

**CONSIDERACIONES SOBRE LA CATEGORÍA TAXONÓMICA DE  
*MEGASOMA ELEPHAS OCCIDENTALIS*  
BOLIVAR Y PELTAÍN, JIMÉNEZ-ASÚA Y MARTÍNEZ, 1963  
(COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE; DYNASTINAE)**

**MIGUEL ÁNGEL MORÓN Y JOSÉ ANTONIO GÓMEZ-ANAYA**

Departamento de Entomología, Instituto de Ecología, A.C. Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México

Morón, M. A. y J. A. Gómez-Anaya. 2002. Consideraciones sobre la categoría taxonómica de *Megasoma elephas occidentalis* Bolívar y Peltaín, Jiménez-Asúa y Martínez, 1963 (Coleoptera: Melolonthidae; Dynastinae). *Folia Entomol. Mex.*, 41(3):299-319.

**RESUMEN.** Se presentan los resultados de estudios morfológicos, morfométricos y de distribución para confirmar la nueva categoría de *M. occidentalis* Bolívar *et al.*, como una especie diferente de *M. elephas* (Fabricius). Se incluye una relación detallada de la fenología y la distribución geográfica precisa de ambas especies.

**PALABRAS CLAVE:** Dynastini, *Megasoma*, Taxonomía, Morfometría, Distribución, América.

Morón, M. A. and J. A. Gómez-Anaya. 2002. Considerations about the taxonomic category of *Megasoma elephas occidentalis* Bolívar y Peltaín, Jiménez-Asúa and Martínez, 1963 (Coleoptera: Melolonthidae; Dynastinae). *Folia Entomol. Mex.*, 41(3):299-319.

**ABSTRACT.** Morphological, morphometrical and distributional studies that support a new status for *Megasoma occidentalis* Bolívar *et al.*, as a different species from *M. elephas* (Fabricius), are presented. Detailed information on the phenology and precise geographic distribution of both species is included.

**KEY WORDS:** Dynastini, *Megasoma*, Taxonomy, Morphometry, Distribution, Neotropics.

Los bosques tropicales establecidos en las partes bajas de la vertiente del Golfo de México, y sus equivalentes en la vertiente del océano Pacífico, presentan un gran número de especies de plantas y animales diferentes, pero también comparten cierta cantidad de entidades específicas. Las diferencias más obvias entre estas comunidades se pueden atribuir al hecho de que la vertiente del Golfo mantiene una mayor humedad a lo largo del año, mientras que en la mayor parte de la costa del Pacífico es notable un período seco más o menos amplio, debido a lo cual, la mayor

parte de las comunidades vegetales originales que allí predominan se han clasificado como caducifolias o subcaducifolias. Pero la historia biogeográfica de la Zona de Transición Mexicana añade otros fundamentos a estas diferencias, entre los que destacan una mayor antigüedad para muchos de los elementos de la vegetación establecidos en la costa del Pacífico, sobre todo al noroeste del estado de Guerrero (entre 5 y 1 millones de años), y una menor antigüedad para un buen número de elementos establecidos en la costa del Golfo, sobre todo al sureste del centro

del estado de Veracruz (menos de 1 millón de años). La mayoría de las especies vegetales que predominan en estos bosques tienen estrechas relaciones con la flora sudamericana, y se han propagado a través del puente centroamericano durante los últimos 5 millones de años (Rzedowski, 1978; 1996).

En un análisis preliminar de los endemismos de plantas, aves e insectos en el territorio nacional, Espinosa-Organista y colaboradores (2000) confirmaron que la provincia de la Costa del Pacífico se ubica en un clado diferente al de las provincias del Golfo de México, Chiapas y Soconusco, aunque todas están incluidas en el clado de la región neotropical.

Con frecuencia se ha considerado que las poblaciones de las especies de insectos que se distribuyen en las vertientes del Golfo de México y el Pacífico, representan subespecies adaptadas a las condiciones de humedad en cada una de ellas. Por ejemplo, los Lepidoptera Papilionidae, Papilioninae: *Protographium agesilaus neosilaus* (Hopffer) y *Mimoides ilus branchus* (Doubleday), están distribuidos en la planicie del Golfo de México situada al sur del Trópico de Cáncer, en la costa del Soconusco, Chiapas y en la Península de Yucatán; mientras que *Protographium agesilaus fortis* (Rothschild y Jordan) y *Mimoides ilus occidus* (Vázquez) habitan en la costa del Pacífico, entre Sinaloa y Oaxaca. En otro caso, los Papilionidae Dismorphiinae *Enantia mazai mazai* Llorente y *Lieinix nemesis atthis* (Doubleday) se encuentran en la vertiente sureste del Golfo de México y en el Soconusco; en tanto que *Enantia mazai diazi* Llorente y *Lieinix nemesis nayaritensis* Llorente solo habitan en la vertiente del Pacífico, entre Nayarit y Oaxaca (Llorente *et al.*, 1997).

También se ha considerado la existencia de especies de insectos con distribución vicariante entre el sureste (en las vertientes del Golfo de Mé-

xico ubicadas entre el Trópico de Cáncer y la Península de Yucatán, que con frecuencia se extienden hacia el Soconusco y por casi toda América Central hasta Colombia y Venezuela) y el noroeste (en las vertientes del Pacífico Mexicano ubicadas entre el Trópico de Cáncer y el Istmo de Tehuantepec). Como ejemplos podemos referirnos a los Homoptera Fulgoridae *Fulgora lanternaria* Linné y *Fulgora crocodilia* B. y B. (Braiловsky y Beutelspacher, 1978); a los Lepidoptera Papilionidae *Battus ingenuus* (Dyar) y *Battus eracon* (Godman y Salvin) (Llorente *et al.*, 1997); a los Lepidoptera Morphidae *Morpho luna* Butler y *Morpho polyphemus* Doubleday y Hewitson y los Lepidoptera Nymphalidae *Memphis proserpina* Salvin y *Memphis wellingi* Miller y Miller (De la Maza, 1987), pares de especies que cumplen en mayor o menor grado con este patrón de distribución vicariante en México.

La descripción original del gran dinastino *Scarabaeus elephas* Fabricius, 1775 se efectuó con un ejemplar referido para “Guinea”, cuyo paradero es desconocido (Endrödi, 1977: 48). Chevrolat (1843: 31) ignoró la creación del género *Megasoma* por Kirby (1825) y citó esta especie como *Dynastes elephas* con ejemplares de “Alvarado” y “San Blas”. Burmeister (1847: 275) la refirió de “México” como *Megalosoma elephas*. Gemminger y Harold (1869:1268) la citaron de “Guatemala” como *Megasoma elephas*. Bates (1889: 337) conservó el binomio, repitió todas las localidades anteriores y agregó “Mexico, Cordova (Sallé); British Honduras, Cayo (Blancaneaux); Guatemala, Champerico (Champion); Honduras, Ruatan Island (Gauger); Costa Rica (Van Patten); Panama, Bugaba, David (Champion)”.

Herrera (1922) atribuyó la especie a Gemminger, cuestionó una identificación de Eugenio Dugés publicada en el catálogo de Manuel Villada (1901) para una hembra de *M. elephas* referida

de "Cabo San Lucas, Baja California", puso en duda la procedencia del ejemplar citado por Bates de "San Blas", y revisó una pareja de Córdoba, Veracruz y un macho de "Quintana Roo, Yucatán". Endrödi (1941) repitió las localidades de Bates y agregó "Nicaragua, Managua Low", y "Venezuela". Blackwelder (1944) la incluyó en su listado con referencia a "Mexico, Br. Honduras, Guatemala, Honduras, Costa Rica, Panamá". Bolívar y colaboradores (1963) la consideraron como *Megasoma elephas elephas* (Fabricius) y comentaron que era conocida de Centroamérica, Venezuela y localidades mexicanas de la costa Atlántica, como "Alvarado, Córdoba, Atoyac y Presidio en Veracruz, Villahermosa, Tabasco, 40 km de Comitán y Finca El Verjel, Término de Motocintla, en Chiapas". Fischer (1968) la citó de "Venezuela, Yaracuy, Aroa". Hardy (1972) la refirió como *M. e. elephas* y agregó las localidades de Arriaga, Chiapas y "península de Yucatán". Endrödi (1977) la aceptó como subespecie nominotípica y la citó de "Ostmexiko, Brit. Honduras, Guatemala, Nicaragua, Kostarika, Panama, Venezuela". Lachaume (1985) conservó el trinomio y generalizó que se distribuye en "Mexique, Amérique Centrale, Venezuela". Morón y colaboradores (1997) conservaron los criterios precedentes sobre su rango taxonómico y anotaron algunas localidades inéditas en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Campeche, Yucatán, Chiapas y Quintana Roo.

Bolívar y colaboradores (1963) propusieron la subespecie *M. elephas occidentalis* con base en ejemplares de Coahuayana Michoacán, Colima, Puerto Vallarta Jalisco y Mazatlán Sinaloa, situadas en la planicie costera del Pacífico mexicano, cuyos adultos presentan diferencias en cuatro características morfológicas tradicionalmente empleadas para distinguir a las especies de ésta subfamilia. Fischer (1968) describió *Megasoma mexicanus* con ejemplares de Colima, argumentan-

do las mismas diferencias con respecto a los ejemplares de *M. elephas* colectados en las localidades de la vertiente del Golfo de México y América Central. La sinonimia de *M. mexicanus* con *M. e. occidentalis* fue evidente para Hardy (1972), y Endrödi (1977; 1985) y Lachaume (1985) la confirmaron, considerando que la población establecida en la vertiente noroeste del Pacífico mexicano era una subespecie de *M. elephas*, ampliamente distribuida entre el sureste de México, Centroamérica y Venezuela. Morón (1977) y Morón y colaboradores (1997) siguieron los criterios de Hardy y Endrödi, conservando el nivel taxonómico asignado a la población del Pacífico.

Tomando en cuenta todo lo anterior, los objetivos del presente artículo consisten en analizar los argumentos para considerar a *Megasoma occidentalis* Bolívar *et al.* como una especie diferente de *M. elephas* (Fabricius), y actualizar la distribución geográfica y ecológica de las dos especies en el continente americano.

