O. ixtepecorum* y *O. inecolorum* representan evidencia adicional que soporta la idea de que el grupo *O. chevrolati* también se ha diversificado hacia las regiones tropicales y subtropicales cercanas al nivel del mar (Figura 3), aunque en menor medida que sus numerosas contrapartes típicas de los ambientes templados de montaña (Moctezuma y Halff-

ter 2020a; 2020b).

Continuando con una línea de investigación sobre el género *Onthophagus* (Figura 5), se presentaron algunos descubrimientos relacionados principalmente con la región de Los Chimalapas, en Oaxaca, México (Moctezuma 2021a). Como primer resultado, fue publicada una especie nueva de esta región, *O. chinantecus* Moctezuma y Halffter, 2019 (Moctezuma y Halffter 2019b), que pertenece al grupo de especies *O. dicranus* (Figura 5). Este trabajo destaca particularmente porque la especie nueva fue descrita con base en dos especímenes hembra, por lo que fue necesaria la comparación de la genitalia femenina de la especie nueva y de las especies morfológicamente relacionadas, hecho relativamente inusual ya que generalmente la genitalia del macho es la que recibe un peso taxonómico importante para proponer especies nuevas. Adicionalmente, el estudio de *O. chinantecus* (Figura 5) y otros especímenes permitió encontrar un registro nuevo de *O. petenensis* Howden y Gill, 1993 para Guatemala.

Posteriormente, fueron descritas dos especies del grupo *O. clypeatus* (Moctezuma et al. 2020a): *O. istmenus* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2020 y *O. santamariensis* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2020 (Figura 5). Cabe destacar que algunos de los paratipos de *O. istmenus* correspondían a colectas de la década de los cincuenta, y que desde entonces habían permanecido incorrectamente determinados como especímenes de *O. belorhinus* Bates, 1887 (Pereira y Halffter 1961).

Además, al comparar especímenes de *O. guatemalensis* Bates, 1887 de la región de Los Chimalapas (Figura 5) con material de otras regiones de México, fue posible descubrir otra especie nueva de Jalisco en un estudio sobre el grupo *O. mexicanus*: *O. pseudoguatemalensis* Moctezuma y Halffter, 2021 (Moctezuma y Halffter 2021a). Asimismo, en este estudio se incluyó la descripción de *O. totonacus* Moctezuma y Halffter, 2021 de la región central de Veracruz, México; mientras que se clarificó la distribución geográfica de *O. cartwrighti* Howden, 1973 y se presentaron registros nuevos de distribución para *O. championi* Bates, 1887. Adicionalmente, se presentaron mapas de distribución para todas las especies del grupo *O. mexicanus* y se discutió la asociación de las especies de este grupo con los nidos de roedores.

Para el año 2021 fue publicado el estudio más actual que sintetiza el conocimiento taxonómico y geográfico de los *Onthophagus* de México (Moctezuma 2021b). En este estudio se presentó un listado de 120 especies descritas para México (con 85 endemismos para el país), lo que representa el 62% de la fauna de *Onthophagus* de América (aproximadamente 193 especies descritas). Antes de este estudio, se consideraba particularmente al Eje Neovolcánico Transversal como el principal centro de endemismo y diversificación para los *Onthophagus* de México (Zunino y Halffter 1988; Halffter et al. 2019). Sin embargo, fue posible reconocer que las montañas de la Sierra Madre del Sur y las tierras bajas tropicales han jugado un papel clave

en la diversificación de este género (Moctezuma 2021b). Uno de los motivos porque la diversidad de *Onthophagus* de la Sierra Madre del Sur había sido subestimada, es que distintos taxones se encontraban relegados anteriormente al rango de subespecie (Zunino y Halffter 1988; Halffter et al. 2019), lo que provocaba que pasaran desapercibidos. En el caso de las regiones tropicales de México y Mesoamérica, no habían sido consideradas como centro de diversificación de *Onthophagus* debido a algunos de los grupos de especies que habitan en ellas (como *O. clypeatus* y *O. landolti*) se encuentran pobremente estudiados (Moctezuma 2021b). También se avanzó al sintetizar y actualizar el conocimiento de la distribución estatal de las especies de *Onthophagus*.

Una reflexión importante que surgió con respecto a la síntesis más reciente del conocimiento de los *Onthophagus* de México (Moctezuma 2021b), es que los trabajos de este tipo se pueden ver desactualizados rápidamente, sobre todo en grupos que están siendo estudiados frecuentemente. Prueba de esto es que, de forma subsecuente a la publicación del estudio de Moctezuma (2021b), surgieron algunas aportaciones adicionales sobre el género, particularmente enfocadas en la región de Jalisco, México.

Tales estudios tratan principalmente sobre la descripción de algunas especies nuevas, como son *O. acernorus* Moctezuma, Hernández y Sánchez-Huerta, 2021 (Moctezuma et al. 2021a); *O. manantlanensis* Sánchez-Huerta, Moctezuma y Hernández, 2021 (Moctezuma et al. 2021b); *O. yescaensis* Moctezuma, Hernández y Sánchez-Huerta, 2022; y *O. gonzaloi* Moctezuma, Hernández y Sánchez-Huerta, 2022 (Moctezuma et al. 2022); destacando que la última especie fue dedicada en homenaje al recientemente fallecido Dr. Gonzalo Halffter. Adicionalmente, cabe destacar que las colecciones regionales (como lo es la colección del CUCBA) pueden albergar material pobre o nulamente representado en otras colecciones, como lo es el caso de las especies recientemente descritas.

Con los estudios anteriormente reseñados finaliza el panorama actual del conocimiento del género *Onthophagus* en México. Se han logrado importantes progresos para mejorar el conocimiento taxonómico y de la distribución geográfica de las especies del género. Sin embargo, aún resta mucho trabajo para avanzar en contra de los déficits Linneano y Wallaceano, y otros déficits más. Es importante continuar con la descripción de especies nuevas, pues existen numerosas especies que permanecen sin describir, no sólo en México, sino en todo el continente americano (al menos 50 especies nuevas).

No solamente se encuentra pendiente la descripción de distintas especies nuevas, pues otro punto pendiente que podría ayudar a incrementar el número de especies de *Onthophagus* (sobre todo de Norteamérica), es la revisión de las subespecies para determinar si estas merecen tener el rango específico o ser consideradas como sinonimias. En distintos casos, es posible que las subespecies representen en realidad complejos de especies hermanas (Howden y Cartwright 1963). Por citar algunos ejemplos, tenemos a

O. orpheus (Panzer, 1794), *O. hecate* (Panzer, 1794) y *O. landolti* Harold, 1880. En estos casos, el estudio de la genitalia tanto masculina como femenina podría ser de utilidad.

Desde el punto de vista taxonómico, los grupos *O. chevrolati*, *O. mexicanus* y *O. dicranus* se encuentran excepcionalmente bien estudiados; mientras que el grupo *O. hircus* se encuentra en proceso de revisión taxonómica y ya han sido publicadas algunas aportaciones recientes sobre él (Rossini *et al.* 2018a; 2018b). Sin embargo, dos grupos particularmente difíciles se encuentran pobremente estudiados desde el aspecto taxonómico: *O. clypeatus* y *O. landolti*. Estos grupos de especies son especialmente diversos y se encuentran ampliamente distribuidos en regiones tropicales (Zunino y Halffter 1997). Se esperaría que la mayoría de especies nuevas que aparecerán publicadas en próximos años correspondan a estos dos grupos, específicamente provenientes de los bosques tropicales de Centro y Sudamérica.

Entre los retos principales con los grupos de especies *O. clypeatus* y *O. landolti*, se encuentra el que no han sido designados lectotipos para distintas especies, lo que puede representar un impedimento serio para determinar adecuadamente a estas especies. Tales serían los casos de *O. igualensis* Bates, 1887, *O. landolti landolti* Harold, 1880, *O. lecontei* Harold, 1871, *O. longimanus* Bates, 1887 y *O. rufescens* Bates, 1887 del grupo *O. landolti*; y *O. belorhinus* Bates, 1887, *O. clypeatus* Blanchard, 1843, *O. nasicornis* Harold, 1869, *O. rhinolophus* Harold, 1869, *O. rhinophyllus* Harold, 1868, *O. rostratus* Harold, 1869, *O. sharpi* Harold, 1875, *O. tapirus* Sharp, 1877 y *O. xanthomerus* Bates, 1887 del grupo *O. clypeatus*.

Adicionalmente, la ubicación del holotipo de *O. carpophilus* Pereira y Halffter, 1961 del grupo *O. clypeatus* es desconocida en la actualidad. El autor de este ensayo ha podido corroborar que algunos paratipos se encuentran depositados en la colección personal del Dr. Gonzalo Halffter (actualmente resguardada como parte de la Colección Entomológica Dr. Miguel Ángel Morón Ríos del Instituto de Ecología, A.C.), en la Colección Nacional de Insectos de la Universidad Nacional Autónoma de México, y en la Seção de Entomologia da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, Brasil.

Debido a que la publicación original no especifica en qué colección fue depositado el holotipo de *O. carpophilus* (Pereira y Halffter 1961), y a que el holotipo no se encuentra depositado en la colección personal del Dr. Gonzalo Halffter, una posibilidad sería que este ejemplar haya sido preservado en la colección personal del Padre Francisco Silvério Pereira. Tras el fallecimiento de Pereira, su colección fue transferida a Maria Aparecida Vulcano. Finalmente, cuando Vulcano falleció, su colección fue adquirida por el Museu de Zoologia, en São Paulo, Brasil (Mario Cupello, comunicación personal).

Otro aspecto clave pendiente de resolver, es el que concierne a las relaciones infragenéricas de *Onthophagus* de América y sus distintos grupos de especies. Como se había mencionado en párrafos anteriores, se pueden reconocer los

siguientes grupos de *Onthophagus* americanos: *O. chevrolati*, *O. clypeatus*, *O. dicranus*, *O. gazellinus*, *O. hircus*, *O. landolti* y *O. mexicanus*. Pero la integración de los distintos grupos de especies puede ser controversial y cambia dependiendo del autor (Halffter *et al.* 2019). Adicionalmente, es posible que *O. cambrai* Delgado y Curoe, 2014 represente un grupo de especies monoespecífico, debido a que posee caracteres morfológicos que no coinciden con los grupos actualmente establecidos (Delgado y Curoe 2014).

Sin embargo, la principal limitación de las clasificaciones de los grupos de especies de *Onthophagus* americanos, es que no se cuenta con análisis filogenéticos que los respalden (Delgado *et al.* 2006; Delgado y Curoe 2014). De hecho, el estudio de Emlen *et al.* (2005) sugiere que algunos de estos grupos son grupos artificiales. Por ejemplo, *O. haematopus* Harold, 1875 (grupo *O. hircus*) y *O. sharpi* (grupo *O. clypeatus*) aparecen como especies hermanas, tal como sucede con *O. crinitus* Harold, 1869 (grupo *O. gazellinus*) y *O. pennsylvanicus* Harold, 1871 (grupo *O. landolti*).

Es posible que conforme aparezcan publicados estudios filogenéticos futuros, que incluyan un mayor número de terminales de *Onthophagus* americanos, se pueda corroborar la no monofilia de los distintos grupos de especies. En tal caso, es posible que la clasificación actual de los *Onthophagus* americanos caiga en desuso, tal como sucedió con la clasificación de grupos propuesta por Boucomont (1932). Sin embargo, la clasificación actual de grupos de especies resulta una herramienta muy útil cuando se pretende corroborar la determinación taxonómica de los *Onthophagus* americanos.

Desde el punto de vista del conocimiento geográfico de los *Onthophagus* de México y América, también resta mucho trabajo por hacer. Uno de los problemas principales, es que numerosas especies son conocidas a partir de un número muy reducido de localidades. Por ejemplo, *O. acernorus*, *O. bajacalifornianus*, *O. bassariscus* Zunino y Halffter, 1988, *O. canelasensis* Howden y Génier, 2004, *O. chimalapensis* Delgado y Mora-Aguilar, 2019, *O. chilapensis* Gasca-Álvarez, Zunino y Deloya, 2018, *O. coahuilae* Zunino y Halffter, 1988, *O. dubitabilis* Howden y Génier, 2004, *O. sancristobalensis*, *O. gonzaloi*, *O. howdeni* Zunino y Halffter, 1988, *O. inecolorum*, *O. ixtepecorum*, *O. ixtlanensis*, *O. jaliscensis* Zunino y Halffter, 1988, *O. mateui*, *O. nubilis* Kohlmann y Solís, 2001, *O. pedester* Howden y Génier, 2004, *O. pseudoundulans* Zunino y Halffter, 1988, *O. turgidus* Kohlmann y Solís, 2012, y *O. viridichevrolati* son conocidos de una sola localidad, mientras que también existen numerosas especies conocidas de 2 o 3 sitios de colecta (Zunino y Halffter 1988; Howden y Génier 2004; Gasca-Álvarez *et al.* 2018; Delgado y Mora-Aguilar 2019; Moctezuma y Halffter 2019a; 2019b; 2020a; 2020b; 2020c; Moctezuma *et al.* 2021a; 2021b).

