

SONDEO BIÓTICO E INVENTARIO DE LOS ESCARABAJOS DINASTINOS DE MESOAMÉRICA, NORTEAMÉRICA Y LAS ANTILLAS: UN PROYECTO MULTINACIONAL A LARGO PLAZO

R. D. Cave¹ y B. C. Ratcliffe²

1 UNIVERSITY OF FLORIDA, INDIAN RIVER RESEARCH AND EDUCATION CENTER, 2199 S. ROCK ROAD, FT. PIERCE, FL, 34945, U.S.A. RDCAVE@UFL.EDU

2 SYSTEMATICS RESEARCH COLLECTIONS, UNIVERSITY OF NEBRASKA STATE MUSEUM, W436 NEBRASKA HALL LINCOLN, NE 68588-0514, U.S.A. BRATCLIFFEI@UNL.EDU

*Los insectos no heredaron la Tierra. Ya son los dueños.
Pues debemos hacer la paz con los dueños.*
Thomas Eisner (1989)

Abstract. A Biotic Survey and Inventory of the Dynastine Scarab Beetles of Mesoamerica, North America, and the West Indies: a Long-term, Multi-country Project. Our long-term, multi-country inventory explores the diversity of the subfamily Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in a megadiverse region seriously imperiled by deforestation, invasive species, and urbanization.

The project's objectives are (1) study and document the diversity, spatial and temporal distributions, and ecological preferences of dynastines north of South America, and clarify the nomenclature of the genera and species; (2) disseminate knowledge to the scientific community, students, and public through monographs and an electronic database; (3) train students, parataxonomists, and collection

curators on taxonomy, biology, and identification of dynastines, and collection management; (4) develop synoptic collections of dynastines; and (5) provide educational opportunities for students and other groups not represented in science in the study area. Broad impacts encompass discovery, solidifying alliances for exploring biodiversity, enhancing investigative infrastructure by developing and disseminating databases, training students and technicians, increasing the ability to monitor habitats by using taxonomic knowledge, and establishing authoritatively identified collections.

Key words: Dynastinae, biotic survey, inventory, Mesoamerica, scarab beetles.

INTRODUCCIÓN

La subfamilia Dynastinae (Fig. 1) es una de las más conspicuas de Scarabaeidae (JAMESON & RATCLIFFE, 2002), y se encuentra en todas las regiones biogeográficas. Es monofilética (BROWNE & SCHOLTZ, 1999) y se conocen 1.500 especies, aunque la fauna mundial tal vez alcanza las 2.000 (ENDRÖDI, 1985). La mayoría de las especies se encuentran en la región Neotropical. En el Nuevo Mundo, hay 87 géneros y 900 especies. Los dinastinos adultos son escarabajos pequeños (4 mm) hasta muy grandes (160 mm). Se les denomina vulgarmente “escarabajos rinocerontes” o “hércules”



Figura 1. Las formas y tamaños de Dynastinae. Fotografía por M.L. Jameson.

debido a que los machos de algunas especies poseen cuernos extravagantes y grandes en la cabeza o tórax. Los adultos de casi todas las especies son nocturnas o crepusculares y se alimentan de frutos podridos, exudados de los troncos de árboles y raíces. Algunos son polinizadores de palmeras y especies de Araceae (BEACH 1982, 1984; YOUNG, 1986; GOTTSBERGER, 1989; GOTTESBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, 1991). Las larvas son principalmente saprófagas o fitófagas y viven en el suelo o en troncos podridos donde son importantes en el reciclaje de nutrientes. Los estados inmaduros y el ciclo de vida de la mayoría de las especies son desconocidos. Las larvas usualmente tardan 1-3 años en desarrollarse y los adultos viven varias semanas. Las larvas y los adultos de *Strategus*, *Tomarus*, *Ancognatha* y *Cyclocephala* se consideran plagas agrícolas cuando alcanzan niveles poblacionales elevados en cultivos y jardines.