## MATERIAL Y MÉTODOS

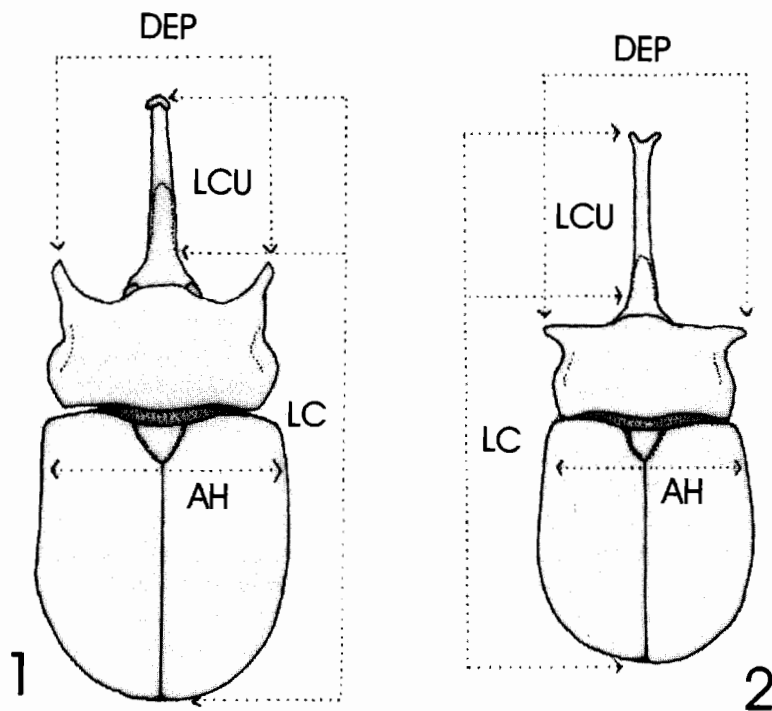
Para obtener datos sobre la distribución precisa de esta especie, se revisaron un total de 571 ejemplares: 180 machos y 226 hembras de *M. e. elephas*, y 103 machos y 62 hembras de *M. e. occidentalis* depositados en 14 colecciones: Escuela de Agricultura del Trópico Húmedo, Limón, Costa Rica (EARTH); Escuela Agrícola Panamericana El Zamorano, Honduras (EAPZ); Instituto de Biología, UNAM, ciudad de México (IBUNAM); Instituto de Ecología, Xalapa (IE-XA); Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica (INBio); Miguel A. Morón, Xalapa (MXAL); Museo Entomológico, León, Nicaragua (MELN); Museo de Historia Natural de la Ciudad de México (MHNCM); Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES); Luis C. Pardo-Locarno, Valle, Colombia (LCPL); Uni-

versidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, México (UAMX); Universidad Central de Venezuela, Maracay (UCVM); University of Nebraska State Museum, Lincoln (UNSM) y Universidad del Valle, Guatemala (UVGC).

Se revisaron y compararon las características de la morfología externa y de las partes genitales esclerosadas que se han empleado en la taxonomía alfa del género *Megasoma* (Endrödi, 1941; 1977; 1985; Hardy, 1972), como son: forma del ápice del cuerno cefálico de los machos, forma y orientación de las proyecciones antero-laterales del pronoto de los machos, densidad y longitud de la vestidura setífera de los élitros y la placa pigidial en los dos sexos, perfil distal y lateral de los parámetros, vestidura del ápice de los parámetros,

perfil lateral y proporciones de la pieza basal del genital masculino; agregando el perfil ventral de las placas genitales femeninas y la distribución de la vestidura setífera sobre ellas.

También se compararon las características de las larvas de tercer estadio de *M. e. elephas* y *M. e. occidentalis* (Morón, 1977; Morón y Ratcliffe, en prep.), como son: la anchura de la cápsula cefálica y su quetotaxia, la configuración de los elementos de la epifaringe, el número de denticillos estriduladores maxilares y de manchas sensoriales en el último antenómero, las características de los estigmas respiratorios, y la distribución, abundancia y tipo de vestidura setífera en las regiones dorsales de los segmentos abdominales y en el raster.



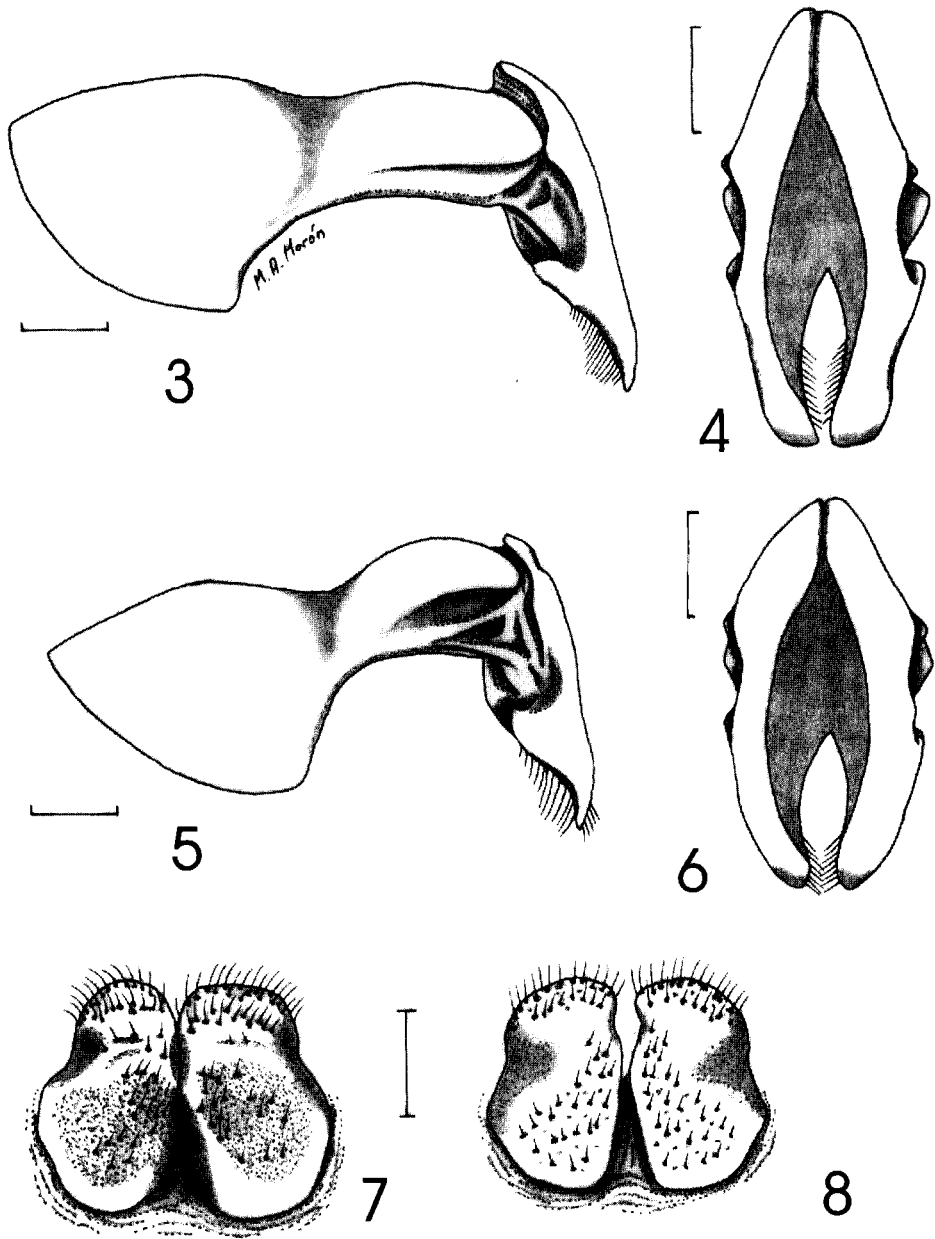
FIGURAS 1-2. Diagramas dorsales de machos de *Megasoma elephas* mostrando las medidas empleadas para el análisis morfométrico. 1) *M. e. elephas*. 2) *M. e. occidentalis*. Abreviaturas: AH = anchura humeral; DEP = distancia entre las puntas de las proyecciones antero-laterales del pronoto; LC = longitud del cuerpo; LCU = longitud del cuerno cefálico.

De 62 machos de *M. e. elephas* y 90 machos de *M. e. occidentalis* se obtuvieron las medidas de: longitud corporal, considerada desde el borde del clípeo hasta el borde de la placa pigidial (LC); anchura humeral, en línea recta a través de la base de los élitros (AH); longitud del cuerno cefálico, en línea recta desde el borde antero-dorsal del clípeo hasta el ápice (LCU); y la distancia en línea recta entre las puntas de las proyecciones antero-laterales del pronoto (DEP) (Figs. 1-2). En 50 machos de *M. e. elephas* y 70 machos de *M. e. occidentalis* también se registró la longitud máxima de la metatibia izquierda (LMT) y la distancia entre las dos puntas del ápice del cuerno cefálico (DPA). Como grupo "testigo" para la evaluación morfométrica de los dos grupos de *M. elephas* se utilizó una muestra de seis machos de *Megasoma gyas* Herbst procedentes de Ipatinga, Cataguases y Aguas Vermelhas en Minas Gerais, y de Sabara en Bahia, Brasil (MXAL) de los cuales se obtuvieron las medidas de las mismas estructuras para establecer las comparaciones necesarias. Estos datos fueron sometidos a tres clases de análisis: univariado, bivariado y multivariado, utilizando el programa STATISTICA versión 99.

**Análisis univariado.** Las medias y desviaciones estándar fueron calculadas para todas las variables. Se probó si cada una de ellas presentaba distribución normal o requería transformación. Debido a que no se encontraron desviaciones importantes a la normalidad no fue necesaria ninguna transformación. Se utilizó la prueba de Levene para corroborar el supuesto de homocedasticidad, de no cumplirse éste, se procedió a realizar sobre las variables una prueba no paramétrica de Kuskal-Wallis con el fin de corroborar diferencia en los resultados. Se probó la hipótesis nula de no diferencia entre los vectores de medias de las muestras de *M. e. elephas* y *M. e. occidentalis* mediante una prueba de Hotelling y se analizaron los resultados de las pruebas univariadas de *t*.

**Análisis bivariado.** Se examinaron las relaciones entre parejas de algunas variables con el fin de buscar diferencias en forma (proporciones entre variables) y tamaño (producto entre variables) morfológico entre las muestras, para lo cuál se aplicaron ANOVAs de una vía a las proporciones y productos para encontrar las diferencias. Por otro lado, se calcularon los coeficientes de correlación producto-momento de Pearson (*r*) entre las seis variables. Asimismo, se aplicó un análisis de regresión lineal simple por el método de mínimos cuadrados, en este caso para cada análisis las líneas de regresión fueron estimadas por separado para cada subespecie y se probaron para determinar si sus pendientes diferían significativamente de cero.

