



República Bolivariana de Venezuela
Ministerio del Poder Popular para la Educación
Universitaria, Ciencia y Tecnología
Universidad Central de Venezuela
Postgrado en Entomología



**REVISIÓN GENÉRICA DE LA TRIBU CYCLOCEPHALINI (COLEOPTERA:
SCARABAEIDAE: DYNASTINAE)**

Por: Edibeth J. Gómez Rincón
C.I.13131.951

Abril, 2016

Trabajo de Grado presentado como requisito final para optar al Título de

Doctor en Ciencias

Mención Entomología

Luis José Joly

Tutor

DEDICATORIA

A la memoria de mis dos madres:

Yalile Moravia

Ida Josefina

Quienes fueron ejemplo de amor,

lucha y fortaleza.

Las amaré hasta el último suspiro de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias al apoyo brindado por mi tutor Luis José Joly Tinoco, a quien admiro por su amplia trayectoria, disciplina, constancia y organización. Al personal del MIZA, (Quintín Arias, Carlos J. Rosales, Marco Gaiani, Vilma Savini, Nereida Delgado, José Clavijo, Jurg DeMarmels, John Lattke, Yris Obregón), por su respaldo incondicional durante mi formación académica, y mi estadía en la UCV. A Jonathan Liria, por su asesoría en la elaboración y revisión de los árboles filogénicos.

A la Misión Ciencia del Ministerio del Poder Popular para la Ciencia, Tecnología e Innovación, por el financiamiento durante los primeros años de mis estudios.

A la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda por garantizar mi derecho a la formación académica y profesional.

A mi esposo Domingo Maldonado, mis hijos Yalibeth y Ezequiel, y a toda mi familia, por comprender tantas horas de ausencia.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE TABLAS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
RESUMEN	xix
ABSTRACT	xx
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	12
Objetivo General	12
Objetivos Específicos	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	87
CONCLUSIONES	173
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	175
APÉNDICE I	190
APÉNDICE II	198

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla		Página
1	Lista de géneros válidos y especies tipo en la tribu Cyclocephalini.....	3
2	Número de especies en los géneros de la tribu Cyclocephalini.....	4
3	Lista de géneros y subgéneros sinonimizados, y especies tipo en la tribu Cyclocephalini.....	6
4	Especies utilizadas en el análisis filogenético.....	14

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Antena de <i>Acrobolbia macrophylla</i> , macho (a), <i>Cyclocephala lurida</i> macho (b), y <i>Cyclocephala mafaffa</i> , macho (c).....	18
2	Vista dorsal de la cabeza mostrando forma del clipeo de <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (a); <i>Cyclocephala gabaldoni</i> , macho (b); <i>Mimeoma maculata</i> , macho (c); <i>Mimeoma acuta</i> , macho (d); <i>Aspidolea fuliginea</i> , macho (e), y <i>Chalepides barbatus</i> , macho (f).....	20
3	Vista dorsal de la cabeza mostrando forma del clipeo de <i>Aspidolea fuliginea</i> , macho (a), y <i>Mimeoma maculata</i> , macho (b).....	20
4	Vista dorsal de la cabeza mostrando borde anterior del clipeo de <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (a); <i>Stenocrates ligneus</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala discicollis</i> , macho (c).....	21
5	Vista lateral de la cabeza mostrando borde anterior del clipeo de <i>Arrigutia brevissima</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (b)..	21
6	Vista dorsal de la cabeza mostrando clipeo de <i>Pentodon bidens punctatus</i> , macho (a); <i>Aspidolea singularis</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (c).....	22
7	Vista dorsal de la cabeza de <i>Aspidolea singularis</i> , macho (a), y <i>Aspidolea fuliginea</i> , macho (b), mostrando ausencia/presencia de setas en ángulos anteriores del clipeo.....	23
8	Vista dorsal de la cabeza mostrando frente de <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (a), y <i>Aegopsis westwoodi</i> , macho (b).....	24
9	Vista dorsal de la cabeza mostrando sutura frontoclipeal de <i>Pentodon bidens punctatus</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala discicollis</i> , macho (b).....	24

10	Vista dorsal de la cabeza mostrando sutura frontoclipeal de <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (a); <i>Surutú hesperius</i> , macho (b); <i>Chalepides barbatus</i> , macho (c); <i>Cyclocephala hirta</i> , macho (d), y <i>Aegopsis westwoodi</i> , macho (e).....	26
11	Vista ventral de la región ocular derecha de <i>Cyclocephala carbonaria</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (b), mostrando presencia/ausencia de depresión circumocular.....	27
12	Vista dorsal del labro de <i>Cyclocephala lurida</i> , macho (a); <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (b); <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (c), y <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho (d), mostrando borde anterior...	28
13	Vista dorsal del labro de <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (a), y <i>Surutú hesperius</i> , macho (b), mostrando borde anteromedial.....	29
14	Vista ventral del labro de <i>Cyclocephala lurida</i> , macho (a), y <i>Chalepides barbatus</i> , macho (b), mostrando epifaringe.....	29
15	Vista dorsal de la mandíbula derecha de <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (a), y <i>Mimeoma maculata</i> , macho (b), mostrando ápice ancho/estrecho.....	30
16	Vista dorsal del ápice de la mandíbula de <i>Mimeoma maculata</i> , macho (a); <i>Augoderia nitidula</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (c).....	31
17	Vista dorsal de la mandíbula derecha de <i>Chalepides comes</i> , macho (a); <i>Aegopsis westwoodi</i> , macho (b), y <i>Pentodon bidens punctatus</i> , macho (c), mostrando borde externo	32
18	Vista ventral de la mandíbula izquierda de <i>Chalepides comes</i> , macho (a), y <i>Surutú hesperius</i> , macho (b), mostrando pestaña diagonal.....	32
19	Vista ventral de la mandíbula izquierda de <i>Cyclocephala lurida</i> , macho (a); <i>Surutú hesperius</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho	

	(c), mostrando borde interno del ápice de la mandíbula.....	33
20	Vista ventral de la mandíbula derecha de <i>Cyclocephala borealis</i> , macho (a), y <i>Chalepides comes</i> , macho (b), mostrando presencia/ausencia de concavidades en la mola de la mandíbula.....	34
21	Vista ventral de la maxila izquierda de <i>Cyclocephala borealis</i> , macho (a), y <i>Chalepides comes</i> , macho (b), mostrando galea.....	35
22	Vista ventral de la maxila izquierda de <i>Chalepides comes</i> , macho (a), y <i>Arrigutia brevissima</i> , macho (b), mostrando galea.....	36
23	Vista ventral de la maxila izquierda de <i>Arrigutia brevissima</i> , macho (a); <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho (b), y <i>Aspidolea singularis</i> , macho (c), mostrando proporción ancho/largo de la galea.....	36
24	Vista ventral de la maxila izquierda de <i>Ancognatha scarabaeoides</i> , macho (a); <i>Aspidolea fuliginea</i> , macho (b), <i>Arrigutia brevissima</i> , macho (c), y <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (d), mostrando número de dientes basales en la galea.....	38
25	Vista lateral de la maxila izquierda de <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala borburatae</i> , macho (b), mostrando base del parastipe con respecto al basistipe.....	39
26	Vista ventral de la maxila izquierda de <i>Cyclocephala hirta</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (b), mostrando cuarto palpómero maxilar.....	40
27	Vista ventral del labio de <i>Augoderia nitidula</i> , macho (a); <i>Chalepides barbatus argentinus</i> , macho (b), y <i>Mimeoma maculata</i> , macho (c), mostrando borde anterior.....	41
28	Vista ventral del labio de <i>Augoderia nitidula</i> , macho (a); <i>Chalepides barbatus argentinus</i> , macho (b), y <i>Aspidolea singularis</i> , macho (c), mostrando relación del ancho del ápice con respecto a la base.....	42

29	Vista ventral del labio de <i>Aspidolea singularis</i> , macho (a); <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho (b), y <i>Augoderia nitidula</i> , macho (c), mostrando longitud del tercer palpómero labial con respecto al segundo.....	42
30	Vista dorsal interna de la cabeza de <i>Aegopsis westwoodi</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (b), mostrando presencia/ausencia de cresta medial en el piso interno de la gula.....	43
31	Vista dorsal interna de la cabeza de <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (a), y <i>Augoderia nitidula</i> , macho (b), mostrando anchura de la cresta medial en el piso interno de la gula.....	44
32	Vista dorsal interna de la cabeza de <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (a); <i>Augoderia nitidula</i> , macho (b), y <i>Surutú hesperius</i> , macho (c), mostrando longitud de la cresta medial en el piso interno de la gula....	45
33	Vista dorsal interna de la cabeza de <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (a), y <i>Surutú hesperius</i> , macho (b), mostrando brazos tentoriales anteriores.....	46
34	Vista lateral del pronoto del macho de <i>Cyclocephala mafaffa</i> (a), y <i>Aegopsis westwoodi</i> (b), mostrando ausencia/presencia de cuernos o tubérculos.....	46
35	Pronoto de <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (a), y <i>Surutú hesperius</i> , macho (b), mostrando borde anterior.....	47
36	Pronoto de <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (a); <i>Surutú hesperius</i> , macho (b), y <i>Mimeoma maculata</i> , macho (c), mostrando borde posterior.....	48
37	Pronoto de <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala borealis</i> , macho (b), mostrando ausencia/presencia de pilosidad en la superficie.....	49
38	Pronoto de <i>Erioscelis sobrina</i> , macho (a); <i>Aspidolea fuliginea</i> , macho	

	(b), y <i>Cyclocephala borealis</i> , macho (c), mostrando posición del ancho máximo.....	50
39	Epipleura del macho de <i>Cyclocephala verticalis</i> (a), y <i>Dyscinetus paradytis</i> (b).....	51
40	Élitro de la hembra de <i>Cyclocephala melanocephala</i> (a), y <i>Cyclocephala mafaffa</i> (b), mostrando ausencia/presencia de dilatación	52
41	Élitro de la hembra de <i>Cyclocephala melanocephala</i> (a); <i>Cyclocephala mafaffa</i> (b), y <i>Aspidolea fuliginea</i> (c), mostrando ausencia/presencia de abultamiento lateral.....	53
42	Vista ventral del ala izquierda de <i>Cyclocephala melanocephala</i> , hembra (a), y <i>Stenocrates laevicollis</i> , hembra (b), mostrando ganchos en el margen costal del ala.....	53
43	Vista ventral del ala izquierda de <i>Erisocelis sobrina</i> , macho (a); <i>Cyclocephala amazona</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala hirta</i> , macho (c), mostrando longitud de la vena AA1+2 con respecto a la vena AA3+4.....	55
44	Vista lateral del abdomen de <i>Chalepides comes</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala ocellata</i> (b), macho, mostrando setas en el prepigidio....	56
45	Vista lateral del abdomen de <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (a); <i>Dyscinetus paradytis</i> , macho (b), y <i>Chalepides comes</i> , macho (c), mostrando longitud de la setas del prepigidio.....	57
46	Vista lateral del abdomen de <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (a); <i>Cyclocephala mafaffa</i> , macho (b), y <i>Dyscinetus paradytis</i> , macho (c), mostrando setas en el pigidio.....	57
47	Vista lateral del abdomen de <i>Chalepides comes</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (b), mostrando longitud del prepigidio..	58

48	Mesoesterno de <i>Harposceles paradoxus</i> , macho (a), y <i>Augoderia nitidula</i> , macho (b), mostrando cavidades mesocoxales.....	59
49	Metacoxa de <i>Cyclocephala mafaffa</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (b), mostrando presencia/ausencia de marginación en el borde lateral externo.....	60
50	Metacoxa de <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho (a); <i>Augoderia nitidula</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala pardolocarnoi</i> , macho (c), mostrando borde lateral externo.....	60
51	<i>Protrocánter del macho de Cyclocephala mafaffa (a), y Harposceles paradoxus (b), mostrando ausencia/presencia de espina proyectada hacia adelante</i>	62
52	Metatrocánter de <i>Harposceles paradoxus</i> macho (a); <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala mafaffa</i> macho (c), mostrando ápice no proyectado más allá del borde posterior del metafémur (a), débilmente proyectado (b), fuertemente proyectado (c).....	62
53	Protibia del macho de <i>Cyclocephala gabaldoni</i> (a); <i>Mimeoma maculata</i> (b); <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (c); <i>Aegopsis westwoodi</i> (d), mostrando número de dientes en el borde lateral externo.....	63
54	Protibia del macho de <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (a); <i>Harposceles paradoxus</i> (b).....	64
55	Protibia del macho de <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (a), <i>Harposceles paradoxus</i> (b), mostrando ausencia/presencia de diente en el borde lateral interno.....	65
56	Protibia del macho de <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (a); <i>Harposceles paradoxus</i> (b), mostrando borde lateral interno.....	65
57	Protibia del macho de <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (a); <i>Arrigutia brevissima</i> (b) y <i>Cyclocephala marginalis</i> (c), mostrando borde anterior del diente intermedio.....	66

58	Protibia del macho de <i>Cyclocephala hirta</i> (a); <i>Arrigutia brevissima</i> (b); <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (c), mostrando borde anterior del diente basal.....	67
59	Vista lateral del espolón protibial del macho de <i>Cyclocephala sanguinicollis</i> (a), y <i>Mimeoma acuta</i> (b).....	67
60	Vista ventral de la mesotibia del macho de <i>Augoderia nitidula</i> (a); <i>Mimeoma maculata</i> (b), y <i>Cyclocephala melanocephala</i> (c), mostrando cerdas de las carenas.....	69
61	Vista ventral de la mesotibia del macho de <i>Augoderia nitidula</i> (a), y <i>Mimeoma maculata</i> (b), mostrando cerdas en el ápice.....	70
62	Vista ventral de la mesotibia del macho de <i>Augoderia nitidula</i> (a); <i>Cyclocephala carbonária</i> (b), y <i>Acrobolbia macrophylla</i> (c), mostrando ausencia/presencia de diente en el ángulo apical externo.....	71
63	Vista lateral del protarso del macho de <i>Stenocrates ligneus</i> (a), y <i>Cyclocephala castanea</i> (b), mostrando quinto tarsómero.....	73
64	Vista lateral del protarso del macho de <i>Stenocrates ligneus</i> (a); <i>Ancognatha scarabaeoides</i> (b), y <i>Cyclocephala castanea</i> (c), mostrando quinto tarsómero.....	73
65	Vista lateral del protarso del macho de <i>Dyscinetus mendax</i> (a), y <i>Harposceles paradoxus</i> (b), mostrando ángulo basal interno del quinto tarsómero.....	74
66	Vista dorsal del quinto protarsómero del macho de <i>Cyclocephala melanocephala</i> (a), y <i>Cyclocephala amazona</i> (b), mostrando ausencia/presencia de proyección dentiforme en la base.....	75
67	Vista lateral del protarso del macho de <i>Cyclocephala jalapensis</i> (a), y <i>Surutú hesperius</i> (b), mostrando número de cerdas en el oniquio.....	76

68	Vista lateral del protarso del macho de <i>Stenocrates ligneus</i> (a), y <i>Cyclocephala jalapensis</i> (b), mostrando tamaño de la uña interna con respecto a la uña externa.....	77
69	Vista frontal de la uña interna del protarso del macho de <i>Mimeoma maculata</i> (a); <i>Arrigutia brevissima</i> (b); <i>Dyscinetus paradytis</i> (c); <i>Cyclocephala minuta</i> (d), y <i>Cyclocephala melanocephala</i> (e).....	78
70	Vista frontal de la uña interna del protarso del macho de <i>Cyclocephala melanocephala</i> (a); <i>Cyclocephala marginalis</i> (b), y <i>Dyscinetus paradytis</i> (c), mostrando longitud de la rama mayor con respecto a la rama menor.....	79
71	Vista frontal del ápice de la proyección proesternal de <i>Pentodon bidens</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala melanocephala</i> , macho (b).....	80
72	Vista ventral del abdomen de <i>Cyclocephala castanea</i> , macho (a), y <i>Dyscinetus paradytis</i> , macho (b), mostrando ventritos 2-3.....	80
73	Tallo del metaendoesternito de <i>Cyclocephala mafaffa</i> , macho (a), y <i>Cyclocephala melanocephala</i> , macho (b), mostrando relación del ancho del ápice con respecto a la base.....	81
74	Tallo del metaendoesternito de <i>Cyclocephala melanocephala</i> , macho (a); <i>Cyclocephala mafaffa</i> , macho (b), y <i>Augoderia nitidula</i> , macho (c), mostrando ausencia/presencia, y extensión de la cresta medial.....	82
75	Epiculum gastral de <i>Cyclocephala complanata</i> , macho (a); <i>Cyclocephala borealis</i> , macho (b), y <i>Cyclocephala mafaffa</i> , macho (c), mostrando ausencia y extensión del tallo.....	82
76	Epiculum gastral de <i>Chalepides comes</i> , macho (a); <i>Erioscelis sobrina</i> , macho (b), y <i>Harposceles paradoxus</i> , macho (c), mostrando ausencia/presencia de escleritos.....	83
77	Vista frontal del aedeago de <i>Cyclocephala mafaffa</i> (a), y <i>Cyclocephala discicollis</i> (b), mostrando ausencia/presencia de setas en los parámetros.....	84

78	Vista frontal del aedeago de <i>Cyclocephala mafaffa</i> (a), y <i>Arrigutia brevissima</i> (b), mostrando parámetros simétricos/asimétricos.....	84
79	Vista frontal del aedeago de <i>Cyclocephala mafaffa</i> (a); <i>Cyclocephala discicollis</i> (b), y <i>Arrigutia brevissima</i> (c), mostrando ápice de los parámetros.....	85
80	Vista frontal del aedeago de <i>Cyclocephala mafaffa</i> (a), <i>Dyscinetus mendax</i> (b), y <i>Cyclocephala epistomalis</i> (c), mostrando ápice de los parámetros.....	86
81	Consenso estricto (L: 849, Ci: 0.19, Ri: 0.48) obtenido a partir de 3 cladogramas igualmente parsimoniosos (L: 842), resultantes de la búsqueda heurística con NONA.....	88
82	Cladograma número 1 de 3, obtenido de la búsqueda heurística con NONA.....	89
83	Cladograma número 2 de 3, obtenido de la búsqueda heurística con NONA.....	90
84	Cladograma número 3 de 3, obtenido de la búsqueda heurística con NONA.....	91
85	<i>Erioscelis sobrina</i> Höhne, 1921 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Antena, (c) Labro, (d) Mandíbula vista dorsal, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente, (f) Labio vista ventral.....	111
86	<i>Erioscelis sobrina</i> Höhne, 1921 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Protibia derecha, (c) Protarso derecho, (d) Mesotibia izquierda, (e) Metatibia izquierda, (f) aedeago vista caudal.....	112
87	<i>Stenocrates ligneus</i> Arrow, 1911 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Mandíbula	

	vista dorsal y ventral, respectivamente, (d) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Labio vista ventral.....	116
88	<i>Stenocrates ligneus</i> Arrow, 1911 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Pigidio vista lateral, (c) Protibia derecha, (d) Protarso derecho, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.....	117
89	<i>X. paradytis</i> (Ponchel & Dechambre, 2003) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.....	121
90	<i>X. paradytis</i> (Ponchel & Dechambre, 2003) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Pigidio vista lateral, (c) Protibia derecha, (d) Protarso derecho, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda, (g) Aedeago vista caudal y lateral respectivamente.....	122
91	<i>Dyscinetus mendax</i> Joly & Escalona, 2010 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labroepifaringe, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.....	128
92	<i>Dyscinetus mendax</i> Joly & Escalona, 2010 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Pigidio vista lateral, (c) Protibia derecha, (d) Protarso derecho, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.....	130
93	<i>Chalepides barbatus argentinus</i> (Fabricius, 1781) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labroepifaringe, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente. 93e. <i>Chalepides comes</i> Prell, 1936 (♂), Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.....	134
94	<i>Chalepides barbatus argentinus</i> (Fabricius, 1781) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pigidio vista lateral, (b)	

	Protibia derecha, (c) Protarso derecho, (d) Uña mayor derecha, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.....	135
95	<i>Aspidolea singularis</i> Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente....	139
96	<i>Aspidolea singularis</i> Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pigidio vista lateral, (b) Protibia derecha, (c) Protarso derecho, (d) Uña mayor derecha, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.....	140
97	<i>Ancognatha scarabaeoides</i> Erichson, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.....	145
98	<i>Ancognatha scarabaeoides</i> Erichson, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Pigidio vista lateral, (c) Protibia derecha, (d) Protarso derecho, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.....	146
99	<i>Surutú hesperius</i> Ratcliffe, 1981 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.....	150
100	<i>Surutú hesperius</i> Ratcliffe, 1981 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Pigidio vista lateral, (c) Protibia derecha, (d) Protarso derecho, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.....	152
101	<i>Acrobolbia macrophylla</i> Ohaus, 1912 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Mandíbula vista dorsal, (c) Maxila vista dorsal, (d) Labio vista ventral.....	155

102	<i>Acrobolbia macrophylla</i> Ohaus, 1912 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Protarso derecho, (e) Metotibia izquierda, (f) Aedeago vista caudal.....	156
103	<i>Harposceles paradoxus</i> Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.....	160
104	<i>Harposceles paradoxus</i> Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Protibia derecha, (b) Protarso derecho, (c) Mesotibia izquierda, (d) Metatibia izquierda, (e) Protrocánter izquierdo, (f) Mesoesterno.....	162
105	Vista dorsal de la cabeza mostrando forma del clipeo semicircular (a), parabólico (b), obtusamente acuminado (c), subcuadrado (d), trapezoidal (e). 105a. <i>Cyclocephala complanata</i> , macho; 105b. <i>Cyclocephala gabaldoni</i> macho; 105c. <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho; 105d. <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho; 105e. <i>Cyclocephala melanocephala</i> , macho.....	166
106	Vista ventral de la mandíbula izquierda. 106a. <i>Cyclocephala lurida</i> , macho; 106b. <i>Cyclocephala sanguinicollis</i> ; 106c. <i>Cyclocephala divaricata</i> , macho.....	167
107	Vista ventral de la maxila izquierda. 107a. <i>Cyclocephala castanea</i> , macho; 107b. <i>Cyclocephala marginalis</i> ; 107c. <i>Cyclocephala hirta</i> , macho; 107d. <i>Cyclocephala discicollis</i> , macho; 107e. <i>Cyclocephala gabaldoni</i> , macho; 107f. <i>Cyclocephala ocellata</i> , macho.....	168
108	Vista ventral del labio. 108a. <i>Cyclocephala divaricata</i> macho; 108b. <i>Cyclocephala castanea</i> ; 108c. <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho.....	169
109	Vista ventral del labio. 109a. <i>Cyclocephala gabaldoni</i> macho; 109b. <i>Mimeoma maculata</i> ; 109c. <i>Cyclocephala marginalis</i> , macho.....	170

RESUMEN

Se sometió a prueba la monofilia de la tribu Cyclocephalini, y de los géneros implicados. Para esto se realizó un análisis cladístico por parsimonia que comprendió en el grupo interno a 35 especies de *Cyclocephala*, y 21 especies de los 12 géneros adicionales considerados como Cyclocephalini. Los géneros *Peltonotus* Burmeister, 1847, y *Ruteloryctes* Arrow, 1908, no fueron incluidos en el análisis. El género *Acrobolbia* Ohaus, 1912, fue considerado en el análisis a pesar de que no tener el material biológico. El grupo externo estuvo formado por especies de la tribu Pentodontini, Agaocephalini y Oryctini. Se codificaron 107 caracteres morfológicos de los adultos, 101 caracteres para machos y 6 para hembras. 57 codificados como binarios, 50 como multiestado, y 12 caracteres fueron identificados como no informativos en el programa Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999-2002). La búsqueda heurística realizada en el programa NONA 2.0, dio como resultado 3 árboles igualmente parsimoniosos. Se utilizó el consenso estricto (L: 849, Ci: 0,19, Ri: 0,48) para realizar la discusión de la hipótesis filogenética de la tribu Cyclocephalini. Los resultados demuestran que la tribu Cyclocephalini, tal cual como fue estudiada en la presente investigación, constituye un grupo monofilético. Se encontró buen soporte para la monofilia de los clados *Dyscinetus*, *Chalepides*, *Surutú*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, *Aspidolea*, *Stenocrates*, *Erioscelis*, y *Ancognatha*. La inclusión de los géneros *Augoderia*, *Arrigutia* y *Mimeoma* en el clado *Cyclocephala*, evidencia la parafilia del grupo, por lo que estos géneros serán sinonimizados con *Cyclocephala*. Se propone un nuevo género, el cual se presenta claramente diferenciado de sus grupos hermanos *Chalepides* y *Dyscinetus*. Se actualizan las descripciones y las diagnósis de los géneros que se proponen como válidos en la tribu Cyclocephalini.

ABSTRACT

The monophyly of the tribe Cyclocephalini, and genera involved were analyzed. The cladistic analysis by parsimony comprising 35 species of *Cyclocephala*, and 21 species in 12 additional genera considered Cyclocephalini. *Peltonotus* Burmeister, 1847, and *Ruteloryctes* Arrow, 1908, were not included in the analysis. Outgroup included species from the tribe Pentodontini, Agaocephalini y Oryctini. *Acrobolbia* Ohaus, 1912, was considered in the analysis despite not having the biological material. 107 morphological characters of adults, 101 characters for males and 6 females were coded for analysis. 57 characters were coded as binary, 50 characters as multistate, and 12 characters were identified as uninformative on the program Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999-2002). The heuristic search in the NONA 2.0 program resulted in three equally parsimonious trees. Strict consensus (L: 849, Ci: 0, 19, Ri: 0, 48) was used for the discussion of the phylogenetic hypothesis tribe Cyclocephalini. The results show that the Cyclocephalini tribe, exactly as was studied in the present investigation, constitutes a monophyletic group. Good support for the monophyly of *Dyscinetus*, *Chalepides*, *Surutú*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, *Aspidolea*, *Stenocrates*, *Erioscelis* and *Ancognatha* clades was found. The inclusion of genera *Augoderia*, *Arrigutia* and *Mimeoma* in the clade *Cyclocephala*, evidence paraphilia group, so these genera will be synonymized with *Cyclocephala*. A new genus, which is clearly differentiated from its sister groups, *Dyscinetus* and *Chalepides* was proposed.

INTRODUCCIÓN

La familia Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeiodea), es un grupo grande y diverso de coleópteros, representada por más de 30 mil especies, con considerable variación en aspecto, coloración y tamaño. Esta diversidad de aspectos también se refleja en su biología, ya que tienen una amplia gama de hábitos alimenticios, pueden ser fungívoros, herbívoros, necrófagos, coprófagos y saprófagos. Scarabaeidae incluye 6 subfamilias: Aphodiinae, Scarabaeinae, Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, y Cetoniinae (Browne & Scholtz, 1995; Jameson & Ratcliffe, 2002). Recientemente, se propuso una nueva clasificación para estas subfamilias (Cherman & Morón, 2014). Sin embargo, se seguirá la clasificación descrita anteriormente, debido a que la subfamilia objeto de estudio en esta investigación no sufre modificación.

La subfamilia Dynastinae, es una de las más conspicuas de los Scarabaeidae con alrededor de 1500 especies, divididas en 8 tribus: Hexodontini, Cyclocephalini, Pentodontini, Oryctini, Oryctoderini, Phileurini, Agaocephalini y Dynastini, encontradas en todas las principales áreas biogeográficas del mundo, aunque la mayoría de las especies se encuentran en el neotrópico (Ratcliffe, 2003). Los adultos Dynastinae se alimentan de frutas en descomposición, raíces y otras partes de la planta (Ritcher, 1958; Prance, 1980). Las larvas son saprófagas o fitófagas, alimentándose de raíces, tallos, troncos descompuestos, o materia orgánica, por lo que son importantes en el reciclaje de nutrientes. Algunas especies tienen importancia económica, causando daños a los cultivos tales como maíz, arroz, y caña de azúcar (Aragón-García & Morón, 2000; Villegas *et al.*, 2008; Nuñez & Neita, 2009; Coutinho *et al.*, 2011). Los adultos de algunas especies de Cyclocephalini (Coleoptera: Scarabaeidae, Dynastinae) son también ahora reconocidos como importantes polinizadores de palmas y aráceas cuando los adultos entran a las flores para alimentarse (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger, 1991; García-Robledo *et al.*, 2004; Maia & Schlindwein, 2006, Oliveira & Ávila, 2010).

Los adultos Dynastinae se diferencian de las otras subfamilias de Scarabaeidae en tener las mandíbulas frecuentemente expuestas en vista dorsal; labro pequeño y fino, escondido, con el borde no sobrepasando el margen anterior del clipeo; antena con 9 o 10 segmentos, con la

base del escapo escondido en el clípeo; escutelo visible de tamaño moderado y uniforme; mesoepimero escondido; pigidio expuesto; procoxa transversa; uñas medias y posteriores simples, no se mueven independientemente; ápice del primer meso y metatarsómero sin incisión longitudinal. La mayoría tiene un cuerpo robusto de color castaño oscuro, negro o rojizo, ocasionalmente amarillo testáceo, con manchas, líneas simétricas oscuras o puntos, muy rara vez con colores metalizados (Ratcliffe, 2003; Gasca-Álvarez & Amat-García, 2010). Algunos de estos caracteres que se consideran diagnósticos, pueden presentarse en otras subfamilias y viceversa. Este solapamiento en los caracteres es lo que ha provocado la inestabilidad en la ubicación de algunos taxones en una subfamilia u otra.

Los miembros de la tribu Cyclocephalini se caracterizan por no tener cuernos, tubérculos o foveas en cabeza y pronoto; los machos presentan el protarsómero engrosado, con la uña anterior más grande que las uñas medias y posteriores; oniquio de las uñas con dos setas; mandíbulas simples que carecen de dientes laterales; tarsos cilíndricos; y epipleura modificada en las hembras (Endrödi, 1985; Ratcliffe, 2003). En algunos representantes de Cyclocephalini existen excepciones en estas características.

La tribu Cyclocephalini la conforman hasta los momentos, 15 géneros (tabla 1), los cuales tienen una distribución Neotropical y Neártica, pero la mayoría de las especies son neotropicales (Ratcliffe 2003). El género *Ruteloryctes* Arrow, 1908 y *Peltonotus* Burmeister, 1847, son los únicos que se han encontrado fuera de esta área de distribución, encontrándose en África occidental desde Guinea hasta Angola (Endrödi, 1985), y en el Sureste de Asia, respectivamente (Jameson & Wada, 2004). El género *Ruteloryctes* había estado representado por una sola especie, *Ruteloryctes morio* (Fabricius, 1798), hasta que recientemente Dechambre (2006a) describió la segunda especie, *Ruteloryctes bis* de Camerún (tabla 2).

Tabla 1. Lista de géneros válidos y especies tipo en la tribu Cyclocephalini

Género	Especie tipo
<i>Cyclocephala</i> Dejean, 1821	<i>Cyclocephala amazona</i> (Linnaeus, 1767)
<i>Augoderia</i> Burmeister, 1847	<i>Augoderia nitidula</i> Burmeister, 1847
<i>Harposceles</i> Burmeister, 1847	<i>Harposceles paradoxus</i> Burmeister, 1847
<i>Erioscelis</i> Burmeister, 1847	<i>Apogonia emarginata</i> Mannerheim, 1829
<i>Stenocrates</i> Burmeister, 1847	<i>Stenocrates laborator</i> Fabricius, 1775
<i>Ancognatha</i> Erichson, 1847	<i>Ancognatha scarabaeoides</i> Erichson, 1847
<i>Dyscinetus</i> Harold, 1869	<i>Melolontha germinata</i> Fabricius, 1801
<i>Ruteloryctes</i> Arrow, 1908	<i>Ruteloryctes morio</i> (Fabricius, 1798)
<i>Chalepides</i> Casey, 1915	<i>Scarabaeus barbatus</i> Fabricius, 1787
<i>Mimeoma</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala maculata</i> Burmeister, 1847
<i>Aspidolea</i> Bates, 1888	<i>Aspidolea singularis</i> Bates, 1888
<i>Surutu</i> Martínez, 1955	<i>Surutu dytiscoides</i> Martínez, 1955
<i>Arriguttia</i> Martínez, 1960	<i>Cyclocephala brevissima</i> Arrow, 1911
<i>Acrobolbia</i> Ohaus, 1812	<i>Acrobolbia macrophylla</i> Ohaus, 1812
<i>Peltonotus</i> Burmeister, 1847	<i>Peltonotus morio</i> Burmeister, 1847

Cyclocephala, género tipo de la tribu, fue propuesto por Dejean en 1821, y Casey en 1915 designa a *Melolontha signata* Fabricius, 1781, como la especie tipo del género. *Melolontha signata* Fabricius, 1781, se considera actualmente sinónimo de *Cyclocephala amazona* (Linnaeus, 1767), siendo ésta entonces la especie tipo actualmente válida. Se considera que *Cyclocephala* es el género con el mayor número de especies (alrededor de 350), si lo comparamos con el número de especies aproximado de la tribu que está alrededor de 450 especies (Ratcliffe, 2003). Endrödi (1985) proporcionó la más reciente sinopsis del género, sin embargo, más de 90 especies han sido descritas desde que fue publicado este trabajo, y nuevas especies son descritas cada año (Ratcliffe, 2003). Las especies de *Cyclocephala*

pueden ser encontradas desde el extremo sureste del sur de Canadá hasta Argentina, pero la mayoría de las especies son neotropicales (Ratcliffe, 2003).

Tabla 2. Número de especies en los géneros de la tribu Cyclocephalini

Género	Número de especies
<i>Cyclocephala</i> Dejean, 1821	Aproximadamente 350
<i>Augoderia</i> Burmeister, 1847	1
<i>Harposceles</i> Burmeister, 1847	1
<i>Erioscelis</i> Burmeister, 1847	5
<i>Stenocrates</i> Burmeister, 1847	49
<i>Ancognatha</i> Erichson, 1847	20
<i>Dyscinetus</i> Harold, 1869	17
<i>Ruteloryctes</i> Arrow, 1908	2
<i>Chalepides</i> Casey, 1915	14
<i>Mimeoma</i> Casey, 1915	5
<i>Aspidolea</i> Bates, 1888	25
<i>Surutú</i> Martínez, 1955	5
<i>Arriguttia</i> Martínez, 1960	2
<i>Acrobolbia</i> Ohaus, 1812	2
<i>Peltonotus</i> Burmeister, 1847	19

Casey en 1915, en sus *Memoirs on the Coleoptera*, observando la gran heterogeneidad que existía en el género *Cyclocephala*, lo subdividió proponiendo otros nuevos (tabla 3): *Mononidia*, con la especie tipo *Cyclocephala carbonaria* Arrow, 1911; *Diapatalia*, con *Cyclocephala discicollis* Arrow, 1902, como especie tipo; *Stigmalia*, con *Cyclocephala mafaffa* Burmeister, 1847, como especie tipo; *Spilosota*, con la especie tipo *Spilosota nubecula* Casey,

1915; *Ochrosidia*, con la especie tipo *Melolontha immaculata* Oliver, 1789; *Dichromina*, con la especie tipo *Cyclocephala dimidiata* Burmeister, 1847; *Homochromina* con la especie tipo *Homochromina divisa* Casey, 1915; *Aclinidia*, con *Melolontha castanea* Olivier, 1789 como especie tipo, y *Halotosia*, con la especie tipo *Cyclocephala fasciolata* Bates, 1888. Estos 9 géneros propuestos por Casey (1915) fueron sinonimizados con *Cyclocephala* por Arrow (1937), por considerar que aquel se había basado en caracteres sexuales secundarios del macho. Los subgéneros *Plagiosalia*, *Isocoryna* y *Graphalia* propuestos por Casey (1915), también fueron sinonimizados por Arrow (1937). Desde entonces se ha seguido lo propuesto por este último autor. Del mismo modo, han surgido otros subgéneros como *Aspidolites* Höhne, 1922a, y *Aspidolella* Prell, 1936 (nombre nuevo para *Aspidolites* Höhne, 1922a, por estar preocupado por *Aspidolites* Conrad, 1841), y *Albridarollia* Bolivar *et al.*, 1963, los cuales también han sido sinonimizados con *Cyclocephala*.

Casey (1915) creó también el género *Parachalepus*, con la especie tipo *Scarabaeus barbatus* Fabricius, 1787. Adicionalmente, en este mismo trabajo Casey (1915) dividió el género *Parachalepus* Casey, 1915 en dos subgéneros, *Parachalepus* y *Chalepides*. Posteriormente, tanto Prell (1936) como Arrow (1937) encontraron que el nombre genérico *Parachalepus* Casey, 1915 no estaba disponible, habiendo sido utilizado anteriormente por Baly (1885) (Coleoptera: Chrysomelidae, Hispinae), descrito como subgénero de *Chalepus* Thunberg, 1805 (no *Chalepus* MacLeay, 1819), por lo que debió ser sustituido por *Chalepides* como el nombre genérico válido, quedando *Parachalepus* Casey, 1915 como sinónimo de *Chalepides* Casey, 1915. Joly & Escalona (2002) revisaron el género *Chalepides*, encontrando 14 especies, distribuidas en Suramérica y las Antillas. Adicionalmente, Ponchel & Dechambre (2003) describieron una nueva especie de Perú nombrada como *Chalepides paradytis*, la cual fue posteriormente reubicada en *Dyscinetus* por Joly & Escalona (2010).