OBJETIVOS DEL PROYECTO

Este proyecto de investigación pretende documentar la subfamilia Dynastinae en Mesoamérica, Norte América y las Antillas. Las primeras dos fases de este proyecto están finalizadas y publicadas en dos monografías: “The Dynastine Scarab Beetles of Costa Rica and Panama” (RATCLIFFE, 2003) y “The Dynastine Scarab Beetles of Honduras, Nicaragua, and El Salvador” (RATCLIFFE & CAVE, 2006). La tercera fase, en colaboración con colegas en México y Guatemala, completará el proyecto en Mesoamérica y estudiará los Dynastinae de México, Guatemala y Belice. La cuarta fase cubrirá la fauna de las Antillas y la quinta tratará la fauna de los Estados Unidos de América y Canadá (Fig. 2).

Nuestros objetivos son:

1. Estudiar la biodiversidad de los dinastinos en Mesoamérica, Norte América y las Antillas. Hacemos un sondeo de los especímenes de los dinastinos que existen en las colecciones de investigación sistemática en el área de estudio con el propósito de recopilar los datos de distribución espacial y temporal y datos biológicos y de hábitat, según la información de las etiquetas asociadas con los especímenes. También recolectamos en el área de



Figura 2. Mapa del área de estudio indicando las fases del proyecto del inventario de los dynástinos.

estudio, utilizando un programa diseñado para proveer una cobertura geográfica razonablemente completa y que tome en cuenta la variación en estacionalidad de la actividad de los dynástinos adultos.

2. Diseminar datos de la biodiversidad de escarabajos dynástinos a la comunidad científica, estudiantes y al resto de la sociedad por medio de una serie de monografías y una base de datos electrónica.
3. Entrenar estudiantes graduados, parataxónomos, encargados de colecciones y estudiantes universitarios en el área de estudio, sobre Dynastinae, cuidado y manejo de colecciones, desarrollo de bases de datos, taxonomía, biodiversidad y conservación.
4. Hacer colecciones de especímenes de Dynastinae identificados por expertos (y, por extensión, otros especímenes de Scarabaeidae) y crear bases de datos asociadas en todos los países del área de estudio. Colecciones de comparación son depositadas en todas las instituciones nacionales colaboradoras.
5. Presentar oportunidades educativas a estudiantes de escuelas primarias y secundarias, y otros grupos no representados en ciencia en el área de estudio, por medio de actividades que tratan la importan-

cia de la biodiversidad y el entendimiento de la ciencia.

El proyecto descubre y documenta la diversidad de especies de los escarabajos dynástinos, sus distribuciones espaciales y temporales y sus preferencias de hábitat, y hace esta información disponible para los estudios en biodiversidad, ecología, biogeografía, conservación y agricultura. Los resultados tienen aplicaciones en la conservación, educación, ecoturismo, manejo de plagas y seguimiento de hábitats. La escala geográfica del proyecto, aunque geopolítica, mantiene un enfoque natural y biológico.

ANTECEDENTES

La primera iniciativa de crear un manual para la identificación de los Scarabaeidae mesoamericanos fue escrito por BATES (1888) en la serie *Biologia Centrali-Americana*. ENDRÖDI (1985) produjo un manual para la identificación de la fauna mundial de Dynastinae. Esta obra fue una versión condensada en inglés de las 22 publicaciones en alemán sobre la subfamilia (ENDRÖDI, 1966-1978). El propósito del manual fue servir como una guía de identificación en vez de una monografía, puesto que no dió descripciones ni sinonimías, distribuciones temporales ni espaciales, datos biológicos ni asociaciones con hábitats. Se han descrito muchas nuevas especies desde 1985 (un 43% de las descripciones de especies de dynástinos son posteriores a dicha fecha), por lo tanto, las claves del manual de Endrödi no son útiles en la actualidad. Además de los trabajos de Endrödi, esta fauna de ha sido revisada en varias partes del Viejo Mundo (ARROW, 1925; FERREIRA, 1965; DECHAMBRE, 1986; NAKAMURA, 1974). Sin embargo, la fauna tropical del Nuevo Mundo (donde los dynástinos son más diversos) ha sido poco estudiada. PAULIAN (1947) revisó los Scarabaeoidea de las Antillas Francesas, pero ninguna otra región del neotrópico ha tenido, hasta el inicio de este proyecto, una sinopsis de esta entomofauna.