**Análisis multivariado.** Como técnica confirmatoria se utilizó un análisis discriminante (*AD*), que tiene como objetivo la separación de grupos que han sido establecidos *a priori*, donde para caracterizar cada grupo, el análisis obtiene las combinaciones lineales de variables (raíces) más apropiadas para diferenciar los grupos a separar. Una manera de hacerlo esta basada en las distancias de Mahalanobis, donde el vector de medias de las *m* muestras puede ser considerado como estimador del verdadero vector de medias de los grupos. Las distancias de Mahalanobis de los individuos al centro del grupo pueden ser calculadas entonces y cada individuo puede ser asignado al grupo mas cercano. El porcentaje correcto de asignación es un indicador claro de que tan bien están siendo separados los grupos utilizando las variables disponibles. El *AD* es una herramienta confirmatoria que maximiza las diferencias entre los grupos al mismo tiempo que minimiza las diferencias dentro de éstos. La inclusión de la muestra de *M. gyas* en este análisis permitió la generación de dos raíces para obtener una proyección en un plano bidimensional, pero las interpretaciones sobre *M. e. elephas* y *M. e. occi-*



FIGURAS 3-8. Estructuras genitales de *Megasoma elephas*. 3) Aspecto lateral de la cápsula genital masculina de *M. e. elephas*. 4) Aspecto distal de los parámetros de *M. e. elephas*. 5) Aspecto lateral de la cápsula genital masculina de *M. e. occidentalis*. 6) Aspecto distal de los parámetros de *M. e. occidentalis*. 7) Aspecto ventral de las placas genitales femeninas de *M. e. elephas*. 8) Aspecto ventral de las placas genitales femeninas de *M. e. occidentalis*. Líneas = 1 mm.

*dentalis* se basan solo en el análisis discriminante con dos muestras.

## RESULTADOS

**Análisis morfológico convencional.** En las series revisadas que representan una amplia gama de crecimiento alométrico, desde pequeños machos braquiceros con 50 mm de longitud corporal hasta grandes machos telóceros con 88 mm de longitud corporal, se observó una diferencia constante en la orientación de las proyecciones antero-laterales del pronoto: dirigidas en forma oblicua hacia los lados (Fig. 1) para la muestra de *M. e. elephas*; y dirigidas completamente hacia los lados (Fig. 2) para la muestra de *M. e. occidentalis*. La vestidura setífera de los élitros y la

placa pigidial en machos y hembras tiene diferente longitud: aprox. 300 $\mu$  en *M. e. elephas*; y aprox. 400  $\mu$  en *M. e. occidentalis*. El cuerno cefálico de los machos es proporcionalmente más largo y estrecho en *M. e. occidentalis*. Los parámetros de *M. e. elephas* son más estrechos en sus lados distales, con las porciones basales más largas y con menos sedas apicales (Figs. 3-4); en vista lateral el tectum de la pieza basal es más convexo y menos alargado en *M. e. occidentalis* (Figs. 5-6). Las placas genitales femeninas de las dos muestras son parecidas, pero las de *M. e. elephas* muestran la superficie central finamente punteada y granulosa, opaca; y las de *M. e. occidentalis* tienen marcado un seno en la mitad distal de cada borde mesial (Figs. 7-8).

### Cuadro 1

Medidas y desviación estándar de las medidas morfométricas de *M. e. elephas* (Mele) y *M. e. occidentalis* (Mocc). La última columna contiene las probabilidades de aceptar o rechazar la hipótesis nula de igualdad de varianzas mediante la prueba de Levene. LC, longitud del cuerpo; AH, ancho humeral; LMT, longitud de la metatibia; DEP, distancia entre puntas del pronoto; LCU, longitud del cuerno cefálico; DPA, distancia entre puntas del ápice del cuerno cefálico

Variable	Media Mele	Media Mocc	t	gl	p	N Mele	N Mocc	Des. Est. Mele	Des. Est. Mocc	p Levene
LC	77.69	67.02	8.69	151	<0.01	62	91	8.11	6.99	0.45
AH	39.31	32.52	10.00	159	<0.01	70	91	4.79	3.83	0.08
LMT	18.89	15.97	7.71	136	<0.01	47	91	2.79	1.66	0.00
DPA	36.78	33.74	3.22	151	<0.01	62	91	6.19	5.39	0.33
LCU	31.81	28.13	2.69	159	<0.01	70	91	9.18	8.11	0.24
DEP	6.42	5.06	5.33	127	<0.01	39	90	1.99	0.91	0.02

**Análisis morfométrico comparativo.** Los resultados del *análisis univariado* señalan que las medias de todas las variables fueron mayores en *M. elephas* (Cuadro 1). La prueba de Hotelling indicó que ambas muestras son significativamente diferentes ( $T^2 = 524.2$ ,  $F_{6,122} = 83.9$ ,  $p < 0.01$ ). Las pruebas univariadas de *t* mostraron que todas las variables son diferentes entre las muestras ( $p < 0.01$ ). En el caso de las variables

que no cumplieron con el supuesto de homocedasticidad, LMT y DEP, fueron evaluadas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, obteniéndose iguales resultados.

Los resultados del *análisis bivariado* indicaron que todas las correlaciones fueron significativas ( $p < 0.05$ ) y covariaron de manera positiva (Cuadro 2). Como una medida del tamaño del cuerpo de los ejemplares de *Megasoma* se obtuvieron

productos de LC x AH (largo por ancho) de ambas muestras y se aplicó a esta nueva variable una prueba de *t*. El resultado indicó (Fig. 9) que el tamaño de los ejemplares de *M. e. elephas* es notablemente mayor que el de *M. e. occidentalis* ( $t = 10.2$ ;  $gl = 151$ ;  $p < 0.01$ ). También es evidente que existe diferencia en la proporción que guardan las dimensiones AH / LC en cada subespecie; en *M. e. elephas* el ancho humeral es en promedio de 51 % del largo del cuerpo, mientras que en *M. e. occidentalis* es de 48 %. La proporción entre la longitud de la metatibia y la longitud del cuerpo (LMT / LC) no mostró diferencia significativa ( $t = 1.5$ ;  $gl = 128$ ;  $p = 0.14$ ); esta proporción, en promedio, es de 24.5 % para *M. e. elephas*, y de 23.8 % para *M. e. occidentalis*, lo cual significa que esta estructura tiene igual proporción para ambas muestras. Sin embargo, la variación de esta proporción es muy alta en *M. e. elephas* (rango: 19.4 a 39.3) lo cual incluye ejemplares cuya metatibia mide como mínimo el 19 % de la longitud corporal (Valladolid, Yucatán), mientras que en otros ejemplares mide hasta el 39% de la longitud corporal (Costa Rica).

**Cuadro 2**

Coefficientes de correlación de Pearson (*r*) entre las variables morfométricas

	LC	AH	LMT	DEP	LCU
LC	1				
AH	0.96	1			
LMT	0.76	0.82	1		
DEP	0.86	0.83	0.70	1	
LCU	0.86	0.83	0.70	0.89	1
DPA	0.23	0.33	0.56	0.24	0.21

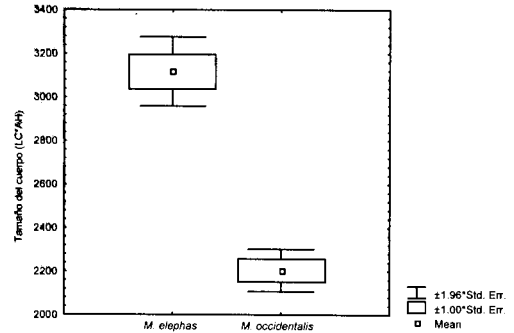


FIGURA 9. Comparación entre el tamaño de *M. e. elephas* y *M. e. occidentalis*.

Existe una diferencia significativa ( $t = -4.39$ ;  $gl = 151$ ;  $p < 0.01$ ) en la proporción DEP / LC (Fig. 10); la distancia entre las puntas de las proyecciones pronotales en *M. e. elephas* es en promedio del 47 % del tamaño corporal, mientras que en *M. e. occidentalis* es de un 50 %. La proporción entre la longitud del cuerno cefálico y la longitud del cuerpo (LC / LCU) mostró muy poca diferencia entre las subespecies ( $t = -0.005$ ;  $gl = 51$ ;  $p = 0.99$ ), y en promedio para ambas muestras la longitud del cuerno es equivalente a un 41% de la longitud corporal. La proporción AH / DEP (Fig. 11) mostró diferencia significativa ( $t = 6.25$ ;  $gl = 151$ ;  $p < 0.01$ ); en *M. e. elephas* la anchura humeral es poco mayor (110%) que la distancia entre las proyecciones pronotales, y en *M. e. occidentalis* es menor (97%).



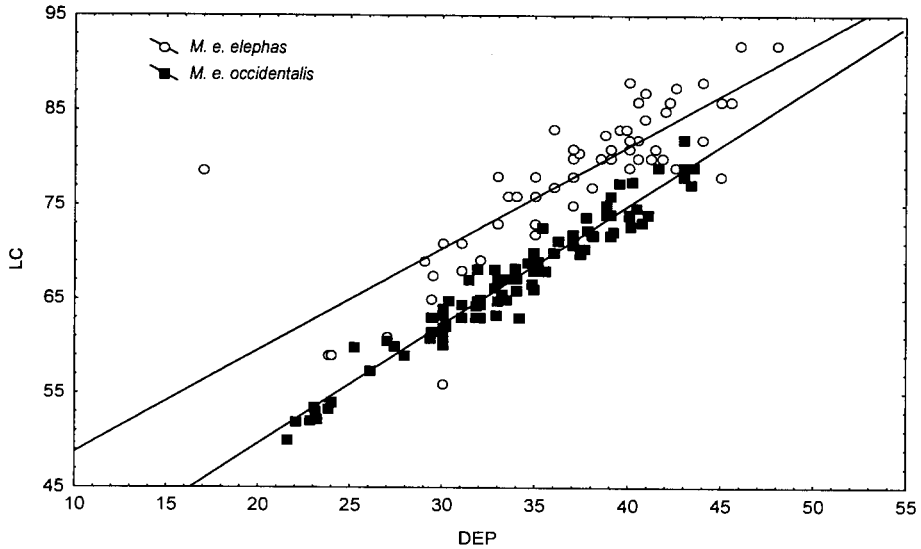


FIGURA 10. Relación entre la longitud del cuerpo (LC) y la distancia entre las puntas del pronoto (DEP). Las líneas son regresiones por mínimos cuadrados donde  $y = 37.9 + 1.08x + e, r^2 = 67.5, F_{1,60} = 127.9, p < 0.01$  (*M. e. elephas*);  $y = 24.36 + 1.26x + e, r^2 = 94.9, F_{1,89} = 1660.5, p < 0.01$  (*M. e. occidentalis*).