En otros casos, existen especies cuya ubicación geográfica exacta es desconocida, mientras que se conocen a partir de un número extremadamente reducido de ejemplares. Un ejemplo sería el de *O. halffteri* Zunino, 1981 que fue descri-

to con base en un solo ejemplar depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Francia. Este ejemplar estaba etiquetado con "México" como origen geográfico. Sin embargo, esta especie fue redescrita y redescubierta recientemente en la región central del estado de Veracruz, México (Sánchez-Huerta *et al.* 2015).

Un caso similar y pendiente de resolver sería el de *O. eulophus* Bates, 1887, que es conocido por el autor de este ensayo a partir de un solo ejemplar depositado en el Muséum National d'Histoire Naturelle, en Paris, Francia. Debido a que Bates (1887) no especificó el número de ejemplares de la serie tipo, y a que distintos ejemplares de otras especies también descritas por él se encuentran en el Natural History Museum de Londres, Reino Unido, es posible que existan más ejemplares de *O. eulophus* en esta colección.

El tipo portanombre de *O. eulophus* porta una etiqueta que sugiere que proviene de México, sin localidad precisa (Moctezuma y Halffter 2021a). Durante décadas, se pensó que *O. eulophus* se localizaba en la región central de Veracruz, México (Zunino 1981; Morón 2003; Joaqui *et al.* 2021). Sin embargo, recientemente se determinó que los ejemplares provenientes de Veracruz correspondían a la especie nueva *O. totonacus* (Moctezuma y Halffter 2021a). Otro caso similar es el de *O. nudifrons* Balthasar, 1939, que es conocido únicamente del holotipo que se encuentra etiquetado como proveniente del sur de México, sin ubicación exacta (Moctezuma 2021b).

Además de que es necesario mejorar el conocimiento de la distribución de las especies al incrementar el número de localidades de colecta conocidas, es necesario depurar el conocimiento que ya ha sido recopilado en la actualidad, sobre todo en las bases de datos. El conocimiento disponible en bases de datos como la Global Biodiversity Information Facility y Naturalista, entre otras, no es confiable actualmente en el caso del género de *Onthophagus* y otros géneros de escarabajos del estiércol. Es necesario que la información proveniente de las distintas bases de datos pase por un proceso de depuración por parte de expertos en taxonomía, antes de ser utilizada para estudios sobre los patrones de distribución geográfica de las especies. Entre los distintos errores que existen en las bases de datos, se encuentra el uso de nombres taxonómicos desactualizados, errores tipográficos en los nombres de las localidades, y localidades erróneas o dudosas, entre otros.

A pesar de que el conocimiento sobre la distribución de las especies de *Onthophagus* americanos todavía es incipiente, se pueden reconocer algunos patrones generales. Uno de ellos es el hecho de que México es el centro de diversificación de *Onthophagus* en el continente americano, pues en su territorio se encuentra la mayor riqueza de especies. A pesar de que se esperaba que el mayor número de especies sin describir se encuentre en los países de Centro y Sudamérica, el incremento en su riqueza de especies difícilmente podría superar a México, ya que también restan por describir numerosas especies en el territorio de este país. Sería necesario descubrir al menos 100 especies nuevas en

países como Colombia, Ecuador, Perú o Brasil, para que su riqueza de *Onthophagus* sea comparable con la de México (Moctezuma 2021b).

Una de las razones que podrían explicar la elevada diversidad de *Onthophagus* en México, aparte de que posee una amplia variedad de ecosistemas y de sistemas topográficos, es su historia biogeográfica y evolutiva. El género *Onthophagus* es reconocido por seguir un patrón de distribución Paleamericano. Los géneros paleoamericanos se caracterizan por ser parte de la biota Holártica que migró desde Asia hasta América en periodos geológicos relativamente antiguos (Halffter *et al.* 2019; Morrone 2020). Este tipo de géneros se ha diversificado ampliamente en la Zona de Transición Mexicana, mientras que han encontrado ciertas dificultades para penetrar en Sudamérica y diversificarse en su territorio (Halffter 2017; Halffter y Morrone 2017; Morrone 2020). Otro caso similar es el del género *Copris* Geoffroy, 1762 que cuenta con numerosas especies en México y el resto de Norteamérica, mientras que su presencia en Sudamérica es mínima (Matthews 1961; Darling y Génier 2018). En consecuencia, no se esperaría encontrar en Sudamérica un número de especies de *Onthophagus* que sea equivalente al observado en México.

El caso del género *Phanaeus*

El género *Phanaeus* se considera un taxón no monofilético de escarabajos del estiércol neotropicales, y que en la actualidad contiene al menos 81 especies (Lizardo *et al.* 2022). Junto con otros géneros de la tribu Phanaeini, este género destaca por ser un grupo carismático de insectos, debido a que sus especies suelen mostrar coloraciones iridiscentes y metálicas, mientras que los individuos del sexo masculino usualmente presentan cuernos y proyecciones cefálicas y torácicos fuertemente desarrollados (Morón 2003; Figura 6). Tradicionalmente, *Phanaeus* ha sido dividido en dos subgéneros: *Phanaeus* y *Notiophanaeus* Edmonds, 1994 (Figura 6). Además existe una clasificación en grupos de especies: *Phanaeus amethystinus*, *P. beltianus*, *P. bispinus*, *P. chalcomelas*, *P. endymion* (Figura 6), *P. hermes*, *P. mexicanus*, *P. palaeno*, *P. quadridens*, *P. splendidulus*, *P. triangularis*, *P. tridens* (Figura 6) y *P. vindex*. En un caso similar al del género *Onthophagus* y sus grupos de especies, los subgéneros y algunos grupos de especies incluidos dentro de *Phanaeus* son grupos no monofiléticos (Price 2009; Tarasov y Dimitrov 2016; Gillett y Toussaint 2020; Lizardo *et al.* 2022).

De forma interesante, el género *Phanaeus* es uno de los grupos de escarabajos del estiércol mejor estudiados del mundo. En consecuencia, se cuentan con numerosos antecedentes sobre su taxonomía. Como sucede en el caso de los *Onthophagus* de América, la Biología Centrali-Americana (Bates 1887) es uno de los principales antecedentes para poder estudiar al género. Posteriormente, surgió el trabajo monográfico de Olsoufieff (1924), además del estudio de Edmonds (1972), donde se estudió la morfología y se presentó una clasificación para los géneros relacionados

con *Phanaeus*.

De forma subsecuente, apareció la primera revisión taxonómica dedicada exclusivamente al género *Phanaeus*, donde se presentó formalmente la división moderna en subgéneros y grupos de especies (Edmonds 1994). Otro estudio importante es el presentado por Arnaud (2002) dedicado a la tribu Phanaeini, pero que presentó un esquema controversial porque incluía numerosas subespecies, y fue publicado de forma muy cercana a la presentación del “Atlas de los escarabajos de México” (Morón 2003). Finalmente, fue presentada una actualización a la revisión de *Phanaeus* (Edmonds y Zidek 2012), donde fueron sinonimizadas la mayoría de subespecies propuestas por Arnaud (2002); mientras que fue publicado un estudio sobre la distribución de los Phanaeinos de México (Lizardo *et al.* 2017).

La línea de investigación sobre *Phanaeus* tuvo inicio con el estudio de especímenes de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. Esta región se caracteriza por poseer una amplia variedad de ecosistemas, que van desde los bosques tropicales húmedos y secos, a los bosques de coníferas y encinos, y bosques de niebla de montaña (Moctezuma 2021a). Curiosamente, al procesar el material colectado de la región, se reconoció que *P. endymion* Harold, 1863 (Figura 6) estaba representado en casi todos los ecosistemas de Los Chimalapas, lo que resultó llamativo dado que se suponía que esta especie habitaba típicamente en bosques tropicales (Edmonds 1994; Morón 2003).

De forma interesante, fue posible constatar que la morfología externa de los ejemplares de *P. endymion* que provenían de los bosques templados de pino y encino de los Chimalapas, lucía distinta a la de los ejemplares de los bosques tropicales y bosques de niebla. Al comparar el aparato genital masculino, se determinó que los especímenes de los bosques templados correspondían a una especie distinta de *P. endymion*, que fue llamada *P. zoque* Moctezuma y Halffter, 2017. De cierta forma, este estudio resultó innovador para el género *Phanaeus*, al ser el primero en utilizar la comparación de la morfología genital para delimitar especies (Moctezuma y Halffter 2017).

Al empezar a trabajar con la taxonomía y morfología de *P. endymion* y *P. zoque*, fue posible notar que *P. endymion* tenía una distribución geográfica muy amplia (Figura 7), que poseía distintas poblaciones disyuntas a lo largo de su área de distribución, y que habitaba en una amplia variedad de ecosistemas tanto tropicales como templados (Edmonds 1994; Morón 2003; Edmonds y Zidek 2012; Lizardo *et al.* 2017). Al estudiar ejemplares provenientes de las que en ese entonces se consideraban como poblaciones disyuntas del grupo *P. endymion*, fue posible determinar que lo que se consideraba como una población de *P. endymion* que habitaba la región del Pacífico Mexicano (en Jalisco y Nayarit), representaba en una especie distinta que fue nombrada *P. huichol* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2017. Además, se estableció que *P. halffterorum* Edmonds, 1979 no se encontraba distribuido en el Estado de México y Guerrero, México, si no que esta especie se encontraba únicamente en

el Estado de México y los especímenes de Guerrero correspondían a una especie distinta: *P. bravoensis* Moctezuma, Sánchez-Huerta y Halffter, 2017 (Moctezuma *et al.* 2017).

Posteriormente, Arnaud (2018) describió a *P. arletteae* Arnaud, 2008 del grupo *P. endymion* proveniente del Ecuador. Al continuar estudiando más poblaciones de *P. endymion*, fue posible reconocer la presencia de otra especie nueva, aislada en la región del Pacífico de Oaxaca: *P. edmondsi* Moctezuma, Deloya y Halffter, 2019, especie dedicada al experto en *Phanaeus* W.D. Edmonds (Moctezuma *et al.* 2019). Tradicionalmente, se consideraba que el grupo *P. endymion* era un grupo poco diversificado, al estar integrado por *P. endymion*, *P. halffterorum*, *P. pyrois* Bates, 1887 y *P. zapotecus* Edmonds, 2006 (Edmonds 1994; Morón 2003; Edmonds y Zidek 2012). Sin embargo, el hecho de que se seguían reconociendo especies nuevas conforme se seguían estudiando distintas poblaciones del grupo, motivó la revisión taxonómica completa de *P. endymion* y sus especies relacionadas.

Como resultado (Figura 6), fue publicado el estudio de Moctezuma y Halffter (2021b), en donde fueron descritas cinco especies (*P. chiapanecus* Moctezuma y Halffter, 2021, *P. jacksonioi* Moctezuma y Halffter, 2021, *P. pacificus* Moctezuma y Halffter, 2021, *P. panamensis* Moctezuma y Halffter, 2021 y *P. rzedowskii* Moctezuma y Halffter, 2021) y fueron revisadas y resucitadas tres más de las sinonimias previas (*P. funereus* Balthasar, 1939, *P. olsoufieffi* Balthasar, 1939 y *P. porioni* Arnaud, 2001). De esta forma, se reconoció que *P. endymion* es un grupo de especies ampliamente diversificado desde México hasta Ecuador, tanto en regiones de tierras bajas tropicales como en regiones templadas y tropicales de montaña, destacando que su mayor riqueza de especies se encuentra en Mesoamérica (Figura 7). También resultó muy llamativo el hecho de que la morfología del endofalito medio presenta una elevada variabilidad (Figura 8), mientras que la morfología externa es relativamente homogénea (Figura 6) entre las distintas especies del grupo *P. endymion* (Moctezuma y Halffter, 2021b).

La exploración de los bosques templados de pino y encino de la región de Los Chimalapas no solamente arrojó material interesante del grupo *P. endymion*, sino que también trajo consigo la colecta de especímenes del grupo *P. tridens* que corresponderían a la especie *P. victoriae* Moctezuma, 2021 (Figura 6). En un principio, estos especímenes resultaron ser muy interesantes desde el punto de vista morfológico, debido a que compartían caracteres con *P. nimrod* Harold, 1863 y *P. tridens* Castelnau, 1840 de acuerdo a como habían sido definidos por Edmonds (1994) y Edmonds y Zidek (2012). Sin embargo, para poder describir a *P. victoriae* era necesario revisar taxonómicamente al grupo *P. tridens*, debido a la gran cantidad de sinonimias propuestas previamente (cinco especies y diez sinónimos reconocidos).

De esta forma, fueron revisados la mayoría de los tipos portanombre del grupo *P. tridens*. Como consecuencia, fueron reconocidas doce especies en total dentro de este grupo,

de las cuales seis (*P. moroni* Arnaud, 2001, *P. balthasari* Arnaud, 2001, *P. coeruleus* Bates, 1887, *P. herbeus* Bates, 1887, *P. substriolatus* Balthasar, 1939 y *P. pseudofurcosus* Balthasar, 1939) fueron resucitadas de las sinonimias previas y se les otorgó el estatus de especie (Figura 6). De esta forma, *P. victoriae* fue descrito de forma confiable al determinar que sus individuos no correspondían a ninguno de los taxones previamente descritos. De forma inesperada, la morfología del endofalito medio de las especies del grupo *P. tridens* resultó ser poco informativa taxonómicamente, debido a que su estructura es homogénea (Figura 8). En el caso contrario, la morfología externa, particularmente la del pronoto de los machos, resultó ser muy heterogénea entre especies (Figura 6; Moctezuma *et al.* 2021c).