Tabla 3. Lista de géneros y subgéneros sinonimizados, y especies tipo en la tribu Cyclocephalini

Género	Especie tipo	Nombre válido:
<i>Barotheus</i> Bates, 1891	<i>Barotheus andinus</i> Bates, 1891	<i>Ancognatha</i>
<i>Mononidia</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala carbonaria</i> Arrow 1911	<i>Cyclocephala</i>
<i>Diapatalia</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala discicollis</i> Arrow, 1902	<i>Cyclocephala</i>
<i>Stigmalia</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala mafaffa</i> Burmeister, 1847	<i>Cyclocephala</i>
<i>Spilosota</i> Casey, 1915	<i>Spilosota nubeculina</i> Casey, 1915 (= <i>Cyclocephala hirta</i>)	<i>Cyclocephala</i>
<i>Ochrosidia</i> Casey, 1915	<i>Melolontha immaculata</i> Oliver, 1789	<i>Cyclocephala</i>
<i>Dichromina</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala dimidiata</i> Burmeister, 1847 = <i>C. melanocephala</i> (Fabricius 1775)	<i>Cyclocephala</i>
<i>Homochromina</i> Casey, 1915	<i>Homochromina divisa</i> Casey, 1915 = <i>C. sanguinicollis</i> Burmeister, 1847	<i>Cyclocephala</i>
<i>Aclinidia</i> Casey, 1915	<i>Melolontha castanea</i> Olivier, 1789	<i>Cyclocephala</i>
<i>Halotosia</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala fasciolata</i> Bates, 1888	<i>Cyclocephala</i>
<i>Paraspidolea</i> Höhne, 1922b	<i>Paraspidolea fuliginea</i> Höhne, 1922b	<i>Aspidolea</i>
<i>Albridarollia</i> Bolivar et al. 1963	<i>Albridarollia ocellata</i> Bolivar et al. 1963 = <i>Cyclocephala ocellata</i> Burmeister, 1847	<i>Cyclocephala</i>
Subgénero	Especie tipo	Nombre válido:
<i>Plagiosalia</i> Casey, 1915	No designado (incluye <i>Cyclocephala</i> . <i>complanata</i> Burmeister, 1847 = <i>C. obliquata</i> y <i>C. emacerata</i>)	<i>Cyclocephala</i>
<i>Isocoryna</i> Casey, 1915	<i>Isocoryna jalapensis</i> Casey, 1915	<i>Cyclocephala</i>
<i>Graphalia</i> Casey, 1915	No designado (incluye <i>Cyclocephala</i> <i>lunulata</i> , <i>C. fulgurata</i> , <i>C. comata</i> y <i>C. oblita</i>)	<i>Cyclocephala</i>

Tabla 3. Continuación

<i>Aspidolites</i> Höhne, 1922a	<i>Aspidolea atricollis</i> Höhne, 1922	<i>Cyclocephala</i>
<i>Aspidolella</i> Prell, 1936	<i>Aspidolea atricollis</i> Höhne, 1922	<i>Cyclocephala</i>
<i>Pseudoancognatha</i> Otoyá, 1945	<i>Ancognatha nigriventris</i> Otoyá, 1945	<i>Ancognatha</i>
<i>Paraclinidia</i> Martínez, 1965	<i>Cyclocephala (Paraclinidia) endroedii</i> Martínez, 1965	<i>Cyclocephala</i>
<i>Palechus</i> Casey, 1915	<i>Dyscinetus (Palechus) histrio</i> Casey, 1915	<i>Dyscinetus</i>

Otro género creado por Casey (1915), fue *Mimeoma*, con la especie tipo *Cyclocephala maculata* Burmeister, 1847. Este género contiene actualmente 5 especies (Endrödi, 1966, 1979, 1985; Ratcliffe, 1977). Una especie *Mimeoma nigra* se encuentra en República Dominicana y las cuatro especies restantes son encontradas desde México hasta Brasil y Bolivia (Ratcliffe, 2003). Hay un registro dudoso para Cuba de *Mimeoma signatoides* (Endrödi, 1966).

Harold (1869), crea el género *Dyscinetus* para sustituir al género *Chalepus* MacLeay, 1819 (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) que estaba preocupado por *Chalepus* Thunberg, 1805 (Coleoptera, Chrysomelidae, Hispinae), quedando *Chalepus* MacLeay, 1819 como sinónimo de *Dyscinetus*. Casey (1915) creó adicionalmente un subgénero para *Dyscinetus*, nombrándolo como *Palechus* Casey, 1915, considerado actualmente como sinónimo de *Dyscinetus*. La especie tipo de *Dyscinetus* es *Melolontha germinata* Fabricius, 1801. El género *Dyscinetus* está compuesto por 18 especies (Endrödi, 1966, 1985; Ratcliffe, 1986; Joly & Escalona, 2002; Dupuis, 2006; Joly & Escalona, 2010), encontradas desde el centro de Estados Unidos hasta Argentina. La sinopsis más reciente del género es de Endrödi (1985). Joly & Escalona (2010), revisaron las especies venezolanas de *Dyscinetus*, y describieron una nueva especie.

Otros géneros de Cyclocephalini han sufrido poca o ninguna modificación. Entre éstos tenemos al género *Augoderia* Burmeister, 1847, con una sola especie *Augoderia nitidula* conocida de Brasil. El género *Harposceles* Burmeister, 1847, con la especie monotípica *Harposceles paradoxus* conocida de Guyana. El género *Erioscelis* creado por Burmeister en 1847, representado por 5 especies encontradas en Suramérica (Brasil, Perú, Colombia y Venezuela; Burmeister, 1847; Prell, 1914; Höhne, 1921; Endrödi, 1966, 1985), y más recientemente se ha encontrado en Costa Rica y Panamá (Ratcliffe, 2003).

El género *Stenocrates* fue creado por Burmeister en 1847 con la especie tipo *Stenocrates laborator* Fabricius, 1775. Este género está ampliamente distribuido desde México hasta Argentina, pero la mayoría de las especies están presentes en Suramérica. Ratcliffe (2003) indica que *Stenocrates* está representado por 41 especies (Endrödi, 1966, 1985; Ratcliffe, 1978; Dechambre, 1979; Delgado, 1991; Dupuis & Dechambre, 1995). Desde entonces se han descrito 8 especies desde Argentina, Brasil, Guayana Francesa, Bolivia, Paraguay, Uruguay, México y Panamá (Ponchel & Dechambre, 2003; Dechambre & Hardy, 2004; Dechambre 2006b). Endrödi (1966, 1985) proporcionó la última sinopsis del género, pero alrededor de 20 especies nuevas han sido descritas desde entonces, y éstas no han sido incorporadas en ninguna clave, por lo que es necesaria una nueva revisión (Ratcliffe, 2003).

El género *Ancognatha* fue propuesto por Erichson (1847), con la especie tipo *Ancognatha scarabaeoides*, designada por Casey (1915). Bates (1891) describió el género *Barotheus*, ahora considerado sinónimo de *Ancognatha*. Del mismo modo, el subgénero *Pseudoancognatha* Otoy, 1945, también se considera sinónimo. *Ancognatha* comprende 19 especies que se encuentran desde Arizona y Nuevo México en el sur de los Estados Unidos hasta Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Endrödi, 1966, 1985; Ratcliffe, 1992; Pardo-Locarno *et al.*, 2006). La última revisión de las especies del género es de Endrödi (1966, 1985).

El género *Aspidolea* Bates, 1888 contiene 25 especies que se encuentran desde México hasta Argentina (Endrödi, 1985; Ratcliffe, 1977; Martínez, 1975; Dechambre, 1992). Höhne (1922b) creó el género *Paraspidolea* para *Aspidolea fuliginea*. Posteriormente, Endrödi (1966) juntó

Paraspidolea con *Aspidolea*, quedando el primero sinónimo del segundo. Ratcliffe (2003) cuestiona la validez de *Aspidolea* como género, debido a la observación del solapamiento de los estados de caracteres maxilares entre *Cyclocephala* y *Aspidolea*. Este autor propone realizar un análisis filogenético para ayudar a resolver esta interrogante.

Surutú y *Arriguttia*, son los géneros más recientemente creados dentro de la tribu Cyclocephalini (Martínez, 1955, 1960). *Surutú* está representado por 4 especies (Martínez, 1955; D'Andretta & Martínez, 1956; Endrödi, 1975; Ratcliffe, 1981), con la especie tipo *S. dytiscoides* Martínez, 1955, conocida de Bolivia. El género *Arriguttia* fue creado por Martínez (1960), para dar una nueva entidad taxonómica a *Cyclocephala brevissima* Arrow, 1911, considerada por el autor como muy singular. Este género cuenta con una especie adicional, *Arriguttia bolivari*, la cual fue descrita por Martínez (1968) de Brasil. Este género se encuentra en Brasil y Guyana.

El género *Acrobolbia* Ohaus, 1812 representado por una especie, *Acrobolbia macrophylla*, fue recientemente transferido de la subfamilia Rutelinae, tribu Rutelini, subtribu Acrobolbiina, a la subfamilia Dynastinae (Jameson *et al.*, 2002). En un primer trabajo, Jameson (1997), con la aplicación de un análisis filogenético a la subtribu Rutelina (subfamilia Rutelinae), propuso transferir este género y su subtribu a la subfamilia Dynastinae, sugiriendo que este género podría ser un miembro de la tribu Cyclocephalini, pero no estaba segura de su ubicación dentro de la subfamilia Dynastinae. Posteriormente Jameson *et al.* (2002) transfirieron definitivamente el género *Acrobolbia* a la tribu Cyclocephalini (subfamilia Dynastinae). Del mismo modo, Jameson (1997), con su investigación sobre la subtribu Rutelina, también propuso transferir el género *Peltonotus* Burmeister, 1847, ubicado en la subtribu Pelidnotina (Rutelinae), a la subfamilia Dynastinae, deduciendo de su análisis que este género estaba más cercanamente relacionado con la subfamilia Dynastinae que con Rutelinae. Sin embargo, como en el caso de *Acrobolbia*, Jameson (1997) sugirió que *Peltonotus* podría ser ubicado dentro de la tribu Cyclocephalini, indicando que estudios posteriores podrían ayudar a dilucidar la ubicación de este género dentro de la subfamilia Dynastinae. Más recientemente, Jameson & Wada (2004) hicieron una revisión del género *Peltonotus*, encontrando 19

especies distribuidas por todo el Sureste de Asia, y lo ubican dentro de los Cyclocephalini (Dynastinae).

Dado que la tribu Cyclocephalini tiene una gran importancia ecológica y económica, muchas de sus especies han sido intensamente estudiadas en sus diferentes aspectos biológicos y taxonómicos, dando la percepción equivocada de que este grupo es bien conocido. Sin embargo, se han realizado pocos estudios filogenéticos, permaneciendo entre los investigadores la incertidumbre de la monofilia de la tribu y de los clados que la conforman. Los análisis cladísticos realizados en otras subfamilias de Scarabaeidae, con algunos representantes de Dynastinae, son los que han aportado la base científica para soportar la inclusión de nuevos géneros en la tribu Cyclocephalini. Tal es el caso de los géneros *Acrobolbia* y *Peltonotus* (Jameson, 1997; Jameson *et al.*, 2002; Jameson & Wada, 2004). Recientemente, Clark (2011), basado en un análisis filogenético, con datos morfológicos de los adultos, propuso la monofilia y clasificación de Cyclocephalini. Esta tesis no publicada, ubicó tentativamente a *Stenocrates* y *Erioscelis*, fuera del clado Cyclocephalini, mientras que incluyó nuevos representantes, tales como *Neohyphus* y *Parapucaya*, quedando la tribu con igual número de géneros. Del mismo nodo, no se encontraron caracteres derivados compartidos que soportaran la monofilia de algunos géneros.

Por lo tanto, debido a que la tribu ha sido poco estudiada, y los resultados de las investigaciones previas han sido poco concluyentes, se plantea como objetivo estudiar las relaciones filogenéticas de la tribu Cyclocephalini, utilizando una combinación de taxones y caracteres morfológicos diferentes a los usados en investigaciones anteriores. Esto con el propósito de poner a prueba la monofilia de la tribu, y corroborar o refutar las hipótesis planteadas por otros autores. En este análisis se incluirá sólo los géneros americanos ubicados actualmente en Cyclocephalini, y algunos géneros que posterior a su descripción fueron sinonimizados. Con esto se pretende reconocer los grupos monofiléticos, y definirlos basados en los caracteres apomórficos. El análisis filogenético aplicado permitirá establecer nuevas hipótesis, comprender la composición y las relaciones entre los géneros de la tribu Cyclocephalini, y cómo ha sido el proceso evolutivo para la formación de nuevos taxones,

proporcionando las bases para futuras investigaciones que involucren otros caracteres morfológicos que sean potencialmente informativos para los análisis filogenéticos. Por otro lado, los datos aportados por los análisis filogenéticos podrían ayudar de alguna manera, a describir patrones de distribución de las especies. Sin una delimitación confiable de los grupos taxonómicos y de las unidades básicas de la diversidad biológica es imposible estimar la diversidad de especies, hacer análisis histórico-evolutivos de esas unidades, entender los patrones de flujo genético dentro o entre estas unidades, delimitar áreas de endemismo y obtener consistentes hipótesis biogeográficas, y todo esto es al mismo tiempo profundamente relevante en la conservación de la biodiversidad (Santos & Amorim, 2006).

OBJETIVOS

Objetivo General

Realizar un análisis filogenético de la tribu Cyclocephalini usando caracteres morfológicos de los adultos.

Objetivos Específicos

1. Definir los caracteres morfológicos para los géneros de la tribu.
2. Identificar los grupos monofiléticos dentro de la tribu.
3. Discutir las relaciones filogenéticas de los géneros en la tribu.
4. Redefinir los géneros de la tribu.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material taxonómico

Para realizar el análisis filogenético se examinaron 112 ejemplares pertenecientes a 61 especies (tabla 4). En el grupo interno se incluyeron 35 especies de *Cyclocephala*, y 21 especies de los 12 géneros adicionales considerados como Cyclocephalini. Los géneros *Peltonotus* Burmeister, 1847, y *Ruteloryctes* Arrow, 1908, no fueron incluidos en el análisis debido a que no se disponían de los ejemplares necesarios. El género *Acrobolbia* Ohaus, 1912, fue considerado en el análisis a pesar de que no tener el material para realizar la disección, pero sí de documentación bibliográfica que aportara la información de los caracteres analizados. El grupo externo estuvo formado por tres especies de Pentodontini (*Pentodon bidens*, *Euetheola bidentata* y *Euetheola humilis*), una especie de Agaocephalini (*Aegopsis westwoodi*), y una especie de Oryctini (*Strategus aloeus*).

En algunos casos, no fue posible la obtención de ejemplares de las especies tipo, por lo que se utilizaron otras especies del género. Los ejemplares utilizados para este estudio se obtuvieron de la colección del Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yépez (MIZA), UCV, Maracay, Venezuela. Los detalles sobre procedencia de los ejemplares y datos de localidad, son proporcionados en el Apéndice I. El estudio de los caracteres se hizo para machos y hembras (63 ♂ y 49 ♀), sin embargo, en algunos casos solo se disponía de uno de los dos sexos.

Estudio de los caracteres

Para realizar el análisis filogenético se estudiaron los caracteres morfológicos del endo y exoesqueleto. Se realizaron disecciones de las partes bucales, alas posteriores, tórax, abdomen y genitales masculinos. Las especies en las cuales se disponía de suficiente material se hicieron disecciones de la cabeza para la observación del tentorio. En otros casos, solo fue posible la extracción de la mandíbula izquierda, maxila izquierda, labro y labio, dejando el resto del ejemplar intacto.

Tabla 4. Especies utilizadas en el análisis filogenético

Tribu	Género	Especie
Agaeocephalini	<i>Aegopsis</i> Burmeister, 1847	<i>Aegopsis westwoodi</i> Thomson, 1860
Cyclocephalini	<i>Acrobolbia</i> Ohaus, 1912	<i>Acrobolbia macrophylla</i> Ohaus, 1912
Cyclocephalini	<i>Ancognatha</i> Erichson, 1847	<i>Ancognatha scarabaeoides</i> Erichson, 1847 <i>Ancognatha vulgaris</i> Arrow, 1911
Cyclocephalini	<i>Arrigutia</i> Martínez, 1960	<i>Arrigutia brevissima</i> (Arrow, 1911)
Cyclocephalini	<i>Aspidolea</i> Bates, 1888	<i>Aspidolea fuliginea</i> Bates, 1888 <i>Aspidolea singularis</i> Burmeister, 1847
Cyclocephalini	<i>Augoderia</i> Burmeister, 1847	<i>Augoderia nitidula</i> Burmeister, 1847
Cyclocephalini	<i>Chalepides</i> Casey, 1915	<i>Chalepides comes</i> Prell, 1936 <i>Chalepides barbatus argentinus</i> (Fabricius, 1781)
		<i>Cyclocephala amazona</i> (Linnaeus, 1767)
		<i>Cyclocephala bicolor</i> Laporte de Castelnau, 1840
		<i>Cyclocephala borburatae</i> Endrödi, 1980
		<i>Cyclocephala borealis</i> Arrow, 1911
		<i>Cyclocephala brevis</i> Höhne, 1923
		<i>Cyclocephala carbonaria</i> Arrow, 1911
		<i>Cyclocephala castanea</i> (Olivier, 1789)
		<i>Cyclocephala colasi</i> Endrödi, 1964
		<i>Cyclocephala complanata</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala discicollis</i> Arrow, 1912
		<i>Cyclocephala discolor</i> (Herbst, 1792)
		<i>Cyclocephala dispar</i> (Herbst, 1792)
		<i>Cyclocephala divaricata</i> Joly, 2005
		<i>Cyclocephala epistomalis</i> Bates, 1888
		<i>Cyclocephala fasciolata</i> Bates, 1888
		<i>Cyclocephala forsteri</i> Endrödi, 1963
		<i>Cyclocephala gabaldoni</i> Martínez, 1980
		<i>Cyclocephala hirta</i> LeConte, 1861
		<i>Cyclocephala huesingi</i> Endrödi, 1964
		<i>Cyclocephala jalapensis</i> Casey, 1915
		<i>Cyclocephala longula</i> LeConte, 1863
		<i>Cyclocephala lunulata</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala lurida</i> Bland, 1863
		<i>Cyclocephala macrophylla</i> Erichson, 1847
		<i>Cyclocephala mafaffa</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala marginalis</i> Kirsch, 1871

Continúa

Tabla 4. Continuación

Tribu	Género	Especie
Cyclocephalini	<i>Cyclocephala</i> Dejean, 1821	<i>Cyclocephala melanocephala</i> (Fabricius 1775)
		<i>Cyclocephala ocellata</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala pardolocarnoi</i> Dechambre, 1995
		<i>Cyclocephala minuta</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala obesa</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala pasadenae</i> (Casey, 1915)
		<i>Cyclocephala sanguinicollis</i> Burmeister, 1847
		<i>Cyclocephala tutilina</i> Burmeister, 1847
Cyclocephalini	<i>Dyscinetus</i> Harold, 1869	<i>Dyscinetus dubius</i> (Olivier, 1789)
		<i>Dyscinetus mendax</i> Joly & Escalona, 2010
		<i>Dyscinetus paradytis</i> Arrow, 1911
		<i>Dyscinetus dytiscoides</i> (Ponchel & Dechambre, 2003)
Cyclocephalini	<i>Erioscelis</i> Burmeister, 1847	<i>Erioscelis emarginata</i> (Mannerheim, 1829) <i>Erioscelis sobrina</i> Höhne, 1921
Cyclocephalini	<i>Harposceles</i> Burmeister, 1847	<i>Harposceles paradoxus</i> Burmeister, 1847
Cyclocephalini	<i>Mimeoma</i> Casey, 1915	<i>Mimeoma acuta</i> (Arrow, 1902) <i>Mimeoma maculata</i> Burmeister, 1847
Cyclocephalini	<i>Stenocrates</i> Burmeister, 1847	<i>Stenocrates laevicollis</i> Kirsch, 1871 <i>Stenocrates ligneus</i> Arrow, 1911
Cyclocephalini	<i>Surutú</i> Martínez, 1955	<i>Surutú hesperius</i> Ratcliffe, 1981
Oryctini	<i>Strategus</i> Hope, 1837	<i>Strategus aloeus</i> (Linnaeus, 1758)
Pentodontini	<i>Euetheola</i> Bates, 1888	<i>Euetheola bidentata</i> Burmeister, 1847 <i>Euetheola humilis</i> Burmeister, 1847
	<i>Pentodon</i> Hope, 1837	<i>Pentodon bidens punctatus</i> (Villers, 1789)

Los genitales masculinos y el *espiculum gastrale* se extrajeron a través de la abertura genital. Si la genitalia era muy difícil de extraer por este medio, y dependiendo de la condición del ejemplar, se procedió a disectar removiendo cuidadosamente el abdomen en la unión entre el metatórax y el primer ventrito. El aedeago se encuentra dentro del abdomen cerca de la abertura genital. El *espiculum gastrale* está localizado en el último ventrito y está fuertemente unido a los tergitos por medio de músculos. En algunos casos el aedeago fue montado en un

pequeño triángulo de cartulina usando goma entomológica y colocada en el alfiler debajo del ejemplar.

El metaendoesternito fue examinado cuidadosamente disectando el abdomen en la unión entre el metatórax y el primer ventrito abdominal. Después de eliminar los músculos torácicos, el extremo caudal del metaendoesternito fue fácilmente observado. Dependiendo de la disponibilidad de los ejemplares, el abdomen fue colocado de nuevo en su sitio (usando goma entomológica), para mantener así la integridad del ejemplar.

La disección se realizó con la ayuda de pinzas, microalfileres, alfileres entomológicos, y hojillas de bisturí. Las partes disectadas que requirieron aclaración de la cutícula, para mejor observación, fueron sumergidas en KOH y calentadas en baño María, posteriormente fueron sumergidas en ácido acético para neutralizar la actividad del KOH y luego lavadas con agua destilada. La observación de los ejemplares se hizo con lupa estereoscópica (NIKON SMZ1500). Para dibujar las estructuras observadas se utilizó cámara lucida y cuadrícula adaptada a una lupa estereoscópica (LEICA WILD M8). Posteriormente los dibujos fueron digitalizados y mejorados en el programa Corel Draw Versión X5.

Método filogenético

Para llevar a cabo el análisis cladístico de los caracteres morfológicos estudiados, se construyó una matriz de 61 taxones por 107 caracteres en el Programa NED (Nexus Data Editor, Versión 0.5.0; Page, 2001). La especie que sirvió de enraizamiento en las soluciones más parsimoniosas fue *Pentodon bidens* (Pentodontini). Posteriormente se utilizó el programa WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 1999-2002), y NONA 2.0 (Goloboff, 1999), para la búsqueda de soluciones óptimas siguiendo la estrategia heurística de búsqueda que implica: 1.- Construcción de árboles de Wagner por adición al azar de los taxones (diferentes puntos de partida), 2.- Ejecución de permutaciones de rama tipo TBR (*Tree Bisection Reconnection*), 3.- Retención en memoria sólo de los árboles óptimos (de mínima longitud), 4.- Desorden de los caracteres (Nixon y Carpenter, 1993). Las opciones usadas en WinClada fueron: Número máximo de árboles guardados 500, Número de repeticiones 50, Árboles de inicio por cada

replicación 50. En los cladogramas obtenidos fueron mapeados los caracteres sinapomórficos, autapomórficos y las homoplasias. Del mismo modo, se calculó el índice de consistencia (grado de homoplasia), y el índice de retención (grado de sinapomorfía aparente) para cada carácter y para los árboles. Finalmente se realizaron dos tipos de pruebas para el soporte de grupos, Jacknife y Bootstrap, eliminando al azar 33% de los caracteres, según lo expuesto por Farris *et al.* (1995) y eliminándose las autapomorfías. Para ambas pruebas se realizaron 1000 repeticiones con las permutaciones tipo TBR y adiciones al azar de cada taxón en 25 réplicas. Se consideró que los valores de Bootstrap mayores a 70% proporcionan un buen soporte para los clados (Felsenstein, 1985).

Caracteres

Se intentó usar en el análisis tantos caracteres como fueran posibles. Sin embargo, algunos caracteres no fueron útiles debido a su excesiva variabilidad dentro de los taxones estudiados, o por el contrario fueron muy constantes. Los caracteres más variables fueron los relacionados con los dientes maxilares, los cuales fueron muy diversos en cuanto a número, tamaño y disposición. Otro de los caracteres muy variables fue la escotadura en el borde anterior del labio, la cual varió en forma, profundidad y anchura. En total se codificaron 107 caracteres, 101 caracteres para machos y 6 para hembras. 57 se codificaron como binarios, 50 como multiestado, y 12 caracteres fueron identificados como no informativos en el programa Winclada. Los caracteres se trataron como desordenados, y con el mismo peso. Cuando uno de los dos sexos del taxón no estuvo disponible, o los caracteres no pudieron ser observados debido a las condiciones del ejemplar fueron codificados como "?". Los caracteres inaplicables se codificaron como "-". Los taxones terminales representan especies, identificadas a nivel genérico. Los caracteres para el análisis filogenético son dados a continuación. El número en paréntesis indica el estado asignado al carácter. La matriz de los caracteres son proporcionados en el Apéndice II.

Cabeza

1. Mazo de la antena del macho:

Igual o más largo que la mitad del pronoto en la línea media (0) (figura 1a), más largo que los antenómeros 2-7 juntos, pero más corto que la mitad del pronoto en la línea media (1) (figura 1b), igual o más corto que los antenómeros 2-7 juntos (2) (figura 1c).

Las especies de Cyclocephalini tienen antena con 10 antenómeros. El primer antenómero (escapo) es muy largo, del segundo al séptimo (2-7) son cortos y subcuadrados, y del octavo al décimo (8-10), son largos y aplanados y conforman el mazo. Para observar los estados de este carácter se mide la longitud del mazo, se compara con la longitud total de los antenómeros 2-7, y con la longitud del pronoto, la cual se mide en la mitad. En la mayoría de las especies la longitud del mazo es inferior o igual a los antenómeros 2-7 (estado 2). En muy pocas especies tales como *Acrobolbia macrophylla*, *Cyclocephala macrophylla*, *C. longula* y *C. pasadenae*, la longitud del mazo de la antena es igual o más larga que la mitad de la longitud total del pronoto (estado 0). En los géneros *Cyclocephala*, *Chalepides*, y *Stenocrates* tanto el estado 1 como el 2 están presentes, mientras que en otros géneros como *Dyscinetus*, *Mimeoma*, y *Erioscelis*, sólo está presente el estado 2.

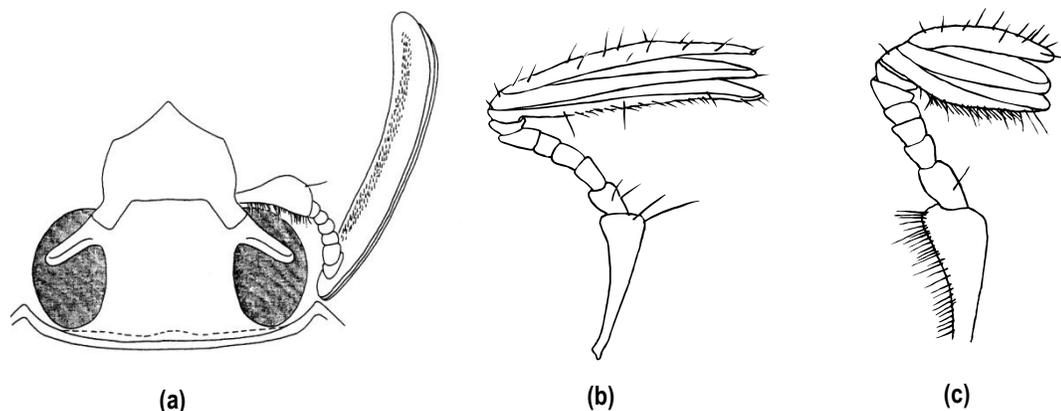


Figura 1a-c. Antena mostrando mazo igual o más largo que la mitad del pronoto en la línea media (a), más largo que los antenómeros 2-7 juntos, pero más corto que la mitad del pronoto en la línea media (b), igual o más corto que los antenómeros 2-7 juntos (c), (carácter 1). 1a. *Acrobolbia macrophylla*, macho; 1b. *Cyclocephala lurida*, macho; 1c. *Cyclocephala mafaffa*, macho.

2. Forma del Clípeo:

Semicircular (figura 2a) (0), parabólico (figura 2b) (1), obtusamente acuminado (figura 2c) (2), agudamente acuminado (figura 2d) (3), subcuadrado (figura 2e) (4), trapezoidal (figura 2f) (5).

La forma del clípeo fue muy variable en los ejemplares estudiados. Se consideró al clípeo semicircular (estado 0), cuando el ancho total del clípeo, medido en la base, es el doble de la longitud total del clípeo, medida en la mitad, y con ángulos anteriores ampliamente redondeados; parabólico (estado 1) es similar al semicircular, sólo que el ancho total del clípeo es menos del doble de la longitud total del clípeo; obtusamente acuminado (estado 2) cuando los bordes laterales convergen fuertemente hacia adelante, terminando en una punta ampliamente redondeada, y agudamente acuminado (estado 3) cuando la punta es muy aguzada; subcuadrado (estado 4), cuando los bordes laterales son paralelos, rectos y muy poco convergentes hacia adelante; y trapezoidal (estado 5) cuando los bordes laterales son rectos, y poco convergentes hacia adelante de modo que el borde anterior es mucho más corto que el basal, y los ángulos anteriores son estrechamente redondeados.

3. Reducción anterior del clípeo:

Nula o no apreciable (figura 3a) (0), notable (figura 3b) (1).

En el clípeo puede observarse una reducción de su anchura desde la base hacia el ápice, presentándose el estado 1. Cuando la anchura en la base es similar o mayor a la del ápice se considera el estado 0.

4. Borde anterior del clípeo en vista dorsal:

Sin escotadura (figura 4a) (0), débilmente escotado (figura 4b) (1), profundamente escotado (figura 4c) (2).

El borde anterior del cípeo puede ser recto (estado 0), o presentar una escotadura, la cual puede ser débil (estado 1), o profunda (estado 2). El género *Cyclocephala* tiene todos los estados del carácter.

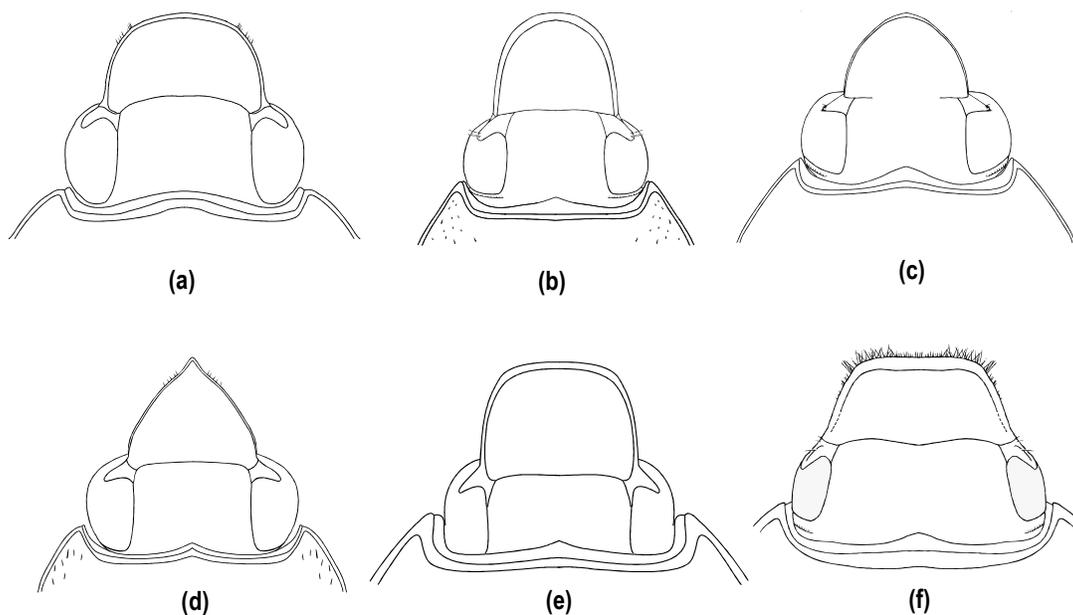


Figura 2a-f. Vista dorsal de la cabeza mostrando forma del cípeo semicircular (a), parabólico (b), obtusamente acuminado (c), agudamente acuminado (d), subcuadrado (e), trapezoidal (f), (carácter 2). 2a. *Cyclocephala complanata*, macho; 2b. *Cyclocephala gabaldoni* macho; 2c. *Mimeoma maculata*, macho; 2d. *Mimeoma acuta*, macho; 2e. *Aspidolea fuliginea*, macho; 2f. *Chalepides barbatus*, macho.

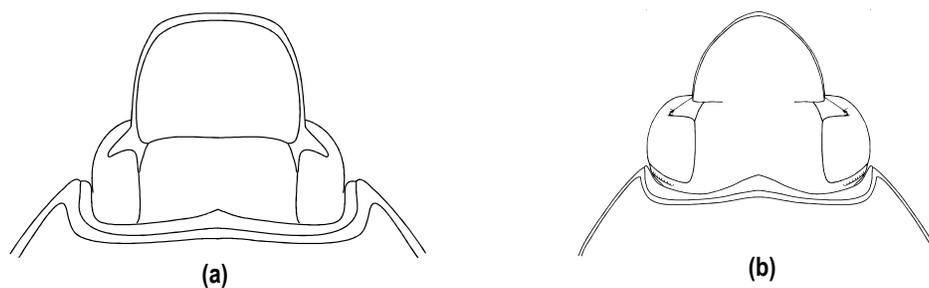


Figura 3a-b. Vista dorsal de la cabeza mostrando reducción anterior del cípeo nula o no apreciable (a), notable (b) (carácter 3). 3a. *Aspidolea fuliginea*; 3b. *Mimeoma maculata*, macho.

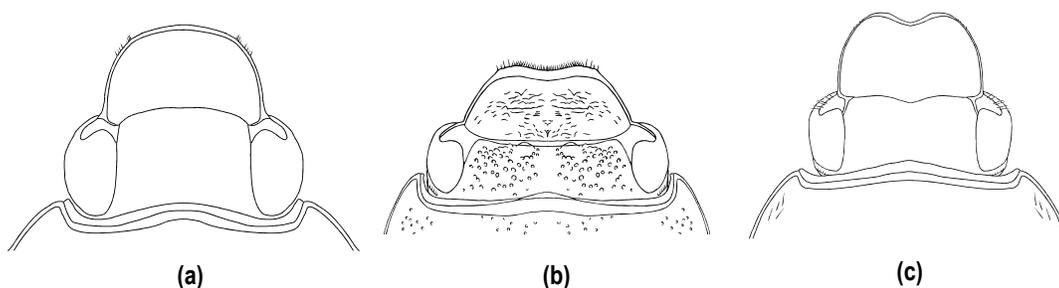


Figura 4a-c. Vista dorsal de la cabeza mostrando borde anterior del cípeo sin escotadura (a), débilmente escotado (b), profundamente escotado (c) (carácter 4). 4a. *Cyclocephala complanata*, macho; 4b. *Stenocrates ligneus*, macho; 4c. *Cyclocephala discicollis*, macho.

5. Borde anterior del cípeo en vista lateral:

Recto (figura 5a) (0), redondeado (figura 5b) (1).

Este carácter se observa mejor en vista lateral. Se considera recto (estado 0) cuando el borde es plano, formando como un ángulo recto con la superficie ventral del cípeo, y redondeado (estado 1) cuando el borde es romo curvo, de modo que se observa redondeado. Entre los ejemplares estudiados el estado 0, sólo estuvo presente en algunas especies de *Cyclocephala* y en *Arrigutia brevissima*.

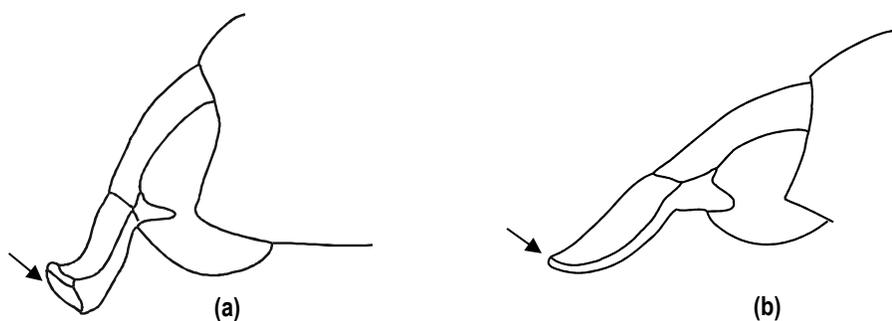


Figura 5a-b. Vista lateral de la cabeza mostrando borde anterior del cípeo recto (a), redondeado (b), (carácter 5). 5a. *Arrigutia brevissima*, macho; 5b. *Cyclocephala amazona*, macho.

6. Elevación del borde anterior del cípeo:

Ausente (0), débil (1), pronunciada (2).

Este carácter puede ser observado mejor en vista lateral. El borde anterior del cípeo puede no estar elevado (estado 0), o estarlo muy levemente (estado 1). En otros casos, es evidente la fuerte elevación del borde anterior del cípeo (estado 2), tal como puede observarse en algunas especies de *Cyclocephala*, *Dyscinetus*, *Chalepides*, y en *Arrigutia brevissima*.

7. Borde anterior del cípeo:

Sin reborde (figura 6a) (0), con reborde fino (figura 6b) (1), con reborde grueso (figura 6c) (2).