Mesoamérica, Norte América y las Antillas tienen una fauna muy diversa, y un entendimiento claro de la taxonomía de esta biodiversidad es esencial para estudios sistemáticos y ecológicos, monitoreo



de hábitats y esfuerzos de conservación. El área de estudio contiene seis de las ocho tribus de Dynastinae (Cuadro 1) en el mundo y 50 (60%) de los 83 géneros. Mesoamérica es uno de los 25 “puntos calientes” de biodiversidad (Biodiversity Hotspots) donde concentraciones excepcionales de fauna y flora están sufriendo una rápida pérdida de hábitat (MITTERMEIER *et al.*, 1999a; MYERS *et al.*, 2000). Estas 25 áreas (incluso el área mesoamericana) cubren solamente 1.4% de la superficie terrestre de la Tierra, pero contienen únicos hábitats remanentes para el 44% de las especies de plantas vasculares de la Tierra, el 35% de las especies vertebradas y, por extensión, cantidades significativas de insectos, también (MYERS *et al.*, 2000). Nuestros descubrimientos de nuevas especies de dinastinos en Mesoamérica fortalecen esta observación.

MATERIAL Y MÉTODOS

INVESTIGACIÓN BASADA EN COLECCIONES. La mayoría de los países en el área de estudio mantienen colecciones importantes (Cuadro 2) de su biota, y estas colecciones forman el núcleo de los datos taxonómicos y corológicos para el proyecto. Se realizan visitas a todas las colecciones principales que albergan material del área de estudio y se identifican todos los especímenes. Los datos son registrados en una base de datos electrónica para que la información asociada a especímenes pueda ser fácilmente accesible para estudios futuros. Se utiliza una base de datos con el formato llamado Mantis, diseñado por P. Nasrecki, que usa FileMaker Pro, un

programa de software de acceso libre a Internet. Se registran todos los sitios muestreados con georeferencia completa usando la tecnología de GPS para facilitar mapeo y aplicaciones de GIS. Los datos de especímenes están disponibles en Internet.

INVESTIGACIÓN EN EL CAMPO. El área de estudio es una región compleja donde faunas de la región Neártica de Norte América y de la región Neotropical de Centro y Sur América se solapan (RYAN, 1963). La diversidad de insectos de esta área es especialmente rica debido a la influencia de la topografía, a la presencia de islas oceánicas aisladas en el Caribe, y de microclimas múltiples debido a la elevación, exposición o patrones climáticos. En México, por ejemplo, la entomofauna de las montañas altas (>2000 msnm) en la Zona Mexicana de Transición norte del Istmo de Tehuantepec es más dispar de la fauna de las tierras bajas que en otras partes del mundo (HALFFTER, 1987). La topografía quebrada ha producido en la región especies únicas, resultando en los niveles más altos de diversidad en el planeta y creando una fauna endémica a la Zona Mexicana de Transición (MITTERMEIER *et al.*, 1999b).

El área de estudio tiene 13 diferentes zonas de vida (HOLDRIDGE, 1967) ó 30 ecorregiones (DINERSTEIN *et al.* 1995). Se pone atención especial de recolecta en las áreas de bosques montanos de niebla porque tienen mayor riqueza de especies endémicas que los bosques en tierras bajas (JANZEN, 1973; STOUT & VANDERMEER, 1975; ANDERSON & ASHE, 2000; HALL, 2005; RATCLIFFE & CAVE, 2006), y porque son uno

Cuadro 1. Resumen de las tribus de Dynastinae en Mesoamérica, Norte América y las Antillas.