Debido a la poca utilidad taxonómica del endofalito en el grupo *P. tridens* (Figura 6), fue necesario utilizar otra fuente de evidencia para corroborar las hipótesis taxonómicas (en este caso especies). De esta manera, se implementó el análisis de los modelos de distribución de especies y de la diferenciación del nicho climático. Como resultado, se reconoció que la mayoría de especies poseen un solapamiento de nicho reducido, lo que podría implicar que las diferencias en el nicho ecológico podrían ser un factor que promueva la especiación en el grupo *P. tridens* (Moctezuma *et al.* 2021c).

Tras haber estudiado la taxonomía y distribución geográfica de los grupos de especies *P. endymion* (Figura 7) y *P. tridens* (Figura 9), se obtuvo un panorama general para formular nuevas preguntas de investigación. Una de ellas es el por qué un grupo de especies como *P. endymion* posee una morfología externa fuertemente homogénea (particularmente del pronoto de los machos; Figura 6), mientras que su morfología genital está fuertemente diversificada (en este caso del endofalito medio; Figura 8); y a que se debe que en el grupo *P. tridens* sucede lo contrario, con la morfología pronotal de los machos mostrando cuernos, quillas y tubérculos fuertemente diversificados y diferenciados entre especies (Figura 6), mientras que todas las especies muestran una morfología similar del endofalito medio (Figura 8).

Una posible respuesta a la pregunta anterior es que estos dos grupos de especies han visto limitada la diversificación de ciertas estructuras morfológicas, debido a una compensación en el costo energético que necesitan invertir para evolucionar morfológicamente. Se ha reconocido que el desarrollo de algunas estructuras morfológicas, como los cuernos y otros caracteres sexuales secundarios, tiene un costo metabólico relativamente alto (Klingenberg y Nijhout 1998; Nijhout y Emlen 1998; Emlen 2001; Pizzo *et al.* 2012; Valencia-Montoya *et al.* 2021), y que la inversión energética necesaria para el desarrollo de estas estructuras puede afectar negativamente el desarrollo de otras (Pizzo *et al.* 2012). En consecuencia, es posible que la diversificación morfológica en las estructuras sexuales del grupo *P. tridens* se haya visto limitada, debido a una mayor inversión de recursos en la evolución de las protrusiones pronotales. En el caso contrario, la evolución pronotal del grupo *P. endymion*

podría verse limitada como consecuencia de la inversión necesaria para la diversificación de los endofalitos.

Otra posible hipótesis para responder a la pregunta anterior está relacionada con las barreras pre y postcopulatorias. La iridiscencia y las estructuras sexuales secundarias (como los cuernos) podrían funcionar como una pieza clave dentro del reconocimiento sexual (Vulinec 1997; Emlen 2001), representando una barrera precopulatoria para los individuos del género *Phanaeus*. Como consecuencia, es posible que en casos como el del grupo de especies *P. tridens*, que muestran en su morfología externa una elevada variedad de cuernos y otras protrusiones cefálicas y pronotales, así como una coloración iridiscente altamente variable (Moctezuma *et al.* 2021c), estos caracteres sean de utilidad para el reconocimiento sexual entre macho y hembra. De esta forma, la diversificación de las estructuras genitales perdería importancia como parte del sistema de selección sexual.

En el caso del grupo *P. endymion*, donde la variación en estructuras sexuales secundarias es relativamente reducida (Figura 6), y en muchos casos la coloración iridiscente aparenta ser similar entre especies, sería de mayor importancia la diversificación en estructuras genitales que funcionen como una barrera postcopulatoria, tal como sería el caso del endofalito medio (Figura 8) altamente diversificado (Moctezuma *et al.* 2021c). Es posible que los endofalitos (Figura 8) sean parte del mecanismo de aislamiento reproductivo de las especies del grupo *P. endymion* (Moctezuma *et al.* 2021c), ya que estas estructuras están involucradas en la elaboración de los espermatóforos y su de posición dentro de la hembra (Werner y Simmons 2008). De esta forma, la variación en las estructuras genitales masculinas podría reducir el éxito en la fecundación de la hembra durante la copula. Es necesario realizar estudios futuros para determinar si los mecanismos propuestos pueden influir o no en la diversificación morfológica y evolución de *Phanaeus*.

Otro grupo que también ha sido estudiado recientemente, aunque no con tanta profundidad como *P. tridens* y *P. endymion*, es *P. quadridens* (Figura 10). Este grupo es uno de los menos diversificados, y contenía a tres especies distribuidas en México y los Estados Unidos (Edmonds 1994; Edmonds y Zidek 2012): *P. damocles* Harold, 1863, *P. palliatus* Sturm, 1843 y *P. quadridens* (Say, 1835). Sin embargo, Moctezuma *et al.* (2020b) resucitaron a *P. borealis* de Chihuahua, Sonora, Arizona y Nuevo México, y describieron a *P. arnaudi* Nogueira, Moctezuma y Halffter, 2021 de la región de Yécora, en Sonora, México (Figura 10). Posteriormente, Halffter *et al.* (2022) describieron a *P. violae* Halffter, Moctezuma y Nogueira, 2022 de las montañas del sur de Jalisco, México (Figura 10), y sugirieron que es necesario revisar taxonómicamente a *P. damocles*, sobre todo implementando aproximaciones provenientes de la biología molecular.

Un grupo adicional que se encuentra actualmente bajo estudio taxonómico es *P. amethystinus*. Este grupo estaba integrado por *P. amethystinus* Harold, 1863, *P. melampus* Harold, 1863, *P. guatemalensis* Harold, 1871 y *P. blacka-*

lleri Delgado-Castillo, 1991, y se distribuye desde México hasta Guatemala (Edmonds 1994; Morón 2003; Edmonds y Zidek 2012). Recientemente, *P. genieri* Arnaud, 2001 y *P. tepanensis* Bates, 1887 han sido reconocidas como especies válidas (Lizardo *et al.* 2022), la primera proveniente de la región centro norte de México (Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí) y la segunda de la región centro sur de Guatemala (Tecpan). Estas dos especies serán redescritas en un estudio futuro.

Finalmente, fue publicado el estudio de Lizardo *et al.* (2022) con el objetivo de sintetizar el conocimiento geográfico actual del género *Phanaeus*, y utilizar este conocimiento para realizar la búsqueda de patrones de distribución generales dentro del género. Los resultados de este estudio fueron diversos. Para empezar, fue posible determinar que las áreas de mayor riqueza de especies de *Phanaeus* en el continente americano son el Eje Neovolcánico Transversal y una porción de los Andes ecuatorianos (Figura 11). Además, se propuso un esquema biogeográfico para el género, que divide el área de distribución de los *Phanaeus* en la Zona de Transición Mexicana y en la región Neotropical.

Por otra parte, Lizardo *et al.* (2022) reconocieron que la principal limitación de su estudio es que restan numerosos grupos de especies por revisar taxonómicamente. Con forme estos grupos de especies sean revisados en el futuro, serán reconocidas especies válidas que se encuentran actualmente sinonimizadas y especies nuevas sin describir, lo que provocará cambios en las áreas de distribución actuales de las especies, y en los patrones de riqueza de especies del género. Particularmente, los grupos que necesitarían una revisión taxonómica como consecuencia de que incluyen numerosos sinónimos y/o subespecies, y porque se ha colectado numeroso material de ellos en estudios recientes, son *P. splendidulus*, *P. chalcomelas*, *P. bispinus*, *P. palaeno*, *P. hermes*, *P. triangularis*, *P. mexicanus*, *P. beltianus* y *P. vindex*.

Otro de los aspectos pendientes, es la implementación de análisis filogenéticos para determinar si los grupos de especies son monofiléticos, y en caso de que no lo sean, proponer una nueva clasificación. Por ejemplo, el estudio de Price (2009) sugiere que al menos los grupos *P. bispinus*, *P. chalcomelas*, *P. mexicanus* y *P. splendidulus* no son monofiléticos. Recientemente, el análisis de Gillett y Toussaint (2020) sugiere que algunos grupos como *P. mexicanus*, *P. vindex*, *P. quadridens*, *P. triangularis*, *P. beltianus*, *P. chalcomelas* y *P. bispinus*, no son grupos naturales. Además, es necesario definir adecuadamente a los distintos géneros de Phanaeini con base en hipótesis filogenéticas, ya que *Phanaeus* y otros géneros relacionados como *Sulcophanaeus* Olsoufieff, 1924, *Dendropaemon* Perty, 1830, *Oxysternon* Laporte, 1840 y *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924, han demostrado ser grupos no monofiléticos (Price 2009; Tarasov y Dimitrov 2016; Gillett y Toussaint 2020). En consecuencia, estudios futuros que ayuden a determinar la integración adecuada de los géneros de Phanaeini traerán consigo cambios en el conocimiento sobre su distribución geográfica.

La implementación del enfoque cibertaxonómico

Cabe destacar que en años recientes (del 2019 al presente), el mundo ha sufrido las consecuencias de la pandemia provocada por el virus COVID-19. Entre las distintas consecuencias, se ha implementado el aislamiento social, lo que implicó el cierre de numerosos espacios públicos, como lo son las universidades, centros de investigación y museos. La tarea taxonómica para los entomólogos mexicanos y latinoamericanos en general, suele ser muy complicada por el hecho de que muchos de los tipos portanombre se encuentran depositados en colecciones del extranjero (principalmente en los Estados Unidos y países europeos); lo que sin duda representa un reto mayor como consecuencia de la escasa inversión que se realiza para la investigación taxonómica. Sin duda, la labor taxonómica se ha vuelto mucho más difícil durante la época de pandemia, ya que los taxónomos no solamente se enfrentaron y enfrentan a la carencia de recursos, sino que también se toparon con la imposibilidad de trabajar con colecciones entomológicas institucionales, como consecuencia de las restricciones para viajar y acceder a espacios públicos.

Ante este contexto, es necesario destacar la importancia de la cibertaxonomía, (entendida como la aplicación de la ciberinfraestructura en las labores taxonómicas; Wheeler 2004; 2010). Durante este periodo pandémico, se han concluido y desarrollado numerosos de los trabajos de investigación sobre los géneros *Onthophagus* y *Phanaeus* presentados en este ensayo. Estos trabajos no habrían sido posibles si no fuera por la implementación del enfoque cibertaxonómico, ya que fueron revisados numerosos tipos portanombre mediante el registro fotográfico disponible en distintas bases de datos institucionales (Joaqui *et al.* 2019; Moctezuma *et al.* 2020a; 2020b; 2021b; Moctezuma y Halffter 2021a), así como distintos curadores de colecciones apoyaron amablemente mediante el envío de fotografías digitales de especímenes y etiquetas (Moctezuma y Halffter 2020a; 2020b; 2020c; 2021a; 2021b; Moctezuma 2021b; Halffter *et al.* 2022).

Aunque siempre será preferible poder revisar personalmente un ejemplar, el contar con material fotográfico digital de los tipos portanombre ha permitido llegar a conclusiones más certeras sobre la identidad de las distintas especies. Finalmente, cabe resaltar que el enfoque de trabajo cibertaxonómico no solamente es útil en una época como la actual, marcada por una pandemia, sino que también podría ser de gran utilidad en años futuros, cuando el principal impedimento para la investigación taxonómica sea la falta de recursos económicos para poder visitar colecciones extranjeras. Ante esto, la labor de los curadores de colecciones entomológicas de los distintos museos, centros de investigación y universidades resulta una piedra angular para la entomología.

CONCLUSIONES

Me gustaría mencionar algunas reflexiones finales, que son resultado de los años de trabajo con los géneros *Pha-*

naeus, *Onthophagus*, y otros grupos de escarabajos del estiércol. Una de ellas, es que para grupos modelo de taxonomía difícil y elevada diversidad, como los escarabajos del estiércol y otros insectos y artrópodos (Hanski y Cambefort 1991; Eggleton 2020), el disponer de revisiones taxonómicas no es una garantía de estabilidad taxonómica, ni mucho menos de un conocimiento geográfico adecuado de las especies. Sin embargo, este tipo de estudios son la base y una referencia obligada de gran utilidad para futuros estudios.

De igual forma, aunque se reconoce la notable labor para compilar bases de datos geográficos y su gran utilidad, es necesario ser muy cuidadoso al utilizarlas, pues la mayoría de ellas requieren de una depuración intensa por parte de un experto en la taxonomía de los grupos de organismos (Lizardo *et al.* 2017; 2022). Relacionado con esto, es posible afirmar que el depurar taxonómicamente los listados de especies de distintos estudios, tanto ecológicos, evolutivos, biogeográficos, etc., puede permitir que la comunidad científica disponga de mejores conjuntos de datos para análisis futuros.