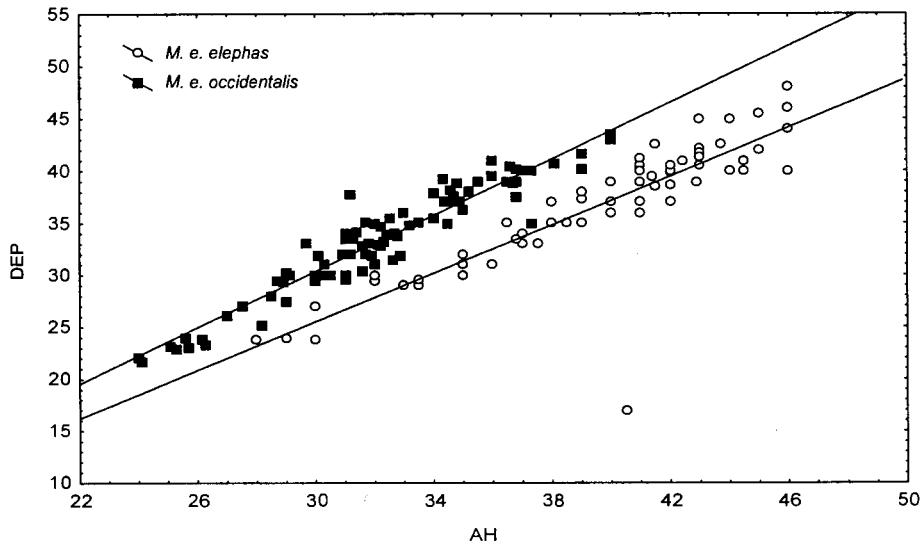


FIGURA 11. Relación entre la anchura humeral (AH) y la distancia entre las puntas del pronoto (DEP). Las líneas son regresiones por mínimos cuadrados donde  $y = -9.4 + 1.16x + e, r^2 = 73.6, F_{1,60} = 171.3, p < 0.01$  (*M. e. elephas*),  $y = 10.10 + 1.35x + e, r^2 = 91.7, F_{1,89} = 997.6, p < 0.01$  (*M. e. occidentalis*).

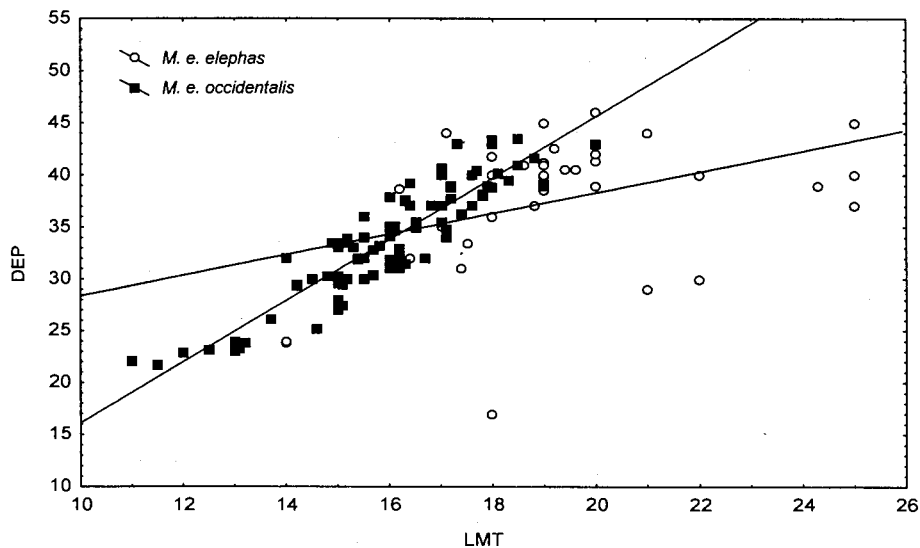


FIGURA 12. Relación entre la longitud de la metatibia (LMT) y la distancia entre las puntas del pronoto (DEP). Las líneas son regresiones por mínimos cuadrados donde  $y = 18.41 + 0.99 x + e$ ,  $r^2 = 17.2$ ,  $F_{1,37} = 7.64$ ,  $p < 0.01$  (*M. e. elephas*),  $y = -13.45 + 2.95 x + e$ ,  $r^2 = 82.8$ ,  $F_{1,89} = 435.9$ ,  $p < 0.01$  (*M. e. occidentalis*).

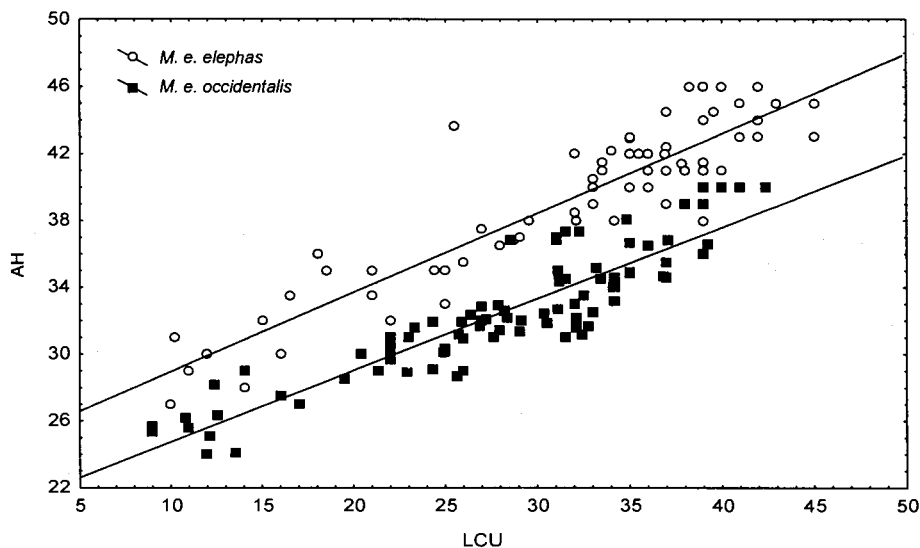


FIGURA 13. Relación entre la anchura humeral (AH) y la longitud del cuerno cefálico (LCU). Las líneas son regresiones por mínimos cuadrados donde  $y = 24.21 + 0.47 x + e$ ,  $r^2 = 82.4$ ,  $F_{1,68} = 324.1$ ,  $p < 0.01$  (*M. e. elephas*),  $y = 20.46 + 0.42 x + e$ ,  $r^2 = 82.3$ ,  $F_{1,89} = 419.1$ ,  $p < 0.01$  (*M. e. occidentalis*).

También hubo diferencia significativa ( $t=3.38$ ;  $gl=128$ ;  $p < 0.01$ ) en la proporción LMT / DEP, donde la longitud de la metatibia de *M. e. elephas* es, en promedio, el 53% de la distancia entre las proyecciones del pronoto, mientras que en *M. e. occidentalis* es de 48% (Fig. 12). Asimismo, la proporción LCU / DEP mostró diferencia significativa ( $t=2.21$ ;  $gl=151$ ;  $p < 0.05$ ), ya que la longitud del cuerno cefálico es, en promedio, el 88% de la distancia que existe entre las proyecciones del pronoto en *M. e. elephas*, mientras que es de 82% en *M. e. occidentalis*.

Se obtuvo diferencia en la proporción DPA / DEP ( $t=2.90$ ;  $gl=128$ ;  $p < 0.01$ ); la distancia entre las puntas del cuerno cefálico de *M. e. elephas* es el 18% de la distancia que hay entre las puntas de las proyecciones pronotales, mientras que es de 15% en *M. e. occidentalis*. Finalmente, la proporción LCU / AH también mostró diferencia significativa ( $t=-2.01$ ;  $gl=159$ ;  $p < 0.05$ ); en *M. e. elephas* la longitud del cuerno cefálico es, en promedio, el 79% de la anchura humeral, mientras que es de 85% en *M. e. occidentalis* (Fig. 13).

Con el análisis discriminante se obtuvieron dos raíces, ambas significativas ( $p < 0.05$ ). La primera explicó el 89.94% de la variación de los datos, y la segunda el 10.06%. La primera variable canónica (VC-1) está dominada por las variables longitud del cuerpo (LC), anchura humeral (AH), longitud del cuerno cefálico (LCU), y la distancia entre las puntas de las proyecciones pronotales (DEP); mientras que la segunda variable canónica (VC-2) está dominada por la distancia entre las puntas de las proyecciones pronotales (DEP) y la longitud del cuerno cefálico (LCU). Lo cual significa que estas cuatro variables son las más importantes para separar las dos muestras. Así, la longitud del cuerpo y la anchura humeral nos proporcionan una medida clara del tamaño de los ejemplares (Cuadro 3).

### Cuadro 3

Análisis canónico discriminante. Los grupos designados *a priori* son los que tradicionalmente se han manejado como las subespecies *M. e. elephas* y *M. e. occidentalis*. VC-1, primera variable canónica; VC-2, segunda variable canónica

	VC-1	VC-2
Correlación canónica	0.90	0.57
Eigenvalores	4.35	0.48
Proporción de la varianza	89.94	10.06
Proporción acumulada	89.94	100
Coeficientes canónicos		
LC	1.02	0.41
AH	1.86	-0.05
LMT	0.21	-0.28
DEP	-1.49	1.84
LCU	-1.35	-1.54
DPA	0.39	0.19

La distancia de Mahalanobis que se establece entre los centroides de los grupos fue de 19.17 lo cual los separa significativamente ( $F_{6,127} = 81.26$ ;  $p < 0.01$ ). La figura 14 muestra la proyección de los ejemplares de *Megasoma* en el plano generado por todas las variables. La pequeña muestra de *M. gyas* que fue incluida para forzar al análisis a generar dos raíces, al parecer se relaciona más con *M. e. elephas* en cuanto a las medidas utilizadas. Por otra parte, los porcentajes de asignación indican que ningún ejemplar de *M. e. occidentalis* fue asignado por el análisis al grupo de *M. e. elephas*, demostrando la existencia de este taxón como entidad discreta y bien definida por las variables utilizadas. Solo dos ejemplares de *M. e. elephas* resultaron mal asignados, debido a que presentan un tamaño muy pequeño, con escaso desarrollo de las estructuras ceratiformes.