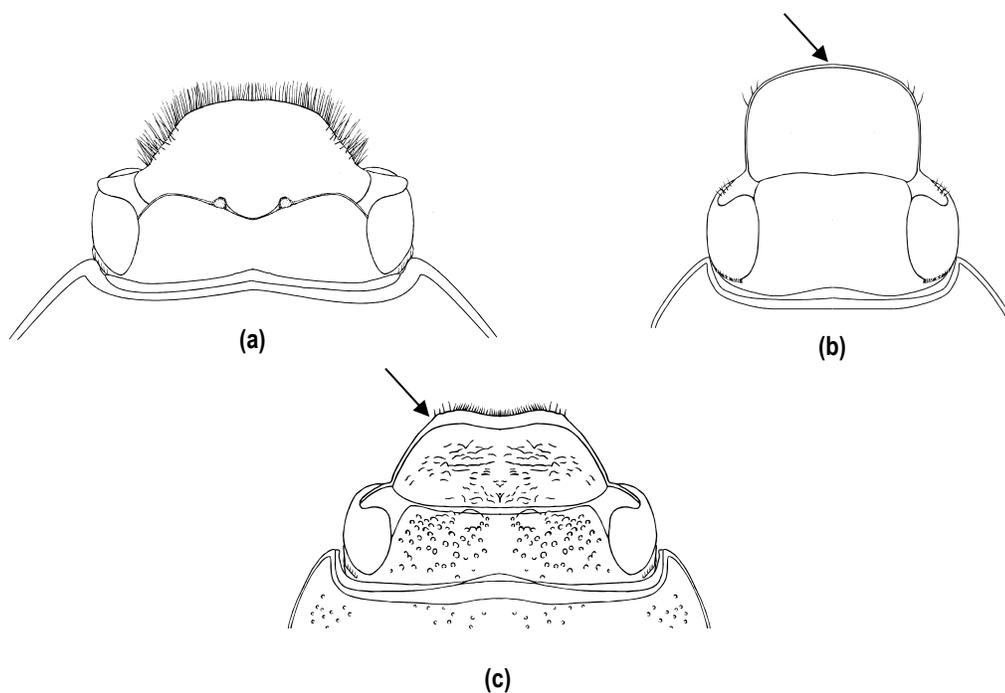


Figura 6a-c. Vista dorsal de la cabeza mostrando cípeo sin reborde marginal (a), con reborde marginal fino (b), con reborde marginal grueso (c), (carácter 7). 6a. *Pentodon bidens punctatus*, macho; 6b. *Aspidolea singularis*, macho; 6c. *Cyclocephala complanata*, macho.

El borde anterior del cípeo puede presentar o no un reborde marginal, el cual puede ser fino o grueso. Todos los representantes de la tribu Cyclocephalini estudiados, presentaron reborde marginal. En los géneros *Cyclocephala* y *Ancognatha* se presentaron dos estados del carácter (estados 1 y 2), mientras que en otros géneros como *Dyscinetus*, *Chalepides*, *Stenocrates*, y *Erioscelis*, se presentó sólo el estado 2.

8. Ángulos anteriores del cípeo:

Con setas (figura 7a) (0), sin setas (figura 7b) (1).

En este carácter se consideraron los estados de presencia/ausencia de setas en los ángulos anteriores del cípeo. Para observar mejor este carácter, se deben separar las piezas bucales, debido a que las setas de las mandíbulas y maxilas pueden ser confundidas con éstas. El número de setas varió entre los ejemplares, pero siempre fue superior a 5.

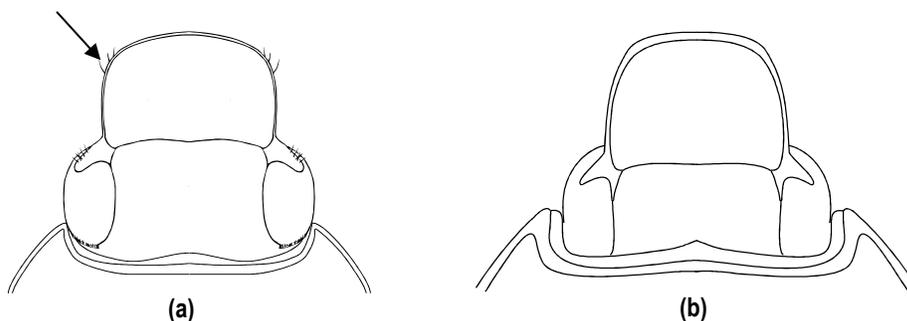


Figura 7a-b. Vista dorsal de la cabeza mostrando ángulos anteriores del cípeo con setas (a), sin setas (b), (carácter 8). 7a. *Aspidolea singularis*, macho; 7b. *Aspidolea fuliginea*, macho.

9. Superficie del cípeo:

Sin tubérculos o cuernos (0), con tubérculos o cuernos (1).

En *Harposceles paradoxus*, representante de la tribu Cyclocephalini, se observó la presencia de dos pequeños tubérculos en la superficie del cípeo. En el resto de las especies estudiadas estuvo presente el estado 0 del carácter.

10. Frente:

Sin tubérculos o cuernos (figura 8a) (0), con tubérculos o cuernos (figura 8b) (1).

La tribu Cyclocephalini comparada con otras tribus de Dynastinae, no tienen dimorfismo sexual relacionado con la presencia de tubérculos o cuernos en la frente, por lo que todos los representantes de ésta tribu tienen el estado 0. Los machos de *Aegopsis westwoodi* (Agaeocephalini) a diferencia de las hembras, tienen cuernos en la frente.

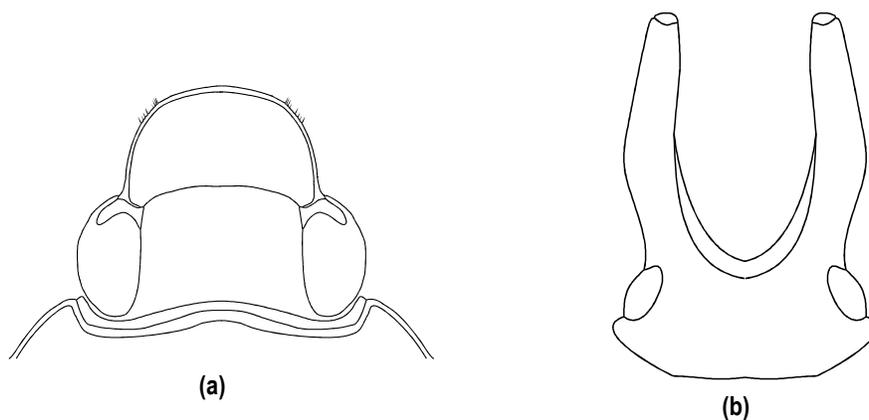


Figura 8a-b. Vista dorsal de la cabeza mostrando frente sin tubérculos o cuernos (a), con tubérculos o cuernos (b), (carácter 8). 8a. *Cyclocephala complanata*, macho; 8b. *Aegopsis westwoodi*, macho.

11. Sutura frontoclipeal:

Sin tubérculos o cuernos (figura 9a) (0), con tubérculos o cuernos (figura 9b) (1).

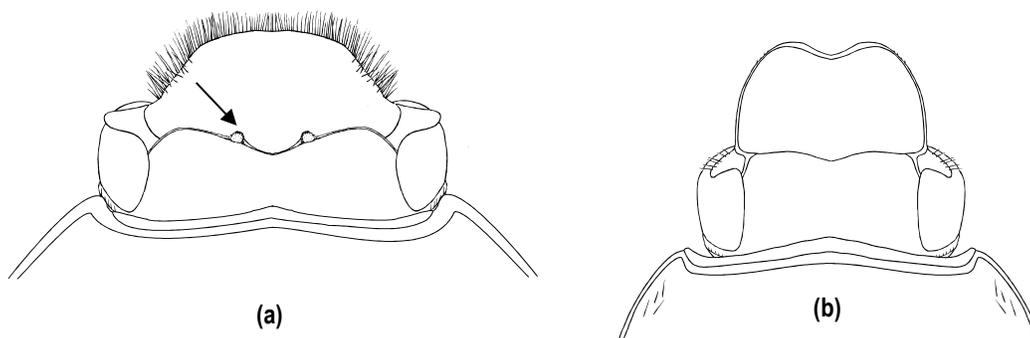


Figura 9a-b. Vista dorsal de la cabeza mostrando sutura frontoclipeal con tubérculos o cuernos (a), frente sin tubérculos o cuernos (b), (carácter 11). 9a. *Pentodon bidens punctatus*, macho; 9b. *Cyclocephala discicollis*, macho.

Los machos de *Strategus aloeus* (Oryctini) y *Pentodon bidens* (Pentodontini) presentaron dos pequeños tubérculos encima de la sutura frontoclipeal. Todos los representantes de la tribu Cyclocephalini tienen el estado 0.

12. Sutura frontoclipeal:

Completa recta (figura 10a) (0), débilmente marcada o incompleta en la mitad (figura 10b) (1), débilmente proyectada hacia la frente en el centro (figura 10c) (2), fuertemente proyectada hacia la frente en el centro (figura 10d) (3), ausente (figura 10e) (4).

La sutura frontoclipeal, es aquella que separa la frente del clipeo. Se considera que está completa recta (estado 0), cuando puede ser observada en toda su extensión sin ninguna curvatura central. Cuando está desvanecida o no muy marcada en la parte central se considera débilmente marcada o incompleta en la mitad (estado 1). El estado 2 se considera cuando está completa y en la parte central se encuentra débilmente proyectada hacia la frente. Se considera que el estado 3 está presente cuando se observa que la sutura frontoclipeal está fuertemente proyectada hacia la frente en la parte media, y ausente (estado 4), cuando no puede ser observada. En el género *Cyclocephala* se presentaron los primeros cuatro estados del carácter, mientras que en otros géneros como *Chalepides* y *Erioscelis* sólo se presentó uno de los cinco estados.

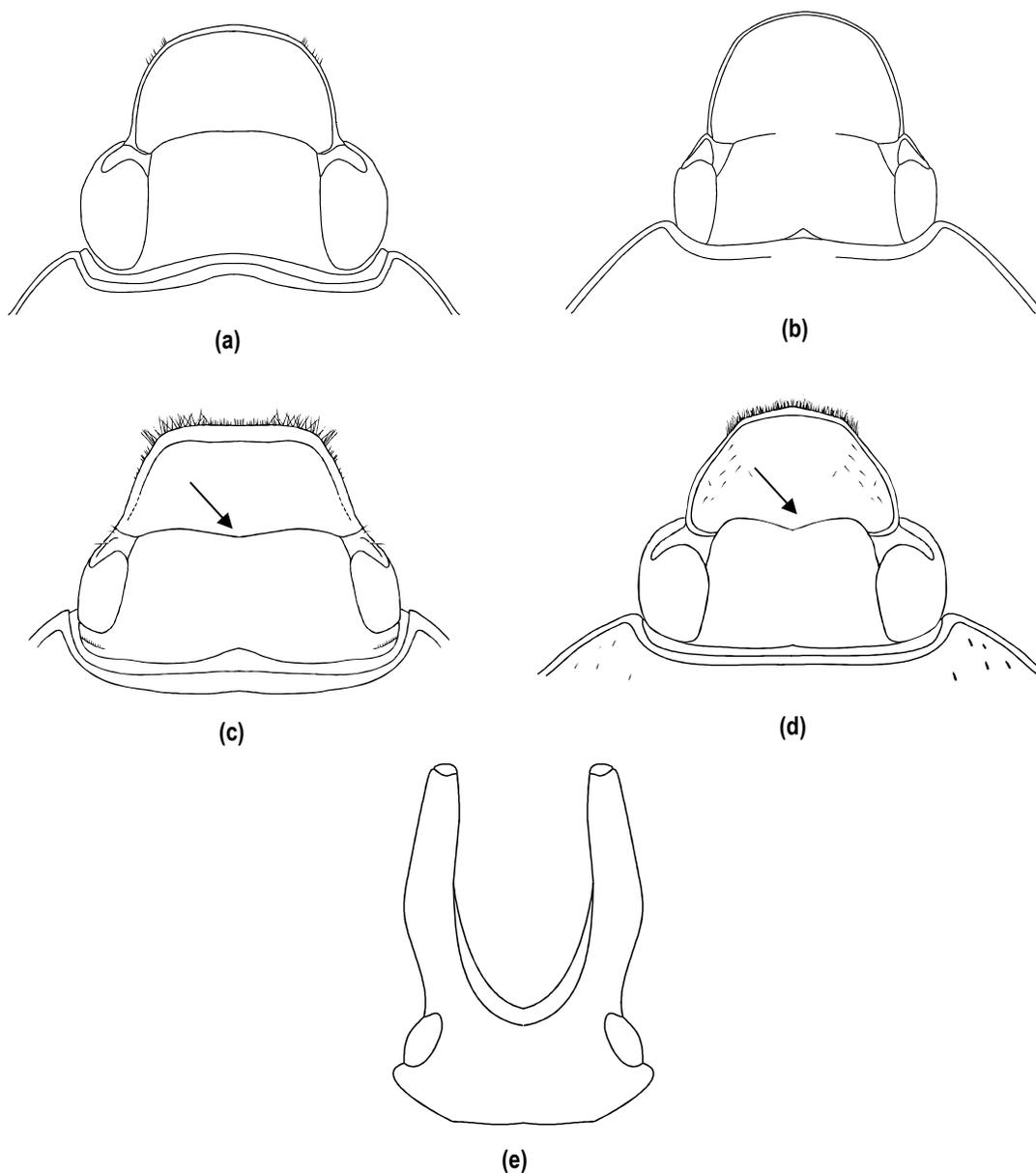


Figura 10a-e. Vista dorsal de la cabeza mostrando sutura frontoclipeal completa recta (a), débilmente marcada o incompleta en la mitad (b), débilmente proyectada hacia la frente en el centro (c), fuertemente proyectada hacia la frente en el centro (d), ausente (e), (carácter 12). 10a. *Cyclocephala complanata*, macho; 10b. *Surutú hesperius*, macho; 10c. *Chalepides barbatus*, macho; 10d. *Cyclocephala hirta*, macho. 10e. *Aegopsis westwoodi*, macho.

13. Depresión circumocular:

Ausente (figura 11a) (0), presente (figura 11b) (1).

En algunas especies, en la parte ventral de la cabeza, detrás del canto ocular, puede observarse una concavidad que recorre el borde posterior del ojo. Esta concavidad puede ser muy superficial o muy profunda. Cuando la depresión está presente se considera el estado 0, mientras que si la depresión está ausente se considera el estado 1. Para la observación de éste carácter la cabeza debe estar expuesta, por lo que en algunos casos, donde nada más se disponía de un ejemplar, no pudo ser observado por la fuerte unión de la cabeza por el pronoto.

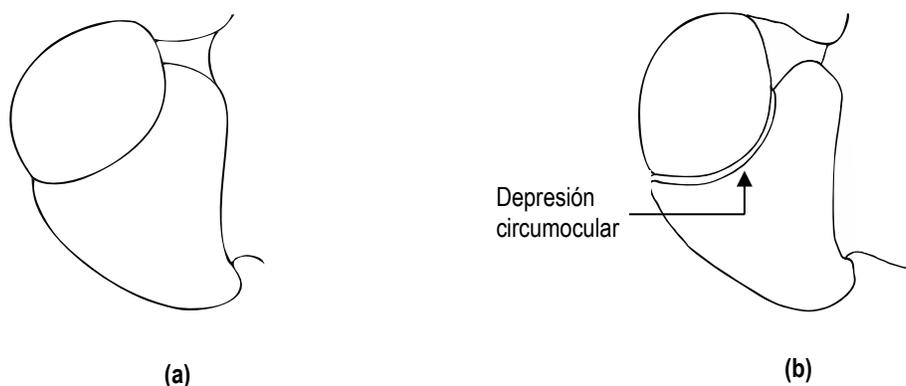


Figura 11a-b. Vista ventral de la región ocular derecha sin depresión circumocular (a), con depresión circumocular (b), (carácter 13). 11a. *Cyclocephala carbonaria*, macho; 11b. *Cyclocephala complanata*, macho.

14. Borde anterior del labro:

Recto (figura 12a) (0), convexo (figura 12b) (1), débilmente escotado (figura 12c) (2), profundamente escotado (figura 12d) (3).

El labro, en los ejemplares estudiados, no está expuesto sino que está dorsalmente cubierto por el cípeo. Para su observación y estudio se debe disectar junto con las otras piezas bucales. El labro al igual que el cípeo, puede tener el borde anterior

redondeado, con una curvatura hacia afuera (estado 1), puede ser recto, sin ninguna curvatura o depresión (estado 1), tener en el centro una leve escotadura (estado 2), o una fuerte concavidad (estado 3). El estado 3 estuvo presente únicamente en *Cyclocephala gabaldoni*, *Cyclocephala discicollis*, y *Cyclocephala marginalis*, y parece no estar relacionado con la forma del borde anterior del clipeo.

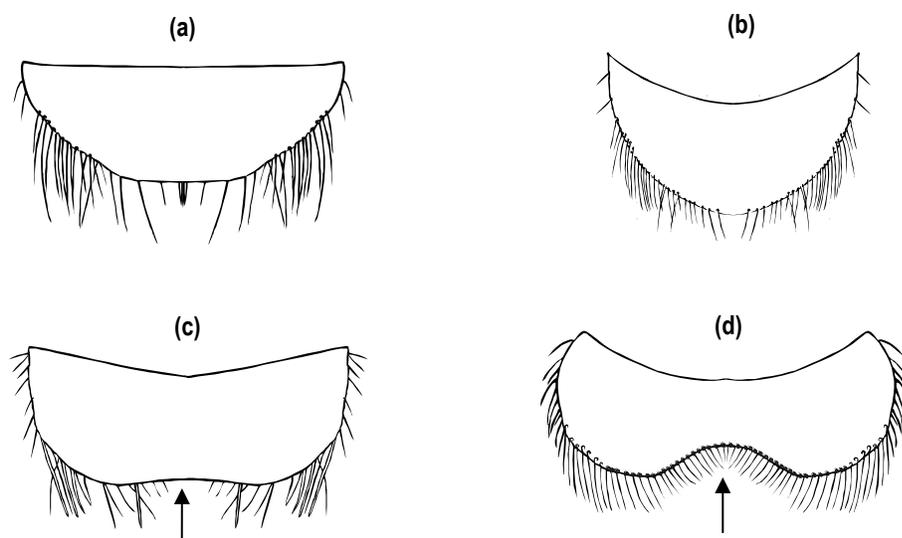


Figura 12a-d. Vista dorsal del labro mostrando borde anterior convexo (a), recto (b), débilmente escotado (c), profundamente escotado (d), (carácter 14). 12a. *Cyclocephala lurida*, macho; 12b. *Cyclocephala ocellata*, macho; 12c. *Cyclocephala complanata*, macho; 12d. *Cyclocephala marginalis*, macho.

15. Borde antero-medial del labro:

Sin proceso dentiforme (figura 13a) (0), con proceso dentiforme (figura 13b) (1).

En la parte media del borde anterior del labro, puede presentarse una proyección semejante a un diente, la cual además está arqueada ventralmente. Dentro de las especies estudiadas, el estado más generalizado es la ausencia de este proceso dentiforme (estado 0), estando presente solamente en el género *Surutú* (Cyclocephalini).



Figura 13a-b. Vista dorsal del labro mostrando borde anteromedial sin proceso dentiforme (a), con proceso dentiforme (b), (carácter 15). 13a. *Cyclocephala complanata*, macho; 13b. *Surutú hesperius*, macho.

16. Epifaringe:

Sin proyección dentiforme en la parte media distal (figura 14a) (0), con proyección dentiforme en la parte media distal (figura 14b) (1).

Algunas especies además de tener la cresta longitudinal en la parte central de la epifaringe, también tienen una proyección dentiforme en el extremo distal de ésta cresta, como puede ser observada en los géneros *Ancognatha*, *Chalepides* y *Dyscinetus*.

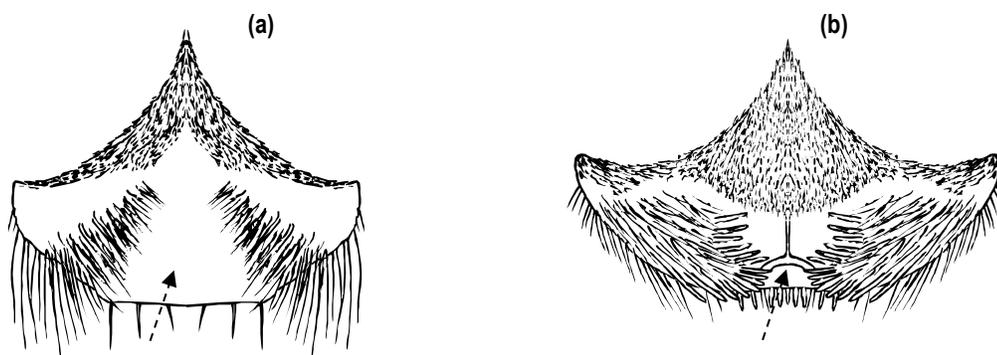


Figura 14a-b. Vista ventral del labro mostrando epifaringe sin proyección dentiforme en la parte media distal (a), con proyección dentiforme en la parte media distal (b), (carácter 16). 14a. *Cyclocephala lurida*, macho; 14b. *Chalepides barbatus*, macho.

17. Mandíbulas con ápice:

Ancho (figura 15a) (0), estrecho (figura 15b) (1).

Las mandíbulas pueden presentar un ápice ancho o un ápice estrecho. Se considera estrecho cuando es acuminado, es decir, cuando termina en una punta obtusa. En el estado 1, el borde lateral interno y externo de la mandíbula convergen en el ápice. Se considera ancho (estado 0), cuando el ápice es amplio y en algunas ocasiones el borde lateral interno y externo son subparalelos o divergen hacia el ápice.

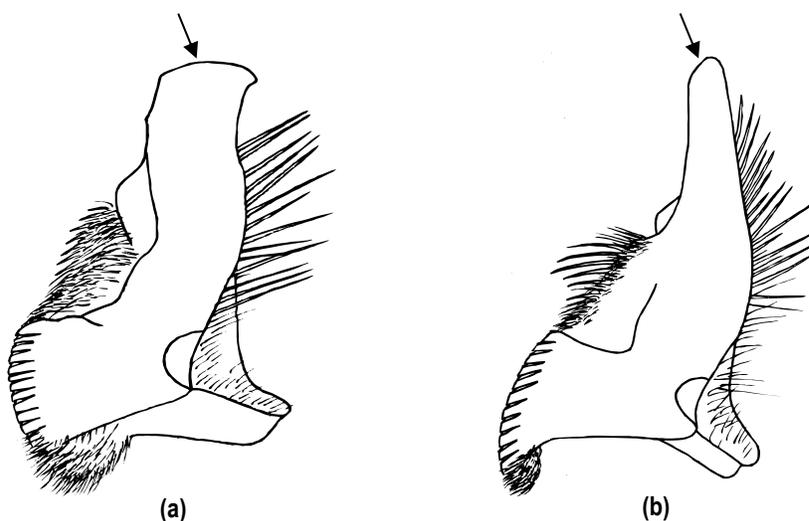


Figura 15a-b. Vista dorsal de la mandíbula derecha mostrando ápice ancho (a), ápice estrecho (b), (carácter 17). 15a. *Cyclocephala castanea*, macho; 15b. *Mimeoma maculata*, macho.

18. Mandíbulas con ápice:

No proyectado hacia afuera (figura 16a) (0), débilmente proyectado (figura 16b) (1), fuertemente proyectado (figura 16c) (2).

Se considera que el ápice de la mandíbula, no está proyectado hacia afuera (estado 0), cuando el borde lateral externo, en su extremo distal está recto o dirigido hacia adentro, convergiendo hacia el borde lateral interno. El estado 1 se considera cuando el borde lateral externo está divergiendo de una manera poco evidente o levemente marcada. Si el borde lateral externo, en su extremo distal, diverge del borde lateral interno de una

manera muy marcada, de modo que se observa el ápice fuertemente proyectado hacia el lado externo, se considera el estado 2.

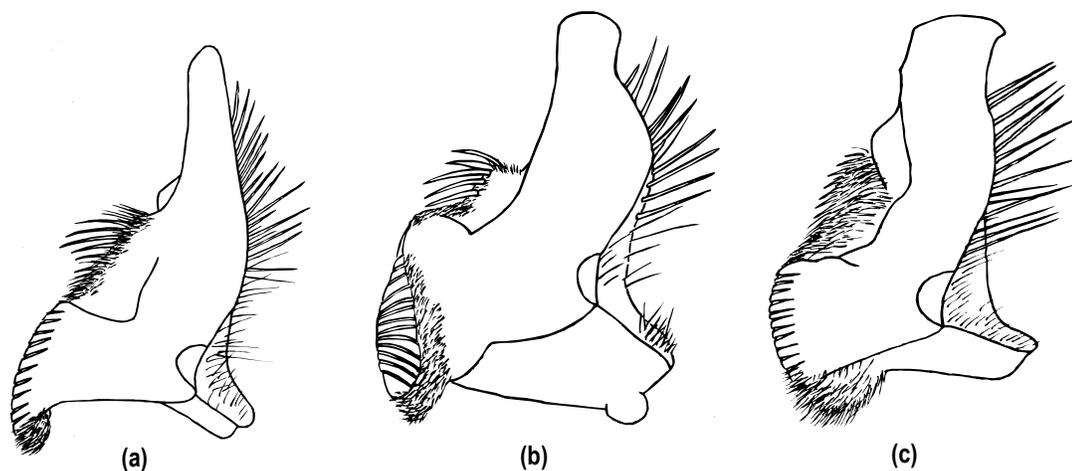


Figura 16a-c. Vista dorsal de la mandíbula derecha mostrando ápice de la mandíbula no proyectado hacia afuera (a), débilmente proyectado hacia afuera (b), fuertemente proyectado hacia afuera (c), (carácter 18). 16a. *Mimeoma maculata*, macho; 16b. *Augoderia nitidula*, macho; 16c. *Cyclocephala castanea*, macho.

19. Borde externo de la mandíbula:

Sin lóbulo (figura 17a) (0), con un lóbulo (figura 17b) (1), con dos lóbulos (figura 17c) (2).

En este carácter se consideran los estados de presencia/ausencia y número de lóbulos en el borde externo de la mandíbula. Se denomina lóbulo a las proyecciones redondeadas que sobresalen del borde lateral, separadas unas de otras por hendiduras. El estado 0 corresponde a la ausencia de lóbulos, solo está presente el diente apical de la mandíbula. En el estado 1, además del diente apical existe un lóbulo, y en el estado 2, se contabilizan dos lóbulos. Las especies estudiadas de Cyclocephalini presentaron el estado 0. *Aegopsis westwoodi*, (Agaeocephalini), *Eutheola bidentata* y *Eutheola humilis* (Pentodontini), presentaron el estado 1. *Strategus aloeus* (Oryctini) y *Pentodon bidens* (Pentodontini), presentaron el estado 2.

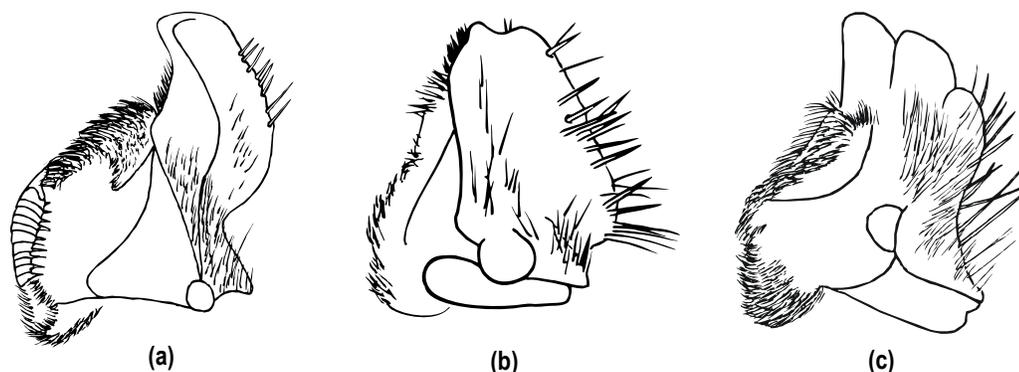


Figura 17a-c. Vista dorsal de la mandíbula derecha mostrando borde externo sin lóbulo (a), con un lóbulo (b), con dos lóbulos (c), (carácter 20). 17a. *Chalepides comes*, macho; 17b. *Aegopsis westwoodi*, macho; 17c. *Pentodon bidens punctatus*, macho.

20. Pestaña diagonal de la mandíbula:

Comienza al lado de la prosteca (figura 18a) (0), comienza delante de la prosteca (figura 18b) (1).

En el lado ventral de la mandíbula, puede observarse un reborde diagonal sobresaliente o pestaña que comienza en el borde lateral interno y termina cerca del cóndilo posterior. Cuando esta pestaña comienza delante de la prosteca, y se observa anterior al surgimiento de ésta, se considera el estado 1, mientras que si comienza al lado o detrás de ésta se considera el estado 0.

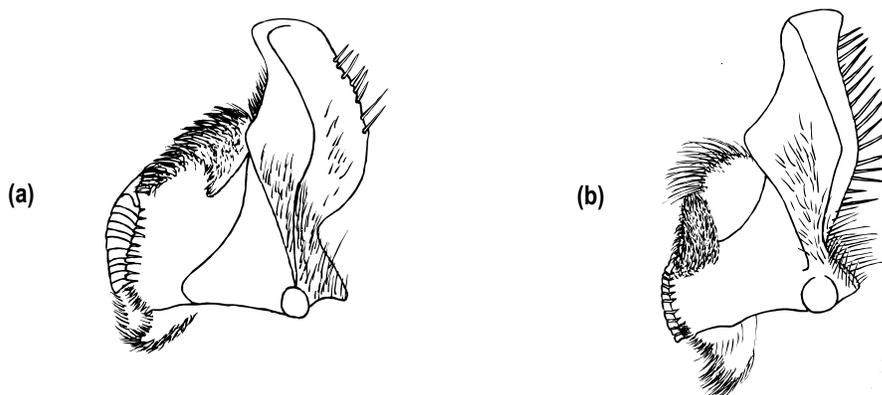


Figura 18a-b. Vista ventral de la mandíbula izquierda mostrando pestaña diagonal de la mandíbula que comienza al lado de la prosteca (a), delante de la prosteca (b), (carácter 20). 18a. *Chalepides comes*, macho; 18b. *Surutú hesperius*, macho.

21. Borde interno del ápice de la mandíbula:

Recto (figura 19a) (0), cóncavo (figura 19b) (1), convexo (figura 19c) (2), proyectado (figura 19d) (3).

El borde interno del ápice de la mandíbula puede ser recto (estado 0); cóncavo (estado 1), convexo (estado 2), o proyectado (estado 3). La proyección puede ser una sola, o varias, como las que pueden observarse en *Cyclocephala ocellata*.

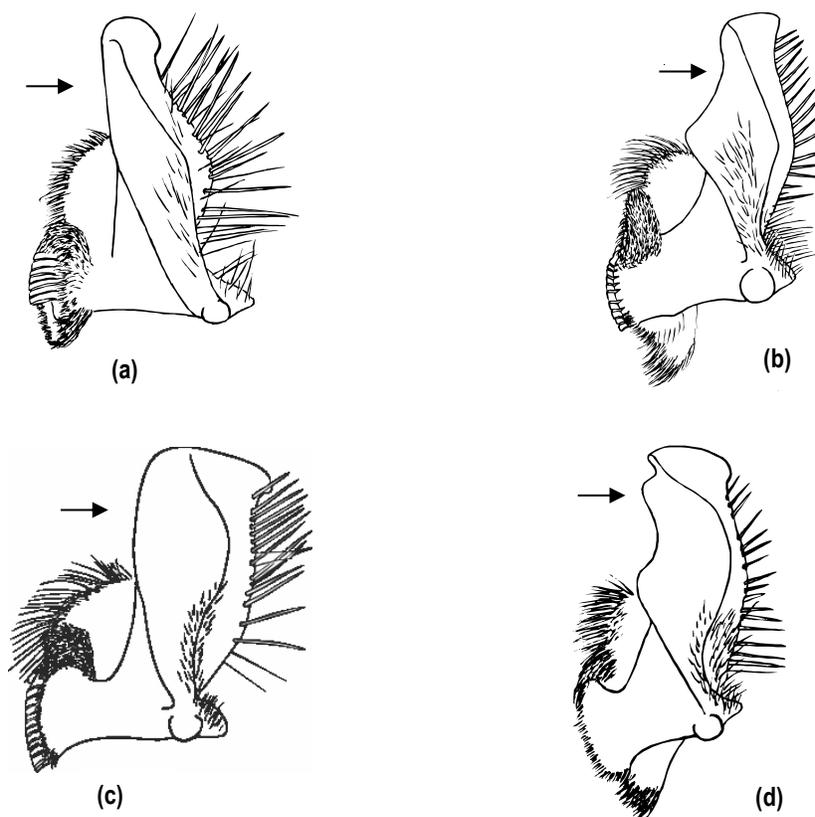


Figura 19a-d. Vista ventral de la mandíbula izquierda mostrando borde interno del ápice de la mandíbula recto (a), cóncavo (b), convexo (c), proyectado (d), (carácter 21). 19a. *Cyclocephala lurida*, macho; 19b. *Surutú hesperius*, macho; 19c. *Cyclocephala sanguinicollis*, macho; 19d. *Cyclocephala marginalis*, macho.

22. Mola de la mandíbula:

Sin concavidades (figura 20a) (0), con concavidades (figura 20b) (1).

En algunas especies, puede observarse en la parte anterior de la mola de la mandíbula, dos pequeñas depresiones que confluyen en la parte media (estado 1). En otras especies, estas depresiones están ausentes (estado 0), observándose las estriás dorsoventrales continuas.

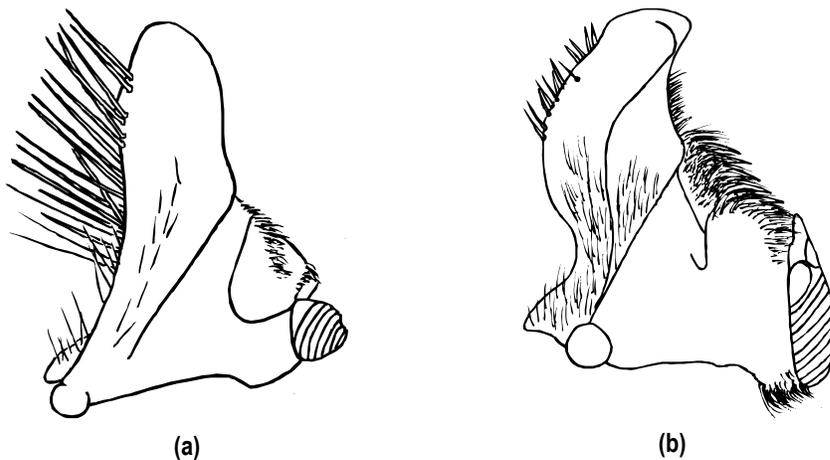


Figura 20a-b. Vista ventral de la mandíbula derecha mostrando mola de la mandíbula sin concavidades (a) con concavidades (b), (carácter 22). 20a. *Cyclocephala borealis*, macho; 20b. *Chalepides comes*, macho.

23. Galea:

Aplanada dorsoventralmente (figura 21a) (0), no aplanada dorsoventralmente (figura 21b) (1).

La galea puede observarse en *Aspidolea singularis* fuertemente aplanada dorsoventralmente, formando como un disco plano carente de dientes. En *Aspidolea fuliginea*, la galea también se encuentra aplanada pero está provista de dientes. En el resto de los taxones estudiados se presentó el estado 1 del carácter, siendo la galea robusta, alargada, y con dientes o no.

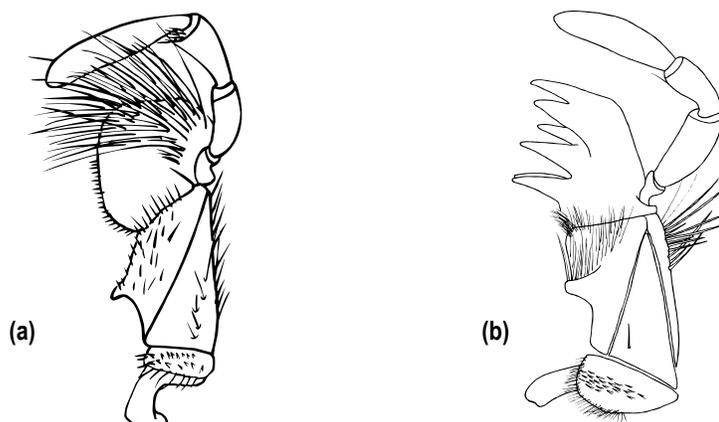


Figura 21a-b. Vista ventral de la maxila izquierda mostrando galea aplanada dorsoventralmente (a) no aplanada (b), (carácter 23). 21a. *Aspidolea singularis*, macho; 21b. *Chalepides comes*, macho.

24. Superficie ventral de la galea:

Sin setas (figura 22a) (0), con setas (figura 22b) (1).

En la mayoría de las especies estudiadas, la superficie ventral de la galea tiene setas, las cuales pueden ser escasas, abundantes, largas, cortas, robustas o delgadas. En este caso se considera el estado 1 del carácter. En muy pocas especies se presenta el estado 0 del carácter, el cual se refiere a la ausencia total de setas en la superficial ventral de la galea. En la tribu Cyclocephalini, el estado 0 del carácter se observó únicamente en los géneros *Chalepides* y *Dyscinetus*.

25. Proporción ancho/largo de la galea:

Más largo que ancho (figura 23a) (0), tan largo como ancho (figura 23b) (1), más ancho que largo (figura 23c) (2).

Para determinar los estados de este carácter se mide el largo de la galea, y se compara con el ancho, medido en la base. Se considera el estado 0, cuando la longitud es mayor que la anchura, siendo éste el estado más generalizado entre los taxones estudiados. El estado 2, fue observado en *Aspidolea singularis*, en donde la galea es más ancha

que larga. *Cyclocephala marginalis* presentó el estado 1, siendo en esta especie la galea tan ancha como larga.