Otra reflexión es que en muchas ocasiones, los estudios biológicos que utilizan grupos de insectos como objeto de estudio, dependen fuertemente de la colaboración de un taxónomo para la determinación de las especies (Hu y Ho 2021). En la actualidad se vive una escasez de taxónomos, lo que forma parte del conocido impedimento taxonómico (Carvalho *et al.* 2005; Engel *et al.* 2021). En consecuencia, el poder contar con un taxónomo disponible para apoyar los distintos estudios biológicos frecuentemente no es posible. Una solución alternativa sería el que, si se planea desarrollar una línea de investigación biológica basada en grupos de insectos, y no se dispone de la colaboración de un taxónomo, se promueva la formación y capacitación en taxonomía. No es una tarea sencilla, pero puede tener resultados gratificantes. El poder disponer dos o más áreas de dominio en las ciencias biológicas, llámense ecología (o cualquier otra) y taxonomía, puede ayudar a que el desarrollo de la línea de investigación se vuelva más independiente. Por otra parte, esto también permite el ampliar las redes de colaboración, al estar capacitado para participar en estudios de distintas áreas biológicas.

Además, en caso de que hayan taxónomos, y ecológicos, biogeógrafos, biólogos evolutivos, etc., disponibles para colaborar entre sí, el reconocimiento del trabajo de cada una de las partes resulta clave a la hora de implementar una aproximación de investigación integradora. Por ejemplo, hay numerosos casos en que un taxónomo se puede beneficiar del trabajo realizado por un ecólogo, pues el ecólogo ha realizado ya una gran labor logística (planeación, obtención del financiamiento, colectas etc.) para obtener los especímenes que posteriormente serán descritos como especies nuevas por un taxónomo.

Por otra parte, el ecólogo se verá beneficiado al contar con un listado de especies que ha sido validado y depurado por un experto en el grupo de estudio, lo que ayuda a que sus resultados sean más confiables. De hecho, el mencio-

nar adecuadamente los métodos utilizados para determinar las especies en un estudio ecológico (entre ellos, si se tuvo el apoyo de un taxónomo y nombrarlo), es parte necesaria para asegurar el principio de replicación (Monckton *et al.* 2020). Si bien, la tendencia en algunos estudios recientes es el presentar patrones globales para los Scarabaeinae (por ejemplo, Raine y Slade 2018), sus resultados difícilmente serán confiables mientras no se tenga un conocimiento taxonómico y geográfico adecuado del grupo.

Finalmente, la vida sobre la tierra se encuentra atravesando una crisis derivada de un proceso de extinción masiva (Cardinale *et al.* 2012; Engel *et al.* 2021). En consecuencia, el aplicar una aproximación de investigación integradora (implementando al mismo tiempo distintas áreas del conocimiento biológico, como la taxonomía, ecología, biogeografía, biología evolutiva, etc.) nos puede ayudar a entender mejor la diversidad biológica, antes de que lamentablemente, desaparezca. En este sentido, el disponer de un mejor conocimiento taxonómico y geográfico de las especies nos ayudará a poder tomar decisiones de conservación mejor informadas (Carvalho *et al.* 2005).

AGRADECIMIENTOS

La presente publicación está dedicada al Dr. Mario Favila, por sus importantes contribuciones al conocimiento de los Scarabaeinae; y al difunto Dr. Gonzalo Halffter, en agradecimiento por sus grandes contribuciones en el estudio de los escarabajos del estiércol, por su colaboración en muchos de los trabajos presentados en este ensayo, pero principalmente por su amistad. Que en paz descanse el Maestro. Numerosos curadores de colecciones entomológicas y colegas, han apoyado amablemente al autor de este ensayo mediante el envío de material fotográfico digital de ejemplares para su uso en distintas publicaciones: Christophe Rivier y Antoine Mantilleri (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia), José Luis Sánchez-Huerta (México), Mario Cupello (Brasil), Jiří Hájek (Národní Muzeum de Praga, República Checa), Keita Matsumoto y Maxwell Barclay (Natural History Museum, Londres, Inglaterra), Patrick Arnaud (Francia), François Génier (Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canadá), Simon Hinkley (Entomology and Arachnology Collection, Museum Victoria, Melbourne, Australia) y Alfonso Aceves-Aparicio (México). Sin todos ellos, el desarrollo de estos trabajos no habría sido posible. Un agradecimiento al Dr. José Luis Navarrete-Heredia por su amable invitación para presentar la mayor parte del contenido de este ensayo como una conferencia magistral, en el marco de la XIII Reunión Latinoamericana de Escarabaeoidología (RELAS), en la ciudad de Zapopan, Jalisco, México. El autor de este ensayo agradece también a CONACyT-Mexico por el apoyo para realizar una estancia posdoctoral en la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México (CVU 486765).

LITERATURA CITADA

- Arnaud, P. 2002. *Phanaeini. Dendropaemon, Tetramereia, Homalotarsus, Megatharsis, Diabroctis, Coprophanaeus, Oxysternon, Phanaeus, Sulcophanaeus*. Hillside Books, Canterbury.
- Arriaga-Jiménez, A., V. Moctezuma, M. Rossini, M. Zúñiga y G. Halffter. 2016. A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its relationships and distribution. *Zootaxa*, 4072(1): 135-143.
- Bates, H.W. 1887. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. II. Part 2. Pectinicornia and Lamellicornia*. Taylor and Francis, Londres.
- Beynon, S.A., W.A. Wainwright y M. Christie. 2015. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the U.K. cattle industry. *Ecological Entomology*, (40): 124-135.
- Boucomont, A. 1932. Synopsis des *Onthophagus* d'Amérique du Sud (Col. Scarab). *Annales de la Société Entomologique de France*, (101): 293-332.
- Breeschoten, T., C. Doorenweerd, S. Tarasov y A.P. Vogler. 2016. Phylogenetics and biogeography of the dung beetle genus *Onthophagus* inferred from mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, (105): 86-95.
- Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- Capello, V. y G. Halffter. 2019. Listado ilustrado de las especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México. *Dugesiana*, 26(2): 103-131.
- Cardinale, B.J., J.E. Duffy, A. Gonzalez, D.U. Hooper, C. Perring, P. Venail, A. Narwani, G.M. Mace, D. Tilman, D.A. Wardle, A.P. Kinzig, G.C. Daily, M. Loreau, J.B. Grace, A. Larigauderie, D.S. Srivastava y S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, (486): 59-67.
- Cardoso, P., T.L. Erwin, P.A. Borges y T.R. New. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144(11): 2647-2655.
- Carvalho, M.R., F.A. Bockmann, D.S. Amorim, M. de Vivo, M. de Toledo-Piza, M.A. Menezes, J.L. de Figueiredo, R.M.C. Castro, A.C. Gill, J.D. McEachran, L.J.V. Campagno, R.C. Schelly, R. Britz, J.G. Lundberg, R.P. Vari y G. Nelson. 2005. Revisiting the taxonomic impediment. *Science*, (307): 353.
- Darling, J.D.G. y F. Génier. 2018. Revision of the taxonomy and distribution of the Neotropical *Copris incertus* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Canadian Entomologist*, 150(5): 539-577.
- Delgado, L. y D. Curoe. 2014. Panamanian *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae): description of a new species, and a revised key to the species. *Florida Entomologist*, 97(1): 61-67.
- Delgado, L. y E.F. Mora-Aguilar. 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(6): 586-592.
- Delgado, L., L.N. Peraza y C. Deloya. 2006. *Onthophagus yucatanus*, a new species of the *clypeatus* group from Mexico and Guatemala. *Florida Entomologist*, 89(1): 6-9.
- Diniz-Filho, J.A.F., R.D. Loyola, P. Raia, A.O. Mooers, L.M. Bini. 2013. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, (28): 689-695.
- Edmonds, W.D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 49(11): 731-874.
- Edmonds, W.D. 1994. Revision of *Phanaeus* MacLeay, a new world genus of Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County*, (443): 1-105.
- Edmonds, W.D. y J. Zidek. 2012. Taxonomy of *Phanaeus* revisited: Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*, (274): 1-108.
- Eggleton, P. 2020. The state of the World's insects. *Annual Review of Environment and Resources*, (7): 8.1-8.22.
- Emlen, D.J. 2001. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science*, (291): 1534-1536.
- Engel, M.S., L.M.P. Ceriaco, G.M. Daniel, P.M. Dellapé, I. Löbl, M. Marinov, R.E. Reis, M.T. Young, A. Dubois, I. Agarwal, P. Lehmann, M. Alvarado, N. Alvarez, F. Andreone, K. Araujo-Vieira, J.S. Ascher, D. Baêta, D. Baldo, S.A. Bandeira, P. Barden, D.A. Barrasso, L. Bendifallah, F.A. Bockmann, W. Böhme, A. Borkent, C.R.F. Brandão, S.D. Busack, S.M. Bybee, A. Channing, S. Chatzimanolis, M.J.M. Christenhusz, J.V. Crisci, G. D'elía, L.M. Da Costa, S.R. Davis, C.A.S. De Lucena, T. Deuve, S. Fernandes-Elizalde, J. Faivovich, H. Farooq, A.W. Ferguson, S. Gippoliti, F.M.P. Gonçalves, V.H. Gonzalez, E. Greenbaum, I.A. Hinojosa-Díaz, I. Ineich, J. Jiang, S. Kahono, A.B. Kury, P.H.F. Lucinda, J.D. Lynch, V. Malécot, M.P. Marques, J.W.M. Marris, R.C. Mckellar, L.F. Mendes, S.S. Nihei, K. Nishikawa, A. Ohler, V.G.D. Orrico, H. Ota, J. Paiva, D. Parrinha, O.S.G. Pauwels, M.O. Pereyra, L.B. Pestana, P.D.P. Pinheiro, L. Prendini, J. Prokop, C. Rasmussen, M.O. Rödel, M.T. Rodrigues, S.M. Rodríguez, H. Salatnaya, Í. Sampaio, A. Sánchez-García, M.A. Shebl, B.S. Santos, M.M. Solórzano-Kraemer, A.C.A. Sousa, P. Stoev, P. Teta, J.F. Trape, C.V.D. Dos Santos, K. Vasudevan, C.J. Vink, G. Vogel, P. Wagner, T. Wappler, J.L. Ware, S. Wedmann y C.K. Zacharie. 2021. The taxonomic impediment: a shortage of taxonomists, not the lack of technical approaches. *Zoological Journal of the Linnean Society*.

- an Society*, 193(2): 381-387.
- Erwin, T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36(1): 74-75.
- Favila, M.E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*, (72): 1-25.
- Gardner, T.A., J. Barlow, I.S. Araujo, T.C. Avila-Pires, A.B. Bonaldo, J.E. Costa, M.C. Esposito, L.V. Ferreira, J. Hawes, M.I.M. Hernández, M.S. Hoogmoed, R.N. Leite, N.F. Lo-Man-Hung, J.R. Malcolm, L.A.M. Mestre, R. Miranda-Santos, W.L. Overal, L. Parry, S.L. Peters, M.A. Ribeiro-Junior, M.N.F. da Silva, C.D.S. Motta y C.A. Peres. 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*, 11(2): 139-150.
- Gasca-Álvarez, H.J., M. Zunino y C. Deloya. 2018. The ninth brachypterous *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the world: a new species from Mexico. *Journal of Natural History*, 52(33-34): 2121-2132.
- Gillett, C.P.D.T. y E.F.A. Toussaint. 2020. Macroevolution and shifts in the feeding biology of the New World scarab beetle tribe Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 130(4): 661-682.
- Halffter, G. 2017. La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana*, 24(2): 77-89.
- Halffter, G. y E.G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, (12-14): 1-308.
- Halffter, G. y M.E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, (27): 15-21.
- Halffter, G. y J.J. Morrone. 2017. An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa*, 4226(1): 001-046.
- Halffter, G., M. Zunino, V. Moctezuma y J.L. Sánchez-Huerta. 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): 1-34.
- Halffter, G., V. Moctezuma y G. Nogueira. 2022. A new species of *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from the mountains of Jalisco, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 76(3): 329-335.
- Hanski, I. y Y. Cambefort (Eds). 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Hu, F.S. y B.H. Ho. 2021. From taxonomy to ecology: Entomologists are essential in environmental science. Comment on Zhou et al. (2019). *Science of the Total Environment*, (790): 147995.
- Hortal, J., F. de Bello, J.A.F. Diniz-Filho, T.M. Lewinsohn, J.M. Lobo y R.J. Ladle. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, (46): 523-549.
- Howden, H.F. y O.L. Cartwright. 1963. Scarab beetles of genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 114(3467): 1-133.
- Howden, H.F. y F. Génier. 2004. Seven new species of *Onthophagus* Latreille from Mexico and the United States (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Faberies*, 28(1): 53-76.
- Iwasa, M., Y. Moki y J. Takahashi. 2015. Effects of the activity of coprophagous insects on greenhouse gas emissions from cattle dung pats and changes in amounts of nitrogen, carbon, and energy. *Environmental Entomology*, 44(1): 106-113.
- Joaqui, T., V. Moctezuma, J.L. Sánchez-Huerta y F. Escobar. 2019. The *Onthophagus fuscus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex: an update and the description of a new species. *Zootaxa*, 4555(2): 151-186.
- Joaqui, T., C.A. Cultid-Medina, W. Dáttilo y F. Escobar. 2021. Different dung beetle diversity patterns emerge from overlapping biotas in a large mountain range of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 48(6): 1284-1295.
- Klingenberg, C.P. y H.F. Nijhout. 1998. Competition among growing organs and developmental control of morphological asymmetry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, (265): 1135-1139.
- Komarek, A. y R.G. Beutel. 2006. Problems in taxonomy and suggestions for a standardized description of new insect taxa. *Entomological Problems*, 36(2): 55-70.
- Lizardo, V., F. Escobar y O. Rojas-Soto. 2017. Diversity and distribution of Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. *Zootaxa*, 4358(2): 271-294.
- Lizardo, V., V. Moctezuma y F. Escobar. 2022. Distribution, regionalization, and diversity of the dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae) using species distribution models. *Zootaxa*, 5213(5): 546-568.
- Lomolino, M.V. 2004. Conservation biogeography (pp. 293-296). En: Lomolino, M.V. y L.R. Heaney (Eds). *Frontiers of Biogeography: New directions in the geography of nature*. Sinauer, Sunderland.
- Matthews, E.G. 1961. A revision of the genus *Copris* Müller of the western hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana*, (41): 1-139.
- Moctezuma, V. 2021a. Spatial autocorrelation in a Mexican dung beetle ensemble: Implications for biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*, (125): 107548.