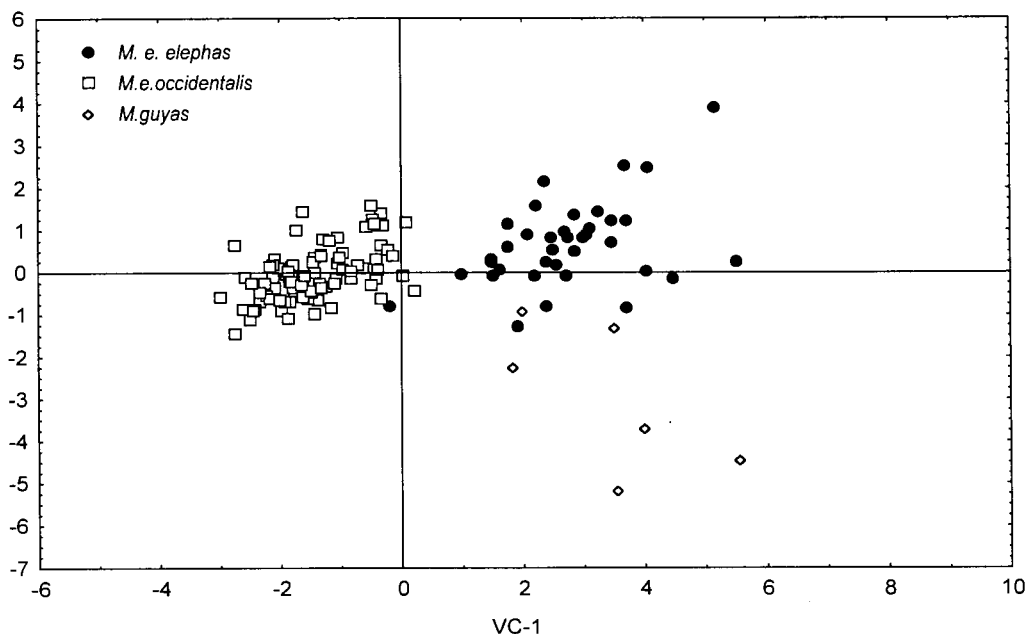


FIGURA 14. Proyección de los ejemplares de *Megasoma* en el plano de las dos variables canónicas definidas utilizando todas las medidas.

**Análisis morfológico comparativo entre larvas.** Las larvas de tercer estado de *M. e. occidentalis* presentaron diferencias en 10 de los 22 caracteres comparados (Cuadro 4). Varias de las diferencias más notables corresponden con caracteres comúnmente aceptados para la separación de especies en estado larvario como: la cantidad de sedas frontales; tipo de sedas en la parte dorsal de los segmentos abdominales; cantidad de sedas en el campus del raster.

#### ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA Y ECOLÓGICA.

***Megasoma e. elephas.*** Los datos de colecta de los ejemplares examinados indican que se distri-

buye en ambientes cálidos y muy cálidos, muy húmedos (Af, Am) y subhúmedos (Aw) con temperatura media anual mayor de 18° C (García, 1996), como los que se presentan en las provincias del Golfo de México, Yucatán, Petén, Chiapas y Soconusco (*sensu* Espinosa-Organista *et al.*, 2000), así como en casi todo lo largo de las vertientes del Caribe y el Pacífico en América Central, y en la vertiente del Caribe de Colombia y Venezuela (Fig. 14). En esta gran área se le ha encontrado en bosques tropicales perennifolios, subperennifolios, subcaducifolios y caducifolios, con diferentes estados de conservación, así como en plantaciones tropicales bajo sombra, ubicadas entre el nivel del mar y los 1,300 m de altitud.

**Cuadro 4**

Caracteres de las larvas de *Megasoma e. elephas* y *M. e. occidentalis*.

Caracteres	<i>M. e. elephas</i>	<i>M. e. occidentalis</i>
Anchura máxima cápsula cefálica (mm)	15.6 - 17.2	16
Sedas postero-frontales en cada lado	4	2
Sedas antero-frontales	70-80	4
Sedas ángulos antero-frontales en cada lado	6	1
Sedas dorso-epicraneales en cada lado	4	2
Sedas epicraneales en cada lado	45 - 60	50 - 60
Sedas clipeales en cada lado	2	1
Sedas labrales posteriores	10	5 - 6
Sedas chaetoparia derecha	92 - 120	52 - 55
Dexiotorma	ancha, angulosa	ancha, irregular, aguda
Laeotorma	larga, estrecha	larga, estrecha
Pternotorma	redondeado	redondeado
Nesium derecho	alargado, prominente	estrecho, anguloso
Sedas en acanthoparia	8 - 9	9
Dientecillos estriduladores maxilares	8	8
Areas sensoriales dorsales en antenas	8 - 10	8
Sedas dorso primer segmento abdominal	solo largas, finas	espiniformes con largas
Sedas dorso segundo segmento abdominal	espiniformes	espiniformes
Diámetro estigmas abdominales	progresivamente grandes	progresivamente grandes
Lóbulos de placa respiratoria	contiguos	contiguos
Forma de la bulla	vertical, redondeada	vertical, redondeada
Sedas en el campus	4 - 6	20 - 27

Resumiendo la fenología para todo el territorio que ocupa, es posible afirmar que los adultos están activos en todos los meses del año, aunque dependiendo de la latitud y de los regímenes de lluvia de cada región puede incrementarse su abundancia hacia los períodos de primavera, otoño o invierno (Cuadro 5). En Sudamérica es inte-

resante resaltar que el límite meridional de la distribución de esta especie coincide con el trazo de la Cordillera Oriental en Colombia y su extensión hacia la cordillera de Mérida en Venezuela. En condiciones de laboratorio requiere de dos a tres años para completar su ciclo vital (Morón y Deloya, 2001).

## Cuadro 5

Fenología de *Megasoma e. elephas* y *M. e. occidentalis*.

<i>M. e. elephas</i>	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Totales
MEXICO	2		1					2	10	38	29	27	109
GUATEMALA		1	1	1				1		31			35
HONDURAS	6	1	4	11	9	4	5	3	7	15	9	4	78
EL SALVADOR		1	1	2	8	1		1		2	2		18
NICARAGUA		2	2	1	1		1		4	5	2	6	24
COSTA RICA	2		1	1	1		5	1		9	5	1	25
PANAMA	2	1		8	21	8	5					2	47
VENEZUELA		3	2	2	14	11		3	2	2	3		42
COLOMBIA		4	2		1				3				10
totales por mes	12	13	14	26	55	24	16	11	26	102	50	40	378
<i>M. e. occidentalis</i>													
MEXICO	2	1						3	7	78	70	4	165

**Material examinado de *M. e. elephas*.** 173 machos y 222 hembras. **México:** *Campeche*, Champotón, Altamira de Sinaparo, 13-I-1975, 150 m, L. Castillo (2 ♀♀) (MXAL); *Chiapas*, Ocozocuaula, El Aguacero, 1-IX-1985, 800 m, D. Thomas (♂) (UNSM); Malpaso, IX-1967 (♂); Finca Guatimoc, 18-V, G. Halffter (♂); Palenque, 25-V, G. y V. Halffter (♀); Mapastepec, Acacoyahua, XI-1967, 70 m, J. Ballinas (3 ♂♂) (IBUNAM); Tuxtla Chico, X-1983, 170 m, J. Valenzuela (3 ♂♂); Boca del Chajul, X-1984, F. J. Villalobos y C. Deloya (2 ♂♂ 2 ♀♀) (IEXA, MHNCM); Tecpatan, Raudales de Malpaso, 28-XII-1969, 500 m, C. Beutelspacher (♀); Tuxtla Gutiérrez, Chorreadero, 1-VIII-1976, 536 m, C. Beutelspacher (2 ♀♀); *Oaxaca*, Matías Romero, 1-XI-1971, 93 m, A. Díaz (♀); San Juan Bautista Valle Nacional, Los Metates, 16-IX-1979, 800 m, L. González (♂); Jalapa del Marqués, 15-XII-1995, 650 m, J. Gaytán (♂) (IEXA). *Quintana*

*Roo*, Felipe Carrillo Puerto, 22-XII-1983, 30 m, O. Canul (3 ♂♂ 4 ♀♀) (MXAL); XII-1983, F. Camal (3 ♂♂ 7 ♀♀); X-1984 (2 ♂♂ 1 ♀); 2 km W Felipe Carrillo Puerto, 5- X-1981, O. Canul (2 ♂♂ 2 ♀♀); Pino Suárez, 29-III-1984, F. Camal (♂) (UAMX); 13-XI-1984, O. Canul (♂ 8 ♀♀); 10-XII-1984 (4 ♂♂ 6 ♀♀); Puerto Morelos, 15-XI-1984, 10 m, F. Camal (5 ♀♀) (MHNCM); Othon P. Blanco, Sac-Xan, 19-XI-1979, 100 m, M. A. Morón (♀); *Tabasco*, Balancan, 1-XI-1973, 50 m, S. Gómez (♂) (MXAL); *Veracruz*, Alvarado, 16-X, M. Contreras (♀) (MHNCM); Altotonga, Palma Sola, 10-IX-1988, 500 m, M. Favila (♂) (MXAL); Angel R. Cabada, Laguna Verde, 1-X-1981, 20 m, J. Martínez (♀) (IEXA); IX-1985, J. P. Beraud (♂) (JPBC); Catemaco, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, 23-X-1971, 300 m, M. A. Morón (♂); 8-IX-1975, R. Terrón (♀); 20-IX-1976 (♂); 22-X-1976 (♂ 2 ♀♀) (MXAL); 18-IX-1976, R. Terrón (♀); 23-

X-1976 (4 ♂♂ 8 ♀♀); 20-XI-1984 (♂); X-1984, M. L. Castillo (♀) (UAMX); 26-XI-1976, A. Ibarra (4♂♂ 4♀♀) (IBUNAM); Monte Pío, 20-XI-1976, 10 m, R. Terrón (♀); San Andrés Tuxtla, 20-XI-1976, 600 m, R. Terrón (♂); Santiago Tuxtla, Cerro El Vigía, 7-X-1967, 850 m, S. Zaragoza (♂) (MXAL); 1-XI-1982, N. Sánchez (♀); Catemaco, 10-XI-1999, C. Deloya (2♂♂); (IEXA); Los Tuxtlas, Sierra Santa Marta, X-1976, A. Ibarra (♀); Tapalapa, XI-1973, 450 m, A. Díaz (2♂♂ 7♀♀) (IBUNAM); Popoctépetl, X-1974, 500 m, A. Díaz (2♂♂ 4♀♀) (MHNCM); Yucatán, Valladolid, 2-XI-1974, 50 m, R. López (♂) (MXAL).

**Guatemala:** *Alta Verapaz*, Rubelsanto, 12-X-1978, H. Morales (2♀♀); *Izabal*, Santo Tomás de Castilla, III-1999, R. Cabrera (♀); S. E. Morales, Sierra Caral, Fca. La Firmeza, IV-1997, 1,000 m, J. Monzón (♀); X-2000, 500 m (12♂♂ 6♀♀); El Estor, X-1989, J. Monzón (♂); Río Dulce, Castillo San Felipe, 5-II-2000, 5 m, A. Navarro (♂); Livingston, Fca. Toquelá, cerca aldea Semox, 29-X-1990, E. Cano (♂♀); Morales, 29-X-1990, E. Cano (♂); *Santa Rosa*, km 119 a Chiquimulilla, 29-VIII-1998, J. Quiñonez (♀); Cuilapa, 21-X-1990, M. García (♂); Taxisco, 24-X-1990, G. Chinchilla (1♂ 2♀♀); Suchitepequez, Mazatenango, 5-X-1990, M. Fuent (♀); Fca. El Rosario, 31-X-1978, R. Boy (♀); San Antonio Suchitepequez, 13-X-1978, M. Rivera (♂) (UVGC).