TRIBU	No. de géneros del mundo	No. de géneros en el área de estudio	Géneros comunes
Cyclocephalini	15	7	<i>Aspidolea, Cyclocephala, Dyscinetus</i>
Pentodontini	75	14	<i>Orizabus, Oxygrylius, Tomarus</i>
Oryctini	31	13	<i>Heterogomphus, Strategus, Xyloryctes</i>
Phileurini	35	9	<i>Hemiphileurus, Phileurus</i>
Agaocephalini	11	4	<i>Aegopsis, Spodistes</i>
Dynastini	10	3	<i>Dynastes, Golofa, Megasoma</i>

Cuadro 2. Principales colecciones institucionales de Norte América, Mesoamérica, y las Antillas que hospedan escarabajos Dynastinae del área de estudio. El acrónimo de cada colección se toma de Evenhuis y Samuelson (2006).

Nombre	Acrónimo	Ciudad
CANADÁ		
Canadian Museum of Nature	CMNC	Gatineau
Canadian National Collection	CNCI	Ottawa
ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA		
United States National Museum	USNM)	Washington, D.C.
University of Nebraska State Museum	UNSM	Lincoln, Nebraska
Florida State Collection of Arthropods	FSCA	Gainesville, Florida
Museum of Comparative Zoology	MCZC	Cambridge, Massachusetts
Carnegie Museum of Natural History	CMNH	Pittsburgh, Pennsylvania
Texas A&M University	TAMU	College Station, Texas
Los Angeles County Museum of Natural History	LACM	Los Angeles, California
San Diego Museum of Natural History	SDMC	San Diego, California
California Academy of Sciences	CASC	San Francisco, California
University of California-Berkeley	UCBC	Berkeley, California
University of California-Davis	UCDC	Davis, California
California State Collection of Arthropods	CDFA	Sacramento, California
University of Arizona	UAIC	Tucson, Arizona
MÉXICO		
Instituto de Ecología	IEXA	Xalapa
Universidad de Guadalajara	CZUG	Guadalajara
Colección Nacional de Insectos - Universidad Nacional Autónoma de México	UNAM	Ciudad de México
GUATEMALA		
Universidad del Valle	UVGC	Ciudad de Guatemala
HONDURAS		
Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano	EAPZ	El Zamorano
Escuela Nacional de Ciencias Forestales	CEEF	Siguatepeque
EL SALVADOR		
Museo de Historia Natural de El Salvador	MHNE	San Salvador
NICARAGUA		
Museo Entomológico	JMMC	León
Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua	UNAN	León
Centro Nacional de Diagnóstico Fitosanitario	CNDF	Managua
COSTA RICA		
Instituto Nacional de Biodiversidad	INBC	Santo Domingo de Heredia
Museo de Insectos Universidad de Costa Rica	MIUCR	San José
PANAMÁ		
Smithsonian Tropical Research	STRI	Panamá
Universidad de Panamá	MIUP	Panamá
CUBA		
Museo Nacional de Historia Natural	MNHC	La Habana
Academia de Ciencias de Cuba	IZAC	La Habana
REPÚBLICA DOMINICANA		
Museo Nacional de Historia Natural	MNHD	Santo Domingo
PUERTO RICO		
Universidad de Puerto Rico-Río Piedras	UPRC	Río Piedras
Museo de Entomología y Biodiversidad Tropical - Estación Experimental Mayagüez	MEBT	Río Piedras
Universidad de Puerto Rico- Mayagüez	UPRM	Mayagüez
JAMAICA		
Natural History Museum of the Institute of Jamaica	IJSM	Kingston
GADELOUPE		
Institut de Recherches Entomologique de la Caribe	IREC	Pointe-a-Pitre



de los tipos de bosque más amenazados (CONSERVATION INTERNATIONAL, 2006; UNEP WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE, 2006). La recolecta en el campo suplementa los datos de los museos, permite establecer colecciones de tejidos, definir mejor la distribución temporal y geográfica de especies, y aporta información sobre la biología de las especies, comportamiento y hábitats asociados. Muchas especies de Dynastinae son atraídas por las luces eléctricas, por lo que usar lámparas de mercurio de vapor y luces ultravioletas es nuestro principal método de trapeo para determinar diversidad y abundancia de especies en un área.