- Moctezuma, V. 2021b. El género *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae) de México. *Dugesiana*, 28(2): 175-220.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2017. A new Species of *Phanaeus* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Los Chimalapas, Oaxaca, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 71(1): 47-56.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2019a. 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(33-34): 2057-2071.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2019b. Una especie nueva de México y un nuevo registro para Guatemala del complejo de especies *Onthophagus dicranius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (90): e903015.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2020a. New species and re-descriptions of the *Onthophagus chevrolati* species complex (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). *Annales Zoologici*, 70(2): 245-261.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2020b. Three new species of the *Onthophagus chevrolati* species group (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). *Biologia*, (75): 2277-2286.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2020c. A new species of the *Onthophagus cyanellus* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). *The Coleopterists Bulletin*, 74(3): 495-501.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2021a. Species re-descriptions and new species of the *Onthophagus mexicanus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae), with notes on distribution and rodent-dung beetle associations. *Zoological Studies*, (60): 30.
- Moctezuma, V. y G. Halffter. 2021b. Taxonomic revision of the *Phanaeus endymion* species group (Coleoptera: Scarabaeidae), with the descriptions of five new species. *European Journal of Taxonomy*, 747: 1-71.
- Moctezuma, V., G. Halffter y F. Escobar. 2016a. Response of copronecrophagous beetle communities to habitat disturbance in two mountains of the Mexican Transition Zone: influence of historical and ecological factors. *Journal of Insect Conservation*, (20): 945-956.
- Moctezuma, V., M. Rossini, M. Zunino y G. Halffter. 2016b. 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.
- Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta y G. Halffter. 2017. Two new species of the *Phanaeus endymion* species group (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *ZooKeys*, 702: 113-135.
- Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta y G. Halffter. 2020a. Two new species of the *Onthophagus clypeatus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Florida Entomologist*, 103(2): 281-287.
- Moctezuma, V., G. Nogueira y G. Halffter. 2020b. A revalidation and a new species in the genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Besoiro*, (30): 3-11.
- Moctezuma, V., B. Hernández, J.L. Sánchez-Huerta, J.L. Navarrete-Heredia y P.A. Martínez-Rodríguez. 2021a. *Onthophagus acernorus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini), a new dung beetle species from Jalisco, Mexico. *Zootaxa* 5067(1): 122-128.
- Moctezuma, V., J.L. Sánchez-Huerta y B. Hernández. 2021b. A new Mexican species of the genus *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae).
- Monckton, S.K., S. Johal y L. Packer. 2020. Inadequate treatment of taxonomic information prevents replicability of most zoological research. *Canadian Journal of Zoology*, 98(9): 633-642.
- Mora-Aguilar, E.F., A. Arriaga-Jiménez, C.M.A. Correa, P.G. da Silva, V. Korasaki, P.A. López-Bedoya, M.I. Medina-Hernández, J.D. Pablo-Cea, R.P. Salomão, G. Valencia, K. Vulinek, F.A. Edwards, D.P. Edwards, G. Halffter y J.A. Noriega. 2023. Toward a standardized methodology for sampling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Neotropics: A critical review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, (11): 1096208.
- Morón, M.A (Ed). 2003. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio, Barcelona.
- Morrone, J.J. 2020. The Mexican Transition Zone. A natural biogeographic laboratory to study biotic assembly. Springer, Cham.
- Nichols, E., T. Larsen, S. Spector, A.L. Davis, F. Escobar, M. Favila, K. Vulinec y The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, (137): 1-19.
- Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezcuita, M.E. Favila y The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, (141): 1461-1474.
- Nijhout, H.F. y D.J. Emlen. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, (95): 3685-3689.
- Noriega, J.A., M. March-Salas, S. Castillo, H. García-Q, J. Hortal y A.M.C. Santos. 2021. Human perturbations reduce dung beetle diversity and dung removal ecosystem function. *Biotropica*, 53(3): 753-766.
- Olsouffieff, G.D. 1924. Les Phanaeides (Coleoptera-Lamellicornia). Famille Scarabaeidae – Tr. Coprini. *Insecta, Revue Illustrée d'Entomologie*, (13): 4-172.
- Pereira, F.S. y G. Halffter. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofagia. *Revista Brasileira Entomologica*, (10):

- 53-66.
- Pizzo A., A.L.M. Macagno, S. Dusini y C. Palestini. 2012. Trade-off between horns and other functional traits in two *Onthophagus* species (Scarabaeidae, Coleoptera). *Zoomorphology*, (131): 57-68.
- Price, D.L. 2009. Phylogeny and biogeography of the dung beetle genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*, (34): 137-150.
- Raine, E.H. y E.M. Slade. 2018. Dung beetle–mammal associations: methods, research trends and future directions. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1897): 20182002.
- Rocha-Ortega, M., P. Rodríguez y A. Córdoba-Aguilar. 2021. Geographical, temporal and taxonomic biases in insect GBIF data on biodiversity and extinction. *Ecological Entomology*, 46(4): 1-11.
- Rossini, M., F.Z. Vaz-de-Mello y M. Zunino. 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.
- Rossini, M., F.Z. Vaz-de-Mello y M. Zunino. 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 (9-10): 541-586.
- Sánchez-Huerta, J.L., M. Tonelli, M. Zunino y G. Halffter. 2015. Redescription of *Onthophagus halffteri* Zunino (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with ecological and distributional notes. *The Coleopterists Bulletin*, 69(2): 225-230.
- Scholtz, C.H., A.L.V. Davis y U. Kryger (Eds). 2009. *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft, Sofia-Moscu.
- Schoolmeesters, P. 2021. Scarabs: World Scarabaeidae Database (version 2021-03-29). <https://www.catalogueoflife.org/data/dataset/1027>. Fecha de consulta: 01 de mayo de 2021.
- Spector, S. 2006. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopterists Bulletin Monograph*, (5): 71-83.
- Steffen, W., A. Persson, L. Deutsch, J. Zalasiewicz, M. Williams, K. Richardson, C. Crumley, P. Crutzen, C. Folke, L. Gordon, M. Molina, V. Ramanathan, J. Rockström, M. Scheffer, H.J. Schellnhuber y U. Svedin. 2011. The Anthropocene: from global change to planetary stewardship. *AMBIO*, 40(7): 739-761.
- Tarasov, S. y D. Dimitrov. 2016. Multigene phylogenetic analysis redefines dung beetles relationships and classification (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *BMC Evolutionary Biology*, (16): 257.
- Werner, M. y L.W. Simmons. 2008. The evolution of male genitalia: functional integration of genital sclerites in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, (93): 257–266.
- Wheeler, Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, (359): 571-583.
- Wheeler, Q. 2010. What would NASA do? Mission-critical infrastructure for species exploration. *Systematic and Biodiversity*, 8(1): 11-15.
- Zunino, M. 1981. Note sul alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, (6): 75-86.
- Zunino, M. y G. Halffter. 1988. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie*, (9): 1-211.
- Zunino, M. y G. Halffter. 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, (11): 157-178.

Recibido: 8 de enero 2023

Aceptado: 22 de marzo 2023

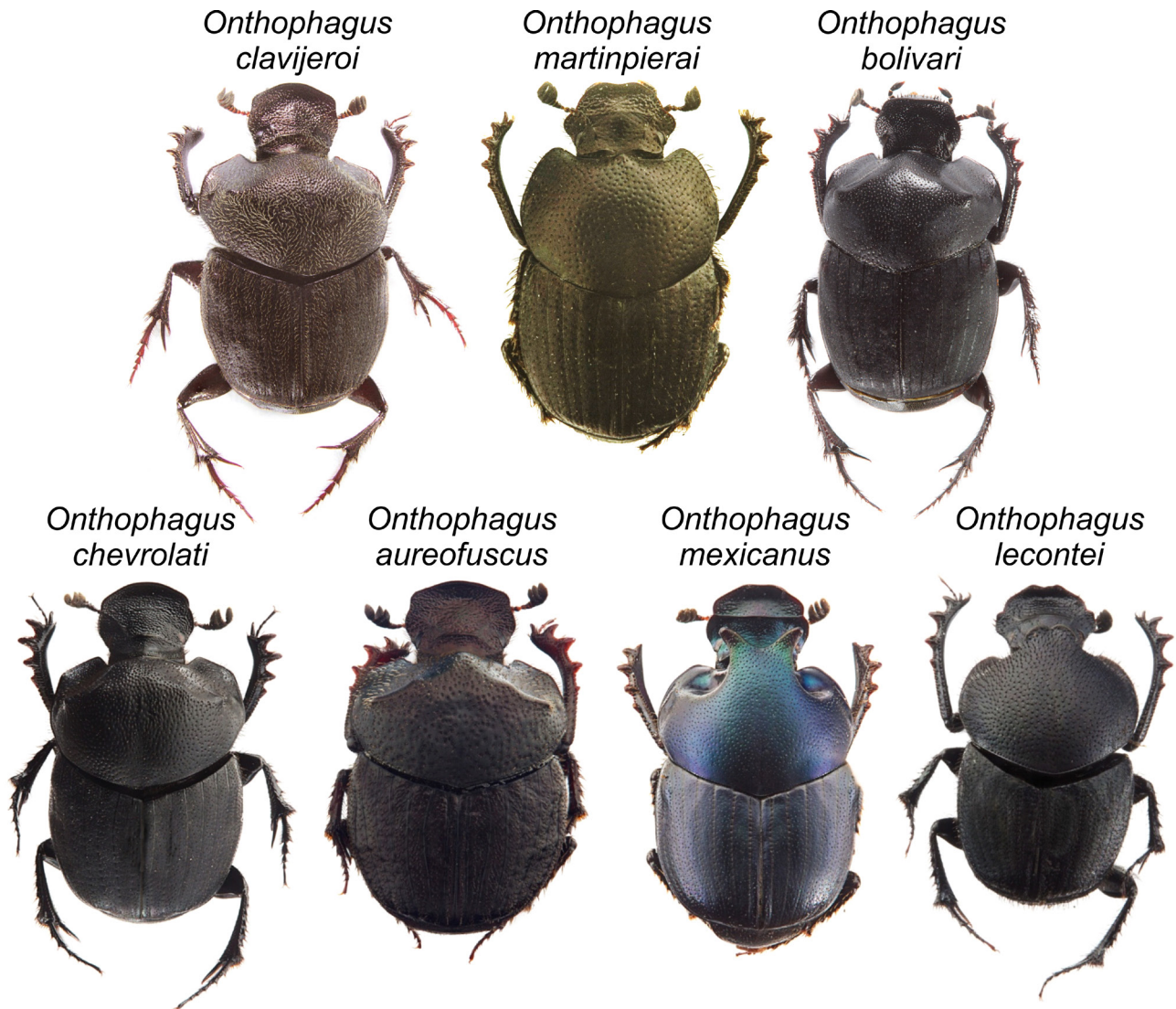


Figura 1. Especies representativas de *Onthophagus* de las montañas El Pinal y Las Derrumbadas, Puebla, México.