**Honduras:** *Atlántida*, La Ceiba, 6-XI-1985, R. Castro (♀); 7.7 km S. La Ceiba camino a Yuruca, 24-I-2000, Cave, Cordero y Torres (♂); La Ceiba, Puente 2 Mopin, 22-XI-1987, B. Manuel (♀); La Ceiba, Colonia El Sauce, 3-III-1987, Y. Matuc (♂); La Ceiba, Colonia Judas, 18-XI-1990, N. Martínez (♂); La Ceiba, Colonia Naranjal, 1-X-1988, A. Orellana (♀); La Ceiba, Colonia Sauce, 25-VI-1985, J. Mencia (♀); La Ceiba, Barrio La Isla, 2-VII-1988, R. Tejada (♀); La Ceiba,

Terros, 12-X-1988, J. García (♂); La Ceiba, Puente Saopin, 22-XI-1987, N. Ortez (♂); 6-IV-1986, J. Benitez (♂); La Ceiba, 20-V-1984, R. Recinos (♀); 4-X-1984, R. Verdial (♂); 2-X-1985, J. Ramírez (♂); 13-X-1985, R. López (♂); 3-IX-1987, M. Williams (♂); 2-X-1987, A. Rosalado (♂); 6-II-1988, F. Quintanilla (♀); 20-X-1989, Sevilla (♀); 25-X-1989, G. Solano (♀); 17-VI-1971, J. V. Mankins (♂♀); 10-XI-1972 (3♀♀); 11-III-1973 (♀); 19-IV-1973 (4♀♀); 15-XII-1973 (♂); 20-VI-1979, R. Lehman (♂); 15-VII-1979 (♀); 22-VIII-1979 (♀); 1-V-1983, O. Cerna (♀); 2-I-1986, A. Martínez (♂); 1-XI-1987, J. Díaz (♂); 27-IV-1988, J. Campos (♀); 14-X-1988, T. García (♀); 28-IV-1996, R. Lehman (♀); Tela, 15-V-1983, P. Fajardo (♀); Langetilla, 5-V-1984, D. Núñez (♀); Parque Nacional Pico Bonito, 1-III-2001, F. Martínez (♀); Salado Barra, RVS Cuero y Salado, 25-I-2000, Cave, Cordero y Torres (♂); 5-XII-2000, C. Cantarero (♀); La Unión, Monte Pobre, 19-XI-2000, C. Cantarero (♀); *Cortés*, San Pedro Sula, 4-VIII-1975, R. Lehman (♂); Río Nance, 3-I-1999, D. Perdomo (♂) *Choluteca*, Cedeño, 18-IX-1998, L. Zamora (♂); *Comayagua*, Cerro Azul. Meambar, 13-III-1998, E. Guerrero (♂); Siguatepeque, 24-X-1974, J. V. Mankins (♂); 19-I-1976 (♂); 13-X-1977 (♀); 16-VII-1978, J. V. Mankins (♂♀); 7-X-1983, A. Urbina (♀); 6-VIII-1989 Lorgas (♀); *Francisco Morazán*, El Zamorano, 1-V-1990 (2♂♂ 2♀♀); 14-IX-1993, C. Calix (♀); 8-IX-1998, J. H. Frank (♂); 1-X-1998, J. Torres; 30-X-1999, R. Cave (♂); 10-XII-1999, R. Cave (2♀♀); Orica, 1-X-1998, A. Verde (♂); San Ignacio, 17-I-1999, A. Verde (♀); *Gracias a Dios*, Gualpatara, R. Biosfera Río Plátano, 21-IV-2001, R. Cave y R. Cordero (♀); R. B. Río Plátano, Las Marías, 20-IV-2001 (♂♀); *Olancho*, Juticalpa, 2-V-1989, A. Gutiérrez (♀); La Unión, Muralla cloud forest, 16-IX-1995, R. Lehman (♂); *El Paraíso*, El Ocotal, 17-

IV-1988, A. Irias (♀); *Yoro*, P.N. Pico Bonito, El Portillo, 26-IX-2000, R. Cordero y J. Torres (♂ ♀); 26-I-2001, R. Reyes (♀) (EAPZ, UNSM).

**El Salvador:** *Ahuachapan*, Cerro Campana, El Imposible, 21-X-2000 (♀); *La Libertad*, San Andrés, 22-IV-1979, M. R. Cortez (♂); Santa Tecla, 30-V-1969, M. Cortez (2 ♂♂ 4 ♀♀); 20-XI-1998, F. Urrutia (♀); *La Unión*, Isla Zacatillo, 25-V-1979, J.A. Díaz (♂ ♀); *San Salvador*, San Salvador, 5-III-1979 (♀); 1-IV-1988 (♀); 17-XI-1998, N. Urrutia (♂); *San Vicente*, San Vicente, 4-II-1989, N. Sáenz (♀); *Santa Ana*, Hacienda Los Planes, 25-VIII-1975, V. Hallebuck (♀); Parque Santa Ana, 10-VI-1997, R. Galán (♂); *Sonsonate*, Sonsonate, 1-X-1975, A. Muysshondt (♀) (MUHNES).

**Nicaragua:** *Carazo*, San Marcos, 2000, E. Berghé (♂♀); *León*, El Pochote, 7-X-1980, L. M. Mangas (♀); X-1992, J. M. Maes (♂) (MELN); Nagarote, 3-IX-1989 (♀); León, 29-IV-1986, M. Corrales (♂); El Sauce, 17-XI-1984 (♀); Jalapa, Nueva Segovia, 20-V-1999, D. Pagoaga (♂); Salinas Grandes, 2-XI-1999, L. Ruiz (♂); *Managua*, km 14.5 carretera sur, 15-X-1969, M. Darge (♂ ♀); La Calera, 11-XII-1955, C. Espinoza (2 ♂♂ 4 ♀♀); 31-X-1956, F. Salgado (♀); 17-IX-1957, F. Estrada (♂ ♀) (UNSM); *Río San Juan*, Río Bartola, Estación Biológica Bartola, II-2000, J. M. Maes y B. Hernández (♂ ♀); *Zelaya*, El Rama, 1969, M. Darge (♀); Nueva Guinea, III-1984, J. M. Maes (♂) (MELN); Nueva Guinea, 12-III-1986 (♂) (UNSM).

**Costa Rica:** *Alajuela*, Sarapiquí, III-1988, A. Solís (♂); Dos Ríos, VII-1990 (♂) (INBio); *Cartago*, Turrialba, 1-V-1978, 100 m, F. Murillo (♀) (MXAL); VIII-1990, L. C. Pardo (♂) (LCPL); *Guanacaste*, Barra Honda, X-1996 (♂); XI-1992 (2 ♂♂); Liberia, Fca. Jenny, X-1988 (3 ♂♂); X-1989 (♂); Santa Rosa, XI-1983 (♂) (INBio); *Limón*, Mercedes de Guásimo, Escuela Agrícola Trópico Húmedo, 4-X-1995, M. Galván (4 ♂♂)

(EARTH); XI-1993, B. Kohlmann (♂) (MXAL); Amubri, XII-1995 (♂); Limón, VII-1968 (♂); 1-1986 (♂); Hitoy Cerere, VII-1991 (♂); Manzanillo, XI-1992 (♂); I-1993 (♂); *Puntarenas*, Manuel Antonio, IV-1992 (♂); Corcovado, VII-1977 (2 ♂♂) (INBio).

**Panamá:** *Bocas del Toro*, Miramar, 27-IV-1979 (♂); 18-V-1979 (♀); 19-V-1979 (♀); *Chiriqui*, Cerro Punta, 1-I-1960 (2 ♀♀); David, 31-XII-2000 (♂); 1-IV-1960 (♀); 2-V-1962 (♀); Finca Hartmann, 21-V-1977 (♂ ♀); Los Planes, 1-VII-2000 (♀); Río Sereno, 31-XII-200 (♀); *Colón*, Fort Espinar, 1-IV-1993 (♂) (UNSM); 8-V-1972, D. Swanson (♂ ♀) (MXAL); *Panamá*, Cerro Azul, 23-V-1992 (♀); Chilibre, 1-V-1993 (♀); 3 km S Ipetí, 30-IV-1992 (♂); 24-V-1992 (♂); Isla de Majé, 15-V-1976 (♀); Isla Barro Colorado, 23-IV-1977 (♂); 24-IV-1978 (♀); 1-V-1977 (♀); 23-V-1979 (♂); 28-V-1978 (♀); 20-VI-1979 (♀); 1-VII-1963 (♂); Zona Cañal, 1-VI-1975 (♀); Coco Solo, 4-IV-1984 (♀); Diabolo Heights, 8-V-1971 (♂); Madden Dam, 23-IV-1970 (♀); 1-V-1965 (♀); 1-V-1971 (♂); 1-V-1991 (♀); 18-V-1976 (♀); 16-VI-1976 (♀); 8-VI-1970 (♂); 1-VII-1970 (♀); 13-VII-1975 (♀); 16-VII-1969 (♂); Margarita, 1-V-1960 (♀); 9-V-1981 (♀); Miraflores Locks, 6-II-1964 (♂) (UNSM); Fort Gulick, 22-VI-1971, D. Swanson (1 ♂ 2 ♀♀); Cerro Paraíso, 17-VI-1971, D. Swanson (♀) (MXAL).