ENTRENAMIENTO DE ESTUDIANTES. Nuestros estudiantes aprenden entomología, biosistemática, la ética de un científico profesional y la metodología de monografía, trabajo en campo e investigación basada en colecciones. Este entrenamiento es facilitado a través de seminarios, cursos universitarios e interacciones con otros científicos. Estos elementos combinados proveen a los estudiantes de las destrezas necesarias para contribuir a las disciplinas de sistemática entomológica, biología de invertebrados, conservación y estudios en museos. El entrenamiento de estudiantes en los protocolos para mantener colecciones en museos (organización, manejo de base de datos, protección de especímenes tipo, e identificaciones) es un componente esencial en la investigación de sistemática y biodiversidad. Las interacciones con colegas extranjeros son enfatizadas como una manera de promover desarrollo profesional y colaboración internacional.

MONOGRAFÍAS. La publicación de cada monografía en el *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* concluye cada fase del proyecto. En cada monografía hay una breve introducción de los países involucrados, con una descripción de clima, topografía, vegetación, conservación la biología y distribución de los dinastinos. Se caracteriza y discute cada tribu y género, y se dan claves dicotómicas (en inglés y español) para la tribus, los géneros y las especies. La discusión de cada especie incluye listados sinónimos, descripciones del adulto de cada sexo, diagnosis, estacionalidad, distribución geográfica, e información de hábitat, ecología, estados inmaduros

y biología cuando sea conocida. La bibliografía contiene todas las referencias que pertenecen a Dynastinae en el área de estudio. Las ilustraciones consisten de fotografías de hábitats, dibujos (p.e. de genitales, necesarias para la identificación de especies) e imágenes digitales. Se proporcionan mapas de distribución y elevación. Estos estudios proporcionan una base taxonómica sólida para estudios futuros de biogeografía, filogenia, relaciones ecológicas y conservación de áreas silvestres.

SIGNIFICANCIA E IMPACTO

Las monografías taxonómicas son los pilares fundamentales de la biología comparativa. Caracterizaciones comprensivas y precisas de las especies de Dynastinae, sus distribuciones (geográfica, altitudinal, temporal), e información biológica son las contribuciones principales a la biosistemática. La recolección adicional de especímenes y el análisis de cada especie en esta investigación revelan nuevas especies, clarifican el estado de otras y proveerán nuevas claves y una base de datos extensiva para estudios subsecuentes de filogenia y biogeografía. Con la excepción de aquellas obras anteriores que tratan la fauna de las Antillas (CHAPIN, 1932; CHALUMEAU, 1983), y las nuevas obras que tratan la fauna de Costa Rica y Panamá (RATCLIFFE, 2003) y Honduras, Nicaragua y El Salvador (RATCLIFFE & CAVE, 2006), es muy difícil hasta el momento identificar y analizar los dinastinos de la mayoría de los países del Nuevo Mundo.

Sabemos bien los problemas que representa mantener colecciones entomológicas en los trópicos húmedos por lo que consideramos necesario que el proyecto repercuta en las colecciones a través de suministros de equipo, manejo de base de datos, identificaciones, entrenamiento de estudiantes locales y oportunidades de investigación colaborativa.