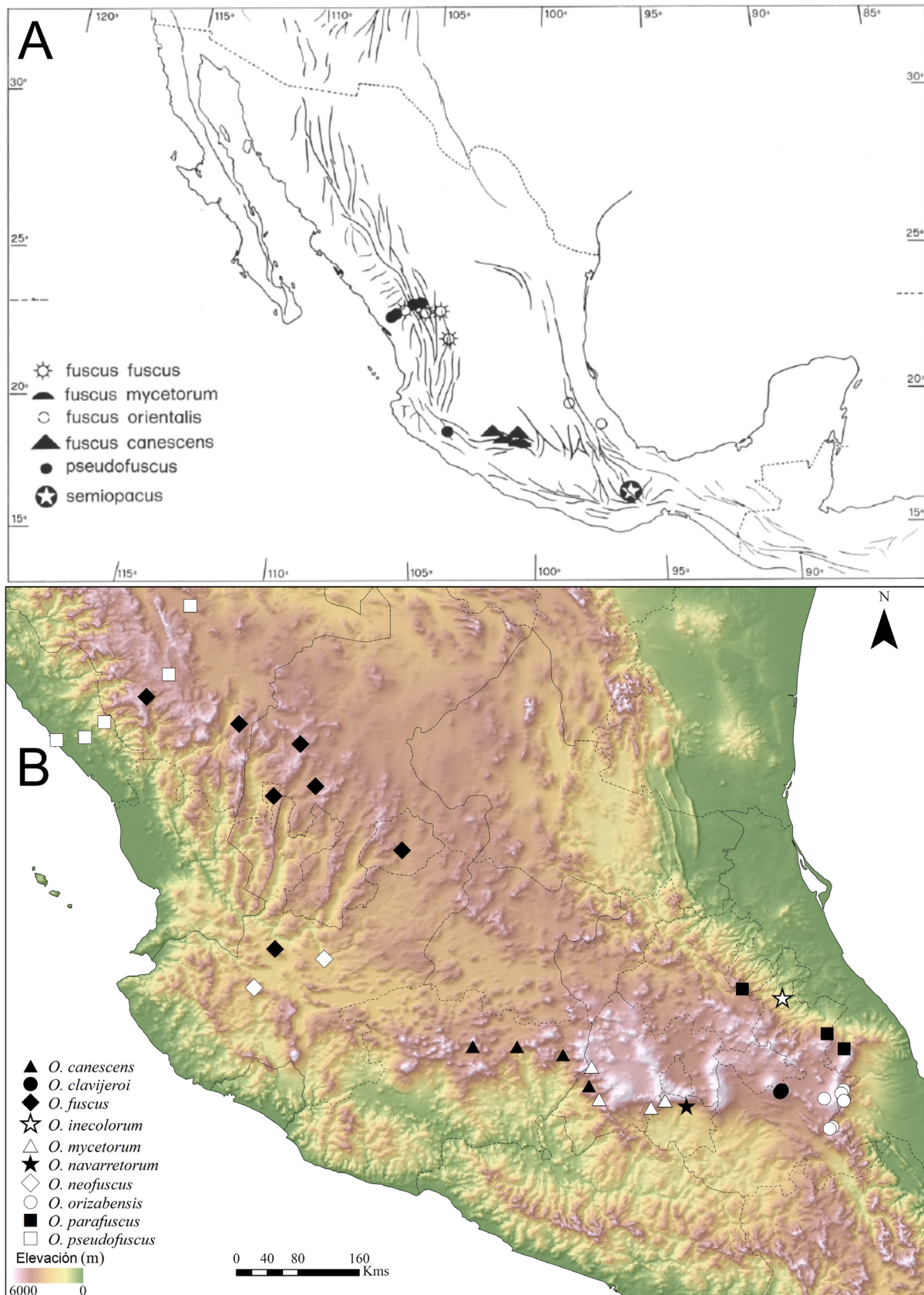


Figura 2. A. Distribución de las especies del complejo *O. fuscus* de acuerdo con Zunino y Halfter (1988). B. Distribución actualizada del complejo de especies *O. fuscus*. Anteriormente se pensaba que este complejo estaba integrado por especies exclusivas de las montañas templadas de México. Sin embargo, *O. inecolorum* habita en una región subtropical del declive que desciende desde la Sierra Norte de Puebla hacia la planicie costera del Golfo de México.

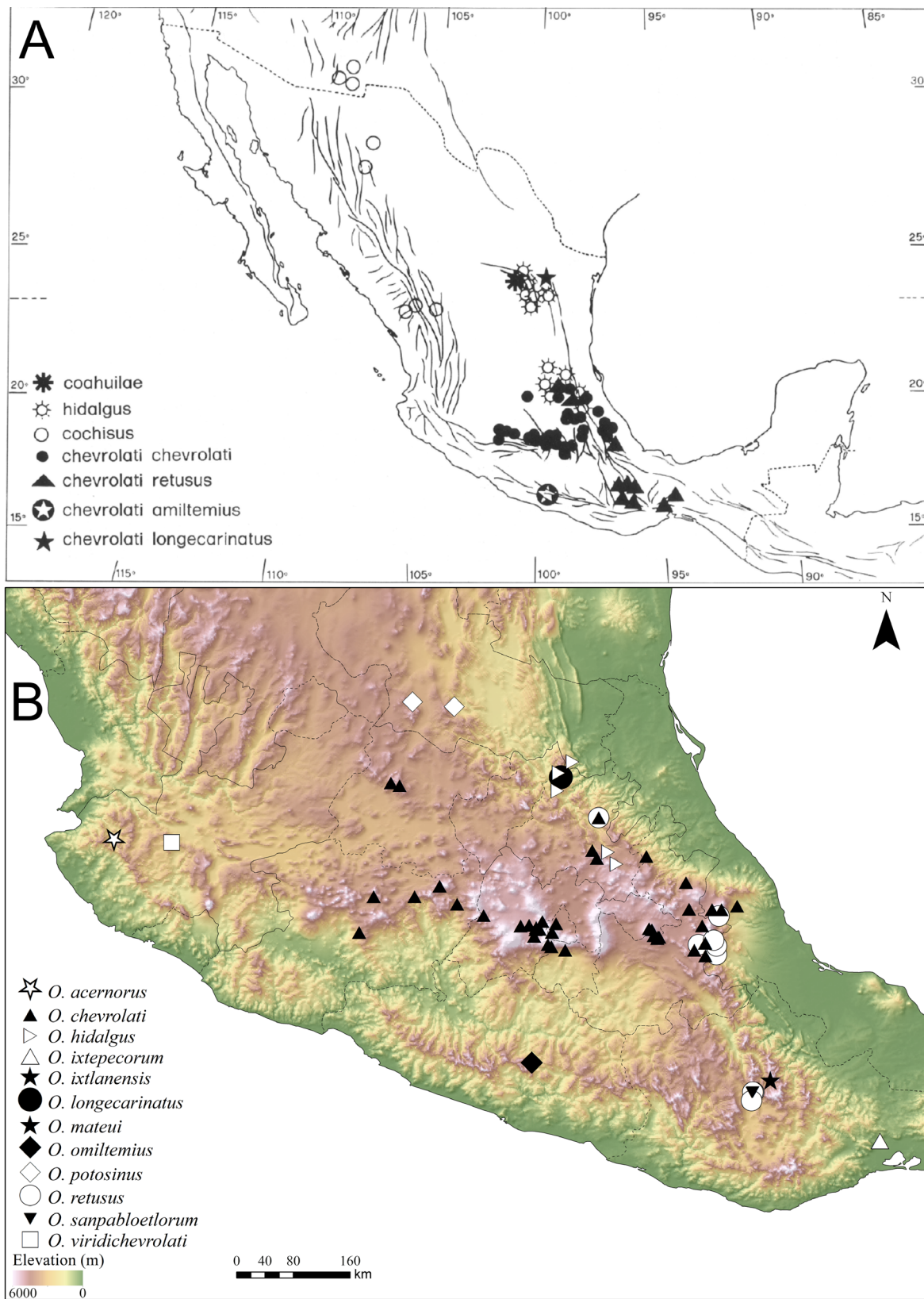


Figura 3. A. Distribución de las especies del complejo *O. chevrolati* de acuerdo con Zunino y Halffter (1988) B. Distribución actualizada del complejo de especies *O. chevrolati* en la región central de México. Estudios anteriores sugerían que el complejo y el grupo de especies *O. chevrolati* estaban integrados exclusivamente por especies adaptadas a las regiones de montaña. Sin embargo, se han encontrado diversas especies adaptadas a las tierras bajas tropicales, como *O. ixtepecorum* que habita en las selvas tropicales estacionalmente secas de la región del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México.

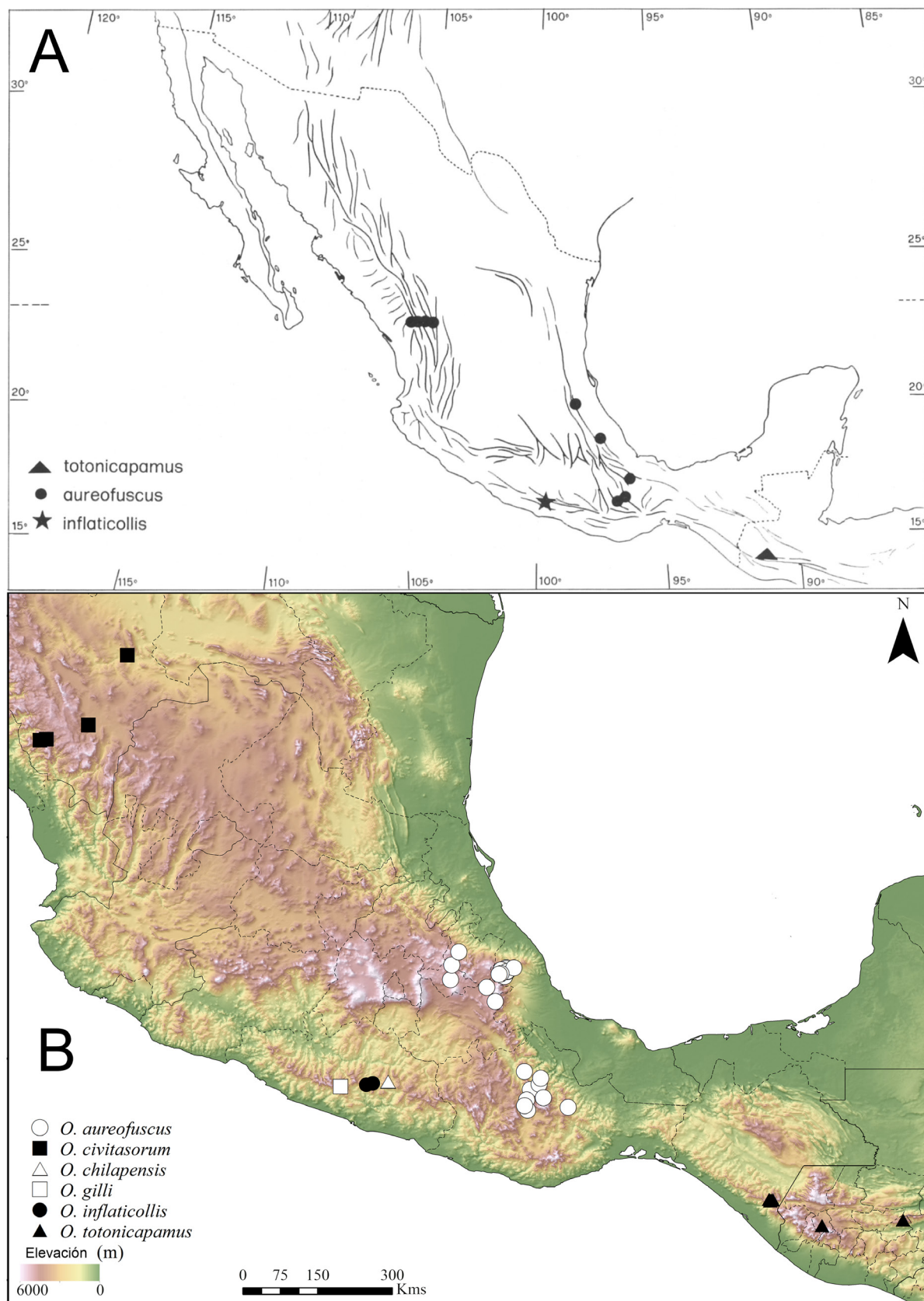


Figura 4. A. Distribución de las especies del complejo *O. aureofuscus* de acuerdo con Zunino y Halfiter (1988). B. Distribución actualizada del complejo de especies *O. aureofuscus*.