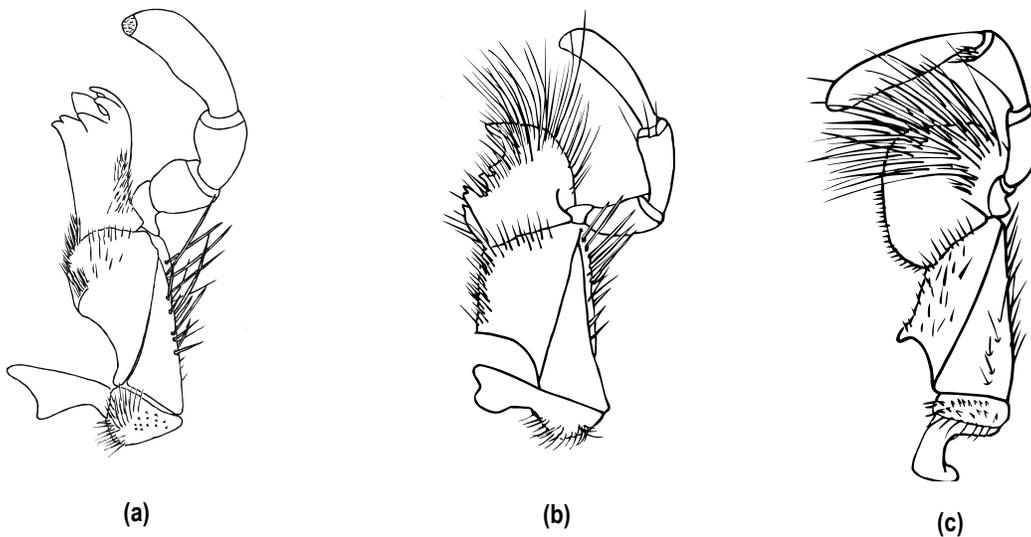
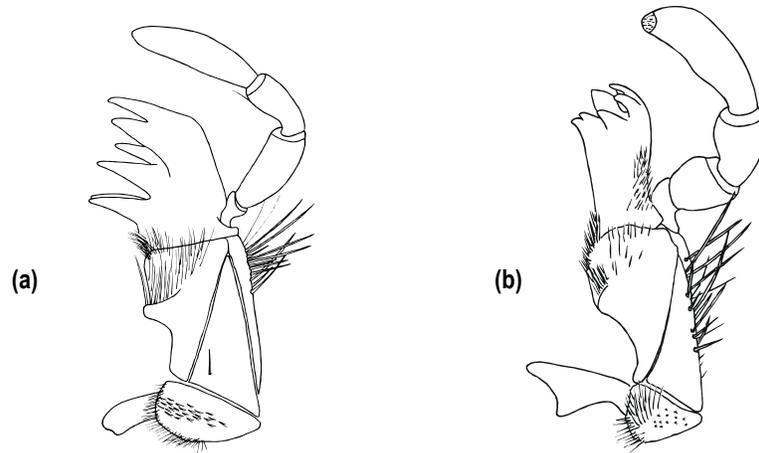


Figura 23a-c. Vista ventral de la maxila izquierda mostrando galea más larga que ancha (a) tan larga como ancha (b), más ancha que larga (c), (carácter 25). 23a. *Arrigutia brevissima*, macho; 23b. *Cyclocephala marginalis*, macho; 23c. *Aspidolea singularis*, macho.

26. Longitud del estipe con respecto a la galea:

Más largo que la galea (0), tan largo como la galea (1).

Para determinar los estados de éste carácter se mide la longitud de la galea y se compara con el estipe. La mayoría de los taxones estudiados presentaron el estado 0, con el estipe de mayor longitud que la galea.

27. Numero de dientes basales de la galea:

Sin dientes (figura 24a) (0), con 1 diente (figura 24b) (1), con 2 dientes basales (figura 24c) (2), con 3 dientes basales (figura 24d) (3).

La galea presenta una serie de dientes en el margen interno, los cuales varían en la forma como se distribuyen. La ausencia de dientes basales (estado 0) en la galea, va acompañada de la ausencia de dientes en el resto de la galea. La presencia de un solo diente basal (estado 1) fue una condición muy rara en de los ejemplares estudiados. En *Aspidolea fuliginea* y *Cyclocephala discolor*, este diente se observó pequeño, puntiagudo y ampliamente separado de los intermedios y apicales, mientras que en *Harposceles paradoxus*, el diente basal está muy cercano a los intermedios, siendo además semejantes a éstos en tamaño. El estado 2 se considera cuando se observan dos dientes surgiendo juntos en la parte basal, los cuales pueden estar separados en la base o estar unidos, observándose como un solo diente pero con dos puntas. La presencia de tres dientes basales (estado 3) fue el estado más generalizado entre las especies de *Cyclocephala*, presentándose siempre unidos en la base y al mismo nivel. Además del género *Cyclocephala*, este estado del carácter se observó en *Mimeoma maculata* y *Surutú hesperius*.

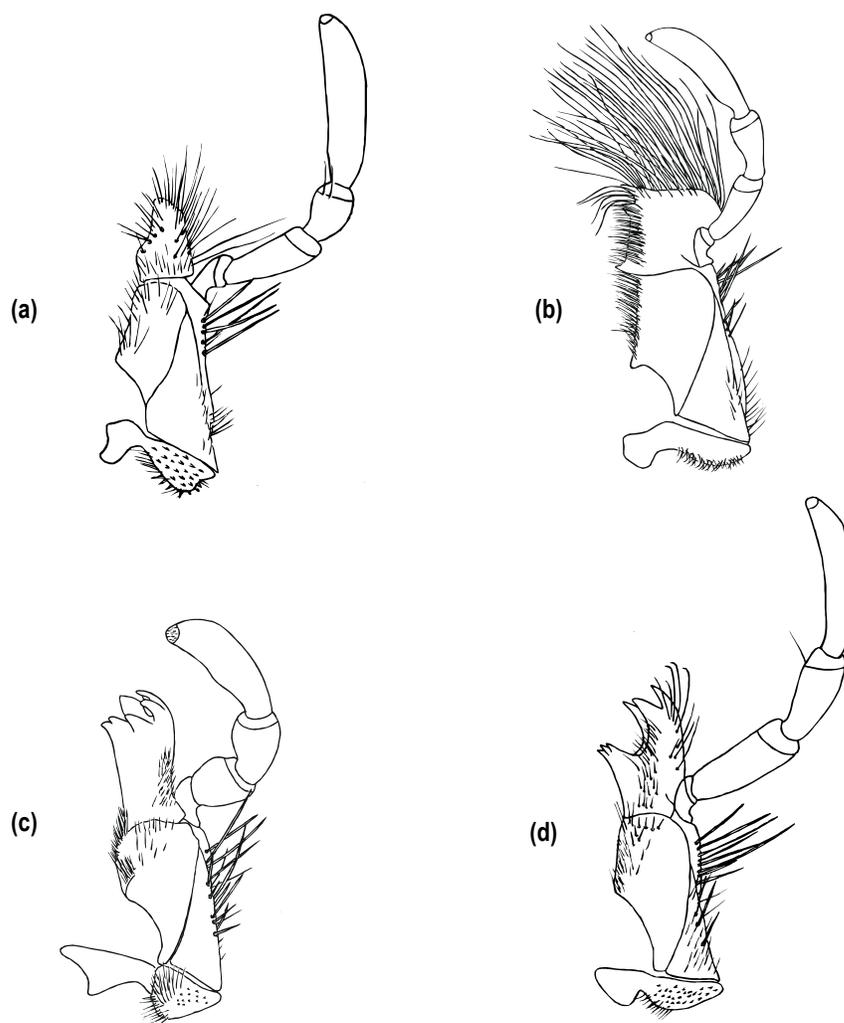


Figura 24a-d. Vista ventral de la maxila izquierda mostrando galea sin diente basal (a), con 1 diente basal (b), con 2 dientes basales (c), con 3 dientes basales (carácter 27). 24a. *Ancognatha scarabaeoides*, macho; 24b. *Aspidolea fuliginea*, macho; 24c. *Arrigutia brevissima*, macho; 24d. *Cyclocephala castanea*, macho.

28. Base del parastipe:

No proyectado más allá de la base del basistipe (figura 25a) (0), proyectado más allá de la base del basistipe (figura 25b) (1).

El estipe de la maxila, se encuentra dividido en parastipe, basistipe y estipe lateral. El parastipe corresponde a la porción lateral del estipe donde surge el palpo maxilar, y el basistipe es el extremo basal del estipe, el cual presenta una forma triangular. El parastipe y el basistipe están uno al lado del otro. En algunas especies, la parte basal del parastipe sobrepasa la base del basistipe (estado 1), mientras que en otras especies la base tanto del parastipe como la del basistipe se encuentra al mismo nivel (estado 0). Los estados de este carácter se observan mejor en vista lateral, debido a que pueden verse las bases de los escleritos.

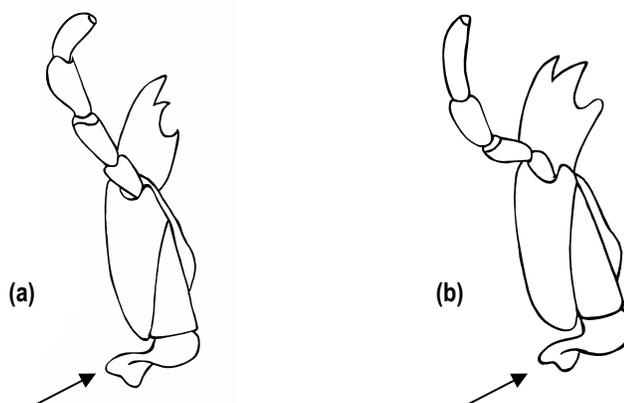


Figura 25a-b. Vista lateral de la maxila derecha mostrando base del parastipe no proyectado más allá de la base del basistipe (a), proyectado más allá de la base del basistipe (b), (carácter 28). 25a. *Cyclocephala amazona*, macho; 25b. *Cyclocephala borburatae*, macho.

29. Cuarto palpómero maxilar:

Robusto (figura 26a) (0), delgado (figura 26b) (1).

En el grupo estudiado, el palpo maxilar tiene cuatro segmentos, los cuales pueden variar en cuanto a tamaño y grosor, siendo el cuarto palpómero el más largo y variable. El cuarto palpómero se considera robusto (estado 0), cuando está engrosado o ensanchado, ya sea hacia los lados o hacia el ápice, de modo que es el más destacado entre los palpómeros. También se considera este estado cuando el palpo maxilar está más desarrollado que la galea. El estado 1 se considera cuando el cuarto palpómero

presenta el mismo engrosamiento que el resto de los palpómeros o en algunos casos más delgados.

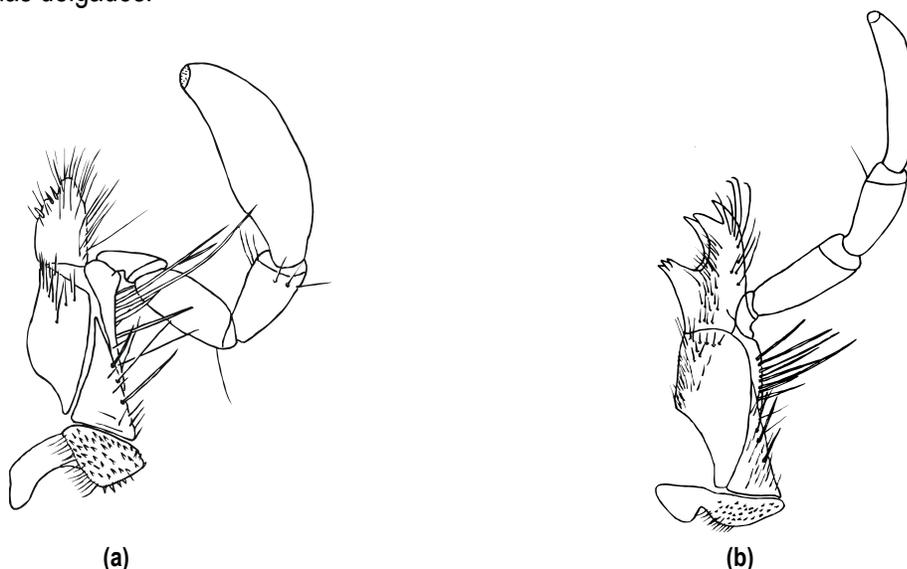


Figura 26a-b. Vista ventral de la maxila izquierda mostrando cuarto palpómero maxilar robusto (a) delgado (b), (carácter 29). 26a. *Cyclocephala hirta*, macho; 26b. *Cyclocephala castanea*, macho.

30. Borde anterior del labio:

Sin escotadura (figura 27a) (0), con escotadura no proyectada más allá del sitio de inserción de los palpos labiales (figura 27b) (1), con escotadura profunda proyectada más allá del sitio de inserción de los palpos labiales (figura 27c) (2).

En algunas especies, el borde anterior del labio puede presentar una escotadura o concavidad en la parte central (estado 1), la cual puede variar en anchura y forma, pero la profundidad de la misma no sobrepasa el nivel donde se insertan los palpos labiales. Este estado es el más generalizado, presentándose en todos los géneros de Cyclocephalini. Si la escotadura es muy profunda y sobrepasa el nivel donde se insertan los palpos labiales se considera el estado 2. Este estado estuvo presente *Ancognatha vulgaris*, *Aspidolea fuliginea*, *Mimeoma maculata* y algunas otras especies de *Cyclocephala*. En otras especies, el borde anterior es recto o convexo,

presentándose el estado 0 del carácter, tal como fue observado en *Arrigutia brevissima*, *Augoderia nitidula*, *Acrobolbia macrophylla*, y algunas pocas especies de *Cyclocephala*.

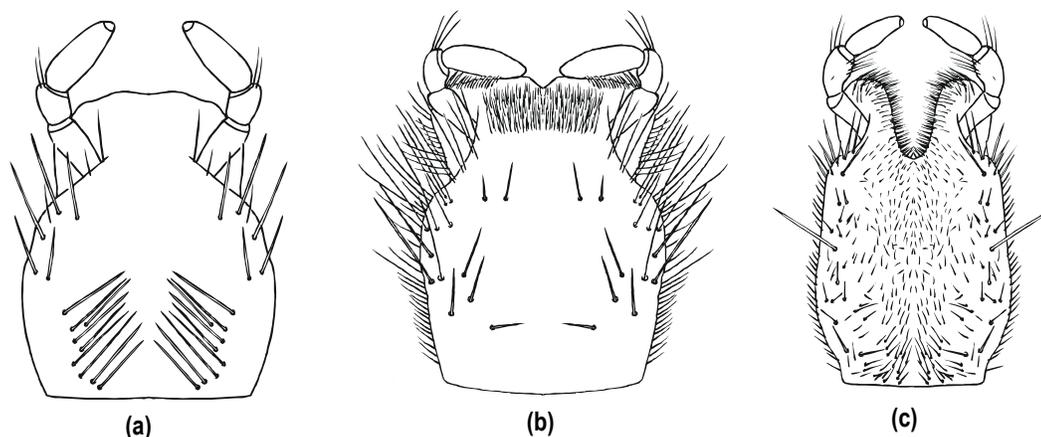


Figura 27a-c. Vista ventral del labio mostrando borde anterior sin escotadura (a), con escotadura no proyectada más allá del sitio de inserción de los palpos labiales (b), con escotadura profunda, proyectada más allá del sitio de inserción de los palpos labiales (c) (carácter 30). 27a. *Augoderia nitidula*, macho; 27b. *Chalepides barbatus argentinus*, macho; 27c. *Mimeoma maculata*, macho.

31. **Ápice del labio:**

Claramente más angosto que la base (figura 28a) (0), tan ancho como la base (figura 28b) (1), más ancho que la base (figura 28c) (2).

Para determinar los estados de este carácter se compara la anchura del ápice del labio con la anchura de la base del labio. En el estado 0, el ápice es más angosto que la base, de modo que se observa como el labio se estrecha hacia el ápice. Cuando el ápice y la base tienen la misma anchura se considera el estado 1, y en el estado 2, el ápice es más ancho que la base, por lo que se observa como el labio se ensancha hacia el ápice.

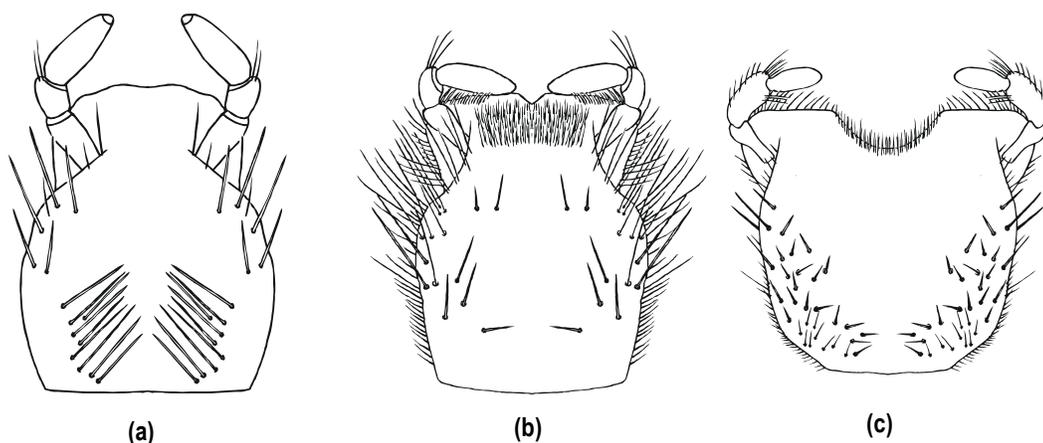


Figura 28a-c. Vista ventral del labio mostrando ápice más angosto que la base (a), tan ancho como la base (b), más ancho que la base (c) (carácter 31). 28a. *Augoderia nitidula*, macho; 28b. *Chalepides barbatus argentinus*, macho; 28c. *Aspidolea singularis*, macho.

32. Tercer palpómero labial:

Más corto que el segundo (figura 29a) (0), tan largo como el segundo (figura 29b) (1), más largo que el segundo (figura 29c) (2).

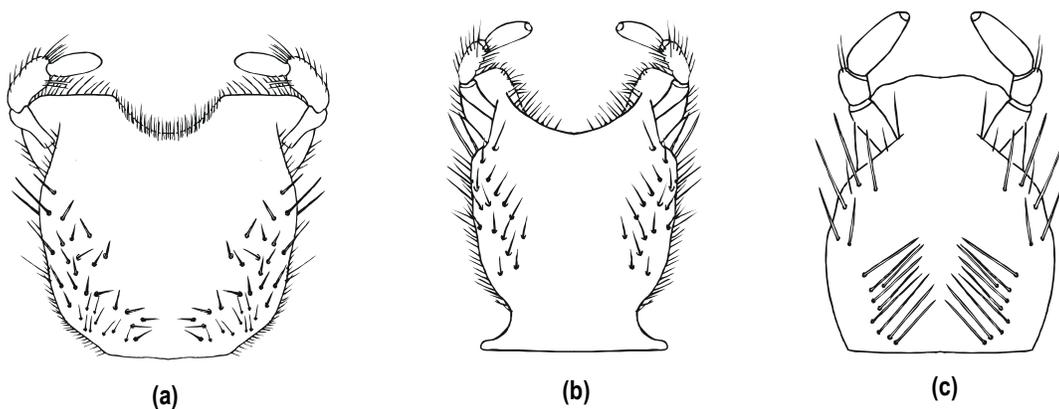


Figura 29a-c. Vista ventral del labio mostrando tercer palpómero labial más corto que el segundo (a), tan largo como el segundo (b), más largo que el segundo (c), (carácter 32). 29a. *Aspidolea singularis*, macho; 29b. *Cyclocephala marginalis*, macho; 29c. *Augoderia nitidula*, macho.

Los estados de este carácter se determinan midiendo la longitud del segundo y tercer palpómero labial. Si el tercer palpómero es de una longitud menor a la del segundo

palpómero se considera el estado 0. Si el tercer y segundo palpómero es de la misma longitud, el estado del carácter es 1. El estado 2 se presenta cuando la longitud del tercer palpómero es superior a la del segundo. Este estado del carácter es el más generalizado.

33. Piso interno de la gula:

Sin cresta medial (figura 30a) (0), con cresta medial (figura 30b) (1).

De las punturas tentoriales posteriores surgen 2 brazos tentoriales secundarios que se extienden mesoventralmente en la superficie interna de la gula. Estos 2 brazos tentoriales secundarios pueden unirse en el centro para formar una cresta, que puede variar en grosor y extensión. La presencia de esta cresta se considera como el estado 0, mientras que cuando la cresta está ausente se considera el estado 1.

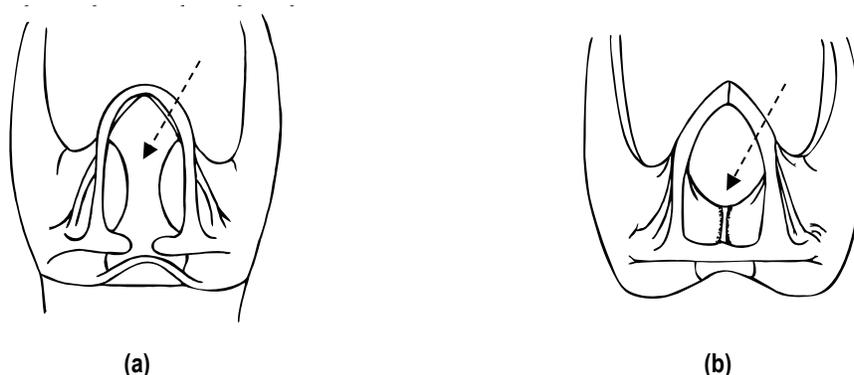


Figura 30a-b. Vista dorsal interna de la cabeza mostrando piso interno de la gula sin cresta medial (a), con cresta medial (b), (carácter 33). 30a. *Aegopsis westwoodi*, macho; 30b. *Cyclocephala amazona*, macho.

34. Cresta en el piso interno de la gula:

Ancha (figura 31a) (0), fina (figura 31b) (1).

La cresta en la superficie interna de la gula, formada por la unión de los 2 brazos tentoriales puede ser gruesa (ancha), observándose un mayor solapamiento entre los extremos de los brazos tentoriales secundarios. En este caso se considera el estado 0. El estado 1 se presenta cuando la cresta es muy delgada. Aquellas especies que presentan el estado 1 del carácter 33, son codificadas para este carácter como inaplicable (-).



Figura 31a-b. Vista dorsal interna de la cabeza mostrando piso interno de la gula con cresta medial ancha (a), con cresta medial fina (b), (carácter 34). 31a. *Cyclocephala amazona*, macho; 31b. *Augoderia nitidula*, macho.

35. Cresta en el piso interno de la gula:

Expuesta en menos de la mitad basal (figura 32a) (0), expuesta hasta la mitad basal (figura 32b) (1), expuesta en más de la mitad basal (figura 32c) (2).

La cresta en la superficie interna de la gula puede variar en su extensión. Si se extiende en menos de la mitad basal del piso de la gula, se considera el estado 0. Si la cresta se extiende en más de la mitad basal, se considera el estado 2, y el estado 1 cuando la cresta llega sólo hasta la mitad de la superficie interna de la gula. Para aquellas especies que presentan el estado 1 del carácter 29, este carácter es codificado como inaplicable (-).

36. Brazos mesiales que surgen del puente tentorial:

Fusionados (figura 33a) (0), no fusionados (figura 33b) (1).

Del puente tentorial medial surgen vestigios de los brazos tentoriales anteriores, los cuales están formados por 2 brazos cortos que pueden estar o no fusionados medialmente. Cuando los dos brazos se encuentran fusionados medialmente se considera el estado 0, y cuando se encuentran separados se considera el estado 1.

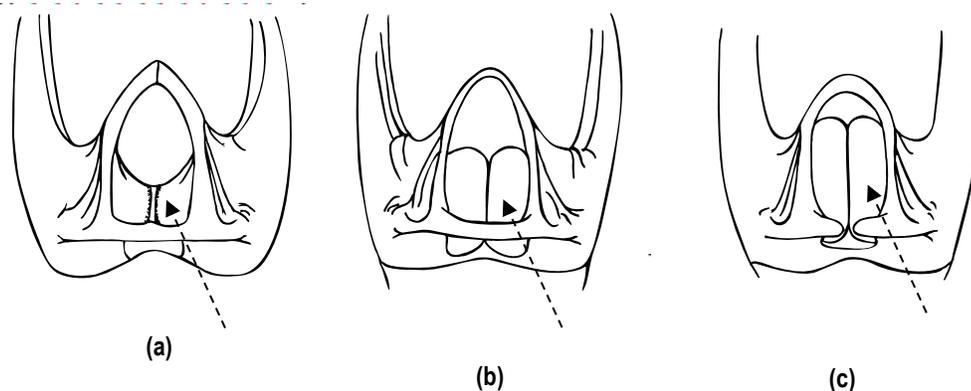


Figura 32a-c. Vista dorsal interna de la cabeza mostrando cresta en piso interno de la gula expuesta en menos de la mitad basal (a), expuesta hasta la mitad basal (b), expuesta en más de la mitad basal (carácter 35). 32a. *Cyclocephala amazona*, macho; 32b. *Augoderia nitidula*, macho; 32c. *Surutú hesperius*, macho.

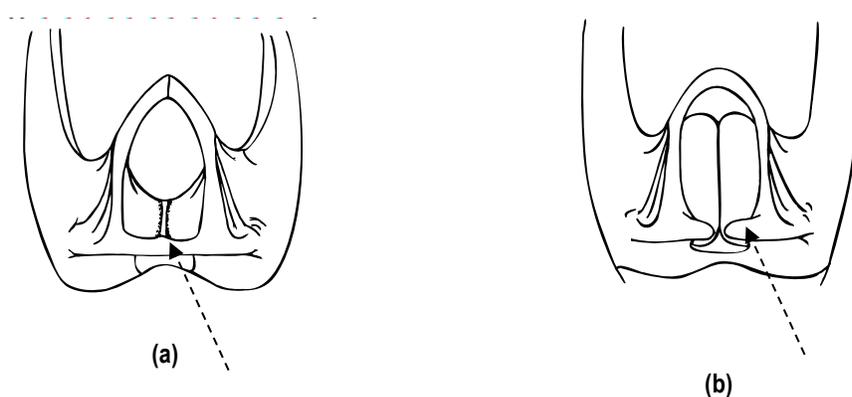


Figura 33a-b. Vista dorsal interna de la cabeza mostrando brazos tentoriales anteriores fusionados (a), no fusionados (b), (carácter 36). 33a. *Cyclocephala amazona*, macho; 33b. *Surutú hesperius*, macho.

Tórax

37. Pronoto del macho:

Sin cuernos o tubérculos (figura 34a) (0), con cuernos o tubérculos (figura 34b) (1).

Los machos de *Aegopsis westwoodi* (Agaeocephalini) y *Strategus aloeus* (Oryctini) tienen tres cuernos o tubérculos, uno que surge de la parte central-apical, y dos que surgen lateralmente. La longitud, y agudeza de los cuernos varió entre los diferentes ejemplares observados. El estado 0 estuvo presente en todas las especies de Cyclocephalini y Pentodontini estudiadas.

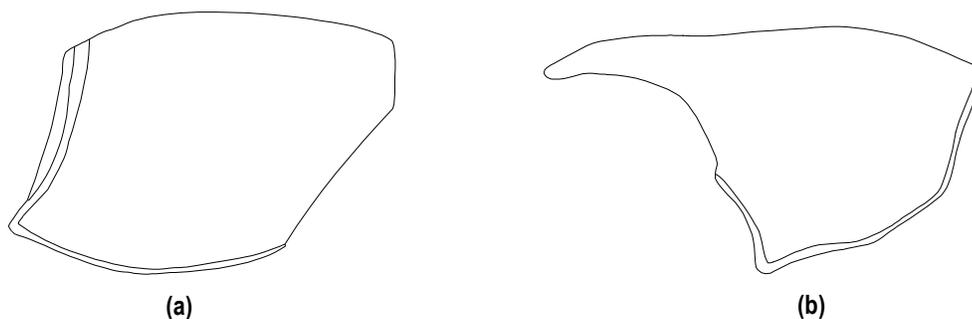


Figura 34a-b. Pronoto del macho en vista lateral sin cuernos o tubérculos (a), con cuernos o tubérculos (b), (carácter 37). 34a. *Cyclocephala mafaffa*; 34b. *Aegopsis westwoodi*.

38. Borde anterior del pronoto:

Con reborde marginal completo (figura 35a) (0), con reborde marginal incompleto (figura 35b) (1).

El pronoto en las especies estudiadas, tiene un reborde en el margen anterior. El estado 0 de este carácter se considera cuando el reborde está extendido a todo lo largo del margen anterior del pronoto, y el estado 1 se refiere a cuando el reborde está interrumpido en la parte central del borde anterior, dando la apariencia de que está incompleto.

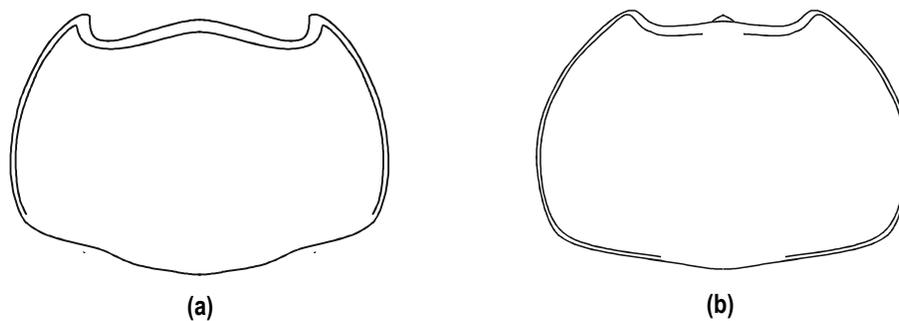


Figura 35a-b. Pronoto mostrando borde anterior con reborde marginal completo (a) incompleto (b), (carácter 38). 35a. *Cyclocephala ocellata*, macho; 35b. *Surutú hesperius*, macho.

39. Borde posterior del pronoto:

Con reborde marginal completo (figura 36a) (0), con reborde marginal incompleto (figura 36b) (1), sin reborde marginal (figura 36c) (2).

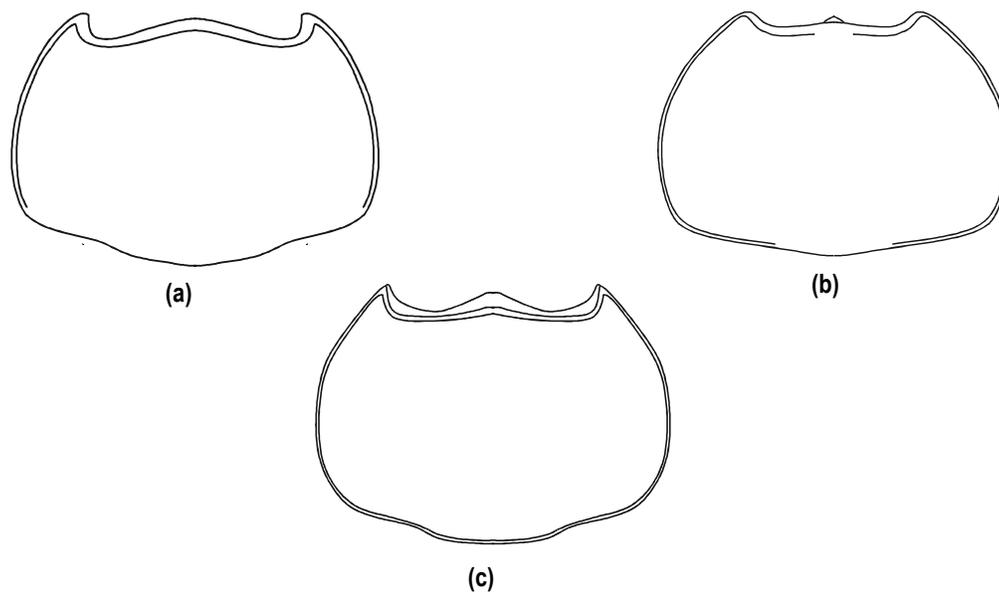


Figura 36a-c. Pronoto mostrando borde posterior sin reborde marginal (a) con reborde marginal incompleto (b), con reborde marginal completo (c), (carácter 39). 36a. *Cyclocephala ocellata*, macho; 36b. *Surutú hesperius*, macho; 36c. *Mimeoma maculata*, macho.

Al igual que el borde anterior del pronoto, el borde posterior también puede variar en cuanto a la presencia/ausencia y extensión del reborde marginal. Cuando el reborde marginal está ausente en toda la extensión del borde posterior del pronoto se considera el estado 0. Se considera el estado 1 cuando el reborde está interrumpido en la parte central del borde posterior, y el estado 2 cuando el reborde marginal está presente en toda la extensión del borde posterior del pronoto.

40. Superficie del pronoto:

Sin pilosidad (figura 37a) (0), con pilosidad corta (figura 37b) (1), con pilosidad larga (figura 37c) (2).

El pronoto puede presentar pilosidad, las cuales pueden ser largas, cortas, abundantes o escasas. Cuando las setas están presentes y son cortas, se considera el estado 1, mientras que si las setas están ausentes, se considera el estado 0.

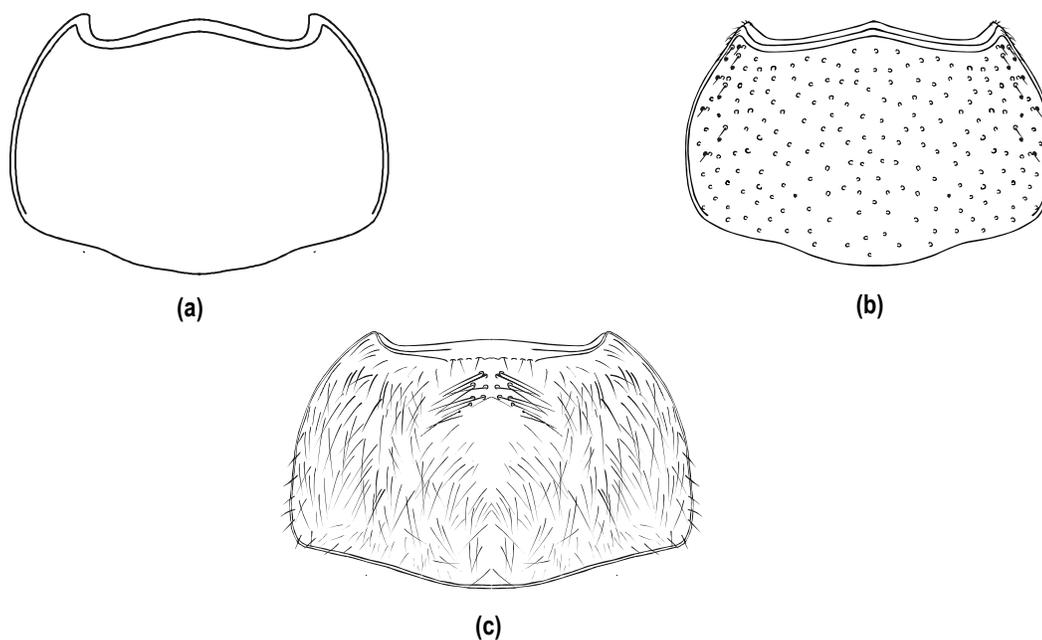


Figura 37a-c. Superficie del pronoto sin pilosidad (a) con pilosidad corta (b), con pilosidad larga (c) (carácter 40). 37a. *Cyclocephala ocellata*, macho; 37b. *Cyclocephala brevis*, macho; 37c. *Cyclocephala borealis*, macho.

41. Superficie del pronoto:

Sin cerdas largas erectas a los lados del pronoto (0), con cerdas largas erectas a los lados del pronoto (1).

A los lados anteriores del pronoto puede observarse un grupo de cerdas gruesas, y erectas, de manera localizada, lo cual corresponde con el estado 1. La ausencia de estas cerdas corresponde con el estado 0.

42. Ancho máximo del pronoto:

En la mitad anterior (figura 38a) (0), en la mitad (figura 38b) (1), en la mitad basal (figura 38c) (2).

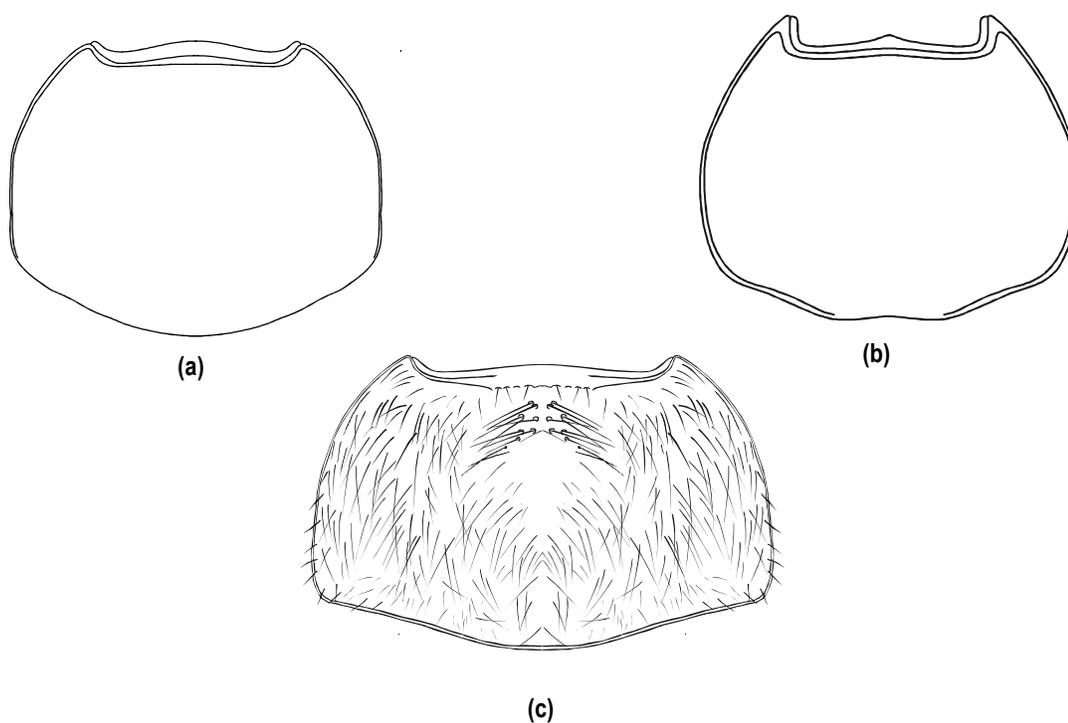


Figura 38a-c. Pronoto mostrando ancho máximo en la mitad anterior (a), en la mitad (b), en la mitad basal (c), (carácter 42). 38a. *Erioscelis sobrina*, macho; 38b. *Aspidolea fuliginea*, macho; 38c. *Cyclocephala borealis*, macho.