**Venezuela:** *Aragua*, Rancho Grande, 5-V-1980, 1100 m, A. Casares y R. Grance (♀); 14-VIII-1961, 450 m, P. J. Salinas (♀); El Limón, 26-V-1968, 450 m, C. Andara (♀); *Carabobo*, San Esteban, 5-XI-1974, 185 m, J. Salcedo, R. Dietz y J. L. García (♀); Urama, 2-VI-1959, 50 m, N. Angeles (4 ♀♀); Miranda, 20-V-1966, 700 m (♀); Borburata, Valle del Río, 9-V-1954, 300 m, F. Fernández y C. J. Rosales (♂ 2 ♀♀); Puerto Borburata, 1-III-1964, 260 m, J. Briceño (♂); Río Borburata, 17-VI-1971, 250 m, F. Fernández



y J. Salcedo (♂ ♀); *Cojedes*, Río San Carlos, Carretera Manrique - La Sierra, 3-XI-1985, 300 m, F. Fernández y A. Chacón (2♂♂); *Falcón*, Chichiriviche, 23-VIII-1973, C. Andara (♂); *Mirimire*, 13-IX-1998, C. Andara (♂ ♀); *Yaracal*, 29-III-1992, L. J. Joly (♀); *Mérida*, El Vigía, km 14 Hacienda La Esmeralda, 2-VI-1966, G. T. Trujillo y J. R. Trujillo (♀); *Lara*, Sanare, 3-X-1976, E. Osuna, F. Cerda y J. Clavijo (♀); *Tachira*, Coroza, 3-II-1981 (♀); 31-II-1980 (♂); *Trujillo*, Boconó, 15-VIII-1951, 1300 m, P. Guagliumi (♀); *Valera*, 12-IV-1955, O. Angeles (♂); *Yaracuy*, La Hoya, 28-VI-1978, 100 m, F. Fernández, J. Salcedo y J. Clavijo (♀); *Yumare*, 1-VI-1970, J. Salcedo y C. Andara (♂ 2♀ ♀); *Central Matilde Chivacoa*, 3-IV-1950 (♀); *Zuliá*, Misión El Rosario, Los Fundos, 22-II-1981 (♀); *El Tucuco*, 21-V-1971, 420 m, C.J. Rosales, J. Salcedo y A. Ramírez (♂ 7♀ ♀) (UCVC).

**Colombia:** *Córdoba*, Montería, IX-1990, R. Maskus (♂); *Magdalena*, Santa Marta, 6-II-1987, E. Nivia (2 ♂♂); 4-II-1993 (♂ ♀); 3-III-1993 (♀); 3-III-1999 (♂); *Bonda*, 19-V-1987, A. Locarno (♀); *PNN Tayrona*, IX-1988, N. Carrasca (♂); *San Lorenzo*, IX-1988(♀) (LCPL). *Antioquia*, Apartadó y Tubó; *Córdoba*, Serranía de Abibe, Valencia y Tierra Alta; *Montería* y *Arboletes*; *Norte de Santander*, Tibú (L.C. Pardo-Locarno, com.pers.).

***Megasoma e. occidentale*.** Los datos de colecta de los ejemplares examinados indican que se distribuye en ambientes cálidos y muy cálidos, subhúmedos (Aw) con temperatura media anual mayor de 18° C (García, 1996), como los que se presentan en la provincia de la Costa del Pacífico en México (*sensu* Espinosa-Organista *et al.*, 2000) desde la región sur de Mazatlán, Sinaloa hasta las bahías de Huatulco, Oaxaca (Fig. 14). En esta área se le ha encontrado en bosques tropicales subperennifolios, subcaducifolios y cadu-

cifolios, con diferentes estados de conservación, así como en plantaciones tropicales bajo sombra, ubicadas entre el nivel del mar y los 1,050 m de altitud. Los adultos están activos desde fines del verano hasta mediados del invierno, dependiendo de los regímenes de lluvia de cada región (Cuadro 4). Al parecer, las condiciones más secas que prevalecen cerca de la costa ubicada entre Huatulco, Tehuantepec, y Puerto Arista, Chiapas, han impedido en tiempos recientes el establecimiento de esta especie, lo cuál puede constituir una barrera natural entre las poblaciones de la Provincia de la Costa del Pacífico y las provincias del Golfo de México, Chiapas y Soconusco.

**Material examinado de *M. e. occidentale*:** 103 machos y 62 hembras. **México:** *Colima*, Manzanillo, 1-II-1974, 3 m, L. Gómez (♀); *Tecomán*, El Saucito, 28-VIII-1970, 200 m, Y. Domínguez y R. Peña (♀) (IEXA). *Guerrero*, *Acahuzotla*, 8-VIII-1978, 650 m, A. Ibarra (♂); 20-XI-1979 (2♂♂ 2♀ ♀); 15-I-1980 (2♀ ♀); 10-X-1980, (2♂♂); 2-XI-1980 (2♂♂ 2♀ ♀); 27-X-1985 (14♂♂ 8♀ ♀) (IEXA); 1-XI-1985, C. Deloya (3 ♂♂ 5♀ ♀) (MXAL); 3-IX-1986 (2♂♂ 2♀ ♀) (MHNCM); 18-X-1986 (36 ♂♂ 6♀ ♀) (IEXA; MHNCM; MXAL); 22-XI-1986 (24♂♂ 13♀ ♀); 15-X-1987, L. Delgado (5♀ ♀); 12-XI-1987 (6♂♂ 2♀ ♀); 20-XI-1990, C. Deloya (♀) (IEXA; MXAL); *Chilpancingo*, Palo Blanco, 1,140 m, C. Deloya, 8-X-1988 (♀) (MXAL); *Soyatepec*, 19-XI-1979, A. Ibarra (♀); 5 km NO Zihuatanejo, 20-XI-1974, 12 m, E. Barrera (♀); *Papanao*, 10-X-1975, J. García (♀); *Tierra Colorado*, 20-X-1973, 150 m, C. Beutelspacher (♂) (IBUNAM). *Jalisco*, *Puerto Vallarta*, 16-IX-1959, G. Rodríguez (♂); 20-IX-1961, F. Lachica (♂); *Chamela*, 17-XI-1973, 50 m, C. Beutelspacher (♂ ♀) (IBUNAM); 2-X-1976, 50 m, T. Atkinson (2 ♂♂ 1♀) (IEXA, MXAL); 12-XII-1976, S. Bullock (♂♀) (IBUNAM). *Michoacán*, *Coahuayana*, VIII-1950, 950 m, M. Toro (2♂♂)

(IBUNAM). *Nayarit*, San Blas, 3-XI-1972, 4 m, I. Cid (♀); 22-XI-1972, R. Terrón (♀)(MXAL); La Bajada, XI-1988, A. López (♂ ♀); Rincón de Guayabitos, 27-XII-1989, A. Ramírez (♀)

(IBUNAM). *Oaxaca*, Pochutla, 10-X-1985, 43 m, H. Sánchez (♂)(MXAL); Ejutla, 1-XII-1989, 80 m, C. Arenas (♀)(IEXA). *Sinaloa*, Mazatlán, IX-1943, V. Rodríguez (♀)(IBUNAM).

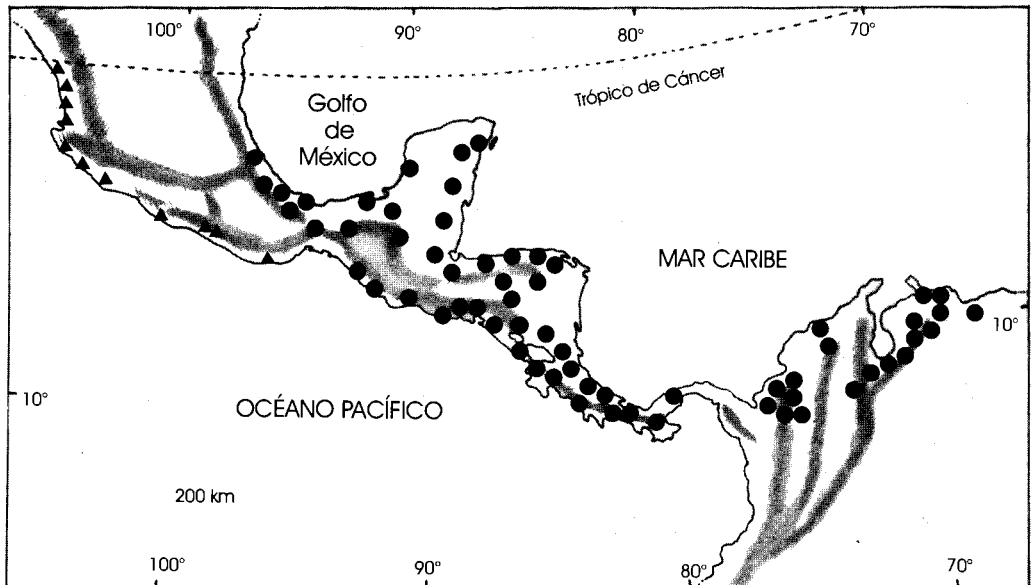


FIGURA 15. Distribución de *Megasoma e. elephas* (●) y *M. e. occidentalis* (▲).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La forma, la orientación y la longitud proporcional de las proyecciones antero-laterales del pronoto masculino de las especies de *Megasoma* han sido caracteres primordiales para la separación específica; lo mismo que la presencia de una proyección ceratiforme en la parte media del pronoto, las proporciones del cuerno cefálico y la forma de los parámetros, así como la longitud y densidad de la vestidura setífera de los élitros y

la placa pigdial. Todos estos caracteres fueron empleados por Bolívar y colaboradores (1963) para definir la subespecie *occidentalis*, y al menos en parte han sido repetidos por autores subsecuentes.

En la revisión publicada por Hardy (1972) y en la sinopsis ilustrada de Lachaume (1985) se evidenciaron las diferencias empleadas para separar los machos de algunas de las especies septentrionales del género: *M. sleeperi* Hardy (Sur de Cali-

fornia) se distingue de *M. punctulatum* Cartwright (Arizona) y *M. lecontei* Hardy (Sur de Baja California Sur) porque su cuerno cefálico es muy corto y los ángulos anteriores del pronoto son redondeados y no prominentes; a su vez, *M. punctulatum* se distingue de *M. lecontei* porque su cuerno cefálico es más corto y los ángulos anteriores del pronoto son anchos y se proyectan en forma casi paralela hacia el frente; mientras que dichos ángulos son estrechos, agudos y divergentes en *M. lecontei*. Los ángulos anteriores del pronoto de *Megasoma thersites* LeConte (Baja California Sur) son estrechos y divergentes, mientras que los de *M. vogti* Cartwright (Sur de Texas, Nuevo León y Tamaulipas) son estrechos y paralelos.

Esto demuestra que se ha aplicado un criterio heterogéneo para asignar el valor de los caracteres en las categorías de especie y subespecie. Si se han considerado válidos esos caracteres para distinguir a las especies septentrionales con distribución alopatrica (*M. sleeperi*, *M. punctulatum*, *M. lecontei*), parapátrica (*M. lecontei* - *M. thersites*) y vicariante (*M. thersites* - *M. vogti*), no deberían aplicarse a las supuestas subespecies de *M. elephas*, que muestran una distribución alopatrica y parcialmente vicariante en México. Esos caracteres deberían aplicarse homogéneamente en todas las especies del género y decidir si tienen valor en la categoría de especie o subespecie, con apoyo en la distribución geográfica-ecológica.