Estamos en el punto crítico de catalogar y entender la biota tropical de la Tierra y nos encontramos en la posición no envidiable de no tener suficientes taxónomos entrenados en los países en desarrollo o en Canadá y los Estados Unidos de América para atender el problema. La capacitación de futuros taxónomos, responsables de colecciones y parataxónomos, especialmente en los países en desarrollo, es

crítica para completar nuestro conocimiento y preservar las plantas y animales necesarios para nuestra propia supervivencia. Por este motivo, realizamos también talleres y cursos de entrenamiento para encargados de colecciones en el área de estudio y donde se tratan temas de biología de insectos, métodos de recolección, normas y técnicas de conservación de colecciones, equipo y suministros, y manejo de base de datos. Informar a los maestros, estudiantes de escuelas primarias y secundarias, y otros grupos menos representados en ciencia es importante para el éxito de nuestro trabajo y representa una valiosa contribución. El público en general no entiende la importancia de los insectos para el bienestar de los ecosistemas o para sus propias vidas. La educación de la sociedad sobre la entomofauna no se realiza adecuadamente en escuelas, museos ni parques zoológicos generando desinterés o incluso entomofobia. Se requiere educación pública para formar una generación nueva de administradores, estudiantes preparados, y ciudadanos interesados (PFIRMAN & AC-ERE, 2003). Los escarabajos dinastinos son herramientas educativas magníficas. No solamente viven bastante tiempo y son manejados fácilmente, también presentan un comportamiento dócil. El contraste entre su tamaño y forma conspicua y su hábito inofensivo es rápidamente detectado por las personas que los encuentran por la primera vez (tanto si se usan especímenes vivos o preservados) en nuestras presentaciones en los Estados Unidos de América o en Latina América. Para que las reservas en los trópicos y su biota sean verdaderamente conservadas, deberán ser aceptadas y valoradas por los pobladores locales, y estas actividades ayudan a cumplir esta ética moral.

RONQUIST & GÄRDENFORS (2003) notaron que la restricción geográfica de sondeos en áreas limitadas fortalecen los inventarios nacionales y proveen a la sociedad de herramientas de información básica sobre la distribución y biología de especies. Nuestro proyecto ampliará la base del conocimiento para la identificación y monitoreo de la biodiversidad, proveerá una fuente de información para pedagógicos y significativamente aumentará la conciencia pública de la biodiversidad local y su conservación. El primer objetivo global de Systematics Agenda 2000 es descubrir, describir y clasificar las especies

del mundo (SYSTEMATICS AGENDA 2000, 1994). Este proyecto es una de nuestras contribuciones para alcanzar esa meta.

AGRADECIMIENTOS

Las primeras dos fases de este proyecto fueron apoyados económicamente por el programa Biotic Surveys and Inventory de la National Science Foundation a B.C. Ratcliffe (DEB 9200760) y a B.C. Ratcliffe y R.D. Cave (DEB 9870202). La Universidad de Nebraska, State Museum, la Escuela Agrícola Panamericana y la University of Florida por proporcionar apoyo financiero adicional para nuestro trabajo. Agradecemos a Mary Liz Jameson (University of Nebraska) por la Figura 1 y a ella, Abelino Pitty y Alonso Suazo por sus comentarios críticos sobre el manuscrito. También damos gracias a Angie Fox (Ilustrador Científico, University of Nebraska State Museum) por la Figura 2 y por digitalizar las imágenes.

LITERATURA CITADA

- ANDERSON, R. S. & J. S. ASHE. 2000. Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera; Staphylinidae, Curculionidae). *Biodiversity and Conservation* 9: 617-653.
- ANÓNIMO. 1995. *Taxonomic experts, systematic monographs. Report of a panel-workshop on practices and directions in monographic research, 29-30 November 1994*. Systematic Biology Program, National Science Foundation, U.S.A. 16 pp.
- ARROW, G. J. 1925. *The Fauna of British India, Including Ceylon and Burma. Coleoptera Lamellicornia (Cetoniinae and Dynastinae)*. Taylor and Francis, London, U.K. 322 pp.
- BATES, H. W. 1888. Pectinicornia and Lamellicornia, Family Dynastidae. En: Godman, F. D. & O. Salvin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera*, vol. 2, pt. 2. Pp. 296-342.
- BEACH, J. H. 1982. Beetle pollination of *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae). *American Journal of Botany* 69: 1074-1081.