Para determinar los estados de este carácter se mide el ancho del pronoto, en la mitad anterior, basal y central. Si la parte más ancha del pronoto está en la parte anterior, antes de la mitad, se considera el estado 0. Si lo está en la mitad, se considera el estado 1, y si la mayor anchura se encuentra en la parte basal del pronoto, después de la mitad, se considera el estado 2.

Élitro

43. Epipleura del macho:

Extendida en más de la mitad basal (figura 39a) (0), extendida en menos de la mitad basal (figura 39b) (1).

La epipleura en el macho puede variar en cuanto su extensión. El estado 0 del carácter, se refiere a cuando la epipleura sobrepasa la mitad basal del élitro, y el estado 1, se refiere a cuando la epipleura se extiende hasta antes de la mitad basal.

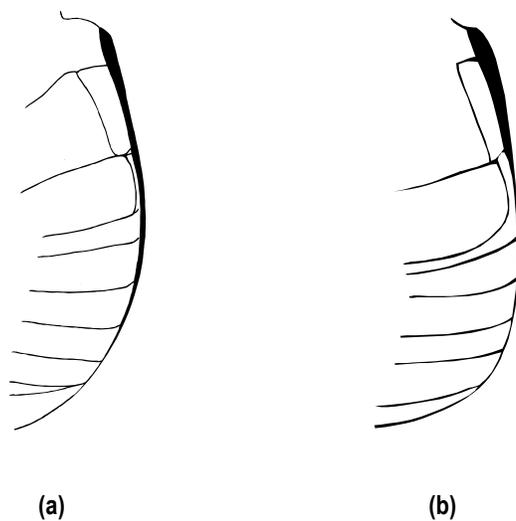


Figura 39a-b. Epipleura del macho extendida en más de la mitad basal (a), extendida en menos de la mitad basal (b), (carácter 43). 39a. *Dyscinetus paradytis*; 39b. *Cyclocephala verticalis*.

44. Borde lateral del élitro de la hembra:

Sin dilatación (figura 40a) (0), con dilatación (figura 40b) (1).

El borde lateral del élitro de la hembra puede tener un pequeño ensanchamiento hacia la parte externa. Este ensanchamiento puede variar en su posición en el borde lateral del élitro, pero la mayoría de las veces se encuentra en la mitad o en la mitad apical. Si este ensanchamiento está presente se considera el estado 1, y la ausencia de este ensanchamiento corresponde al estado 0.

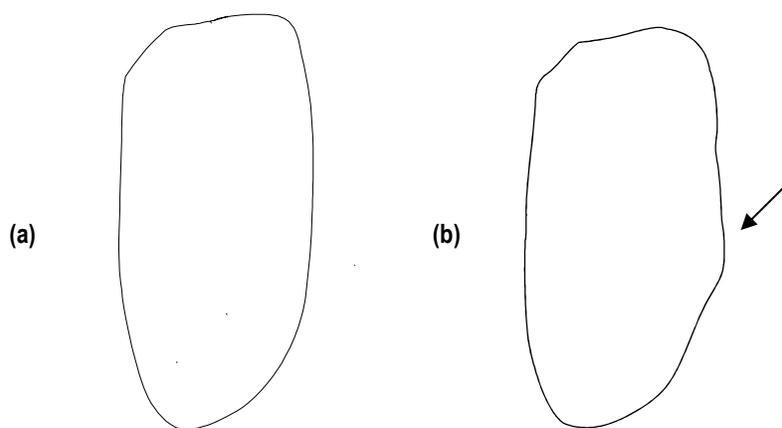


Figura 40a-b. Élitro de la hembra mostrando borde lateral sin dilatación (a), con dilatación (b), (carácter 44). 40a. *Cyclocephala melanocephala*; 40b. *Cyclocephala mafaffa*.

45. Abultamiento lateral del élitro de la hembra:

Ausente (figura 41a) (0), presente en la mitad apical (figura 41b) (1), presente en la mitad basal (figura 41c) (2).

Asociado a la dilatación del borde lateral del élitro de la hembra, se encuentra una pequeña protuberancia o abultamiento encima de esta dilatación. En la mayoría de las especies, la dilatación va acompañada de este abultamiento, mientras que en otras está ausente. Cuando el abultamiento está ausente, se reconoce el estado 0. El abultamiento puede variar en cuanto a su posición. Si está presente en la mitad apical se considera el estado 1, mientras que si está presente en la mitad basal del élitro se considera el estado 2.

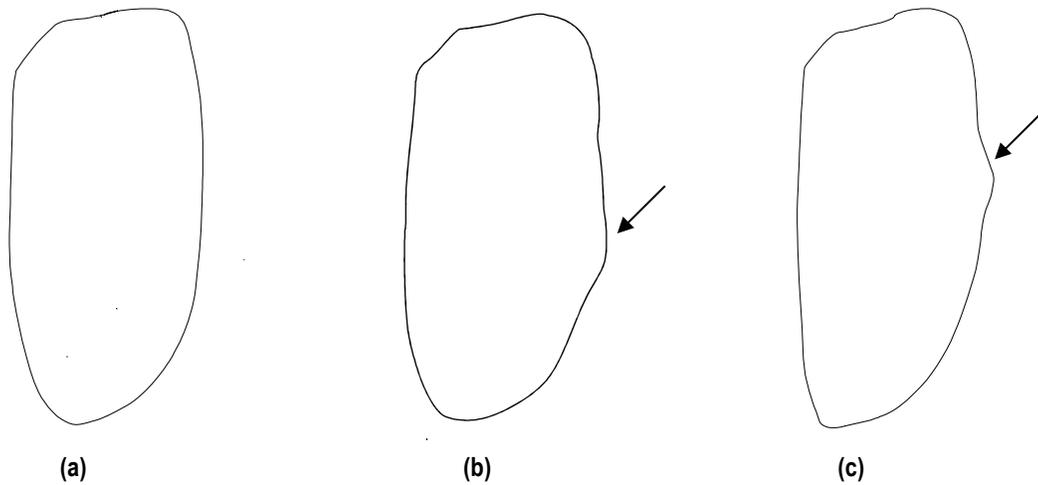


Figura 41a-c. Élitro de la hembra mostrando abultamiento lateral ausente (a), presente en la mitad apical (b), presente en la mitad basal (c), (carácter 45). 41a. *Cyclocephala melanocephala*; 41b. *Cyclocephala mafaffa*; 41c. *Aspidolea fuliginea*.

Alas

46. Margen costal hasta el doblez medial del ala:

Con 1 hilera de ganchos (figura 42a) (0), con 2 hileras de ganchos (figura 42b) (1).

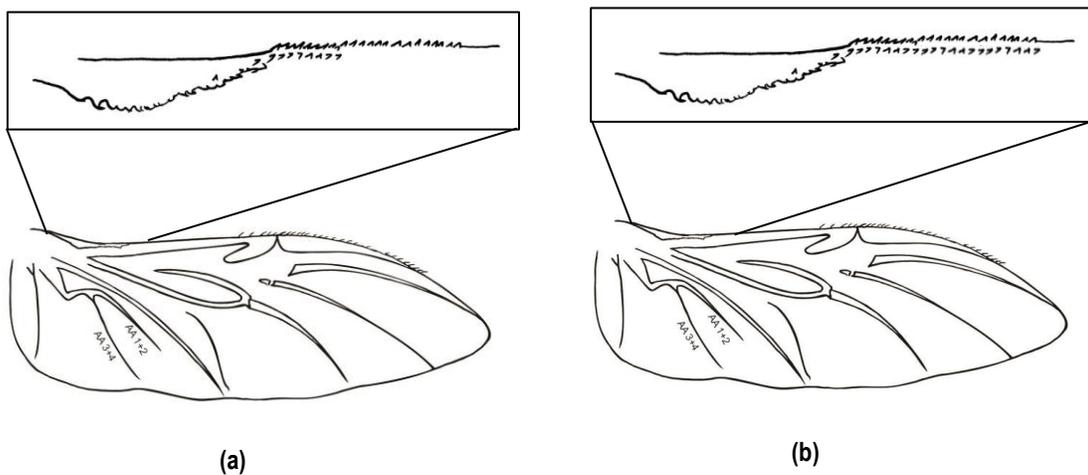


Figura 42a-b. Vista ventral del ala izquierda mostrando margen costal del ala con 1 hilera de ganchos (a), con 2 hileras de ganchos (b), (carácter 46). 42a. *Cyclocephala pardolocarnoi*, hembra; 42b. *Stenocrates laevicollis*, hembra.

El margen costal del ala membranosa de las especies estudiadas, tiene una serie de ganchos pequeños, que comienzan en la membrana costal y terminan en el dobléz medial. Estos ganchos comienzan en 1 sola hilera, que puede mantenerse así hasta el final del dobléz medial, ó puede aparecer otra hilera paralela a ésta. La presencia de una sola hilera de ganchos se reconoce como el estado 0, mientras que si se observan 2 hileras de ganchos se considera el estado 1 del carácter.

47. Margen costal del ala desde el dobléz medial hasta el ángulo apical:

Sin setas (0), con setas (1).

El ala membranosa de los coleópteros, presenta un dobléz en el margen costal, que corresponde al sitio donde el ala se repliega para acomodarse dentro de los élitros. La presencia de setas en este margen costal, desde el dobléz hasta el margen apical, corresponde al estado 1 del carácter. Las setas son generalmente muy pequeñas y finas, y forman una hilera continua y densa. La ausencia de setas, corresponde al estado 0.

48. Vena AA1+2:

Muy corta (figura 43a) (0), ligeramente más corta que AA3+4 (figura 43b) (1), tan o más larga que AA3+4 (figura 43c) (2).

Para determinar los estados de este carácter se mide la longitud de la vena AA1+2 del ala membranosa del macho, y se compara con la longitud de la vena AA3+4. Si la vena AA1+2 es muy corta, se considera el estado 0. Si la longitud de la vena AA1+2, es ligeramente menor que la longitud de la vena AA3+4, corresponde con el estado 1. Si por el contrario, la longitud de la vena AA1+2 es mayor que la longitud de la vena AA3+4, se considera el estado 2.

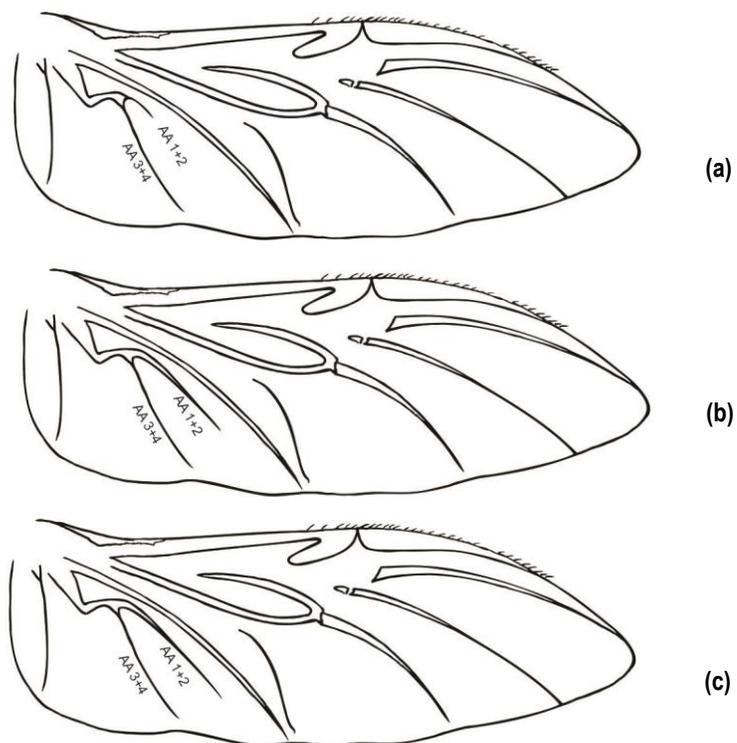


Figura 43a-c. Vista ventral del ala izquierda mostrando venación: vena AA1+2 muy corta (a), vena AA1+2 ligeramente más corta que la vena AA3+4 (b), tan o más larga que AA3+4 (carácter 48). 43a. *Erioscelis sobrina*, macho; 43b. *Cyclocephala amazona*, macho; 43c. *Cyclocephala hirta*, macho.

49. Vena AA1+2:

Curva (0), recta (1).

La vena AA1+2, puede variar tanto en longitud como en forma. El estado 0 se reconoce cuando la vena AA1+2 tiene una curvatura, y el estado 1, corresponde a cuando la vena es recta.

Prepigidio

50. Prepigidio del macho con setas:

Abundantes (figura 44a) (0), escasas (figura 44b) (1).

El estado 1 se considera cuando las setas en el prepigidio del macho son pocas, y pueden ser cuantificadas. Generalmente el número de setas es menor a 40. Se considera el estado 0 cuando las setas no pueden ser cuantificadas debido a su abundancia, superando la cantidad de 40.

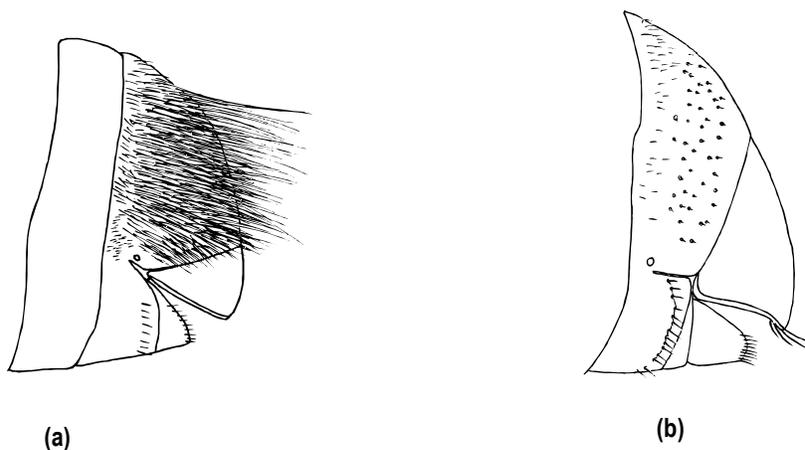


Figura 44a-b. Vista lateral del abdomen mostrando prepigidio con setas abundantes (a), escasas (b), (carácter 50). 44a. *Chalepides comes*, macho; 44b. *Cyclocephala ocellata*, macho.

51. Prepigidio del macho con setas:

Cortas (figura 45a) (0), largas (figura 45b) (1), muy largas (figura 45c) (2).

Se considera el estado 0 cuando la longitud de las setas es menor o igual a $1/4$ de la longitud total del prepigidio, el estado 1 cuando la longitud es igual o mayor a $1/2$ de la longitud total del prepigidio, sin sobrepasar la longitud de éste, y el estado 2 cuando la longitud de las setas es mayor a la longitud total del prepigidio, superando en longitud a éste último.

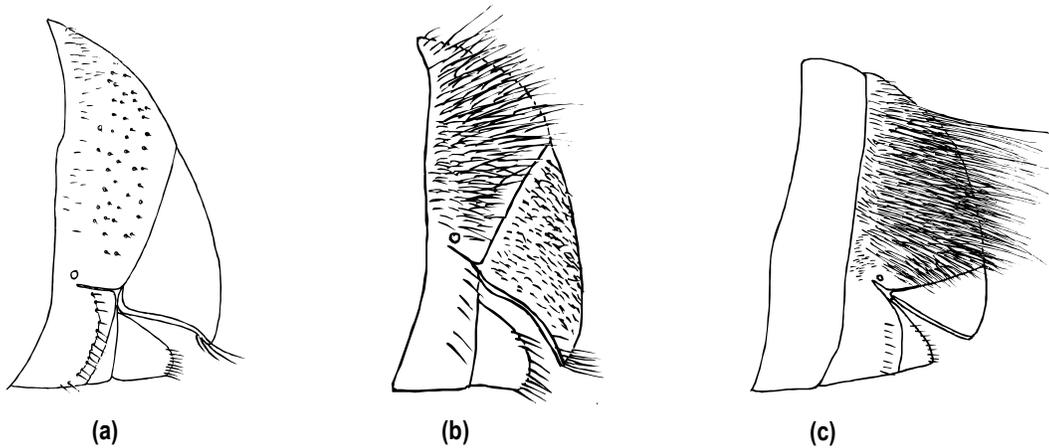


Figura 45a-c. Vista lateral del abdomen mostrando prepigidio con setas cortas (a), largas (b), muy largas (c), (carácter 51). 45a. *Cyclocephala ocellata*, macho; 45b. *Dyscinetus paradytis*, macho; 45c. *Chalepides comes*, macho.

52. Pigidio del macho con setas:

Ausentes (figura 46a) (0), escasas (figura 46b) (1), abundantes (figura 46c) (2).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 50.

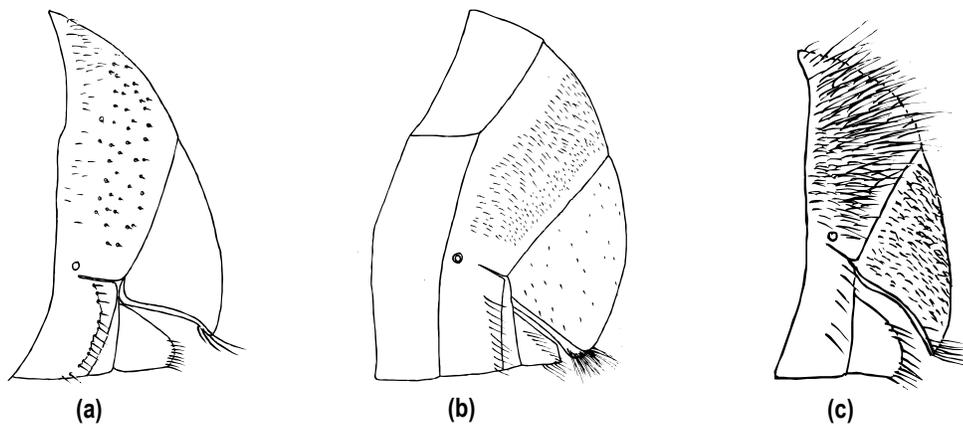


Figura 46a-c. Vista lateral del abdomen mostrando pigidio del macho sin setas (a), escasas (b), abundantes (c), (carácter 52). 46a. *Cyclocephala ocellata*, macho; 46b. *Cyclocephala mafaffa*, macho; 46c. *Dyscinetus paradytis*, macho.

53. Prepigidio del macho:

Normal, no alargado (figura 47a) (0), fuertemente alargado (figura 47b) (1).

Para determinar los estados de este carácter se mide la longitud del pigidio y el prepigidio, en su parte media. Si el prepigidio es más corto que el pigidio, se considera el estado 0, y si el prepigidio es más largo que el pigidio el estado 1.

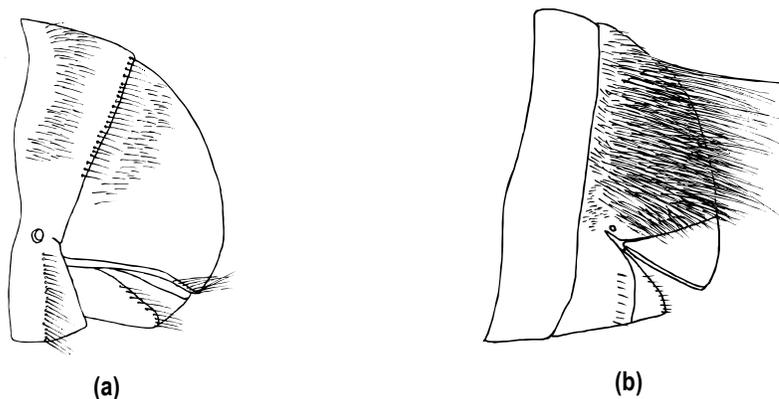


Figura 47a-b. Vista lateral del abdomen mostrando prepigidio del macho normal, no alargado (a), fuertemente alargado (b), (carácter 53). 47a. *Chalepides comes*; 47b. *Cyclocephala castanea*.

54. Pigidio de la hembra en vista lateral:

Plano (0), débilmente convexo (1), fuertemente convexo (2), débilmente cóncavo en la mitad (3).

Para determinar los estados de este carácter, se debe observar el pigidio en vista lateral. Se considera el estado 0, cuando la parte dorsal del pigidio forma una línea recta diagonal, con una inclinación progresiva hacia el ápice. El estado 1 se considera cuando la parte dorsal del pigidio forma una línea curva poco pronunciada. Si la curvatura del dorso del pigidio es muy acentuada corresponde al estado 2. Cuando se observa una depresión o concavidad en la parte media se considera el estado 3.

Apéndices: Coxas

55. Setas de la procoxa del macho:

Largas (0), cortas (1).

Las procoxas del macho tienen setas, que pueden ser largas o cortas. Se consideran largas cuando igualan o sobrepasan la longitud del proesterno por encima de las procoxas, y cortas cuando tienen una longitud menor.

56. Mesocoxas:

Más o menos contiguas (figura 48a) (0), estrechamente separadas (figura 48b) (1).

Se considera el estado 0 del carácter cuando las mesocoxas se encuentran estrechamente unidas, casi contiguas, observándose el proceso mesosternal muy fino. El estado 1 se considera cuando las coxas, aunque aproximadas muy juntas, se observan separadas por un borde relativamente ancho.

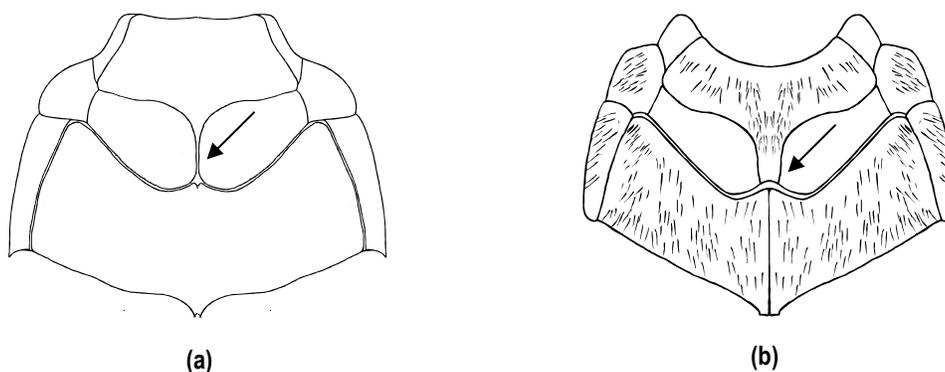


Figura 48a-b. Mesoesterno mostrando cavidades mesocoxales más o menos contiguas (a), estrechamente separadas (b), (carácter 56). 48a. *Harposceles paradoxus*, macho; 48b. *Augoderia nitidula*, macho.

57. Borde lateral externo de la metacoxa:

Marginado (figura 49a) (0), no marginado (figura 49b) (1).

El borde lateral externo de la metacoxa, además de variar en cuanto a la forma de la curvatura, también puede presentar o no un reborde, que se extiende desde el ángulo anterior de la metacoxa hasta el ángulo posterior. Cuando el reborde está presente se considera el estado 0, mientras que la ausencia de este reborde corresponde con el estado 1.

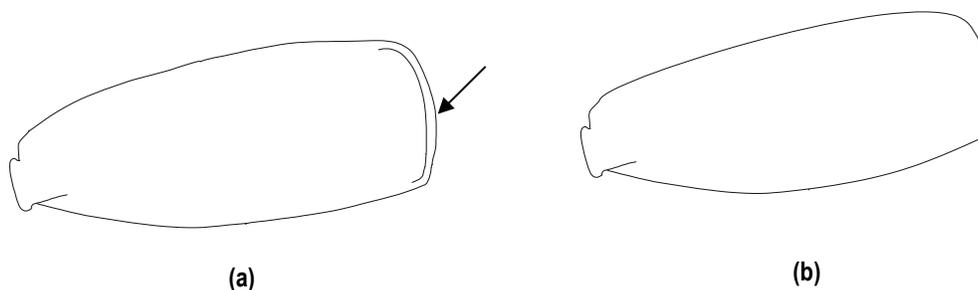


Figura 49a-b. Metacoxa mostrando borde lateral externo marginado (a), no marginado (b), (carácter 57). 49a. *Cyclocephala mafaffa*, macho; 49b. *Cyclocephala castanea*, macho.

58. Borde lateral externo de la metacoxa:

Recto (figura 50a) (0), débilmente arqueado (figura 50b) (1), fuertemente arqueado (figura 50c) (2).

El margen lateral externo de la metacoxa puede ser recto, sin ninguna curvatura (estado 0), presentar una leve curvatura hacia la parte externa (estado 1), o presentar una curvatura muy pronunciada (estado 2).

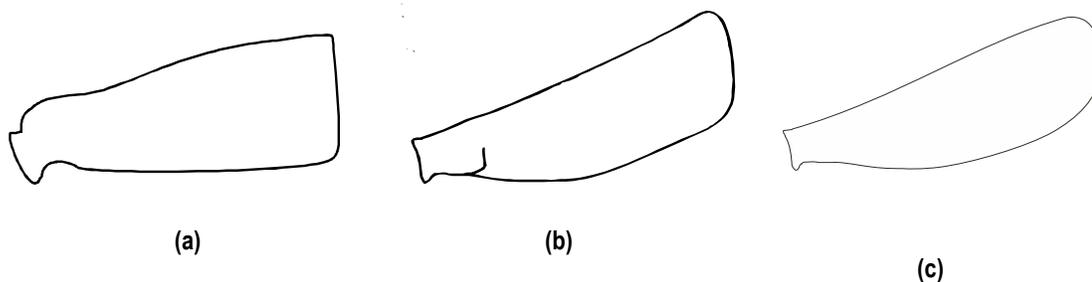


Figura 50a-c. Metacoxa mostrando borde lateral externo recto (a), débilmente arqueado (b), fuertemente arqueado (c), (carácter 59). 50a. *Cyclocephala ocellata*, macho; 50b. *Augoderia nitidula*, macho; 50c. *Cyclocephala pardolocarnoi*, macho.

59. Borde lateral externo de la metacoxa:

Con surco (0), sin surco (1).

Se considera el estado 0 cuando el borde externo de la metacoxa se encuentra limitado externamente por un surco o concavidad, que se extiende desde el ángulo basal externo de la metacoxa hasta el ángulo apical. La ausencia de este surco corresponde al estado 1 del carácter.

60. Ángulo apical externo de la metacoxa:

Sin pestaña (0), con pestaña (1).

En algunas especies, el borde lateral externo de la metacoxa, puede tener un borde sobresaliente o pestaña en el ángulo apical externo. En este caso se considera el estado 1. Cuando no presenta esta pestaña se considera el estado 0.

Apéndices: Trocánter**61. Protrocánter:**

Sin espina proyectada hacia adelante (figura 51a) (0), con espina proyectada hacia adelante (figura 51b) (1).

El trocánter de las patas anteriores, puede tener una espina gruesa, de ápice romo, y dirigida hacia adelante. Cuando este es el caso, se reconoce el estado 1 del carácter. Si esta espina está ausente, se considera el estado 0. El estado 1 del carácter únicamente fue observado en *Harposceles paradoxus*.

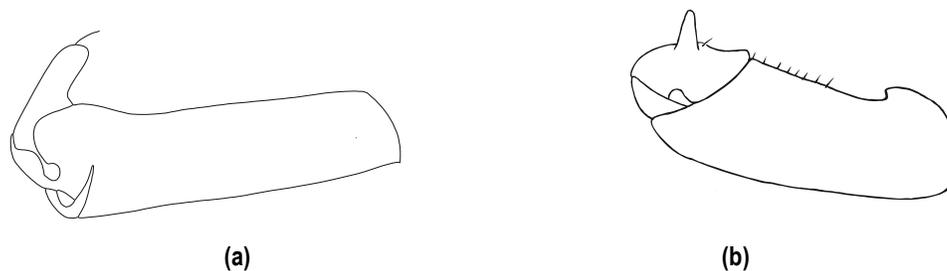


Figura 51a-b. Protrocáncer del macho sin espina proyectada hacia adelante (a), con espina proyectada hacia adelante (b), (carácter 62). 51a. *Cyclocephala mafaffa*, macho; 51b. *Harposceles paradoxus*, macho.

62. Ápice del metatrocáncer:

No proyectado (figura 52a) (0), débilmente proyectado más allá del borde posterior del metafémur (figura 52b) (1), fuertemente proyectado más allá del borde posterior del metafémur (figura 52c) (2).

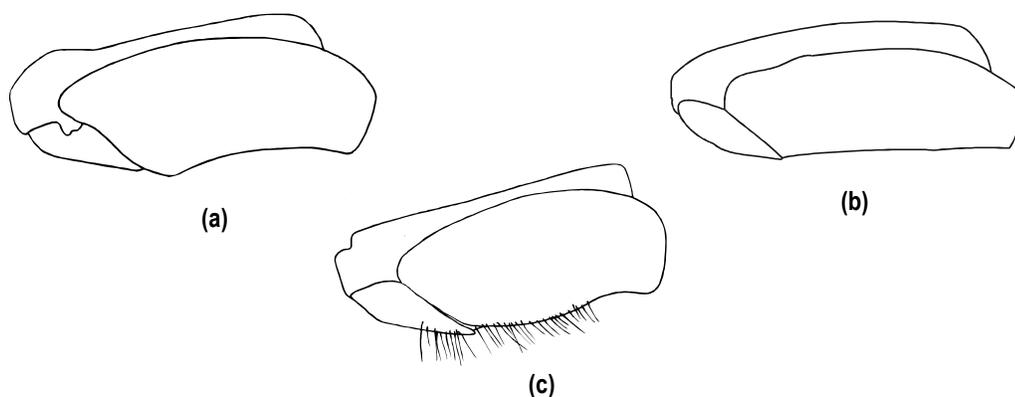


Figura 52a-c. Ápice del metatrocáncer no proyectado más allá del borde posterior del metafémur (a), débilmente proyectado (b), fuertemente proyectado (c), (carácter 62). 52a. *Harposceles paradoxus*, macho; 52b. *Cyclocephala castanea*, macho; 52c. *Cyclocephala mafaffa*, macho.

En algunas especies, el ápice del metatrocáncer puede sobrepasar ligeramente el margen posterior del metafémur. Cuando esto ocurre, se considera el estado 1 del carácter. En otros casos, el ápice se observa muy proyectado, lo que corresponde con

el estado 2. Cuando el ápice del metatrocánter termina antes del borde posterior del metafémur, se considera el estado 0.

Apéndices: Tibias

63. Protibia del macho:

Unidentado (figura 53a) (0), bidentado (figura 53b) (1), tridentado (figura 53c) (2), cuatridentado (figura 53d) (3).

El borde lateral externo de la protibia del macho tiene dientes, los cuales pueden variar en número. Cuando se contabiliza un solo diente apical se considera el estado 0. El estado 1 corresponde con la presencia de 2 dientes. La presencia de tres dientes, uno apical, uno intermedio y otro basal, corresponde con el estado 2. Por último, el estado 3 se considera cuando se contabilizan cuatro dientes, 1 apical, 2 intermedios y 1 basal. Todos los representantes de la tribu Cyclocephalini, presentan un máximo de tres dientes, por lo que sólo presentan los primeros tres estados del carácter.

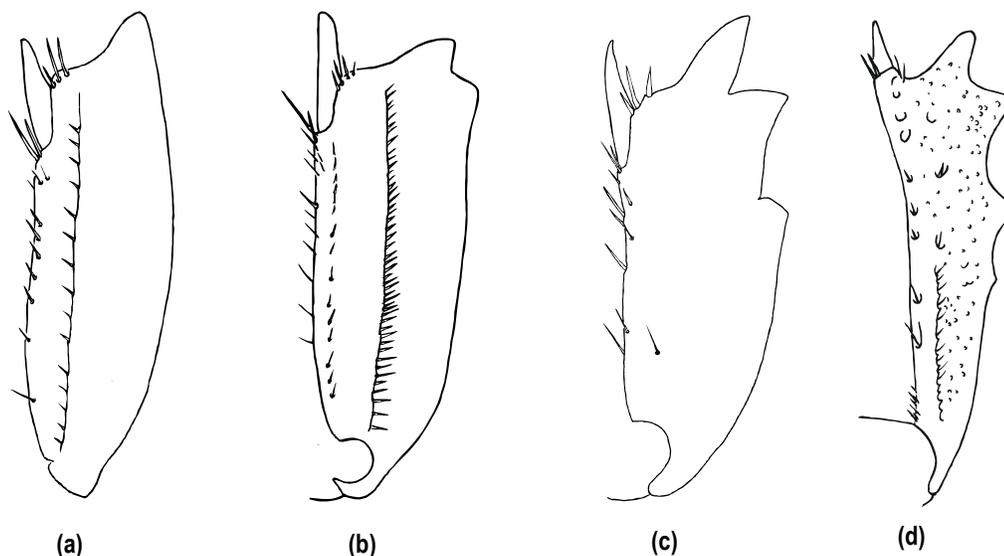


Figura 53a-d. Protibia del macho unidentada (a) bidentada (b), tridentada (c), (carácter 63). 53a. *Cyclocephala gabaldoni*; 53b. *Mimeoma maculata*; 53c. *Ancognatha scarabaeoides*; 53d. *Aegopsis westwoodi*.

64. Protibia del macho:

Ancha (figura 54a) (0), angosta (figura 54b) (1).

La protibia del macho puede variar en anchura. Cuando es ensanchada y algo aplanada dorsoventralmente se considera el estado 0, y cuando es estrecha y algo cilíndrica se considera el estado 1. Este estado fue observado únicamente en *Harposceles paradoxus* (Cyclocephalini).

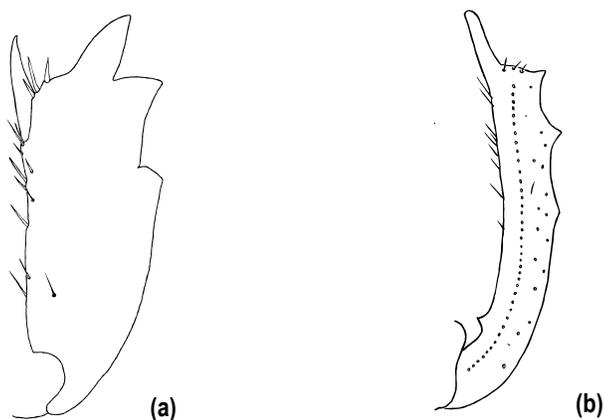


Figura 54a-b. Protibia del macho ancha (a) delgada (b), (carácter 64). 54a. *Ancognatha scarabaeoides*; 54b. *Harposceles paradoxus*.

65. Borde lateral interno de la protibia del macho:

Sin diente basal (figura 55a) (0), con un diente basal (figura 55b) (1).

En este carácter se considera los estados de ausencia/presencia de un pequeño diente en la base del borde lateral interno de la protibia del macho. El estado 0 es el más generalizado, presentándose el estado 1 sólo en *Harposceles paradoxus*.

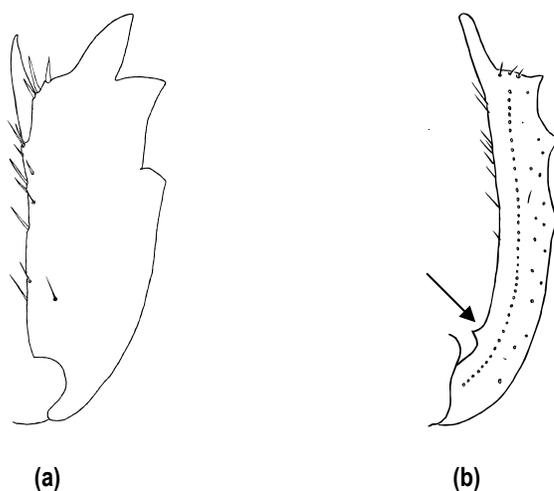


Figura 55a-b. Protibia del macho mostrando borde lateral interno sin diente basal (a) con diente basal (b), (carácter 65). 55a. *Ancognatha scarabaeoides*; 55b. *Harposceles paradoxus*.

66. Protibia del macho:

Recta (figura 56a) (0), curva (1) (figura 56b).

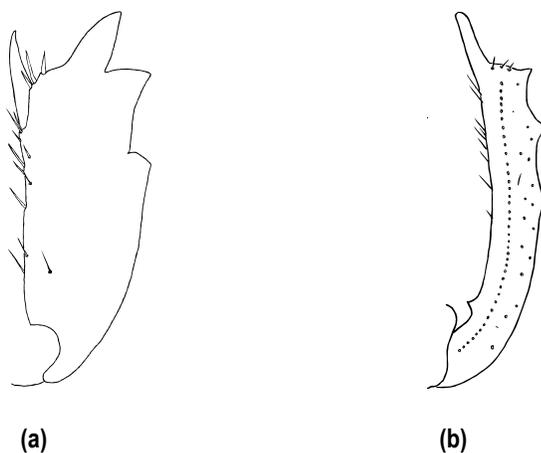


Figura 56a-b. Protibia del macho mostrando borde lateral interno recto (a) curvo (b), (carácter 66). 56a. *Ancognatha scarabaeoides*; 56b. *Harposceles paradoxus*.

El borde lateral interno de la protibia del macho puede ser recto, sin ninguna curvatura. En este caso se considera el estado 0. Cuando el borde lateral interno tiene una curvatura, de modo que se observa la protibia arqueada hacia la parte externa, se

considera el estado 1. Este estado fue encontrado en *Aegopsis westwoodi* (Agaeocephalini) y *Harposceles paradoxus* (Cyclocephalini).

67. Borde anterior del diente intermedio de la protibia del macho:

Perpendicular al eje longitudinal de la protibia (figura 57a) (0), dirigido diagonalmente hacia adelante (figura 57b) (1), dirigido diagonalmente hacia atrás (figura 57c) (2).