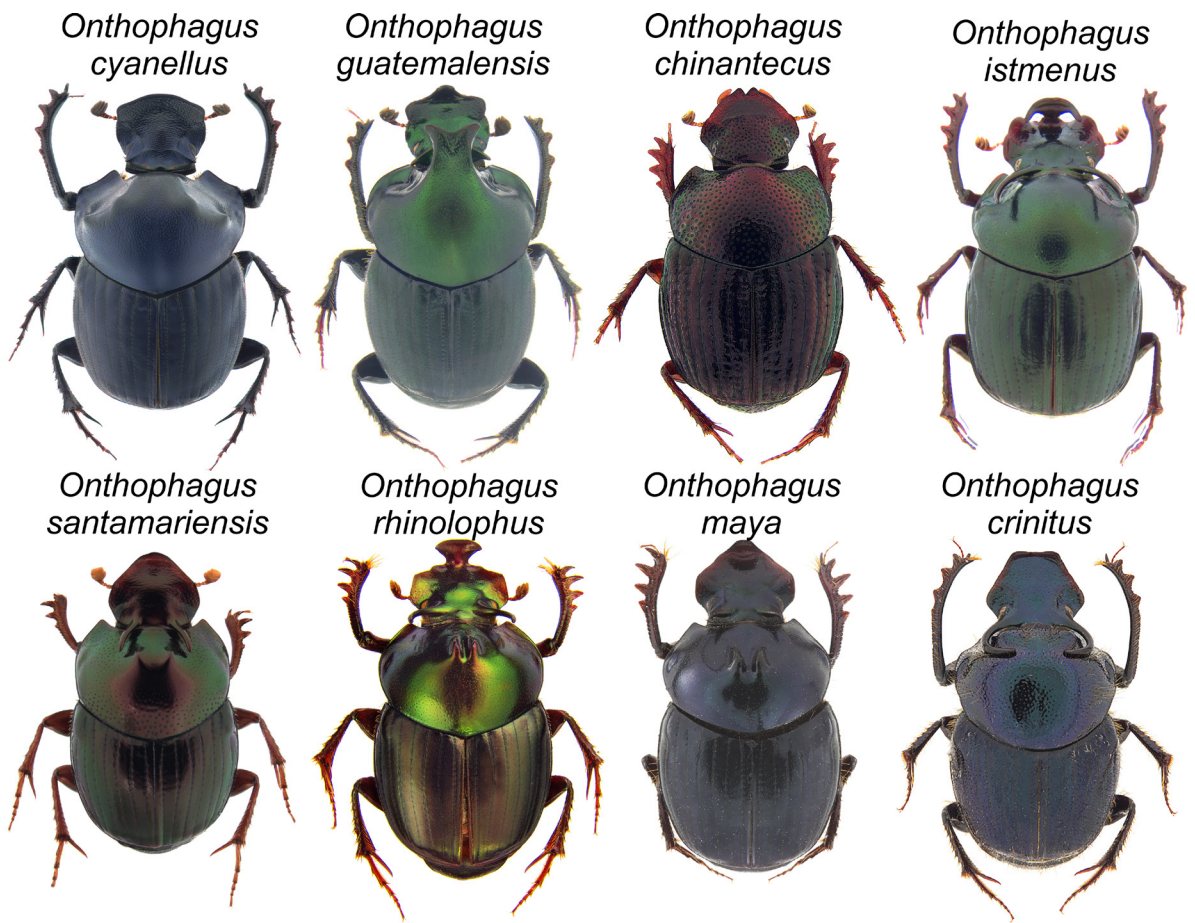


Figura 5. Especies representativas de *Onthophagus* de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Onthophagus maya* y *O. crinitus* fueron modificados de Capello y Halfiter (2019).

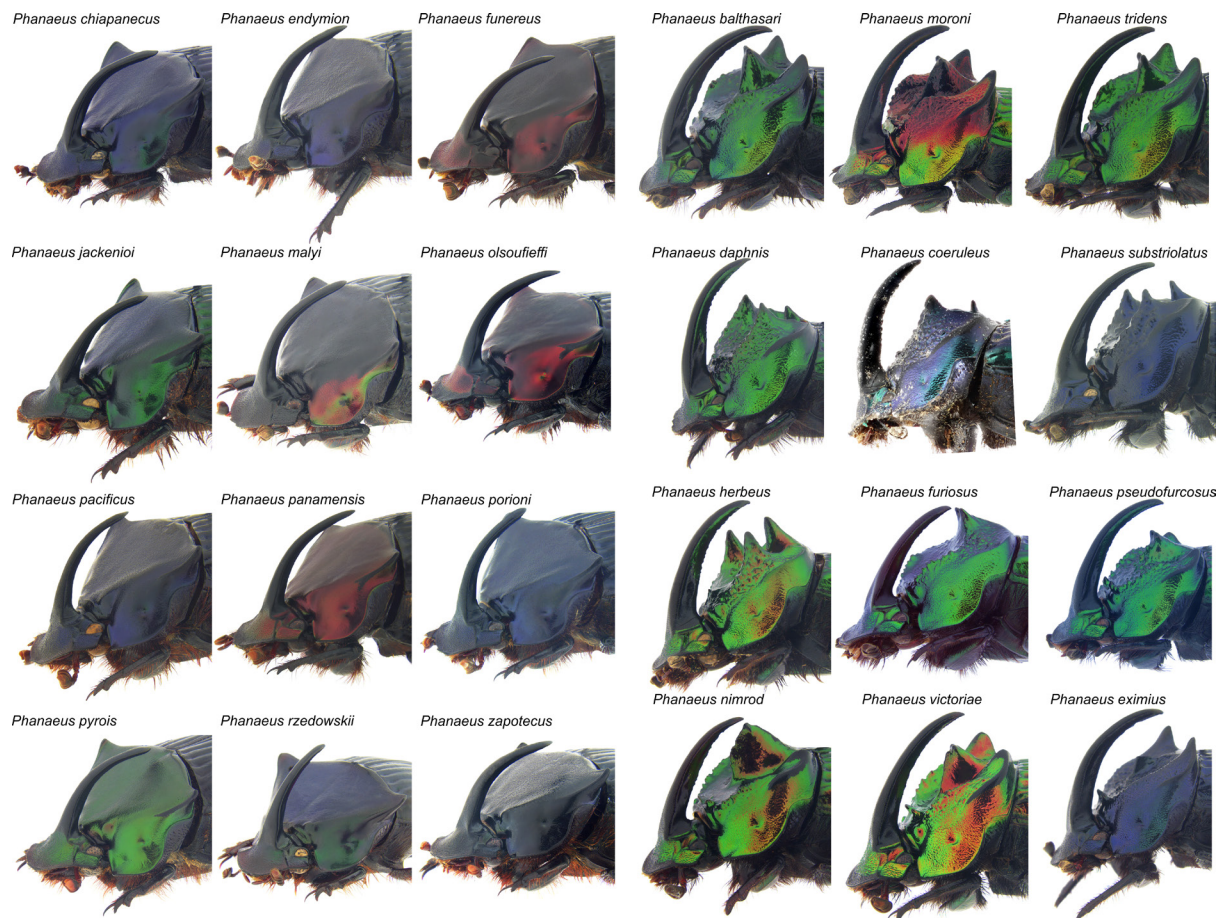


Figura 6. Especies representativas del género *Phanaeus*. Izquierda: Se presentan algunos ejemplares machos del grupo de especies *P. endymion*. Derecha: Ejemplares masculinos del grupo de especies *P. tridens*. Se muestra que el grupo de especies *P. tridens* presenta una morfología pronotal altamente diversificada, que muestra numerosas estructuras distintas como cuernos, quillas y tubérculos; mientras que la morfología pronotal del grupo *P. endymion* es extremadamente homogénea en su configuración general, mostrando poca variación en la estructura triangular del disco pronotal.

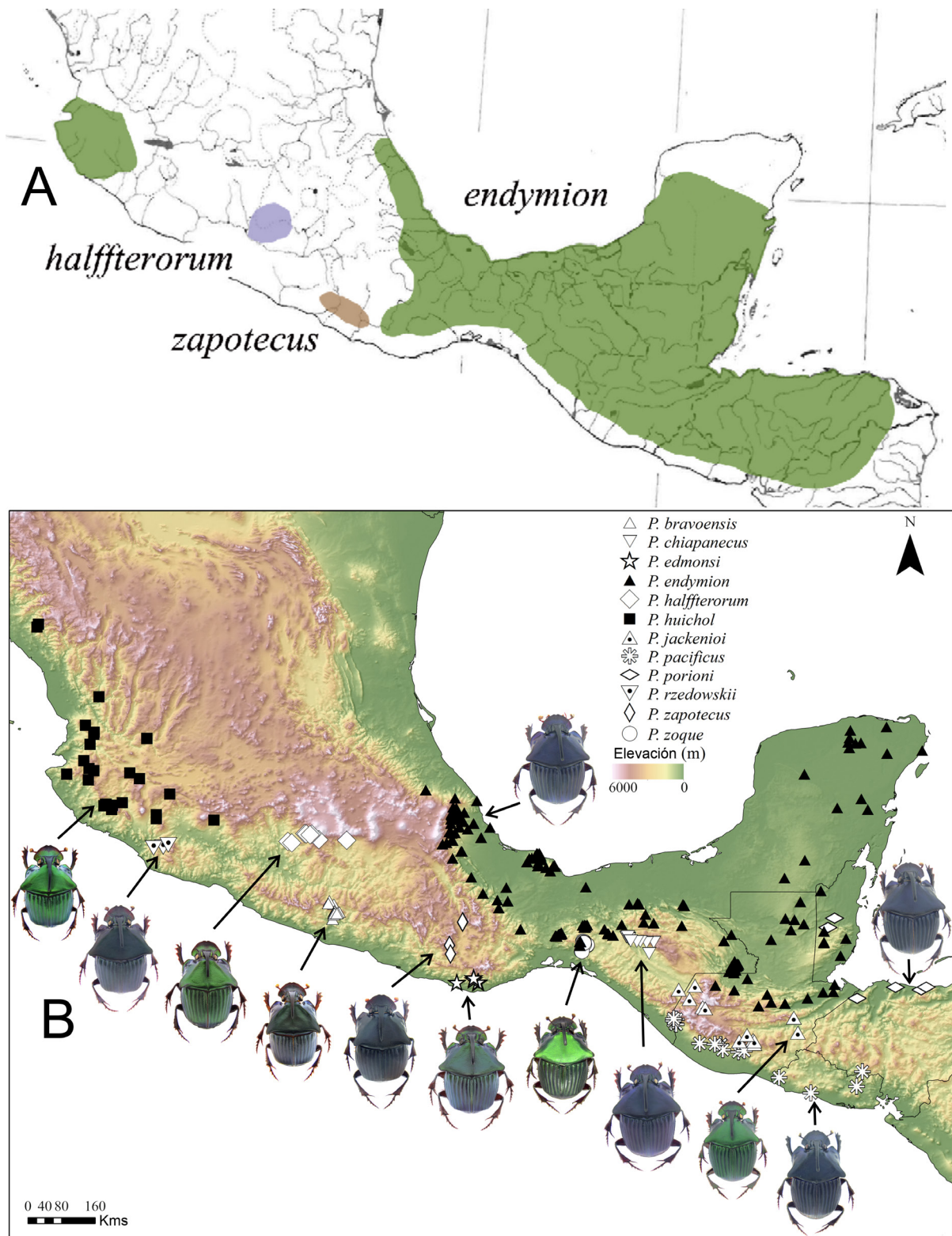


Figura 7. A. Distribución del grupo de especies *P. endymion* de acuerdo con Edmonds y Zidek (2012) en Mesoamérica. Distribución actualizada del grupo *P. endymion* en Mesoamérica. En el primer mapa, se muestra que se consideraba que el grupo *P. endymion* estaba pobremente diversificado, mientras que *P. endymion* era una especie ampliamente distribuida. Sin embargo, el segundo mapa muestra que *P. endymion* es uno de los grupos más diversificados de *Phanaeus*, mostrando su mayor riqueza de especies en las montañas y zonas tropicales de la vertiente del Pacífico Mesoamericano.

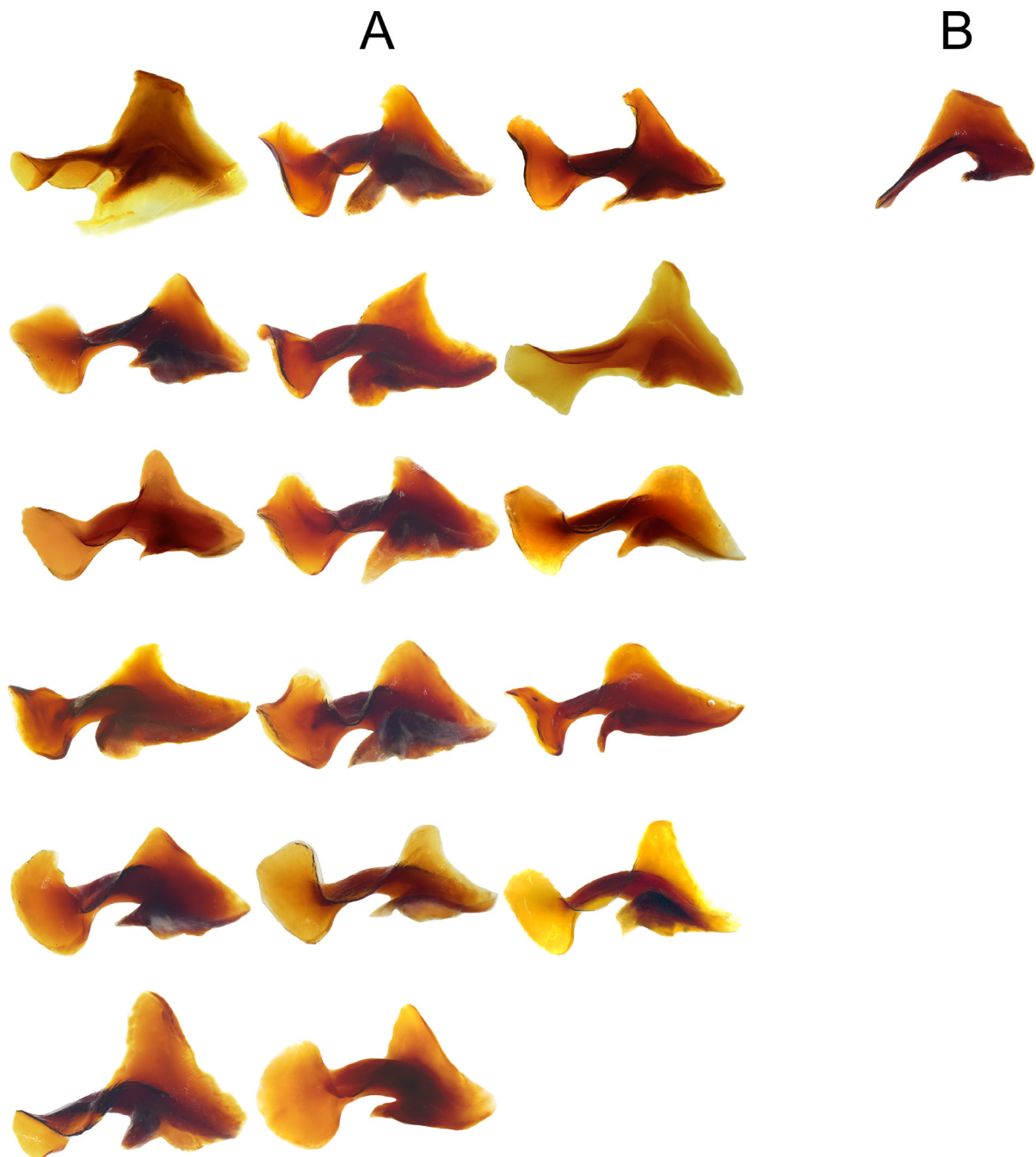


Figura 8. Endofalitos medios de *Phanaeus*. **A.** Grupo de especies *P. endymion*. **B.** Grupo de especies *P. tridens*. Se muestra que los endofalitos de las especies del grupo *P. endymion* se encuentran altamente diversificados en su morfología, mientras que esta estructura es morfológicamente homogénea en el grupo *P. tridens*.