- BEACH, J. H. 1984. The reproductive biology of the peach or "pejibaye" palm (*Bactris gasipaes*) and a wild congener (*B. porschiana*) in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Principes* 28: 107-119.
- BROWNE, J. & C. H. SCHOTLZ. 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology* 24: 51-84.
- CHALUMEAU, F. 1983. *Les Coléoptères Scarabaeides des Petites Antilles (Guadeloupe à Martinique)*. Editions Lechevalier, Paris, Francia. 295 pp.
- CHAPIN, E. A. 1932. Revision of the pleurostict Scarabaeidae of Cuba and Isle of Pines. II. Rutelinae, Dynastinae, and Cetoniinae. *Annals of the Entomological Society of America* 25: 282-314.
- DECHAMBRE, R.-P. 1986. Insectes coléoptères Dynastidae. *Fauna de Madagascar* 65: 1-215.
- DINERSTEIN, E., D. M. OLSON, D. J. GRAHAM, A. L. WEBSTER, S. A. PRIM, M. P. BOOKBINDER & G. LEDEC. 1995. *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecosystems of Latin America and the Caribbean*. The World Bank and The World Wildlife Fund, Washington, D. C., U.S.A.
- ENDRÖDI, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia). I. Teil. *Entomologische Abhandlungen* 33: 1-460.
- ENDRÖDI, S. 1967. Ergänzungen zu meiner Monographie der Dynastinae: Cyclocephalini (Coleoptera). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 13: 83-91.
- ENDRÖDI, S. 1968. Neue Arten der Pentodontini (Col. Dynastinae). *Folia Entomologica Hungarica* 21: 161-177.
- ENDRÖDI, S. 1969. Monographie der Dynastinae 4. Tribus: Pentodontini (Coleoptera, Lamellicornia). *Entomologische Abhandlungen* 87: 1-145.
- ENDRÖDI, S. 1970. Monographie der Dynastinae (Coleoptera). 3. Tribus: Agaocephalini. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 16: 27-96.
- ENDRÖDI, S. 1971. Über neue und bekannte Dynastinen (Col., Melolonthidae). *Folia Entomologica Hungarica (N.S.)* 24: 179-183.
- ENDRÖDI, S. 1974. *Gibboryctes szelenyii* gen. sp. nov. (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae). *Folia Entomologica Hungarica (N.S.)* 27: 13-16.
- ENDRÖDI, S. 1976a. Monographie der Dynastinae (Coleoptera) 6. Tribus: Dynastini. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 22: 217-269.
- ENDRÖDI, S. 1976b. Monographie der Dynastinae 5. Tribus: Oryctini (die Arten von Amerika) (Coleoptera: Melolonthidae). *Folia Entomologica Hungarica (N.S.)* 29: 9-174.
- ENDRÖDI, S. 1977a. *Strategus waldenfelsi*, sp.n. (Coleoptera, Dynastinae). *Reichenbachia* 16: 335-336.
- ENDRÖDI, S. 1977b. Monographie der Dynastinae (Coleoptera) 6. Tribus Dynastini. II. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 23: 37-86.
- ENDRÖDI, S. 1977c. Monographie der Dynastinae 8. Tribus: Phileurini, amerikanische Arten I. (Coleoptera). *Folia Entomologica Hungarica* 30: 7-45.
- ENDRÖDI, S. 1978. Monographie der Dynastinae 8. Tribus: Phileurini, amerikanische Arten II. (Coleoptera). *Folia Entomologica Hungarica* 31: 85-164.
- ENDRÖDI, S. 1985. *The Dynastinae of the World*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, Alemania. 800 pp.
- EVENHUIS, N. L. & G. A. SAMUELSON. 2006. The Insect and Spider Collections of the World Website. <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/codens-r-us.html>. Consultado Agosto 2006.
- FERREIRA, M. C. 1965. Contribuição para o estudo dos dinastineos africanos. *Revista de Entomologica de Moçambique* 8: 2-348.
- GOTTSBERGER, G. 1989. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 167: 165-187.
- GOTTSBERGER, G. & I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER. 1991. Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastini) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Aracaceae). *Biotropica* 23: 23-28.
- HALFFTER, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- HALL, P.W. 2005. Montane speciation patterns in *Ithomiola* butterflies (Lepidoptera: Riodinidae):