El estado 0 se considera cuando el borde anterior del diente basal es recto, manteniendo una posición vertical con respecto al plano horizontal de la protibia. Si el borde anterior del diente basal de la protibia, está orientado diagonalmente hacia adelante, como dirigido hacia el borde posterior del diente intermedio o apical, se considera el estado 1 del carácter. El estado 2 se refiere a cuando el borde anterior del diente basal de la protibia está orientado diagonalmente hacia atrás, como dirigido hacia la base de la protibia. Cuando la protibia del macho tiene el estado 0 y 1 del carácter 63, se codifica como inaplicable (-).

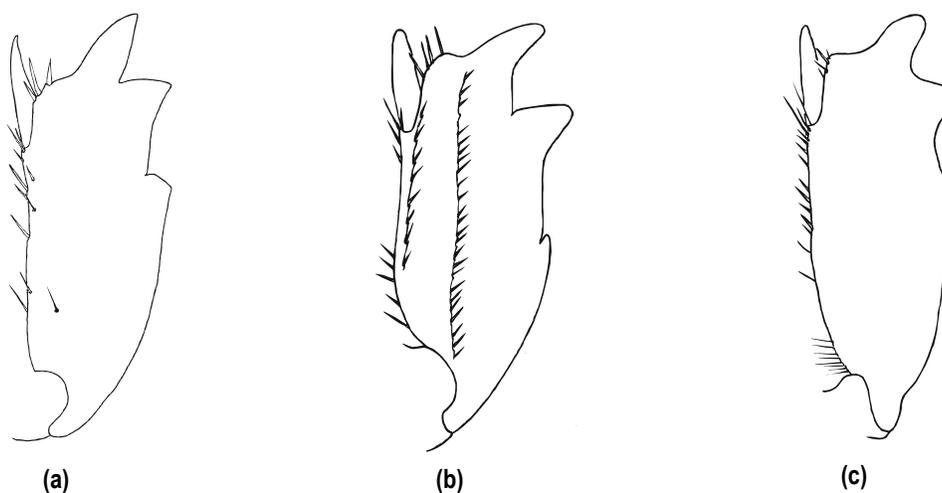


Figura 57a-c. Protibia del macho mostrando borde anterior del diente intermedio perpendicular al eje longitudinal de la protibia (a) dirigido diagonalmente hacia adelante (b), dirigido diagonalmente hacia atrás (c), (carácter 67). 57a. *Ancognatha scarabaeoides*; 57b. *Arrigutia brevissima*; 57c. *Cyclocephala marginalis*.

68. Borde anterior del diente basal de la protibia del macho:

Perpendicular al eje longitudinal de la protibia (figura 58a) (0), dirigido diagonalmente hacia adelante (figura 58b) (1), dirigido diagonalmente hacia atrás (figura 58c) (2).

El diente basal de la protibia tiene los mismos estados que el carácter 67.

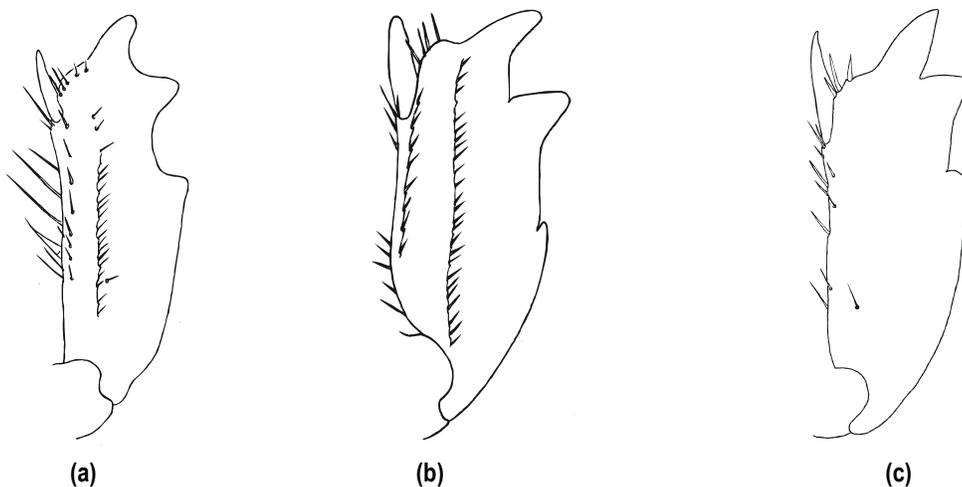


Figura 58a-c. Protibia del macho mostrando borde anterior del diente basal perpendicular al eje longitudinal de la protibia (a) dirigido diagonalmente hacia adelante (b), dirigido diagonalmente hacia atrás (c), (carácter 68). 58a. *Cyclocephala hirta*; 58b. *Arrigutia brevissima*; 58c. *Ancognatha scarabaeoides*.

69. Espolón protibial del macho:

No arqueado (figura 59a) (0), débilmente arqueado (figura 59b) (1), fuertemente arqueado (figura 59c) (2).

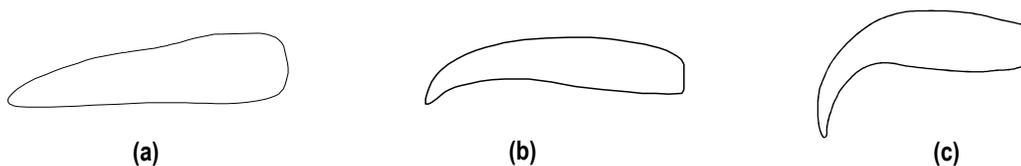


Figura 59a-c. Vista lateral del espolón protibial del macho no arqueado (a) débilmente arqueado (b), fuertemente arqueado (c), (carácter 69). 59a. *Cyclocephala marginalis*; 59b. *Cyclocephala sanguinicollis*; 59c. *Mimeoma acuta*.

En vista lateral, el espolón de la protibia del macho puede observarse con el ápice recto (estado 0), con el ápice débilmente curvado o doblado ventralmente (estado 1), y con el ápice fuertemente doblado ventralmente, semejante a un garfio (estado 2).

70. Espolón protibial del macho:

Movible (0), no movible (1).

Se considera el estado 0 del carácter cuando el espolón protibial está articulado a la tibia y puede ser fácilmente removido de su posición. En el estado 1, el espolón está totalmente fusionado a la protibia. Este estado solo fue observado en *Harposceles paradoxus*, por lo que puede ser considerado como una autapomorfia.

71. Protibia de la hembra:

Bidentada (0), tridentada (1), cuatridentada (2).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 63.

72. Borde anterior del diente basal de la protibia de la hembra:

Perpendicular al eje longitudinal de la protibia (0), dirigido diagonalmente hacia adelante (1), dirigido diagonalmente hacia atrás (2).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 68.

73. Espolón protibial de la hembra:

No arqueado (0), débilmente arqueado (1), fuertemente arqueado.

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 69.

74. Cerdas de las carenas de la mesotibia del macho:

Finas (figura 60a) (0), fuertes (figura 60b) (1), espiniformes robustas (figura 60c) (2).

Las mesotibias del macho tienen carenas que varían en posición, orientación y longitud. Generalmente son dos y están dirigidas diagonalmente. Estas carenas están bordeadas por cerdas que varían en robustez. Si son delgadas y débiles se considera el estado 0. Si son más gruesas y firmes se considera el estado 1. El estado 2 se considera cuando las cerdas son más rechonchas y robustas, semejantes a espinas con ápice romo.

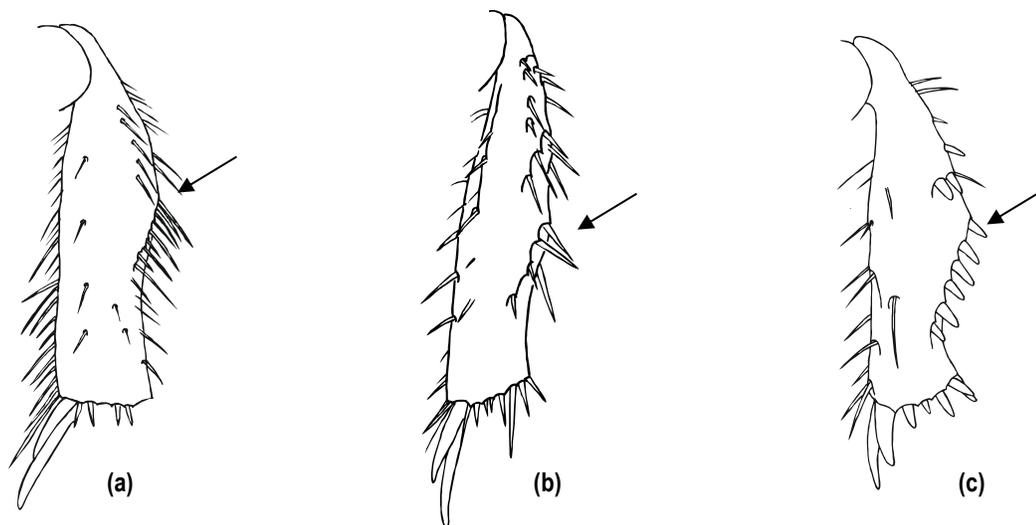


Figura 60a-c. Vista ventral de la mesotibia del macho mostrando carenas con cerdas finas (a), fuertes (b), espiniformes robustas (c), (carácter 74). 60a. *Augoderia nitidula*; 60b. *Mimeoma maculata*; 60c. *Cyclocephala melanocephala*.

75. **Ápice de la mesotibia del macho:**

Con muchas cerdas (figura 61a) (0), con pocas cerdas (figura 61b) (1).

El ápice de la mesotibia tiene cerdas que varían en número. Para determinar los estados de este carácter se requiere contar el número de cerdas presentes. Se considera el estado 0 cuando el número de cerdas es igual o inferior a 7, y el estado 1 cuando el número de cerdas es igual o superior a 8. El máximo número de cerdas contabilizadas entre las especies estudiadas fue de 14.

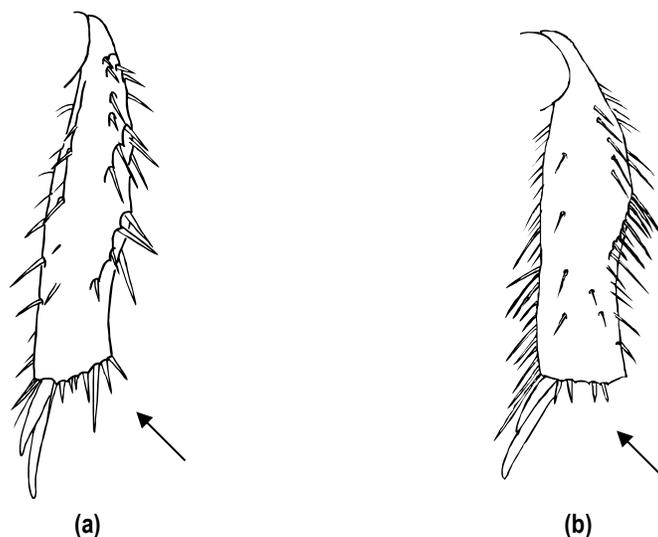


Figura 61a-b. Vista ventral de la mesotibia del macho mostrando ápice con muchas cerdas (a), con pocas cerdas (b), (carácter 75). 61a. *Augoderia nitidula*, macho; 61b. *Mimeoma maculata*, macho.

76. Cerdas del ápice de la mesotibia del macho:

Finas (0), fuertes (1), espiniformes robustas (2).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 74.

77. Ángulo apical externo de la mesotibia del macho:

No proyectado (figura 62a) (0), proyectado sin diente (figura 62b) (1), proyectado con 2 dientes (figura 62c) (2).

El estado 0 se reconoce cuando el ápice de la mesotibia en su ángulo externo no se proyecta, de modo que el ángulo externo e interno están al mismo nivel. El estado 1 se considera cuando el ángulo apical externo de la mesotibia se proyecta, bordeado de cerdas espiniformes robustas. En el estado 2, el ángulo apical externo tiene dos dientes agudos que llevan cerdas finas. En la tribu Cyclocephalini se presentó todos los estados del carácter.

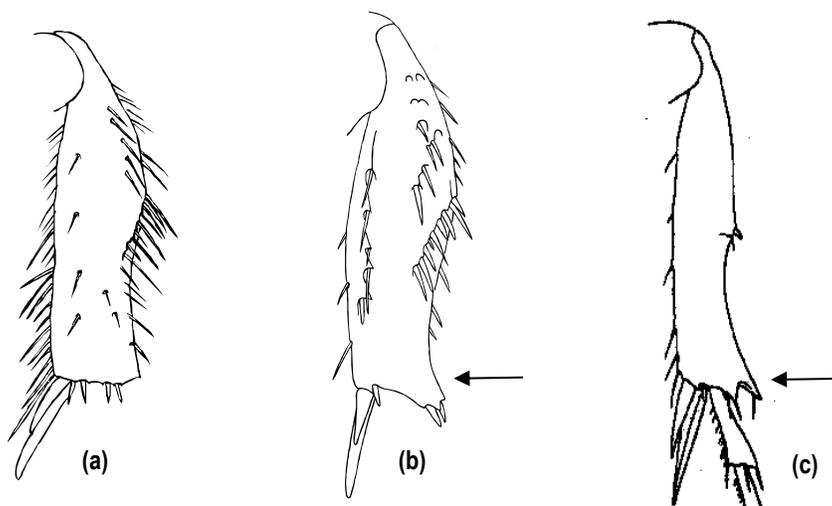


Figura 62a-c. Vista ventral de la mesotibia del macho mostrando ángulo apical externo sin diente (a), con un diente (b), con dos dientes (c), (carácter 77). 62a. *Augoderia nitidula*; 62b. *Cyclocephala carbonaria*; 62c. *Acrobolbia macrophylla*.

78. Cerdas de las carenas de la metatibia del macho:

Finas (0), fuertes (1), espiniformes robustas (2).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 74.

79. Ápice de la metatibia del macho:

Con pocas cerdas (0), con muchas cerdas (1).

Para determinar los estados de este carácter se requiere contabilizar el número de cerdas presentes. Se considera el estado 0 cuando el número de cerdas es igual o inferior a 10, y el estado 1 cuando el número de cerdas es igual o superior a 11. El máximo número de cerdas contabilizadas entre las especies estudiadas fue de 20.

80. Cerdas del ápice de la metatibia del macho:

Finas (0), fuertes (0), espiniformes robustas (1).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 76.

81. Ángulo apical externo de la metatibia del macho:

No proyectado (0), proyectado sin diente (1), proyectado con 2 dientes (2).

Los estados de este carácter son iguales a los observados en el carácter 77

82. Metatibia del macho:

Más ancha que la mesotibia (0), tan ancha como la mesotibia (1).

Para determinar los estados de este carácter, se mide el ancho de la metatibia, en la parte media, y se compara con el ancho de la mesotibia. Si el ancho de la metatibia es mayor al ancho de la mesotibia, se considera el estado 0, mientras que si el ancho de la metatibia es igual al ancho de la mesotibia se considera el estado 1.

83. Ápice de la mesotibia y metatibia del macho:

Crenulado (0), no crenulado (1).

Apéndices: Tarsos**84. Quinto protarsómero del macho:**

No engrosado (figura 63a) (0), Engrosado (figura 63b) (2).

En algunos géneros de Cyclocephalini el dimorfismo sexual se observa en el ensanchamiento del protarso del macho. El estado 0 se considera cuando el protarso del macho no está ensanchado, de modo que no se observa dimorfismo sexual entre macho y hembra. Este estado estuvo presente en las especies de las tribus Pentodontini, Agaeocephalini, Oryctini, y en los géneros *Stenocrates* y *Erioscelis* de la tribu Cyclocephalini. El estado 1, es el más generalizado entre los géneros de Cyclocephalini, en el cual se observa la modificación del protarso y la uña protarsal interna del macho.

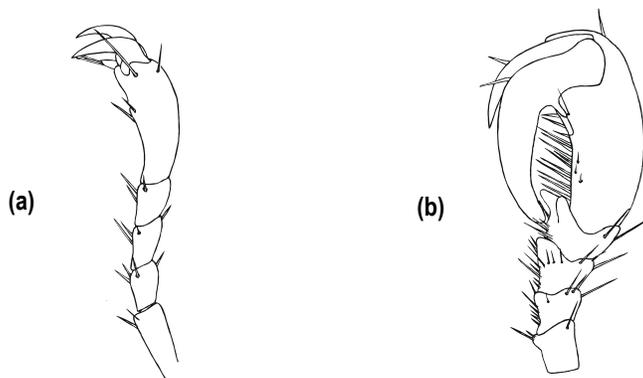


Figura 63a-b. Vista lateral del protarso del macho mostrando quinto tarsómero no engrosado (a), engrosado (b), (carácter 84). 63a. *Stenocrates ligneus*; 63b. *Cyclocephala castanea*.

85. Quinto protarsómero del macho:

Más corto que los tarsómeros 2-4 (figura 64a) (0), tan largo como los tarsómeros 2-4 (figura 64b) (1), más largo que los tarsómeros 2-4 (figura 64c) (2).

Para determinar los estados de este carácter se mide el quinto protarsómero del macho y se compara con la longitud de los tarsómeros 2-4 juntos. Si es más corto se considera el estado 0, si son de la misma longitud se considera el estado 1, y si la longitud del quinto protarsómero es mayor a la longitud de los tarsómeros 2-4 juntos, se considera el estado 2.

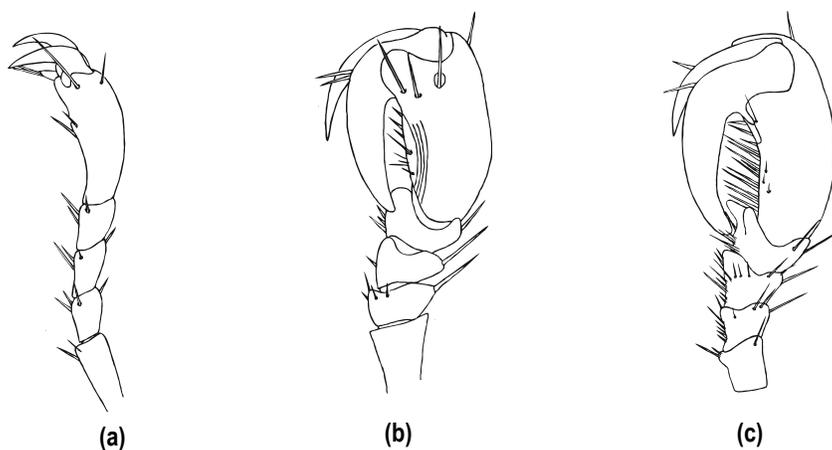


Figura 64a-c. Vista lateral del protarso del macho mostrando quinto tarsómero más corto que los tarsómeros 2-4 juntos (a), tan largo como los tarsómeros 2-4 juntos (b), más largo que los tarsómeros 2-4 juntos (c), (carácter 85). 64a. *Stenocrates ligneus*; 64b. *Ancognatha scarabaeoides*; 64c. *Cyclocephala castanea*.

86. Ángulo basal interno del quinto protarsómero del macho:

No proyectado ventralmente (figura 65a) (0), proyectado ventralmente (figura 65b) (1).

En este carácter se consideran los estados de presencia/ausencia de una proyección ventral ubicada en el ángulo basal interno del quinto protarsómero del macho. La ausencia de la proyección corresponde al estado 0, y la presencia al estado 1. El estado 1 se observó únicamente en *Harposceles paradoxus* y *Acrobolbia macrophylla*, ambas especies de la tribu Cyclocephalini.

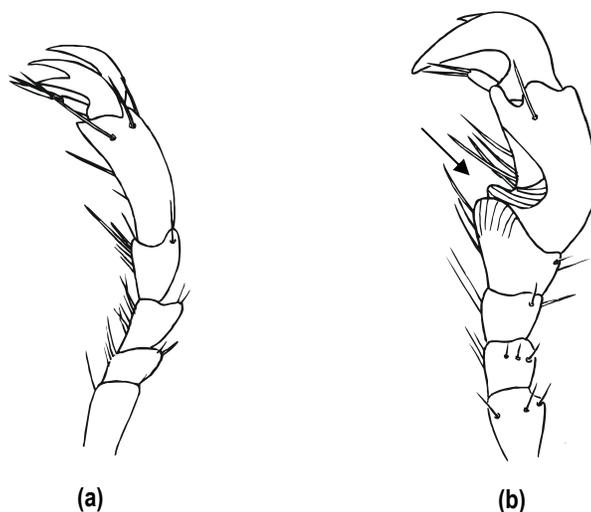


Figura 65a-b. Vista lateral del protarso del macho mostrando ángulo basal interno del quinto tarsómero no proyectado ventralmente (a), proyectado ventralmente (b), (carácter 86). 65a. *Dyscinetus mendax*; 65b. *Harposceles paradoxus*.

87. Cara ventral del quinto protarsómero del macho:

Sin proyección dentiforme en la base (figura 66a) (0), con una proyección dentiforme en la base (figura 66b) (1).

En este carácter se consideran los estados de presencia/ausencia de una proyección dentiforme en la parte media de la cara ventral del quinto protarsómero del macho. La ausencia de la proyección corresponde al estado 0, y la presencia al estado 1. El

estado 0 fue el más generalizado, presentándose el estado 1 únicamente en *Cyclocephala amazona*.

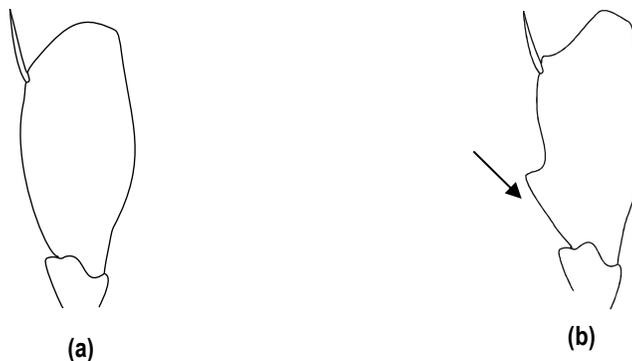


Figura 66a-b. Vista dorsal del quinto protarsómero del macho sin proyección dentiforme en la base (a), con proyección dentiforme en la base (b), (carácter 97). 66a. *Cyclocephala melanocephala*; 66b. *Cyclocephala amazona*.

88. Ápice del quinto protarsómero:

Con 2 incisiones longitudinales ventrales (0), sin incisión longitudinal ventral (1).

En la cara ventral del ápice del quinto protarsómero del macho puede presentarse o no hendiduras longitudinales, al parecer asociadas a las uñas tarsales. La presencia de hendiduras corresponde al estado 0, y la ausencia al estado 1.

89. Ángulo apical externo del primer mesotarsómero:

Proyectado (0), no proyectado (1).

Se considera el estado 0 cuando el ángulo apical externo del primer mesotarsómero sobresale, de modo que se observa dirigido hacia delante. El estado 1 se considera cuando todo el borde apical del primer mesotarsómero se encuentra al mismo nivel.

90. Primer tarsómero del metatarso

Cilíndrico (0), subtriangular a triangular (1), subcuadrado a cuadrado (2).

91. Metatarso del macho:

Igual o más corto que la tibia correspondiente (0), más largo que la tibia correspondiente (1).

Para determinar los estados de este carácter se mide la longitud total del metatarso y se compara con la longitud de la metatibia. Si la longitud del metatarso es mayor a la longitud de la metatibia se considera el estado 1, si es igual o menor, corresponde al estado 0.

92. Oniquio del protarso del macho:

Con 2 cerdas (figura 67a) (0), con más de 2 cerdas (figura 67b) (1).

Las cerdas en el oniquio del protarso del macho varían en cuanto al número. El estado 0 es el más generalizado, que corresponde a la presencia de 2 cerdas. El estado 1 corresponde a la presencia de más de 2 cerdas y fue encontrado únicamente en el género *Surutú* (Cyclocephalini) y en *Strategus aloeus* (Oryctini).

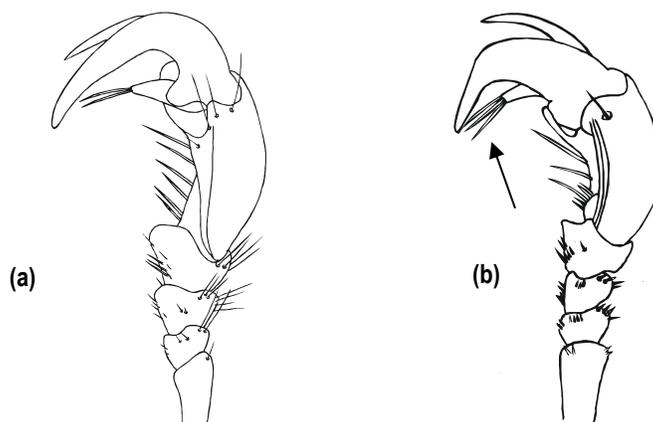


Figura 67a-b. Vista lateral del protarso del macho mostrando oniquio con dos cerdas (a), con más de dos cerdas (b), (carácter 92). 67a. *Cyclocephala jalapensis*; 67b. *Surutú hesperius*.

93. Uña interna del protarso del macho:

Del mismo tamaño que la uña externa (figura 68a) (0), más grande que la uña externa

(figura 68b) (1).

Para determinar los estados de este carácter se compara la uña protarsal interna del macho con la uña protarsal externa. Si son de la misma longitud y anchura se considera el estado 0. Si la uña interna es de mayor longitud y anchura que la uña externa se considera el estado 1.

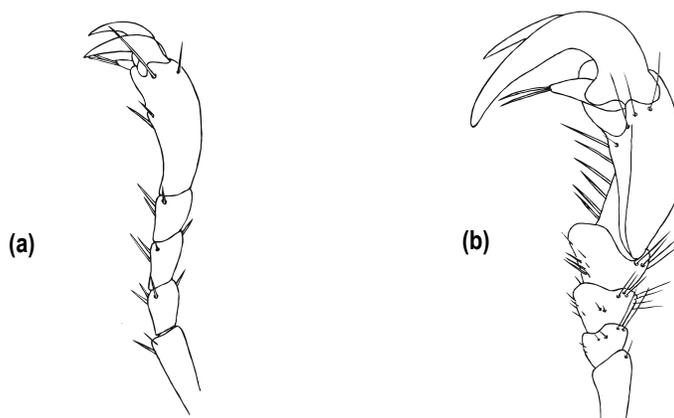


Figura 68a-b. Vista lateral del protarso del macho mostrando uña interna del mismo tamaño que la uña externa (a), más grande que la uña externa (b), (carácter 93). 68a. *Stenocrates ligneus*; 68b. *Cyclocephala jalapensis*.

94. Uña interna del protarso del macho:

Simple (figura 69a) (0), débil y estrechamente hendida (figura 69b) (1), profunda y estrechamente hendida (figura 69c) (2), débil y ampliamente hendida (figura 69d) (3), profunda y ampliamente hendida (figura 69e) (4).

La uña protarsal interna del macho puede o no tener una incisión en el borde apical, la cual varía en cuanto a profundidad y amplitud. Se considera el estado 0 cuando la uña protarsal interna no tiene incisión apical, es decir, se encuentra completa o entera. El estado 1 corresponde con la uña protarsal interna con una pequeña y angosta incisión en el borde apical, el estado 2 se considera cuando la incisión es profunda, pero angosta, el estado 3 corresponde a una uña con una incisión poco profunda pero

ancha, y finalmente se considera el estado 4 cuando la incisión es muy profunda y amplia.

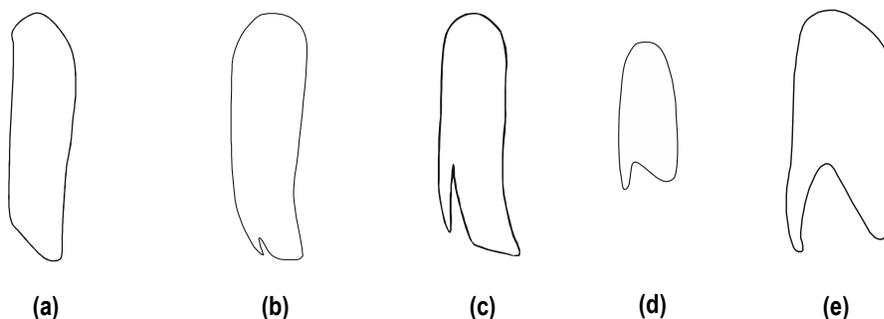


Figura 69a-e. Vista frontal de la uña interna del protarso del macho simple (a), débil y estrechamente hendida (b), profunda y estrechamente hendida (c), débil y ampliamente hendida (d), profunda y ampliamente hendida (e) (carácter 94). 69a. *Mimeoma maculata*; 69b. *Arrigutia brevissima*; 69c. *Dyscinetus paradytis*; 69d. *Cyclocephala minuta*; 69e. *Cyclocephala melanocephala*.

95. Porción mayor de la uña interna hendida:

Más corta que la rama menor (figura 70a) (0), tan larga como la rama menor (figura 70b) (1), más larga que la rama menor (figura 70c) (2).

Cuando la uña protarsal interna del macho presenta una hendidura en el borde apical, se forman dos ramas o divisiones, las cuales son denominadas aquí como rama mayor y rama menor. La rama mayor corresponde a la de mayor anchura, mientras que la rama menor corresponde a la más angosta o estrecha. Ambas ramas pueden variar en longitud. Si la rama mayor es más corta que la menor se considera el estado 0. Si las ramas son de igual longitud se considera el estado 1, y el estado 2 se considera cuando la rama mayor supera en longitud a la rama menor.

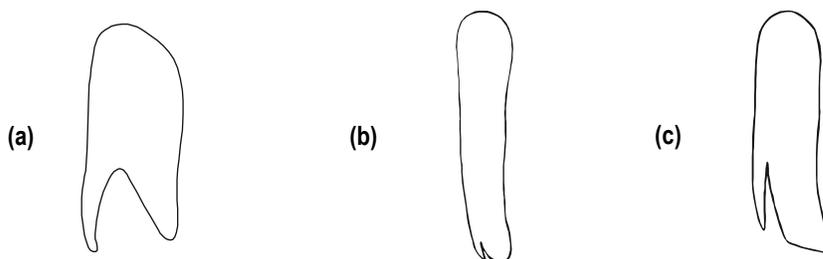


Figura 70a-c. Vista frontal de la uña interna del protarso del macho mostrando rama mayor más corta que la rama menor (a), tan larga como la rama menor (b), más larga que la rama menor (c) (carácter 95). 70a. *Cyclocephala melanocephala*; 70b. *Cyclocephala marginalis*; 70c. *Dyscinetus paradytis*.

Proesterno

96. Ápice de la proyección proesternal:

Larga (0), corta (0).

La proyección proesternal se considera larga (estado 0), cuando se extiende hasta alcanzar las bases de los trocánteres anteriores, y el estado 1 se considera cuando la proyección está reducida a un pequeño tubérculo o elevación.

97. Proyección proesternal:

No dividido (figura 71a) (0), dividido (figura 71b) (1).

La proyección proesternal puede o no estar dividida en su extremo apical. Se considera el estado 1 cuando el ápice de la proyección proesternal presenta dos porciones, una anterior y una posterior, las cuales varían en cuanto a anchura, inclinación o convexidad. El estado 0 se considera cuando no se distinguen separaciones en el extremo apical de la proyección proesternal.

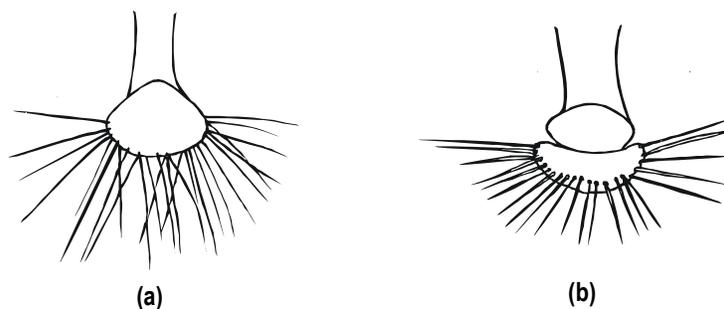


Figura 71a-b. Vista frontal del ápice de la proyección proesternal no dividido (a), dividido (b), (carácter 97). 71a. *Pentodon bidens*, macho; 71b. *Cyclocephala melanocephala*, macho.

Ventritos

98. Ventritos 2-3:

Más corto en la mitad que a los lados (figura 72a) (0), tan largo en la mitad como a los lados (figura 72b) (1).

Para determinar los estados de este carácter se comprara la longitud de los ventritos 2-3 en la parte central con la parte lateral. Si la parte central es de menor longitud que la parte lateral, se considera el estado 0. Si tienen igual longitud se considera el estado 1.

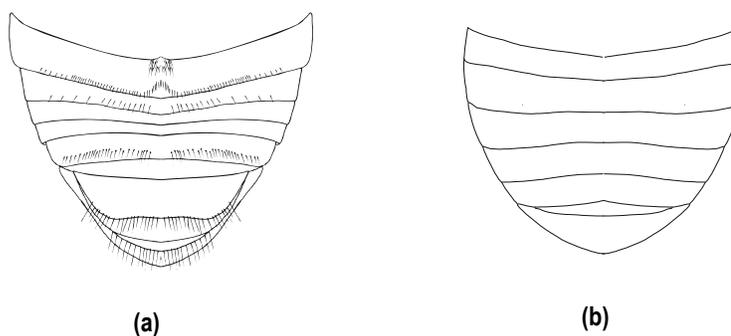


Figura 72a-b. Vista ventral del abdomen mostrando los ventritos 2-3 más corto en la mitad que a los lados (a), tan largo en la mitad como a los lados (b), (carácter 98). 72a. *Cyclocephala castanea*, macho; 72b. *Dyscinetus paradytis*, macho.

Metaendoesternito

99. Ápice del tallo del metaendoesternito:

Más ancho que la base (figura 73a) (0), tan ancho como la base (figura 73b) (1).

Se denomina tallo del metaendoesternito, a la parte basal de este, de la cual surge la bifurcación que da origen a los dos brazos o ramas apicales. Para determinar los estados de este carácter se compara el ancho del tallo en la base con el ancho del tallo en el ápice. Si son del mismo ancho se considera el estado 1. Si el ápice es más ancho que la base se considera el estado 0.

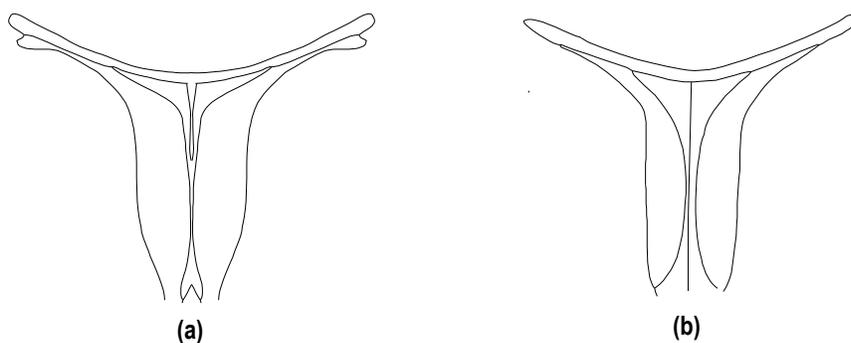


Figura 73a-b. Metaendoesternito mostrando ápice del tallo más ancho que la base (a), tan ancho como la base (b), (carácter 99). 73a. *Cyclocephala mafaffa*, macho; 73b. *Cyclocephala melanocephala*, macho.

100. Cresta media del tallo del metaendoesternito:

Ausente (figura 74a) (0), extendida en menos de la mitad apical (figura 74b) (1), extendida en más de la mitad apical (figura 74c) (2).

El tallo del metaendoesternito puede tener o no una cresta o pestaña en la parte media, la cual se extiende longitudinalmente. Esta cresta puede extenderse desde el extremo apical hasta menos de la mitad de la longitud total del tallo, en este caso se considera el estado 1. Si la pestaña se extiende más allá de la mitad de la longitud total del tallo, se considera el estado 2. La ausencia corresponde al estado 0.

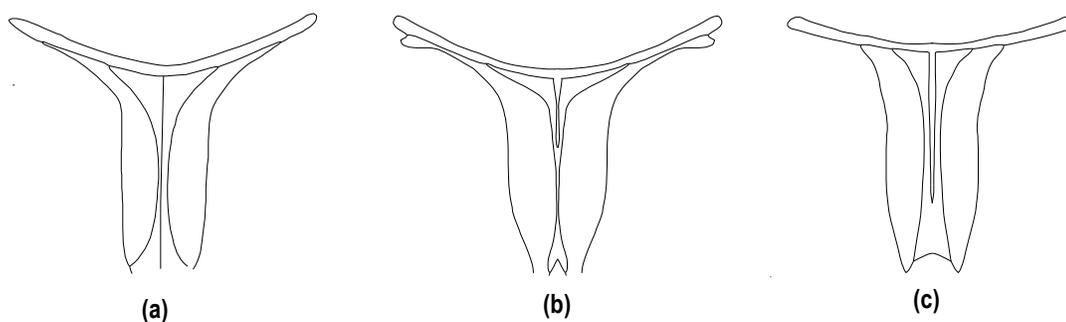


Figura 74a-c. Metaendoesternito mostrando cresta medial del tallo ausente (a), extendida en menos de la mitad apical (b), extendida en más de la mitad apical (c), (carácter 100). 74a. *Cyclocephala melanocephala*, macho; 74b. *Cyclocephala mafaffa*, macho; 74c. *Augoderia nitidula*, macho.

Espiculum gastrale

101. Tallo del espiculum gastrale:

Ausente (figura 75a) (0), corto (figura 75b) (1), largo (figura 75c) (2).