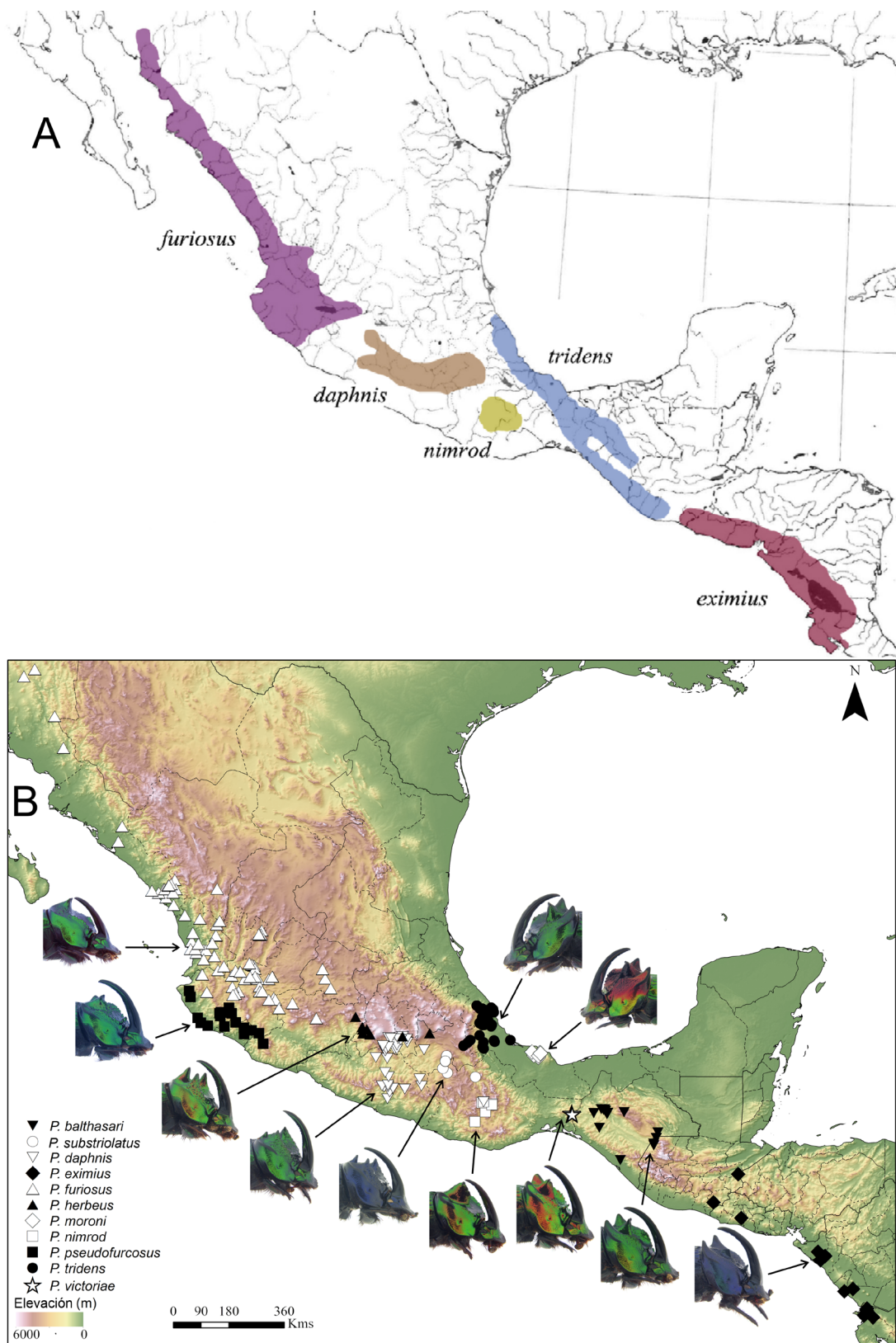


Figura 9. A. Distribución del grupo de especies *P. tridens* de acuerdo con Edmonds y Zidek (2012). B. Distribución actualizada del grupo *P. tridens*. Autores anteriores consideraban que el grupo *P. tridens* se encontraba pobremente diversificado. La resurrección de varias especies previamente sinonimizadas (*P. balthasari*, *P. substriolatus*, *P. herbeus*, *P. moroni*, *P. pseudofurcosus* y *P. coeruleus*) y la descripción reciente de un nuevo taxa (*P. victoriae*) cambiaron la percepción del grupo *P. tridens*, que ahora es uno de los más diversificados de *Phanaeus*. *Phanaeus coeruleus* no se muestra en el mapa debido a que se desconoce su ubicación exacta (etiquetado de Puebla, México).

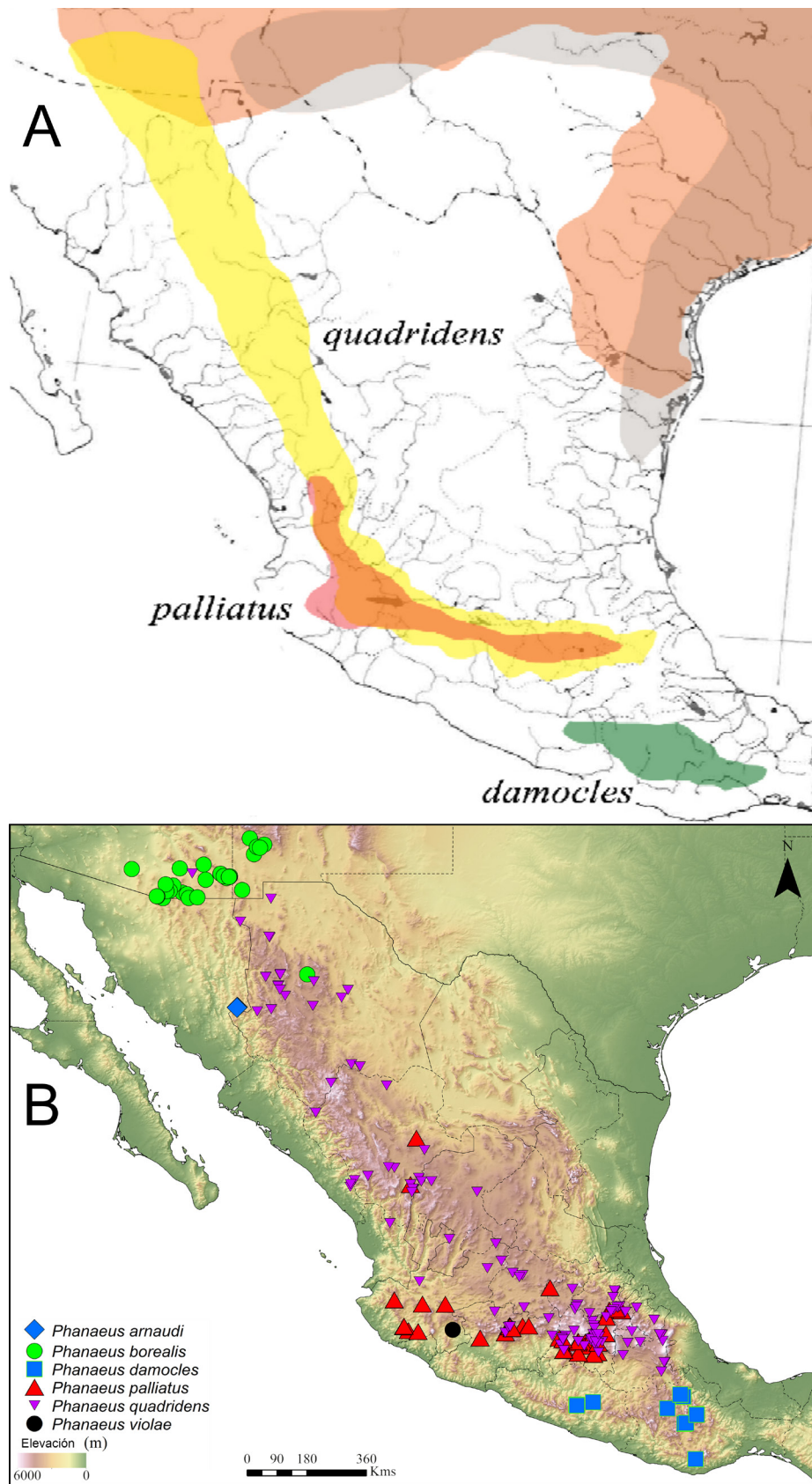


Figura 10. Distribución del grupo de especies *P. quadridens* de acuerdo con Edmonds y Zidek (2012). Distribución actualizada del grupo *P. quadridens*. En años recientes, una especie fue resucitada (*P. borealis*) y dos más fueron descritas (*P. arnaudi* y *P. violae*).

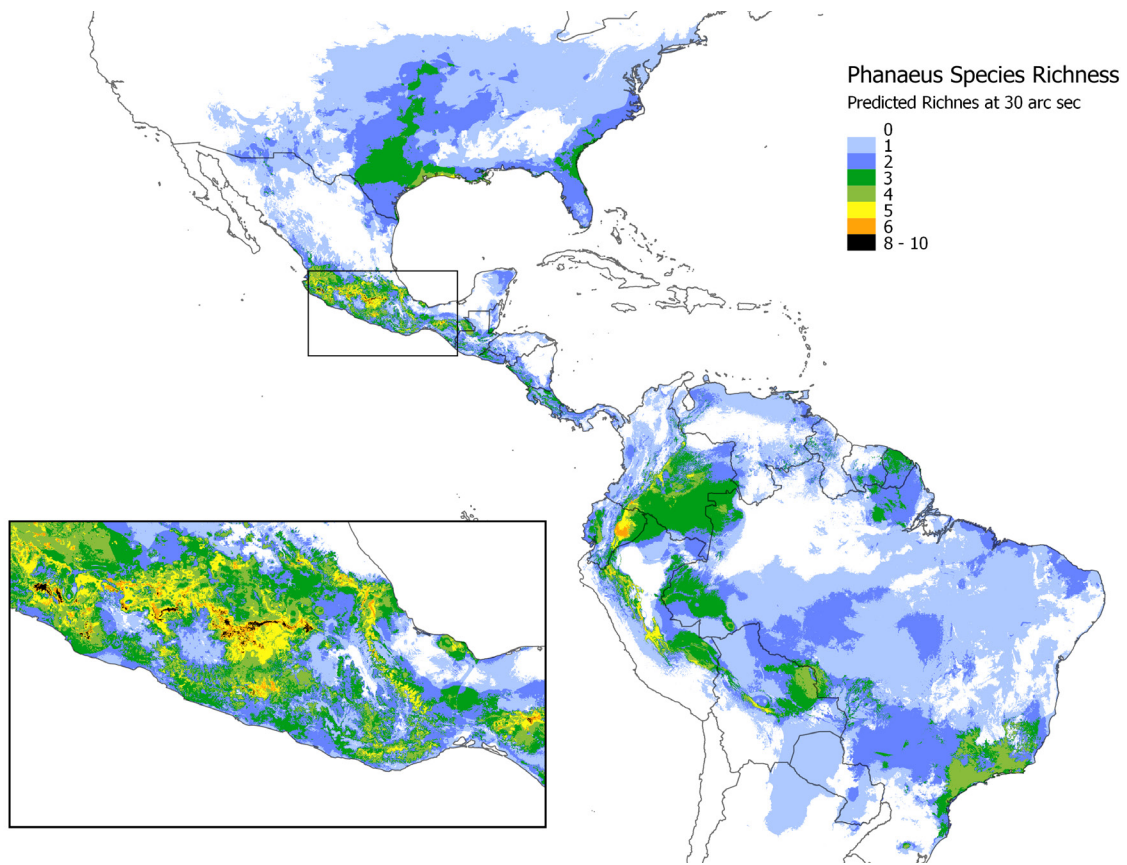


Figura 11. Distribución de *Phanaeus* en el continente americano de acuerdo con Lizardo *et al.* (2022). Se muestra el principal centro de riqueza de especies: el Eje Neovolcánico Transversal en México.