- are they consistently moving up in the world? *Proceedings of the Royal Society (B)* 272: 2,457-2,466.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 pp.
- JAMESON, M. L. & B. C. RATCLIFFE. 2002. Series Scarabaeiformia Crowson 1960, Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802. En: R. H. Arnett, M. Thomas, P. E. Skelley & J. H. Frank (eds.), *American Beetles*, Volume 2. CRC Press, Boca Raton, FL, U.S.A. Pp. 1-5.
- JANZEN, D. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- MITTERMEIER, R. A., N. MYERS & C. G. MITTERMEIER (eds.). 1999a. *Hotspots. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. CEMEX, S. A., México, City, México. 431 pp.
- MITTERMEIER, R. A., J. D. NATIONS, W. R. KONSTANT, M. R. UMANA, J. A. TOSI, JR., T. S. B. AKRE, D. STOTZ, P. R. GIL, C. G. MITTERMEIER, A. ROBLES, C. SOZA, J. S. MAINERO, C. A. ECHEGARAY, P. K. OSORIO, E. M. ROMERO, H. B. DIAZ, R. B. MAST & B. K. GOETTSCH. 1999b. Mesoamerica. En: R. A. Mittermeier, N. Myers & G. Mittermeier (eds.), *Hotspots. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. CEMEX, México City, México. Pp. 87-107.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NAKAMURA, H. 1974. List of the subfamily Dynastinae (Scarabaeidae *s. lat.*) from Malaysia, Indonesia and Philippines. *Miscellaneous Publication of the Entomological Research Institute Yamanashi* 2: 1-6.
- PAULIAN, R. 1947. Scarabaeoidea. Coléoptères des Antilles (Volume 1). *Faune de l'Empire Français* 7: 17-84.
- PFIRMAN, S. & NATIONAL SCIENCE FOUNDATION ADVISORY COMMITTEE FOR ENVIRONMENTAL RESEARCH AND EDUCATION. 2003. *Complex Environmental Systems: Synthesis for Earth, Life and Society in the 21 st Century*. A report summarizing a 10-year outlook in environmental research and education for the National Science Foundation. 68 pp.
- RATCLIFFE, B. C. 1977. Curating systematic entomology collections in the humid tropics: an overview. *ASC Newsletter* 5: 29.
- RATCLIFFE, B. C. 1978. The Systematics Entomology Collections of Brazil's National Institute for Amazonian Research (INPA). *Bulletin of the Entomological Society of America* 24: 62.
- 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: 1-506.
- 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.
- RONQUIST, F. & U. GÄRDENFORS. 2003. Taxonomy and biodiversity inventories: time to deliver. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 269-270.
- RYAN, M. 1963. The biotic provinces of Central America. *Acta Zoológica Mexicana* 6: 1-54.
- STOUT, J. & J. VANDERMEER. 1975. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *American Naturalist* 109: 263-280.
- SYSTEMATICS AGENDA 2000. 1994. *Systematics Agenda 2000. Charting the Biosphere*. Technical Report. Systematics Agenda 2000, U.S.S. 34 pp.
- UNEP WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE. 2006. Tropical montane cloud forest. <http://www.unepwcmc.org/index.html?http://sea.unepwcmc.org/forest/cloudforest/index.cfm?/english/homepage.htm~main>. Consultado Marzo 2006.
- YOUNG, H. J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73: 931-944.