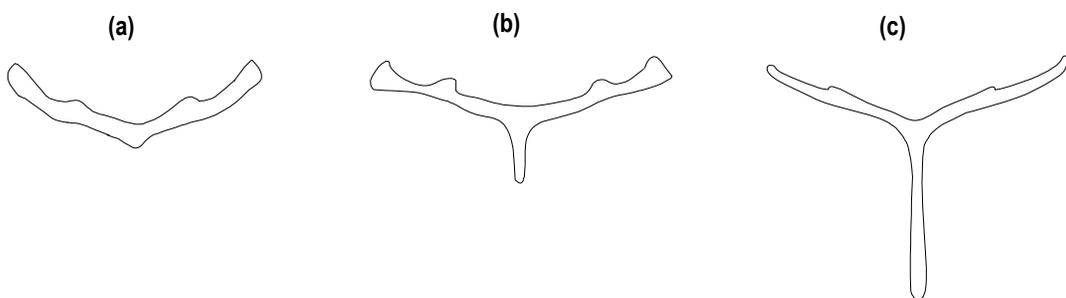


Figura 75a-c. Espiculum gastrale con el tallo ausente (a), corto (b), largo (c), (carácter 101). 75a. *Cyclocephala complanata*, macho; 75b. *Cyclocephala borealis*, macho; 75b. *Cyclocephala mafaffa*, macho.

En este carácter se consideran los estados de presencia y longitud del tallo del espiculum gastrale. Tallo se denomina a la prolongación de la parte posterior extendida del espiculum, la cual se encuentra entre los dos brazos o ramas, de modo que se observa como si fuese la base de la bifurcación. Si el espiculum no presenta tallo se considera el estado 0. El estado 1 se considera cuando la longitud del tallo es menor a la mitad de la longitud total de un brazo o rama, y el estado 2 se considera cuando la

longitud del tallo es mayor a la mitad de la longitud total de un brazo o rama, y en algunos casos puede llegar a ser hasta mayor a ésta.

102. Espiculum gastrale:

Sin escleritos (figura 76a) (0), con escleritos unidos (figura 76b) (1), con escleritos separados (figura 76c) (2).

El espiculum gastrale puede estar asociado o no con escleritos, los cuales pueden estar unidos o separados a este. La ausencia de escleritos corresponde al estado 0. La presencia de escleritos unidos al espiculum corresponde al estado 1, y cuando los escleritos están separados, se considera el estado 2.

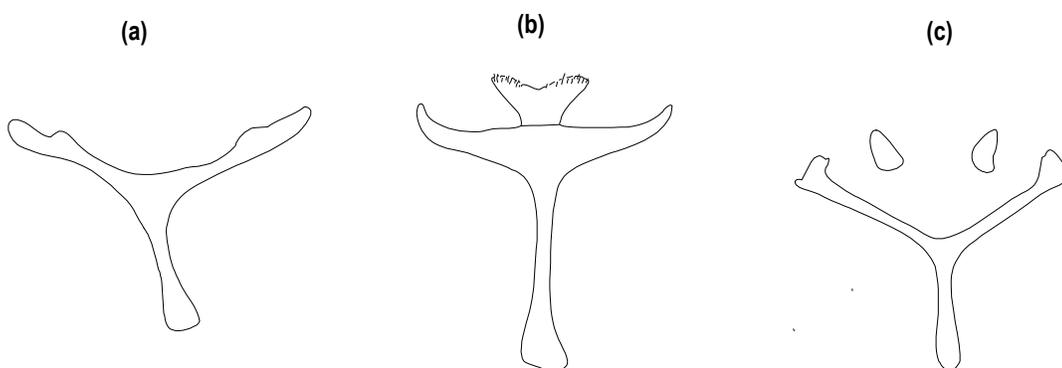


Figura 76a-c. Espiculum gastrale sin escleritos (a), con escleritos unidos (b), con escleritos separados (carácter 102). 76a. *Chalepides comes*, macho; 76b. *Erioscelis sobrina*, macho; 76c. *Harposceles paradoxus*, macho.

103. Parámetros:

Sin setas (figura 77a) (0), con setas (figura 77b) (1).

En este carácter se considera los estados de presencia/ausencia de setas en los parámetros. La ausencia de setas corresponde al estado 0, y la presencia al estado 1. El estado 0 es el más generalizado entre las especies estudiadas, mientras que el estado 1 estuvo presente en *Mimeoma* y algunas especies de *Cyclocephala*, tales como *C.*

dispar, *C. verticalis*, *C. amazona*, *C. gabaldoni* y *C. discicollis*.

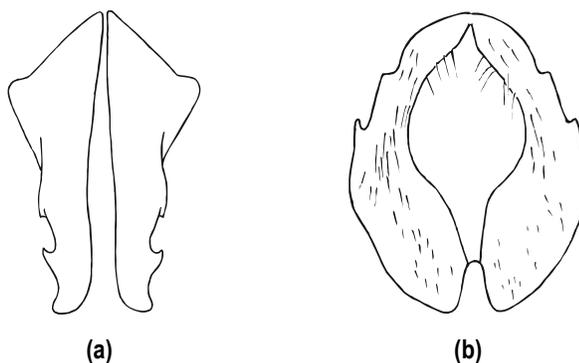


Figura 77a-b. Vista frontal del aedeago mostrando parámetros sin setas (a), con setas (b), (carácter 130). 77a. *Cyclocephala mafaffa*; 77b. *Cyclocephala discicollis*.

104. Parámetros

Simétricos (figura 78a) (0), asimétricos (figura 78a) (1).

Si ambos parámetros tienen la misma forma y tamaño se considera el estado 0, y el estado 1 si los parámetros difieren en cuanto a forma y longitud. El estado 0 es el más generalizado dentro de los taxones estudiados, mientras que el estado 1 está presente en *Acrobolbia macrophylla*, *Arrigutia brevissima*, *C. melanocephala*, *C. forsteri* y *Dyscinetus dubius*.

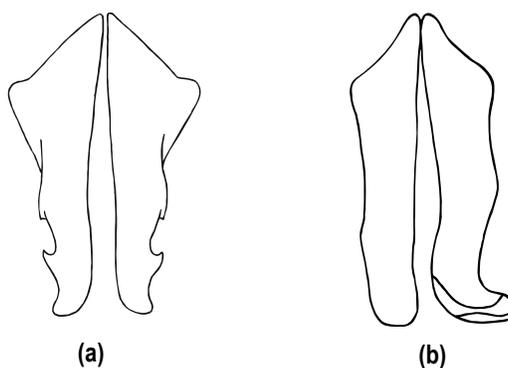


Figura 78a-b. Vista frontal del aedeago mostrando parámetros simétricos (a), asimétricos (b), (carácter 104). 78a. *Cyclocephala mafaffa*; 78b. *Arrigutia brevissima*.

105. Ápice de los parámetros:

Ambos proyectados hacia fuera (figura 79a) (0), ambos no proyectados hacia fuera (figura 79b) (1), uno proyectado y el otro no proyectado (figura 79c) (2).

Se considera el estado 0, cuando el borde lateral externo del ápice de los parámetros está dirigido hacia fuera, como divergiendo uno del otro. El estado 1, cuando el borde lateral externo del ápice de los parámetros no está dirigido hacia fuera. Si los parámetros son asimétricos de forma tal que el ápice de uno de los parámetros está dirigido hacia afuera y el otro no, se considera el estado 2.

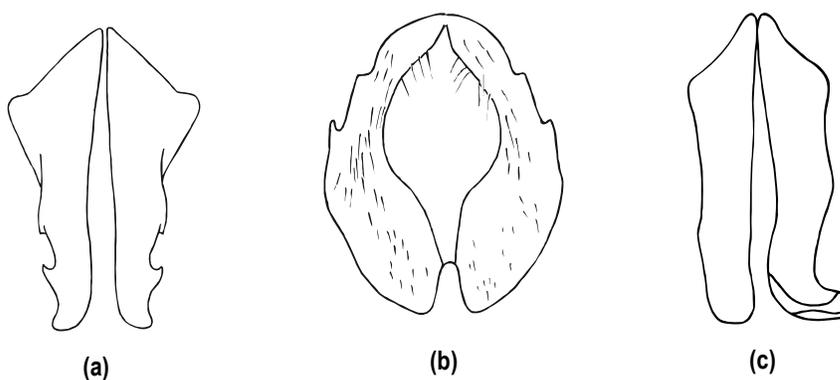


Figura 79a-c. Vista frontal del aedeago mostrando parámetros con ápices proyectados hacia afuera (a), no proyectados hacia afuera (b), uno proyectado y el otro no proyectado (c) (carácter 105). 79a. *Cyclocephala mafaffa*; 79b. *Cyclocephala discicollis*; 79c. *Arrigutia brevissima*.

106. Ápice de los parámetros:

Redondeados (figura 80a) (0), truncados (figura 80b) (1), escotados (figura 80c) (2).

El borde apical de los parámetros puede ser recto (estado 0), curvo o convexo (estado 1), o presentar una concavidad o depresión, en este caso se considera el estado 2.

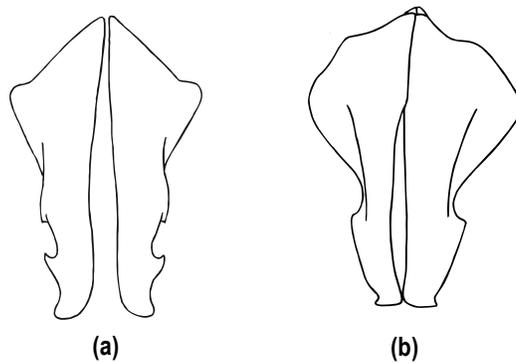


Figura 80a-c. Vista frontal del aedeago mostrando parámetros con ápices redondeados (a), truncados (b), escotado (c) (carácter 106). 80a. *Cyclocephala mafaffa*; 80b. *Dyscinetus mendax*; 80c. *Cyclocephala epistomalis*.

107. Dimorfismo sexual en cabeza y pronoto:

Ausente (0), presente (1).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis heurístico realizado a la matriz desarrollada (Apéndice 2), resultó en 3 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud total de 849 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0,19, y un índice retención (IR) de 0,48. Esto significa que el nivel de homoplasia para los cladogramas obtenidos es relativamente alto, por lo tanto los caracteres cambian más de tres veces con respecto al número mínimo posible. Podría interpretarse además que muchos de los clados están soportados por una combinación de caracteres y no por sinapomorfías que definan únicamente a esos grupos, a excepción de los nodos basales. El consenso estricto de todos los árboles es mostrado en la figura 81. El consenso estricto resultante estuvo bien resuelto a excepción de una politomía: 1.- las especies de *Euetheola* (*E. bidentata* y *E. humilis*) con los grupos externos *Strategus aloeus* (Oryctini), y *Aegopsis westwoodi* (Agaeocephalini). Con esta solución más parsimoniosa se realizó la discusión de la hipótesis filogenética de la tribu Cyclocephalini.

El nodo "A", agrupa a todos los géneros de Cyclocephalini estudiados, sustentado por dos sinapomorfías: borde externo de la mandíbula sin lóbulo o diente (c19→ 0), y primer metatarsómero cilíndrico (c90→ 0), el cual se revierte en *Cyclocephala melanocephala*, y cambia a otro estado en *Cyclocephala mafaffa* (c90→ 2). Al estimar el soporte para grupos con jackknife y bootstrap se obtuvo valores idénticos para ambos métodos de < 50% (figura 81). Aunque que no hay buen soporte por estos métodos, la hipótesis que considera a esta tribu como un grupo monofilético se encuentra soportada por las sinapomorfías previamente descritas.

Como basal al nodo "A", estarían los grupos externos *Strategus aloeus* (Oryctini), *Aegopsis westwoodi* (Agaeocephalini), *E. bidentata* y *E. humilis* (Pentodontini). En 2 de los 3 árboles encontrados (figura 83, 84), se observa que *Euetheola* está más cercanamente relacionado a la tribu Cyclocephalini que a su pariente más cercano (*Pentodon bidens*). *Euetheola* comparte con los géneros de Cyclocephalini, la ausencia de dimorfismo sexual en cabeza y pronoto (c107→ 0). Esta característica es lo que ha soportado su inclusión en la tribu.

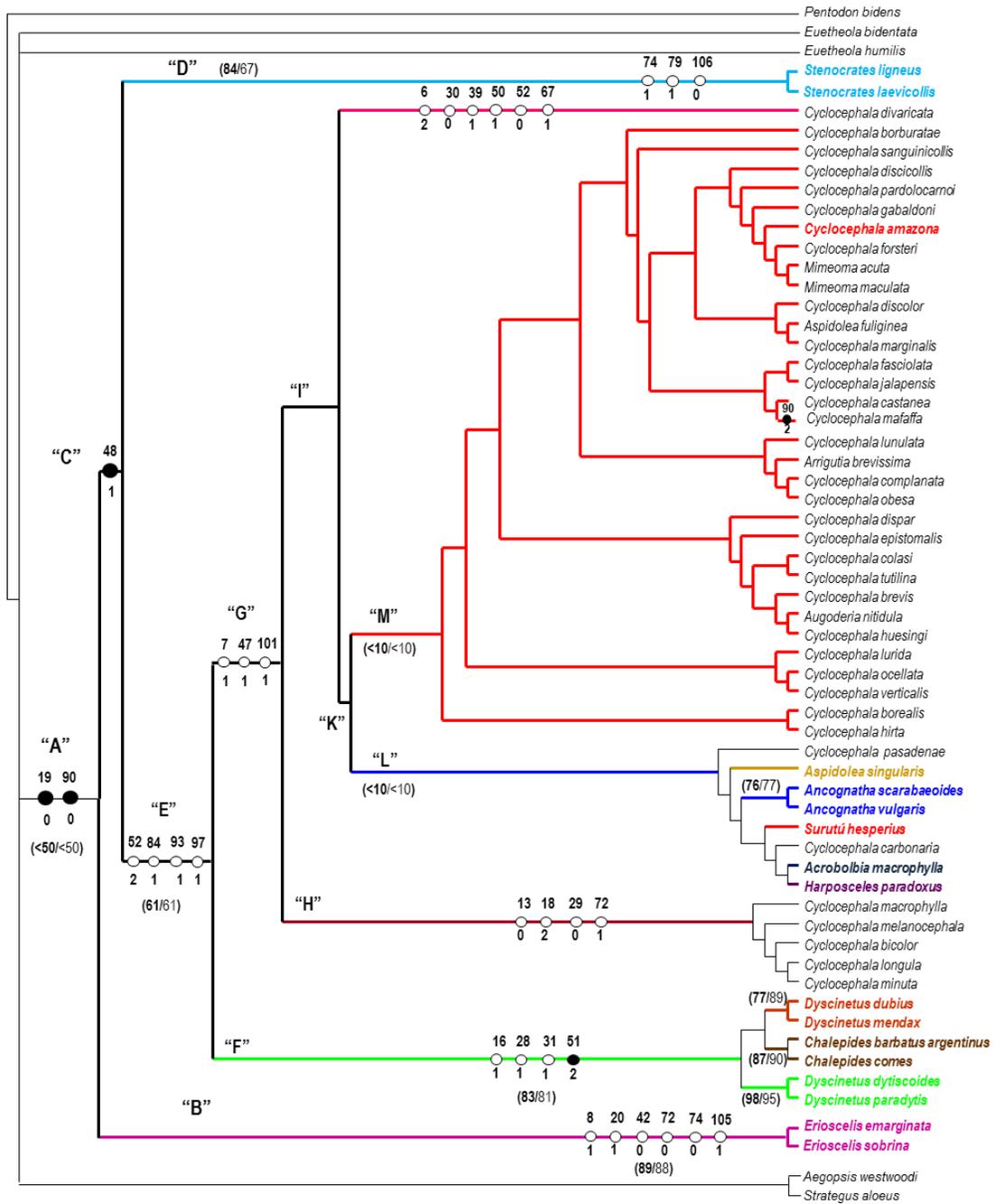


Figura 81. Consenso estricto (L: 849, Ci: 0,19, Ri: 0,48) obtenido a partir de 3 cladogramas igualmente parsimoniosos (L: 842), resultantes de la búsqueda heurística con NONA. Los círculos blancos indican homoplasias y los círculos negros apomorfias, los números superiores indican el carácter y el inferior su estado. En paréntesis valores de Jackknife (negritas) y Bootstrap.

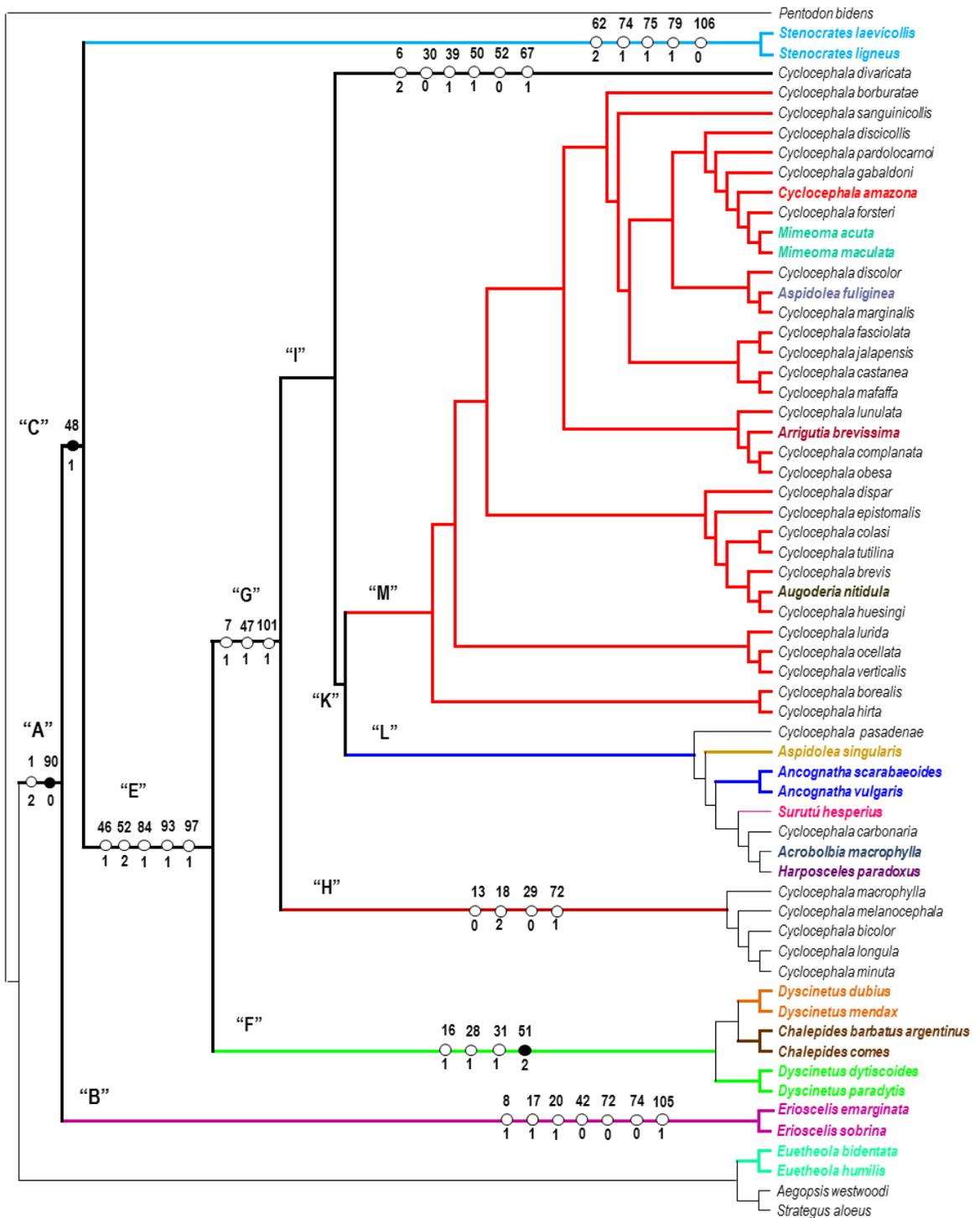


Figura 82. Cladograma número 1 de 3, obtenido de la búsqueda heurística con NONA.

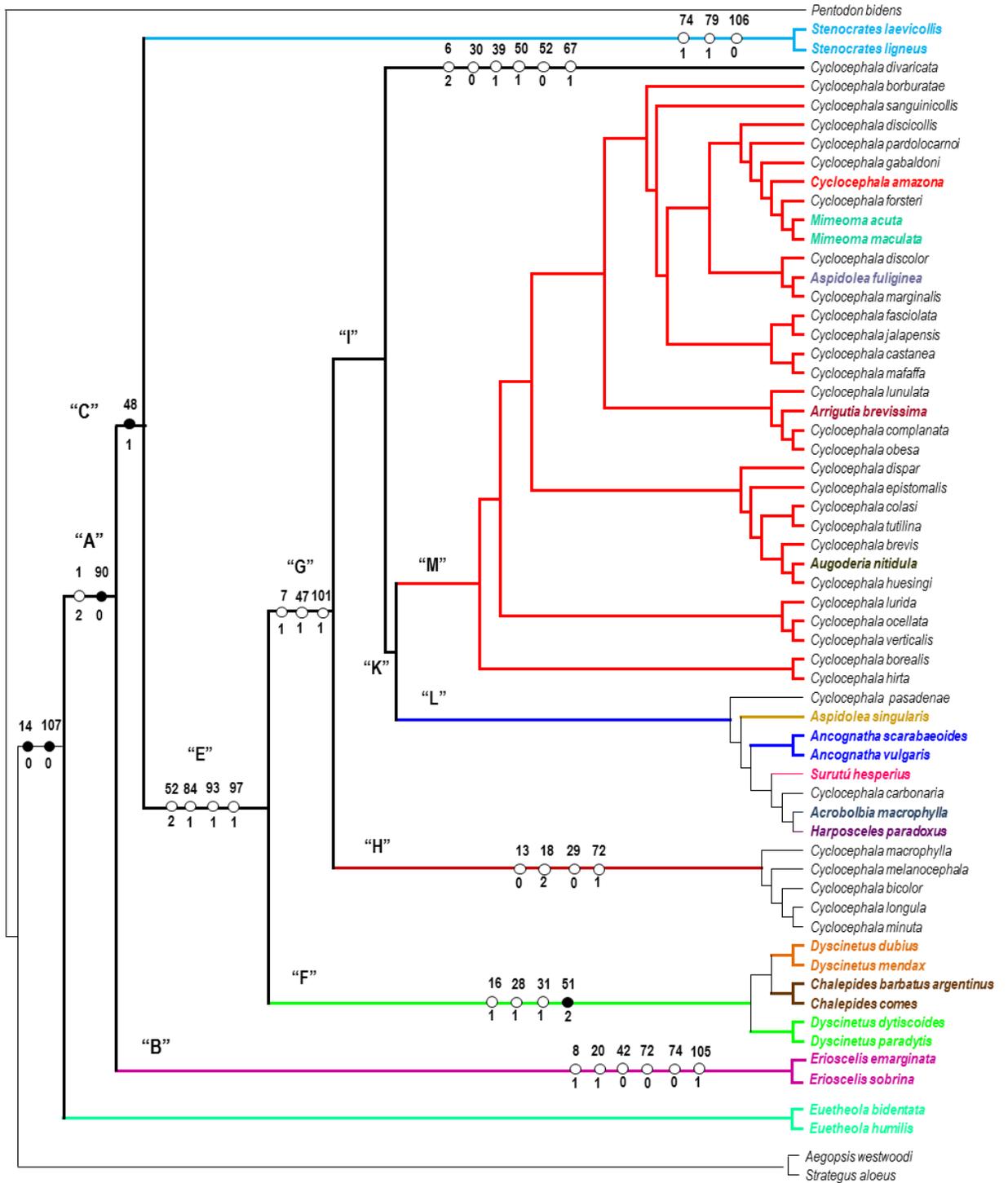


Figura 83. Cladograma número 2 de 3, obtenido de la búsqueda heurística con NONA.

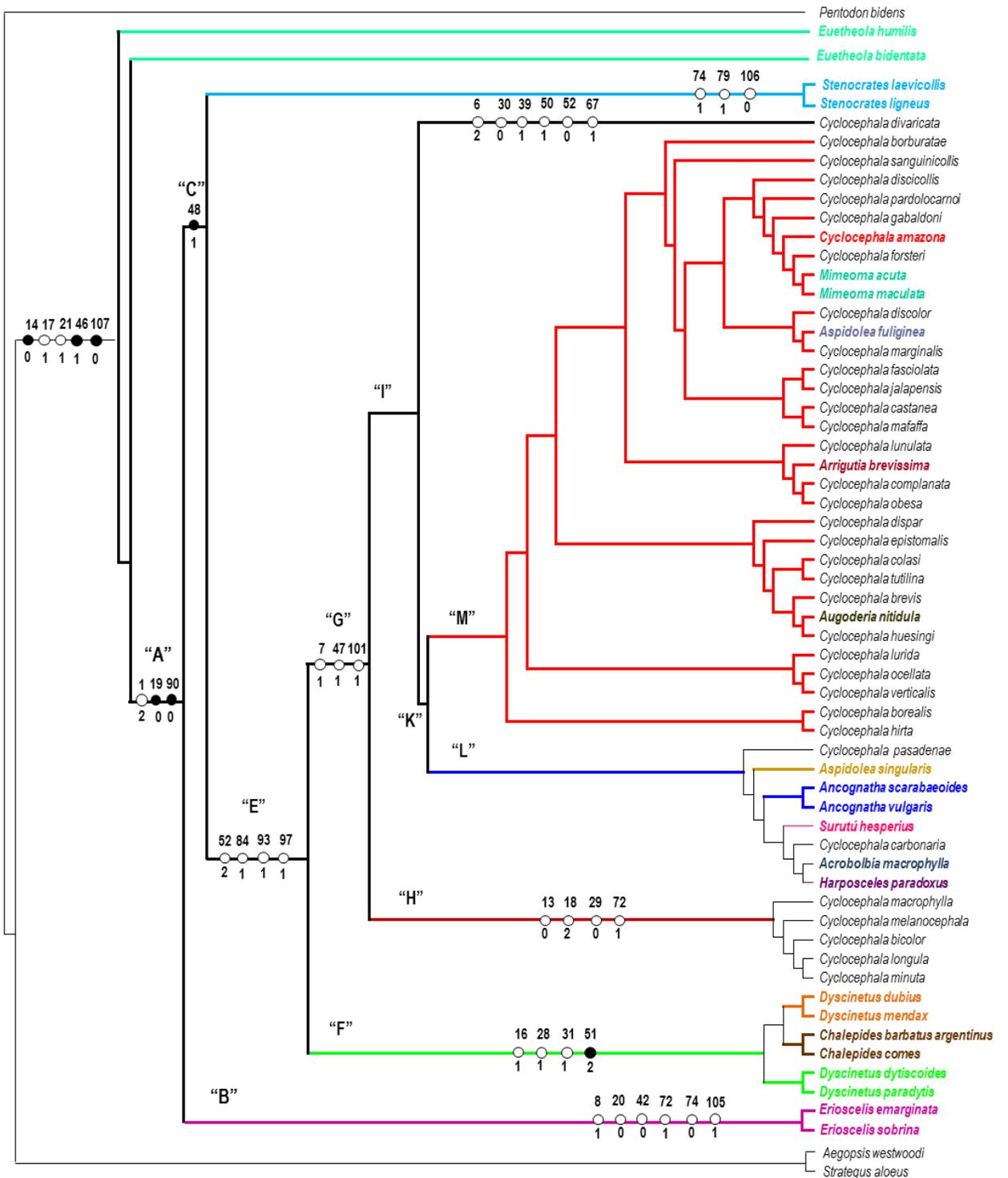


Figura 84. Cladograma número 3 de 3, obtenido de la búsqueda heurística con NONA.

Del mismo modo, algunas especies de *Euetheola*, han sido confundidas con el género *Dyscinetus* (Cyclocephalini), y específicamente *Euetheola bidentata* fue descrita originalmente en el género *Chalepus* (actualmente *Chalepides*: Cyclocephalini), lo que evidencia la cercana relación de este género con los representantes de esta tribu.

Un estudio filogenético utilizando ADNr 28S ("Team Scarabs" 2006. Citado por Clark 2011), mostró que varios géneros de la tribu Pentodontini, entre ellos *Euetheola*, quedan incluidos en Cyclocephalini. Del mismo modo, el análisis cladístico realizado por Clark (2011), muestra la cercana relación de *Euetheola* con *Stenocrates* y *Erioscelis*. El autor basado en esto, indica que tanto *Stenocrates* como *Erioscelis* no pertenecen a Cyclocephalini, debido a que los machos no tienen el quinto protarsómero engrosado. Sin embargo, es importante resaltar que este autor únicamente utilizó a *E. humilis*, la cual no tiene ésta característica.

En nuestro estudio, se utilizó además de *E. humilis*, la especie *E. bidentata*, en la cual los machos tienen el quinto protarsómero engrosado. Según lo definido por Clark (2011), *E. bidentata* quedaría incluida en Cyclocephalini, por compartir con otros géneros de la tribu, el engrosamiento de los tarsos anteriores en los machos. Basado en el análisis filogenético realizado en el presente estudio, no existe evidencia que permita sustentar la inclusión de *Euetheola*, ni la separación de *Stenocrates* y *Erioscelis* de la tribu Cyclocephalini. Cualquiera de las dos opciones provocaría inestabilidad más que solución, dado el delgado límite que separa ambas tribus y que debe ser analizado desde un contexto amplio, tomando en consideración la combinación de caracteres que definen ambas tribus, más que por dos homoplasias (ausencia de dimorfismo sexual en cabeza y pronoto, y protarsómeros del macho no engrosados).

El nodo "B", incluye las dos especies de *Erioscelis* examinadas, y está soportado por seis homoplasias: ausencia de setas en los ángulos anteriores del clipeo (c8→1), pestaña diagonal de la mandíbula comienza delante de la prosteca (c20→1), máxima anchura del pronoto antes de la mitad (c42→0), diente basal de la protibia de la hembra perpendicular al

eje longitudinal de la protibia (c72→0), cerdas de las carenas de la mesotibia del macho finas (c74→0), y ápice de los parámetros no proyectados hacia afuera (c105→1). El estado 1 del carácter 105, está presente en todas las especies de *Erioscelis*, al igual que el estado 0 del carácter 42. Del mismo modo, las especies de *Erioscelis* comparten la presencia de una sutura frontoclipeal completa y recta. El clado *Erioscelis* se encuentra soportado por un valor de jackknife de 89 %, y de bootstrap de 88 %. Estos resultados son similares a los encontrados por Clark (2011), los cuales apoyan la hipótesis de considerar a *Erioscelis* como grupo monofilético, al encontrar que las dos especies estudiadas [*Erioscelis columbica* Endrödi, 1966, y *Erioscelis emarginata* (Mannerheim, 1829)], tuvieron valores de bootstrap de 64%.

El nodo "C" está soportado por una sinapomorfía: vena AA1+2 del ala del macho, ligeramente más corta que la vena AA3+4 (c44→1), el cual se revierte en *Cyclocephala castanea*, pasando al estado 0 (vena AA1+2 del ala del macho muy corta). En el nodo "D", las especies de *Stenocrates* (*Stenocrates ligneus* y *Stenocrates laevicollis*), formaron un clado soportado por un valor de jackknife de 84 %, de bootstrap de 67 %, y tres homoplasias: carena de la mesotibia del macho con cerdas fuertes (c74→1), ápice de la metatibia con pocas cerdas (c79→1), y ápice de los parámetros truncados (c106→1). Clark (2011), utilizando tres especies diferentes de *Stenocrates* (*S. bicarinatus* Robinson, 1948, *S. omissus* Endrödi, 1966, y *S. laborator* Fabricius, 1775), obtuvo resultados similares, al encontrar valores de bootstrap de 96%, lo que respalda la hipótesis de la monofilia del grupo.

El nodo "E" se encuentra soportado por cuatro homoplasias: pigidio del macho con setas abundantes (c52→2), quinto protarsómero del macho engrosado (c84→1), uña interna del protarso del macho más grande que la uña externa (c93→1), y ápice de la proyección proesternal dividido (c97→1). Todos los clados que soportan este nodo comparten el estado 1 de los caracteres 84 y 93. El resto de los estados cambian en los clados terminales. El valor de bootstrap y jackknife para este nodo es de 61%.

El nodo "F" lo constituyen 3 clados claramente diferenciados: el grupo *Dyscinetus paradytis* y *Dyscinetus dytiscoides*, el grupo *Dyscinetus dubius* y *Dyscinetus mendax*, y el género *Chalepides*, soportados por una sinapomorfía y 3 homoplasias: epifaringe con proyección dentiforme en la parte media distal (c16→1), base del parastipe proyectado más allá de la base del basistipe (c28→1), ápice del labio tan ancho como la base (c31→1, *Chalepides comes* c31→0), y setas del prepigidio del macho muy largas (c51→2), largas en el grupo *Dyscinetus dubius* y *Dyscinetus mendax* (c51→1). Este último carácter constituye una sinapomorfía. El valor de bootstrap y jackknife para este nodo es de 81 y 83 %, respectivamente.

El grupo *Dyscinetus paradytis* y *Dyscinetus dytiscoides*, esta soportado por seis homoplasias: ancho máximo del pronoto en la mitad (c42→1), prepigidio de la hembra plano en vista lateral (c54→0), borde anterior del diente intermedio de la protibia del macho dirigido diagonalmente hacia adelante (c67→1), ápice de la metatibia del macho con pocas cerdas (c75→1), y metatarso más largo que la tibia correspondiente (c91→1), parámetros asimétricos (c104→1). Este grupo además se diferencia de los otros clados relacionado en la presencia de sutura frontoclipeal débilmente marcada o incompleta en la mitad. Esta característica fue muy poco observada entre los taxones estudiados, estando presente únicamente en *Surutú hesperius*, *Ancognatha vulgaris*, *Ancognatha scarabaeoides*, *Cylocephala pasadenae*, *Cylocephala obesa*, y *Mimeoma maculata*, por lo tanto es un carácter que lo separa de sus parientes más cercanos (*Dyscinetus* y *Chalepides*). Otro carácter que lo separa del clado *Dyscinetus* es el 67 (estado 1). En las especies de *Dyscinetus* examinadas (*D. mendax* y *D. dubius*), el borde anterior del diente intermedio de la protibia del macho está casi perpendicular al eje longitudinal de la protibia (estado 0), estado que comparte con otras especies como *D. rugifrons* (Burmeister, 1847), y *D. olivaceus* Hohné, 1923, no incluidas en el análisis pero sí estudiadas. Otras especies del género tales como *D. australis* Joly & Escalona, 2002 y *D. martinezi* Joly & Escalona, 2002, difieren de estos dos grupos en presentar el borde intermedio de la protibia del macho dirigido hacia atrás. *Dyscinetus paradytis* comparte el carácter 67 (estado 1) con *Dyscinetus dytiscoides* Arrow, 1911, la especie más cercanamente relacionada. Del mismo modo, *Dyscinetus paradytis* comparte con *D. dytiscoides*, la presencia

de metatarsos más largos que la tibia correspondiente, a diferencia de *D. mendax* y *D. dubius* que tienen metatarsos de la misma longitud que la metatibia. Otro carácter que soporta al clado analizado está relacionado con el número de cerdas en el ápice de la metatibia, el cual es menor o igual a 10 (c79→1). Las especies de *Dyscinetus* estudiadas tienen 11 o más cerdas en el ápice de la metatibia (c79→0), carácter que es compartido con las especies de *Chalepides*.

Dyscinetus paradytis fue originalmente ubicada por Endrödi (1967), en *Chalepides*, al igual que la especie más afín *D. dytiscoides*, y luego fueron transferidas nuevamente a *Dyscinetus* por Joly & Escalona (2002, 2010). Esto indica que tiene características que no permiten ubicarlo claramente en alguno de los dos clados. Comparte con *Chalepides* la presencia de setas muy largas en el prepigidio, las cuales sobrepasan el borde apical. El pigidio desarrollado, es un carácter que comparte con *Dyscinetus*, al igual que la presencia de uñas bifidas. Sin embargo, difiere de éste último, a parte de los caracteres expuestos anteriormente, en tener la uña mayor del protarso del macho con la porción mayor más larga que la porción menor y diagonalmente truncada en el ápice, primer meso y metatarsómero casi tan largo como el doble del ancho apical de la tibia, último palpómero maxilar largo y delgado, meso y metatibias apenas ensanchadas en la mitad y en el ápice, y borde lateral externo de la metacoxa sin surco. Lo expuesto anteriormente, permite considerar a *Dyscinetus paradytis*, y su pariente más cercano, *Dyscinetus dytiscoides*, como un grupo monofilético separado de *Dyscinetus* y *Chalepides*, por lo que se considerará como un nuevo género. Sin embargo, debido a que este clado no tiene caracteres apomórficos que lo soporten, la hipótesis planteada es provisional, mientras se desarrollan nuevos estudios que la sustenten.

El nodo que contiene a los clados *Dyscinetus* y *Chalepides* está soportado por tres homoplasias: ausencia de setas en la superficie ventral de la galea de la maxila (c24→0), borde lateral externo de la metacoxa débilmente arqueado (c58→1), y borde lateral externo de la metacoxa con un surco (c59→0). El clado *Dyscinetus* está soportado por un valor de bootstrap de 89 %, jackknife de 77%, y por tres homoplasias: estipe tan largo como la galea, (c26→1), prepigidio del macho con setas largas (c51→1), y ápice de los parámetros

truncados (c106→1). En el estudio realizado por Clark (2011), los valores de bootstrap para este clado son mayores a 80%, lo que permite apoyar la hipótesis de la monofilia del grupo. Es de hacer notar, que aunque el clado *Dyscinetus* no presentó caracteres apomórficos que lo sustenten, constituye un grupo uniforme y consistente morfológicamente, lo que permite ser caracterizado como una unidad, por lo que se continuara considerando como género válido.

El clado *Chalepides*, tuvo valores de bootstrap y jackknife, de 90 y 87 %, respectivamente, y está soportado por una sinapomorfía (c53→1), y tres homoplasias (c18→1, c52→0, c60→0). El carácter sinapomórfico está relacionado a la longitud del prepigidio, el cual en este grupo está fuertemente alargado (estado 1). Esta característica no está presente en ninguno de los otros géneros de la tribu Cyclocephalini, por lo que se considera un estado avanzado dentro del grupo. El carácter 18, se refiere al ápice de la mandíbula, el cual está débilmente proyectado hacia afuera en *Chalepides comes* y *Chalepides barbatus* (estado 1). El carácter 52 se refiere a las setas del pigidio, las cuales están ausentes en *Chalepides comes* y *Chalepides barbatus* (estado 0), pero están presentes en otras especies del género. Por último, éste clado está soportado por el estado 1 del carácter 60, relacionado con la presencia de pestaña en el ángulo apical externo de la metacoxa. Por lo tanto, con los resultados obtenidos se respalda la hipótesis que considera al género *Chalepides* como grupo monofilético.