Por otra parte, Endrödi (1985) indicó que las diferencias morfológicas de los parámetros genitales entre las especies septentrionales del género son escasas (*M. thersites* - *M. vogti*) o poco notables (*M. pachecoi* Cartwright, *M. punctulatum*, *M. lecontei*, *M. sleeperi*). Así parece que la escasez de caracteres morfológicos ha sido reforzada con el criterio de aislamiento geográfico.

Desafortunadamente, las hembras de las espe-

cies de éste género proporcionan pocos caracteres útiles para la identificación, aunque no se han comparado con detalle sus placas genitales. Pero el estudio comparativo de las larvas de tercer estadio de *M. e. elephas*, *M. e. occidentalis*, *M. thersites*, *M. vogti*, *M. pachecoi*, *M. punctulatus* y *M. cedrosa* (Morón y Ratcliffe, in prep.) ha proporcionado datos importantes para confirmar la categoría de especie en todos estos taxa, y para fundamentar un análisis filogenético del género, tan pronto como se disponga de larvas de las 16 especies o subespecies descritas o de la mayoría de ellas.

La actual distribución de *M. e. elephas* sugiere que se originó en el Plioceno, antes del levantamiento de los Andes, ya sea en el norte de Colombia o en el antiguo núcleo mesoamericano. En el primer caso debió avanzar hacia el noroeste cuando se completó el puente panameño, hace aproximadamente 5.7 millones de años, hasta alcanzar el sureste de México. En el segundo caso debió dispersarse desde el territorio que ahora ocupan Guatemala y Honduras, simultáneamente, hacia el noroeste hasta lo que ahora es Oaxaca y Chiapas, y hacia el sureste hasta alcanzar el norte de Colombia y el oeste de Venezuela en el curso de los últimos 3 a 5 millones de años.

La dispersión en México debió ocurrir después de que las Sierras Madre Oriental y Occidental y el Eje Neovolcánico estuvieron definidos (Pleistoceno) y pudieron seguir las tierras bajas de las vertientes del Golfo y el Pacífico. Para alcanzar las costas del Pacífico, tuvieron dos rutas posibles: a) por el Istmo de Tehuantepec y la costa del este de Oaxaca (Huautlco, Pochutla) hacia el noroeste; o b) por un corredor formado entre el cañón del Tomellín (norte de Oaxaca) y la cuenca del Balsas, que durante el Pleistoceno pudo haber comunicado la región de Chinantla (Veracruz-Oaxaca) en el declive del Golfo, con la región de Coahuayana (Michoacán-Guerrero) en el

declive del Pacífico.

Después del Pleistoceno se produjo una notable disminución de humedad y un aumento de temperatura en los valles de Tehuacán (Puebla), Cuicatlán (Puebla-Oaxaca), la cuenca alta del Balsas (Puebla-Morelos-Guerrero) y el Istmo de Tehuantepec (Veracruz-Oaxaca), que indujeron cambios muy acentuados en la vegetación de los posibles corredores, aislando las poblaciones del Golfo y el Pacífico al Este de Tehuantepec. La población ubicada entre el oeste de Pochutla, Oaxaca y Nayarit, debió adaptarse a las condiciones de humedad estacionales y la población del Golfo, el Soconusco y la Península de Yucatán se adaptó a una mayor variedad de ambientes cálido-húmedos.

La abundancia actual de este dinastino en ambientes con bosques caducifolios (sobre todo en Guerrero, y Quintana Roo) sugiere que su adaptación a este tipo de medios ocurrió primero, cuando estas formaciones vegetales posiblemente estuvieron muy extendidas en el sureste de México y América Central durante el postpleistoceno. Así, su presencia en bosques tropicales perennifolios muy húmedos o con humedad constante sería una adaptación mucho más reciente. En Colombia también se le considera como una especie propia del bosque subcaducifolio de la parte baja de la cuenca del río Magdalena, más seca y cálida que los bosques equivalentes de la cuenca del río Cauca y de la región de Urabá (L. C. Pardo-Locarno, com. pers.).

Tomando en cuenta los resultados obtenidos en este estudio y los criterios vigentes para definir las categorías infragenéricas en *Megasoma*, se concluye que el conjunto de diferencias morfológicas en adultos y larvas, la morfometría de los adultos, y la distribución geográfica-ecológica, entre las dos supuestas subespecies de *M. elephas* son suficientes para considerarlas como dos especies diferentes, por lo cuál se propone la supre-

sión de los trinomios en uso y la adopción de los binomios:

*Megasoma elephas* (Fabricius, 1775)

*Megasoma occidentalis* Bolívar y Pieltaín, Jiménez-Asúa y Martínez, 1963 nov. status

Cuando se disponga del estudio filogenético y de más datos de distribución precisos para las especies sudamericanas, será posible concretar un análisis más detallado de la biogeografía del género *Megasoma*, cuyas especies endémicas de ambientes xéricos en el norte de Mesoamérica y el norte de Argentina, sugieren una antigüedad considerable para el género, que tradicionalmente ha sido asociado a la entomofauna típica del bosque tropical húmedo, pero ocho de las 14 especies reconocidas son exclusivas de ambientes xéricos (*M. cedrosa*, *M. joergenseni* Bruch, *M. lecontei* Hardy, *M. pachecoi*, *M. punctulatus*, *M. sleeperi* Hardy, *M. thersites*, *M. vogti*); otras cuatro pueden encontrarse en bosques caducifolios con diversos grados de humedad estacional (*M. anubis* (Chevrolat), *M. elephas*, *M. gyas*, *M. occidentalis*; y sólo dos son exclusivas del bosque tropical perennifolio siempre húmedo (*M. actaeon* [L.] y *M. mars* Reiche).

#### AGRADECIMIENTOS

A Enio Cano (UVGC), José Clavijo (UCVM), Bert Kohlmann (EARTH), Jean Michel Maes (MELN), Luis Carlos Pardo Locarno (LCPC), Brett C. Ratcliffe (UNSM), Angel Solís (INBio), quienes nos facilitaron información de las colecciones a su cargo o de sus bases de datos. Luis Carlos Pardo Locarno (Palmira, Valle, Colombia) nos proporcionó datos inéditos de sus observaciones de campo sobre *M. elephas* en Colombia. Everardo José Grossi (Rio de Janeiro) nos facilitó datos y ejemplares de *M. gyas* de Brasil

de gran utilidad para este estudio. Brett C. Ratcliffe (University of Nebraska, Lincoln) gentilmente revisó el manuscrito. Este trabajo fue realizado con el apoyo económico del Departamento de Entomología (cuenta 902-02) Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

#### LITERATURA CITADA

- BATES, H. W. 1886-1890. *Biología Centrali-Americana, Insecta. Coleoptera vol. II, part 2, Pectinicornia and Lamellicornia*. Taylor and Francis, London. 432 pp. 24 plates.
- BLACKWELDER, R.E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 2. *Bulletin of the United States National Museum*, 185: 197-265.
- BOLÍVAR Y PIELTAÍN, C., L. JIMÉNEZ-ASÚA Y A. MARTÍNEZ, 1963. Notas sobre Dynastinae neotropicales con especial referencia a especies mexicanas. *Ciencia, México*, 22(6): 181-190.
- BRAILOVSKY, H. Y C. BEUTELSPACHER, 1978. Una nueva especie de *Fulgora* Linneo (Homoptera; Fulgoridae) de México. *Anales del Instituto Biología, UNAM (ser. Zoología)*, 49 (1): 175-181.
- DE LA MAZA, R. R. 1987. *Mariposas Mexicanas*. Fondo de Cultura Económica, México. 302 pp.
- ENDRÓDI, S. 1941. Die Dynastiden-Gattung *Megasoma* Kirby (Coleopt.). *Folia Entomologica Hungarica*, 6(3-4): 64-73.
- ENDRÓDI, S. 1977. Monographie der Dynastinae (Coleoptera) 6. Tribus Dynastini. II. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 23(1-2): 37-86.
- ENDRÓDI, S. 1985. *The Dynastinae of the World*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 800 pp. 46 plates.
- ESPINOSA-ORGANISTA, D., J. J. MORRONE, C. AGUILAR-ZÚNIGA Y J. LLORENTE-BOUSQUETS, 2000. Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. In: LLORENTE-BOUSQUETS, J., E. GONZÁLEZ-SORIANO Y N. PAPAVERO (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. II. CONABIO y UNAM, México. pp. 61-94.
- FISCHER, H. 1968. Zwei neue *Megasoma*-Arten aus Amerika. *Bericht der Naturforschenden Gesellschaft zu Augsburg*, 22: 137-142.
- GARCÍA, E. 1996. Diversidad climático vegetal en México. In: LLORENTE-BOUSQUETS, J., A. N. GARCÍA-ALDRETE Y E. GONZÁLEZ-SORIANO (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. CONABIO y UNAM, México. pp. 15-25.
- HARDY, A. R. 1972. A brief revision of the North and Central American species of *Megasoma*. *Canadian Entomologist*, 104: 765-777.
- HERRERA, M. 1922. *Breve monografía del Megasoma elephas Gemm.* Dirección de Estudios Biológicos, Secretaría de Agricultura y Fomento. México. 17 pp. 4 láms. y 9 figs.
- LACHAUME, G. 1985. *Les Coleopteres du Monde V, Dynastini I*. Sciences Nat, Compiègne. 85 pp.
- LLORENTE-BOUSQUETS, J., L. OÑATE-OCAÑA, A. LUIS-MARTÍNEZ E I. VARGAS-FERNÁNDEZ, 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: distribución geográfica e ilustración*. CONABIO y UNAM, México. 228 pp.
- MORÓN, M.A. 1977. Description of the third stage larva of *Megasoma elephas occidentalis* Bolívar et al. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Coleopterists Bulletin*, 31(4): 339-345.
- MORÓN, M.A. Y C. DELOYA, 2001. Observaciones sobre el ciclo de vida de *Megasoma elephas elephas* (Fabricius) (Coleoptera: Melolonthidae; Dynastinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 105:78-84.
- MORÓN, M.A., B. C. RATCLIFFE Y C. DELOYA, 1997. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae*. CONABIO y Sociedad Mexicana de Entomología, México. 280 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1996. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. In: LLORENTE-BOUSQUETS, J., A. N. GARCÍA-ALDRETE Y E. GONZÁLEZ-SORIANO (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. CONABIO y UNAM, México. pp. 27-40.
- VILLADA, M. M. 1901. *Catálogo de la colección de Coleópteros Mexicanos del Museo Nacional, formada y clasificada por el Dr. E. Dugés*. 2a ed.. Imprenta del Museo Nacional. México. 148 pp.

Recibido: 22 de octubre del 2001

Acceptedo: 25 de agosto del 2002