El nodo "G" está soportado por tres homoplasias: cípeo con reborde fino (c7→1), margen costal del ala desde el doblez medial hasta el ángulo apical sin setas (c47→0), y tallo del espiculum gastrale corto (c101→1). Todos los clados que soportan este nodo comparten el estado 0 del carácter 47, a excepción de *Surutú hesperius*, *Cyclocephala carbonaria*, y *Harposceles paradoxus*, los cuales conservan el estado primitivo (1).

El nodo "H" agrupa a *Cyclocephala macrophylla*, *Cyclocephala melanocephala*, *Cyclocephala bicolor*, *Cyclocephala longula*, y *Cyclocephala minuta*, y está soportado por cuatro homoplasias: depresión circunocular ausente (c13→0), el cual se revierte en *C. longula* y *C. minuta* (c13→1), ápice de la mandíbula fuertemente proyectado hacia afuera (c18→2), cuarto

palpómero maxilar robusto (c29→0), y borde anterior del diente basal de la protibia de la hembra dirigido diagonalmente hacia adelante (c72→1). *C. longula* lo tiene dirigido diagonalmente hacia atrás.

El clado terminal *C. macrophylla* estuvo soportado por los caracteres: mazo de la antena más largo que la mitad del pronoto en la línea media (c1→0), borde anterior del clípeo recto en vista lateral (c5→0), pestaña diagonal de la mandíbula comienza delante de la prosteca (c20→1), pigidio del macho sin setas (c52→0), espolón protibial de la hembra no arqueado (c73→0), y ángulo apical externo del primer metatarsómero no proyectado (c89→1). El carácter más resaltante de este clado es la longitud del mazo de la antena, la cual supera la mitad de la longitud del pronoto, y es compartido con *C. longula*, *Acrobolbia macrophylla* y *Cyclocephala pasadenae*.

Cyclocephala melanocephala formó un clado separado, cercanamente relacionado a *C. macrophylla* y *C. bicolor*. Este clado estuvo soportado por siete caracteres: epipleura del macho extendida en menos de la mitad basal (c43→1), borde lateral externo de la metacoxa débilmente arqueado (c58→1), ápice del quinto protarsómero sin incisiones longitudinales (c88→1), primer metatarsómero subtriangular a triangular (c90→1), ápice del tallo del metaendoesternito tan ancho como la base (c99→1), ausencia de la cresta media del tallo del metaendoesternito (c100→0), y parámetros asimétricos (c104→1). La ausencia de incisiones longitudinales en el ápice de quinto protarsómero constituye una autapomorfía para este clado. La asimetría en los parámetros fue un carácter que compartió con *Acrobolbia macrophylla*, *Arrigutia brevissima*, *C. forsteri*, y *Dyscinetus dubius*, siendo el nivel de asimetría diferente para cada uno de estos. En *Arrigutia brevissima* y *Acrobolbia macrophylla*, el nivel de asimetría es extremo, mientras que para los otros taxones los parámetros son ligeramente asimétricos.

La asimetría en la genitalia parece ser un fenómeno común entre los insectos, y es encontrado en muchos taxones de Coleoptera (Huber *et al.* 2007). En Cyclocephalini, aproximadamente 50 especies en 6 géneros muestran asimetría en la genitalia del macho

(Breeschoten *et al.*, 2013). Solamente en los géneros *Peltonotus* y *Acrobolbia*, la totalidad de las especies presentan asimetría en la genitalia, siendo *Acrobolbia* un género monoespecífico. La asimetría en la genitalia, incluye parámetros, falobase, y hasta en el interior de la misma, tal como fue encontrado en la genitalia de *Cyclocephala amazona*, en un estudio realizado por Breeschoten *et al.* (2013). En esta investigación además se establece que la asimetría en los parámetros es más común que la asimetría en la falobase, y ésta puede variar desde pequeñas diferencias en los dientes laterales hasta curvaturas extremas hacia los lados de 45.

El clado *Cyclocephala bicolor* se encuentra cercanamente relacionado a *C. melanocephala* y al nodo que soporta a *C. longula* y *C. minuta*. Este clado está soportado por tres homoplasias: ápice del labio más ancho que la base (c31→2), ápice del metatrocánter no proyectado más allá del borde posterior del metafémur (c62→0), y borde anterior del diente basal de la protibia del macho perpendicular al eje longitudinal de la protibia (c68→0). El estado 0 del carácter 62 es compartido con *Harposceles paradoxus* y *Cyclocephala tutilina*, siendo el estado más generalizado dentro de los taxones estudiados el estado 1 (ápice del metatrocánter proyectado). Del mismo modo, el estado 1 y 2 del carácter 68 es el estado más generalizado, estando el estado 0 presente únicamente en *C. bicolor*, *Cyclocephala colasi* y *Cyclocephala hirta*.

C. longula y *C. minuta* constituyen un grupo hermano soportado por cinco homoplasias: depresión circunocular presente (c13→1), galea con dos dientes basales (c27→2), ápice de la meso y metatibia con pocas cerdas (c75 y c79→1), y ángulo apical externo del primer metarsómero no proyectado (c89→1). *C. longula* fue considerada por Casey (1915), junto con *C. pasadenae*, en el subgénero *Ochrosidia* del género *Ochrosidia*, cuya especie tipo es *C. lurida*. El análisis filogenético muestra que los límites del género *Ochrosidia* propuesto por Casey (1915) no son claros, dado que las especies ubicadas en este género siguen líneas evolutivas diferentes. Por el contrario, se demuestra la cercana relación de *C. longula* con *C. melanocephala* y *C. macrophylla*.

Casey en 1915, también propuso el género *Dichromina* y designó a *Cyclocephala dimidiata* Burmeister, 1847 como la especie tipo. Actualmente esta especie es considerada como sinónimo de *C. melanocephala*, y por lo tanto la especie tipo del género propuesto. Por otro lado, en un análisis filogenético llevado a cabo para la tribu Cyclocephalini (Clark, 2011), se encontró que *C. melanocephala* no forma parte del clado *Cyclocephala*. Adicionalmente, se observó su cercana relación con el género *Parapucaya* de la tribu Pentodontini. El autor considera que posiblemente *C. melanocephala* y su especie más cercana, *C. macrophylla*, puedan pertenecer a éste género, el cual está constituido por dos especies *Parapucaya amazonica* Prell, 1934 y *Parapucaya nodicollis* (Kirsch, 1873). Este género es incluido en la tribu Pentodontini, por tener dos pequeños tubérculos cerca del ápice del pronoto. Omitiendo éste carácter, *Parapucaya* puede ser fácilmente confundido y ubicado como Cyclocephalini, tal como lo demuestra el análisis filogenético realizado por Clark (2011), el cual incluye a *Parapucaya* como representante de Cyclocephalini. Debido a que en el presente estudio no fue incluido *Parapucaya*, no se puede corroborar la hipótesis de la cercana relación con *C. melanocephala*, ni su inclusión como Cyclocephalini. Del mismo modo, los resultados obtenidos no permiten respaldar la hipótesis de que *C. melanocephala* constituya un clado separado de *Cyclocephala*, debido a que la monofilia no está sustentada por sinapomorfías. Dichas relaciones serán esclarecidas en nuevas investigaciones, que den mejor soporte a la hipótesis planteada.

El nodo "I", se bifurca para contener a *Cyclocephala divaricata* como clado terminal y al nodo "K", el cual contiene a *Surutú*, *Ancognatha*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, *Aspidolea*, *Arrigutia*, *Augoderia*, *Mimeoma* y *Cyclocephala*. Los clados *Cyclocephala pasadenae*, *Aspidolea singularis*, *Surutú*, *Ancognatha*, *Acrobolbia* y *Harposceles* se agrupan en el nodo L y el resto en el nodo M.

Cyclocephala divaricata aparece como grupo monofilético separado del clado *Cyclocephala*, y se encuentra soportado por 6 homoplasias: borde anterior del clipeo fuertemente arqueado hacia arriba (c6→2), borde anterior del labio sin escotadura (c30→0), borde posterior del pronoto con reborde marginal incompleto (c39→1), prepigidio con escasa setas (c50→1),

pigidio sin setas (c52→0), y borde anterior del diente intermedio de la protibia del macho dirigido diagonalmente hacia adelante (c67→1). El labio sin escotadura es un rasgo poco observado entre los taxones estudiados, siendo la característica más generalizada la presencia de escotadura en el borde anterior del labio, la cual varía en profundidad y amplitud. Del mismo modo, la marginación incompleta en el borde posterior del pronoto podría considerarse como una característica poco observada entre los taxones estudiados, y la cual es compartida únicamente con *Surutú hesperius*, *Erioscelis emarginata* y *Aspidolea fuliginea*. Esto indica, que de todas las especies de *Cyclocephala* estudiadas, ninguna presentó este estado del carácter. Los estados más generalizados en *Cyclocephala* son la presencia o ausencia del reborde marginal en el borde posterior del pronoto. A parte de los caracteres expuestos anteriormente, *Cyclocephala divaricata* tiene algunos rasgos distintivos que fueron raramente observados en otras especies de *Cyclocephala* tales como: maxila sin dientes con dos cerdas espiniformes fuertes, mandíbula ancha y aplanada dorsoventralmente, prosteca poco desarrollada con pocas setas cortas, mola reducida con las quillas molares borradas en la parte inferior, y tarsos posteriores más cortos que las tibias correspondientes. A pesar de no tener caracteres apomórficos que lo sustenten, el clado *Cyclocephala divaricata* probablemente constituya un grupo monofilético separado de *Cyclocephala*.

El nodo "L" agrupa a *Cyclocephala pasadenae*, *Aspidolea singularis*, *Ancognatha scarabaeoides*, *Ancognatha vulgaris*, *Surutú hesperius*, *Cyclocephala carbonaria*, *Acrobolbia macrophylla* y *Harposceles paradoxus*. Este nodo no está bien soportado, presentando dos homoplasias, y valores bajos de bootstrap y jackknife (<10 %). En este nodo podemos observar a dos especies de *Cyclocephala*, que han sido considerados por otros autores como géneros diferentes de *Cyclocephala*. *Cyclocephala pasadenae* fue colocada junto con *C. longula* en el subgénero *Ochrosidia* del género *Ochrosidia* Casey (1915), y *C. carbonaria* fue designada como especie tipo en el género *Mononidia* por Casey (1915).

El clado terminal *Cyclocephala pasadenae* se encuentra soportado por 7 homoplasias: mazo de la antena más largo que la mitad del pronoto en la línea media (c1→0), ápice de la mandíbula débilmente proyectado hacia afuera (c18→0), borde interno del ápice de la

mandíbula recto (c21→0), palpo maxilar robusto (c29→0), pigidio con pocas setas (c52→1), borde lateral externo de la metacoxa no marginado (c57→1), y ventritos 2-3 más cortos en la mitad que a los lados (c98→0). El largo mazo de la antena es un carácter que comparte con *C. macrophylla*, *C. pasadenae* y *Acrobolbia macrophylla*. La ausencia de reborde marginal en el borde lateral de la metacoxa fue un carácter poco compartido, estando presente en *C. borealis* y *C. castanea*. Los resultados obtenidos no permiten respaldar lo planteado por Casey (1915), de considerar a *C. pasadenae* como un grupo monofilético separado de *Cyclocephala*. Sin embargo, en los árboles desarrollados puede observarse la monofilia de este clado bien resuelta, por lo que futuros estudios podrían ofrecer mejores evidencias a la hipótesis propuesta.

Aspidolea singularis puede observarse separada de *Aspidolea fuliginea*. Esta última está más cercanamente relacionada al clado *Cyclocephala*, por lo que deben considerarse como clados separados. El clado *Aspidolea singularis* aparece soportado por tres autapomorfias: galea aplanada dorsoventralmente (c23→0), galea más ancha que larga (c25→2), y tercer palpómero labial más corto que el segundo (c32→0). Otros caracteres que soportan el clado son: clípeo subcuadrado (c2→4), reducción anterior del clípeo nula o no apreciable (c3→0), borde anterior del clípeo no arqueado hacia arriba (c6→0), ápice del labio más ancho que la base (c31→2), pigidio del macho sin setas (c52→1), ángulo apical externo de la metacoxa con pestaña (c60→1), borde anterior del diente basal de la protibia de la hembra dirigido diagonalmente hacia adelante (c72→0), uña mayor del protarso del macho amplia y estrechamente hendida (c94→2), ápice del tallo del metaendoesternito tan ancho como la base (c99→1), y espiculum gastrale con escleritos separados (c102→2).

Algunos autores han puesto en duda la validez de *Aspidolea* como género (Ratcliffe, 2003), debido que comparten ciertos caracteres con *Cyclocephala*. En el presente estudio, se soporta la hipótesis que considera a *Aspidolea* como clado claramente diferenciado de *Cyclocephala*, soportado por una apomorfia y una combinación de caracteres diagnósticos que permiten distinguirlos de otros géneros. *Aspidolea* es el único género en Cyclocephalini que tiene la maxila aplanada dorsoventralmente, compartiendo con otros géneros las maxilas

sin dientes (*C. borealis*, *C. hirta*, *Ancognatha*, y *Acrobolbia macrophylla*), y la maxila peniciliada (*Cyclocephala pardolocarnoi*).

En el nodo "L", se observan como clados hermanos a *Ancognatha scarabaeoides* y *Ancognatha vulgaris*, soportados por 6 homoplasias: labro con el ápice débilmente escotado (c14→2), epifaringe con proyección dentiforme en la parte media distal (c16→1), pigidio de la hembra plano (c54→0), quinto protarsómero del macho tan largo como los tarsómeros 2-4 (c85→1), ventritos 2-3, más cortos en la mitad que a los lados (c98→0), y cresta media en el tallo del metaendoesternito extendida en menos de la mitad apical (c100→1). *Ancognatha* compartió con *Mimeoma maculata*, *Mimeoma acuta*, *Acrobolbia macrophylla* y *Cyclocephala ocellata*, la forma del ápice de la mandíbula, el cual es estrecho. Posiblemente sea un carácter que este asociado con la forma del clípeo, ya que estas especies tienen el clípeo acuminado. En relación al carácter 85, el estado más generalizado entre los taxones estudiados fue quinto protarsómero del macho de menor longitud que los tarsómeros 2-7, mientras que el estado que presentaron las especies de *Ancognatha*, fue compartido únicamente con algunas especies de *Cyclocephala*, tales como *Cyclocephala mafaffa*, *Cyclocephala dispar*, *Cyclocephala jalapensis*, entre otras. Del mismo modo, la presencia de una cresta media corta en el tallo del metaendoesternito, fue un carácter poco compartido entre los taxones estudiados, encontrándose en *Erioscelis sobrina*, *Stenocrates laevicollis* y algunas especies de *Cyclocephala* (*Cyclocephala borealis*, *Cyclocephala hirta*, *Cyclocephala castanea*, *Cyclocephala colasi*, y *C. mafaffa*). Algunos autores han puesto en duda la validez de *Ancognatha* como género, dado a que comparte muchos caracteres con *Cyclocephala*, y no tiene caracteres apomórficos que lo sustenten como grupo monofilético, tal como es mostrado en el presente estudio. Sin embargo, este clado presenta buen soporte de grupo (bootstrap 77% y jackknife 76%), por lo que se apoya la hipótesis de *Ancognatha* como grupo monofilético, separado del linaje del clado *Cyclocephala*.

El clado *Surutú* está soportado por nueve caracteres, de los cuales uno es una autapomorfía entre los clados analizados, y es una sinapomorfía para el género. Este carácter autapomórfico está representado por la presencia de una proyección dentiforme en el borde

antero-medial del labro (c15→1). Los otros caracteres que soportan el clado son: mazo de la antena tan o más corto que los antenómeros 2-7 (c1→2), tercer palpómero labial más tan largo como el segundo (c32→1), borde anterior y posterior del pronoto con reborde marginal incompleto (c38 y c39→1), margen costal hasta el doblez medial del ala con una hilera de ganchos (c46→0), oniquio del protarso del macho con más de dos cerdas (c92→1), porción mayor de la uña protarsal interna del macho más larga que la porción menor (c95→0), y proyección del proceso proesternal no dividido (c97→0). *Surutú* es el único entre los géneros de Cyclocephalini que tiene reborde marginal incompleto tanto el borde anterior como en el posterior del pronoto. Casey (1915) expresa que, hay mucha diversidad en la conformación del reborde marginal del pronoto, por lo que realmente no es tan significativo como lo han expuesto otros autores (Lacordaire, 1856). Sin embargo, la presencia o no del reborde marginal tanto en el borde anterior como en el borde posterior del pronoto ha sido un carácter útil en separar especies en *Cyclocephala* (Ratcliffe, 1991, Ratcliffe, 2003). En el caso de *Surutú*, constituye una combinación de dos caracteres que soportan la monofilia del grupo. Por otro lado, la presencia de dos hileras de ganchos en el margen costal hasta el doblez medial del ala es el estado más generalizado entre los taxones estudiados, siendo el estado 0 el menos común, estando presente únicamente en *Surutú hesperius*, *Stenocrates*, y *Erioscelis sobrina*. Del mismo modo, en *Surutú hesperius* puede observarse que el oniquio del protarso del macho tiene más de dos cerdas, carácter que está presente en la tribu Oryctini (*Strategus aloeus*), por lo cual puede considerarse un carácter primitivo. Martínez (1955) en la descripción de *Surutú*, expresa que éste género está cercanamente relacionado a *Ancognatha*. El análisis filogenético realizado muestra la cercana relación entre ambos géneros, soportando además la hipótesis de que *Surutú* constituye un grupo monofilético claramente diferenciado entre los Cyclocephalini. Este resultado concuerda con lo encontrado por Clark (2011), donde *Surutú* tuvo un buen soporte como género, por lo que se seguirá considerando como género válido.

En el nodo "L", aparece *Cyclocephala carbonaria* como clado terminal agrupado con *Acrobolbia macrophylla* y *Harposceles paradoxus*. Esta relación está soportada por una sinapomorfías: ángulo apical externo de la metatibia del macho proyectado sin diente

(c81→1). En *Acrobolbia macrophylla* el ángulo apical externo de la mesotibia y metatibia tiene dos dientes (c77 y c81→2). La monofilia de *Cyclocephala carbonaria* está soportada por 9 homoplasias: clipeo parabólico (c2→1), labro con el borde anterior débilmente escotado (c14→2), pestaña diagonal de la mandíbula comienza al lado de la prosteca (c20→0), base del parastipe proyectado más allá de la base del basistipe (c28→1), ápice del labio tan ancho como la base (c31→1), cresta en el piso interno de la gula expuesta hasta la mitad basal (c35→1), ancho máximo del pronoto en la mitad basal (c42→2), procoxas del macho con setas cortas (c51→1), borde lateral externo de la metacoxa recto (c58→0), y ángulo apical externo de la metacoxa sin pestaña (c60→1). *Cyclocephala carbonaria* compartió el estado 1 del carácter 28 con el grupo *Dyscinetus paradytis-Dyscinetus-Chalepides* y algunas especies de *Cyclocephala*, tales como *C.mafaffa*, *Cyclocephala borburatae*, *Cyclocephala marginalis* y *Cyclocephala huesingi*. Del mismo modo, comparte el estado 0 del carácter 20 con el grupo *Dyscinetus paradytis-Dyscinetus-Chalepides* y algunas especies de *Cyclocephala*, tales como *Cyclocephala colasi*, *Cyclocephala fasciolata*, y *Cyclocephala huesingi*.

Casey en 1915, propuso el género *Mononidia*, designando a *Cyclocephala carbonaria* como especie tipo. Prell (1934), describe una nueva especie en éste género, *Mononidia dilatata*, la cual fue sinonimizada por Endrodi (1966), junto con *Mononidia carbonaria* como *Cyclocephala*. La validez de *Mononidia* como género ha sido debatida por algunos autores, quienes consideran que *Cyclocephala carbonaria* tiene caracteres distintivos que permiten mantenerlo como género (Bolívar *et al.*, 1963). El análisis filogenético realizado por Clark (2011), respalda ésta hipótesis, al encontrar que *Cyclocephala carbonaria* forma un clado separado de *Cyclocephala*. En nuestro estudio, el clado se muestra resuelto en todos los árboles, pero no presenta sinapomorfías que sustente la hipótesis de considerarlo como grupo monofilético.

Acrobolbia macrophylla aparece en el nodo "L", como clado terminal soportado por dos autapomorfía: ángulo apical externo de la mesotibia y metatibia proyectado con dos dientes (c77→2 y c81→2). Adicionalmente, el clado se encuentra sustentado por 11 homoplasias: mazo de la antena más largo que la mitad del pronoto en la línea media (c1→0), clipeo

agudamente acuminado (c2→1), mandíbula con el ápice estrecho (c17→1), margen costal del ala desde el dobléz medial hasta el ángulo apical sin setas (c47→0), prepigidio con escasas setas (c50→1), borde anterior del diente basal de la protibia del macho dirigido hacia adelante (c68→1), ápice de la meso y metatibia con cerdas finas (c76 y c80→1), metatarso del macho más largo que la tibia correspondiente (c91→1), parámetros asimétricos (c104→1), ápice de los parámetros redondeados (c106→0). En *Acrobolbia macrophylla* el mazo de la antena es más largo que la mitad del pronoto en la línea media, estado que comparte con algunas especies de *Cyclocephala*, como *C. pasadenae*, *C. longula* y *C. macrophylla*. La ausencia de escotadura en el borde anterior del labio es un carácter poco observado entre los taxones estudiados, siendo el estado más generalizado la presencia de escotadura, la cual varía en forma, tamaño y profundidad.

Acrobolbia macrophylla, fue descrita por Ohaus en 1912, y colocada en la subtribu Aerodina (tribu Rutelini). Posteriormente este mismo autor en 1934, creó la subtribu Acrobolbiina, para incluir únicamente a esta especie. Dechambre & Ponchel (1999) transfirieron a *Acrobolbia macrophylla* a la subtribu Oryctomorphina de la tribu Pentodontini, basado en la longitud del mazo de la antena. Recientemente, Jameson *et al.* (2002), argumentaron la cercana relación de *Acrobolbia* con la tribu Cyclocephalini, basado en los caracteres taxonómicos que caracterizan a ésta tribu y a un estudio filogenético realizado por la autora en 1998 para la subtribu Rutelini (Jameson, 1998). Por lo tanto, procedieron a incluir a *Acrobolbia* en la tribu Cyclocephalini. Del mismo modo, los autores sugirieron que éste género podría estar cercanamente relacionado a *Ancognatha*, por la forma del clípeo (acuminado), presencia de escotadura en el borde anterior del labio, sin reborde marginal en el borde posterior del pronoto, uña mayor del protarso del macho débil y estrechamente hendida, y mandíbula con el ápice aguzado. En el presente estudio, se evidencia la cercana relación de *Acrobolbia* con *Ancognatha*, soportado por otros caracteres que comparten tales como: tallo del espiculum gastrale largo (c101→2), epipleura de la hembra con dilatación (c44→1), y ápice de los parámetros no proyectados hacia afuera (c105→1). Del mismo modo, se mantiene la hipótesis de considerar a *Acrobolbia macrophylla* como grupo monofilético relacionado a la tribu Cyclocephalini.

En el nodo “L”, aparece por último *Harposceles paradoxus* como clado terminal soportado por 6 autapomorfías: superficie del clípeo con dos tubérculos (c9→1), protrocánter con una espina proyectada hacia adelante (c61→1), protibia del macho angosta (c64→1), borde lateral interno de la protibia del macho con un diente basal (c65→1), borde lateral interno de la protibia del macho curvo (c66→1), y espolón protibial del macho no movable (c70→0). Además, este clado se sustenta por la siguiente combinación de caracteres: borde anterior del clípeo no arqueado hacia arriba (c6→1), clípeo con reborde marginal grueso (c7→2), depresión circunocular presente (c13→1), borde interno del ápice de la mandíbula proyectado (c21→3), cuarto palpómero maxilar robusto (c29→0), borde posterior del pronoto con reborde marginal (c39→0), setas de la procoxa del macho (c55→0), ápice del metatrocánter no proyectado más allá del borde posterior del metafémur (c62→0), borde anterior del diente intermedio de la protibia del macho dirigido diagonalmente hacia atrás (c67→2), uña del protarso del macho simple, sin hendidura (c94→0), y proyección del proceso proesternal no dividido (c97→0).

Burmeister en 1847, dividió al grupo “Cyclocephalidae” en cuatro grupos que incluían trece géneros. *Harposceles paradoxus* fue colocado en el grupo 4, junto con *Augoderia* y *Cyclocephala*. Bates (1888), incluyó 5 géneros (*Aspidolea*, *Ancognatha*, *Cyclocephala*, *Dyscinetus* y *Stenocrates*) en lo que él llamo la subfamilia “Cyclocephalinae”, quedando *Harposceles* fuera de este grupo. Del mismo modo, Casey (1915) no incluyó a *Harposceles* en la tribu Cyclocephalini, siendo ubicado posteriormente en ésta por Endrödi en 1966, lugar en el que ha permanecido hasta la actualidad. El análisis filogenético realizado confirma la hipótesis de la ubicación de *Harposceles* en la tribu Cyclocephalini, y como un grupo monofilético, cercanamente relacionado a *Acrobolbia macrophylla*, *Surutú* y *Ancognatha*. El estudio cladístico realizado por Clark (2011) ubica a *Harposceles* cercano a *Surutú* y argumenta que hay buen soporte para incluirlo en *Surutú*. Sin embargo, consideramos que existe evidencia filogenética para mantener a *Harposceles* como un género separado de *Surutú*.

El nodo "M", incluye a *Arrigutia brevissima*, *Augoderia nitidula*, *Mimeoma maculata*, *Mimeoma acuta*, y 26 especies de *Cyclocephala*. El nodo M es lo que se propone como hipótesis del clado *Cyclocephala*, y está soportado por dos homoplasias: borde anterior del clípeo con reborde grueso (c7→2), borde lateral externo de la metacoxa débilmente arqueado (c58→1). Estos caracteres se revierten en algunos taxones terminales. Por otro lado, es importante resaltar que el clado *Cyclocephala* tuvo valores de bootstrap y jackknife muy bajos (<10 %), sin ninguna sinapomorfía.

Como puede observarse en el cladograma (figura 81), en el clado *Cyclocephala* se incluyen los géneros *Arrigutia*, *Augoderia*, *Mimeoma*, y la especie *Aspidolea fuliginea*, por lo que se demuestra que éste no es monofilético. De las 35 especies de *Cyclocephala* incluidas en el estudio, 9 no forman parte del clado *Cyclocephala*, por lo que se plantea la hipótesis de que estas especies puedan ser restablecidas en los géneros que fueron descritos previamente (Casey, 1915; Bolivar *et al.* 1963). En el caso de *Cyclocephala divaricata* un nuevo género debe ser creado. Sin embargo, debido a la pequeña muestra revisada de las especies relacionadas del grupo, a los valores bajos de bootstrap y jackknife, y a la carencia de caracteres apomórficos, dichas hipótesis deberán ser respaldadas por investigaciones posteriores.

La monofilia de los géneros *Arrigutia*, *Augoderia* y *Mimeoma* no pudo ser demostrada en el presente estudio, por el contrario se muestra la cercana relación de estos géneros con *Cyclocephala*, por lo que sugiere la sinomización con este género. Los resultados obtenidos son similares a los encontrados en un estudio reciente realizado por Moore *et al.* (2015), en la cual se incluyeron datos morfológicos y moleculares de las cinco especies de *Mimeoma*. En dicha investigación no se encontró soporte para la monofilia de éste género, demostrando además con este resultado la parafilia de *Cyclocephala*. De este modo, los autores propusieron sinonimizar *Mimeoma* con *Cyclocephala*.

Con respecto a *Aspidolea fuliginea*, dado a que no es la especie tipo del género, debe ser sinonimizada a *Cyclocephala*. Sin embargo, las dos opciones: sinonimizarlos con

Cyclocephala, o separarlos, carecen de igual soporte científico. Por consiguiente, se plantea la opción de no alterar la clasificación actual, hasta tanto no se realicen nuevos estudios que muestren un mejor soporte que justifique su modificación. Las siguientes investigaciones deberían estar orientadas a estudiar las relaciones internas de cada uno de los grupos que fueron hipotetizados como monofiléticos en el presente estudio, en la búsqueda de nuevos caracteres morfológicos que permitan ofrecer conclusiones más sólidas.

Es de destacar, que aunque las relaciones internas de *Cyclocephala* aparecen bien resueltas en el árbol de consenso, no permite inferir subdivisiones dado a la pequeña cantidad de especies analizadas, comparada con las más de 300 especies descritas del género. Evidentemente, el clado *Cyclocephala* requiere de un estudio más amplio que comprenda un mayor número de especies, que entregue mejores soportes para la filogenia del grupo.

Conclusiones taxonómicas basadas en el análisis filogenético

La tribu Cyclocephalini, tal cual como fue estudiada en la presente investigación, constituye un grupo monofilético. Es importante resaltar, que de los 15 géneros que actualmente son incluidos en la tribu, sólo 13 fueron incluidos en el análisis. El análisis filogenético realizado demuestra que hay soporte para la monofilia de los géneros *Dyscinetus*, *Chalepides*, *Surutú*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, *Aspidolea*, *Stenocrates*, *Erioscelis*, y *Ancognatha*. En el caso de *Cyclocephala*, dado a la inclusión de los géneros *Augoderia*, *Arrigutia* y *Mimeoma*, se evidencia la parafilia del grupo.

Basado en los caracteres estudiados, y en la hipótesis filogenética presentada en la figura 81, se propone mantener como géneros válidos en la tribu Cyclocephalini a *Dyscinetus*, *Chalepides*, *Surutú*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, *Aspidolea*, *Stenocrates*, *Erioscelis*, y *Ancognatha* y *Cyclocephala*. Los géneros *Augoderia*, *Arrigutia* y *Mimeoma* serán sinonimizados con *Cyclocephala*, debido a que sus límites genéricos no están del todo claros, y se espera que en trabajos futuros se logre una mejor resolución de los mismos. Adicionalmente se propone un nuevo género, que aunque no está sustentado por sinapomorfías, se presenta claramente diferenciado de sus grupos hermanos *Chalepides* y

Dyscinetus, tiene una morfología claramente diagnosticable y un alto soporte de grupo. A continuación se describen los géneros que se proponen como válidos en la tribu Cyclocephalini.

Redescripción de los géneros propuestos en la Tribu Cyclocephalini

Erioscelis Burmeister, 1847
(Figuras 85a-f, Figuras 86a-f)

Erioscelis Burmeister, 1847:72

Diagnosis

Clípeo trapezoidal a subrectangular. **Labio** angosto (figura 85e), ápice más angosto que la base; borde anterior con muesca central estrecha y poco profunda. **Pronoto** con el borde basal no marginado o incompletamente marginado en el centro. **Protarsos** del macho y hembra simples, no engrosados. **Uñas** simples.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (16-24mm). **Cuerpo** ovalado alargado, fuertemente convexo, glabro; superficie dorsal punteada, algunas veces con rugosidad, puntuación dorsal variable en tamaño, y densidad. **Color** general castaño rojizo oscuro casi negro; brillante.

Macho

Cabeza convexa en la frente, el clípeo de regularmente convexo a plano. **Clípeo** trapezoidal a subrectangular (figura 85a); alrededor de 2-2,5 veces tan ancho en la base como largo, rara vez menos; reborde marginal generalmente estrecho y agudo, excepcionalmente ancho y romo, algunas veces ligeramente más elevado en el ápice que en los márgenes laterales; bordes laterales rectos, de paralelos a ligeramente convergentes hacia adelante; borde anterior truncado, ligeramente escotado o amplia y profundamente escotado; ángulos

anteriores de estrecho a ampliamente redondeados; cípeo de moderado a densamente punteado, puntuaciones de diminutas a grandes, algunas veces con rugosidad. **Sutura frontoclipeal** de fina a gruesa, completa, recta, algunas veces débilmente proyectada hacia la frente en el centro. **Frente** generalmente 4-5 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo; superficie con puntuación más pequeña y dispersa que la del cípeo. **Antena** de 10 segmentos, el mazo corto, tan largo como los antenómeros 2-7 (figura 85b). **Labro** corto (figura 85c); borde anterior en el centro ligeramente convexo; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad; parte central lisa. **Mandíbulas** cortas (figura 85d), ocultas bajo el cípeo; borde externo en la parte central fuertemente arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal; ápice estrecho, puntiagudo, no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera rala de cerdas fuertes; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y al cóndilo; lado ventral de plano a ligeramente convexo, separado del lateral por un filo agudo que se inicia en el ápice y se dirige hacia el cóndilo; pestaña diagonal se inicia en el borde interno, delante de la prosteca y finaliza cerca del cóndilo. Prosteca desarrollada, cubierta de cerdas largas y finas, a lo largo del centro, cerdas cortas y abundantes en la parte basal. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente. **Maxilas:** Galea con 5-6 dientes robustos y romos (figura 86d), lado ventral con setas. Palpos de delgados, menos de 2 veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos, estrechado en el ápice. **Labio** angosto (figura 85e), ápice más angosto que la base; borde anterior con muesca central estrecha y poco profunda, que define dos lóbulos laterales redondeados; bordes laterales en los dos tercios basales fuertemente arqueados; superficie con pilosidad corta en la región anterior; setas fuertes y largas en el área central y lateral. Palpos de tres segmentos, palpómero 2 con setas cortas en el ápice; palpómero 3 más largo que el palpómero 2.

Protórax transverso, alrededor de 2 veces tan ancho como largo; más ancho antes de la mitad o en la mitad (figura 86a). **Pronoto** con superficie del disco casi lisa, fina y escasamente punteada, algunas veces finamente chagrinada; borde anterior marginado, ribeteado por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; bordes laterales ligeramente arqueados, reborde marginal estrecho; borde basal no marginado o

incompletamente marginado en el centro; ángulos basales de moderado a ampliamente redondeado. **Escutelo** triangular, superficie de lisa a fina y escasamente punteada.

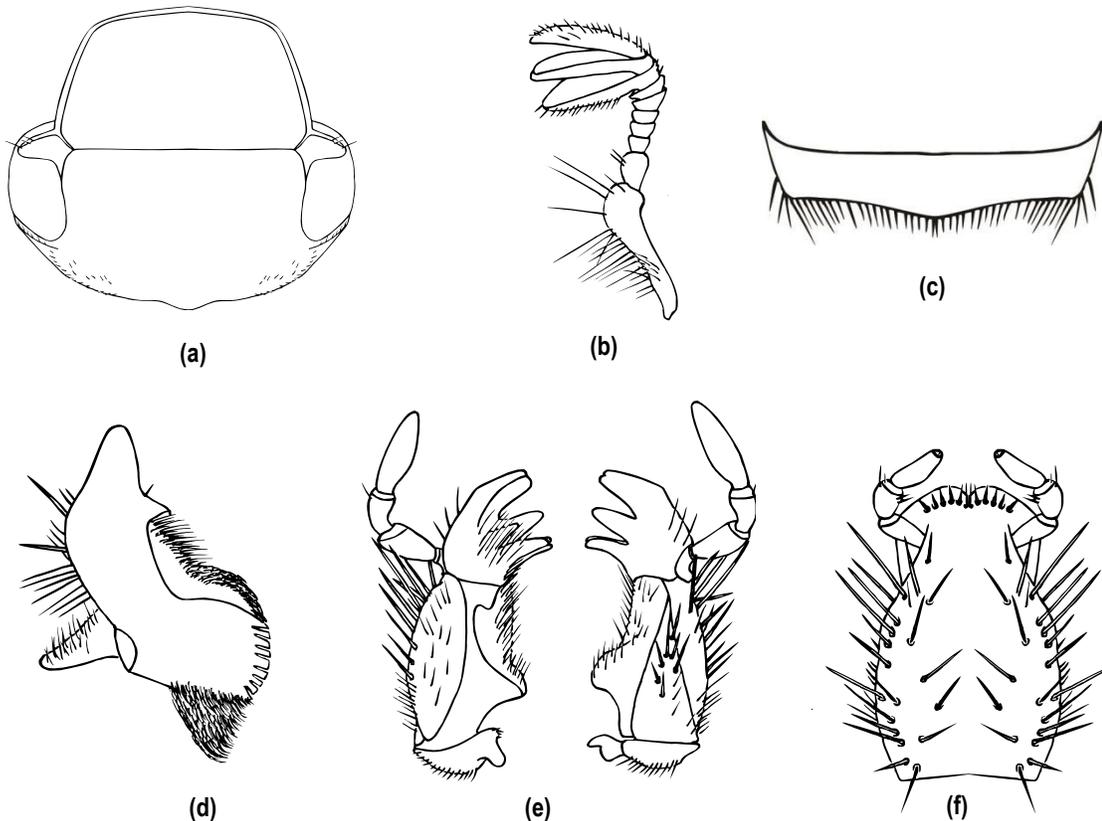


Figura 85a-f. *Erioscelis sobrina* Höhne, 1921 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Antena, **(c)** Labro, **(d)** Mandíbula vista dorsal, **(e)** Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente, **(f)** Labio vista ventral.

Élitros alrededor de 1,5 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, el cual está cercano al ápice; bordes laterales y epipleuras simples; dobles hileras esporádicamente evidentes, puntuación fina, en algunas especies puede ser moderadamente gruesa. Interestrías fina y escasamente punteadas, a veces con rugosidad fina.

Prepigidio normal, no prolongado hacia atrás, cubierto usualmente por pilosidad corta.

Pigidio alrededor de 2-2,5 veces tan ancho como su largo; débilmente convexo; superficie

con puntuación de fina a gruesa; algunas especies pueden tener puntos pilíferos con setas muy cortas.

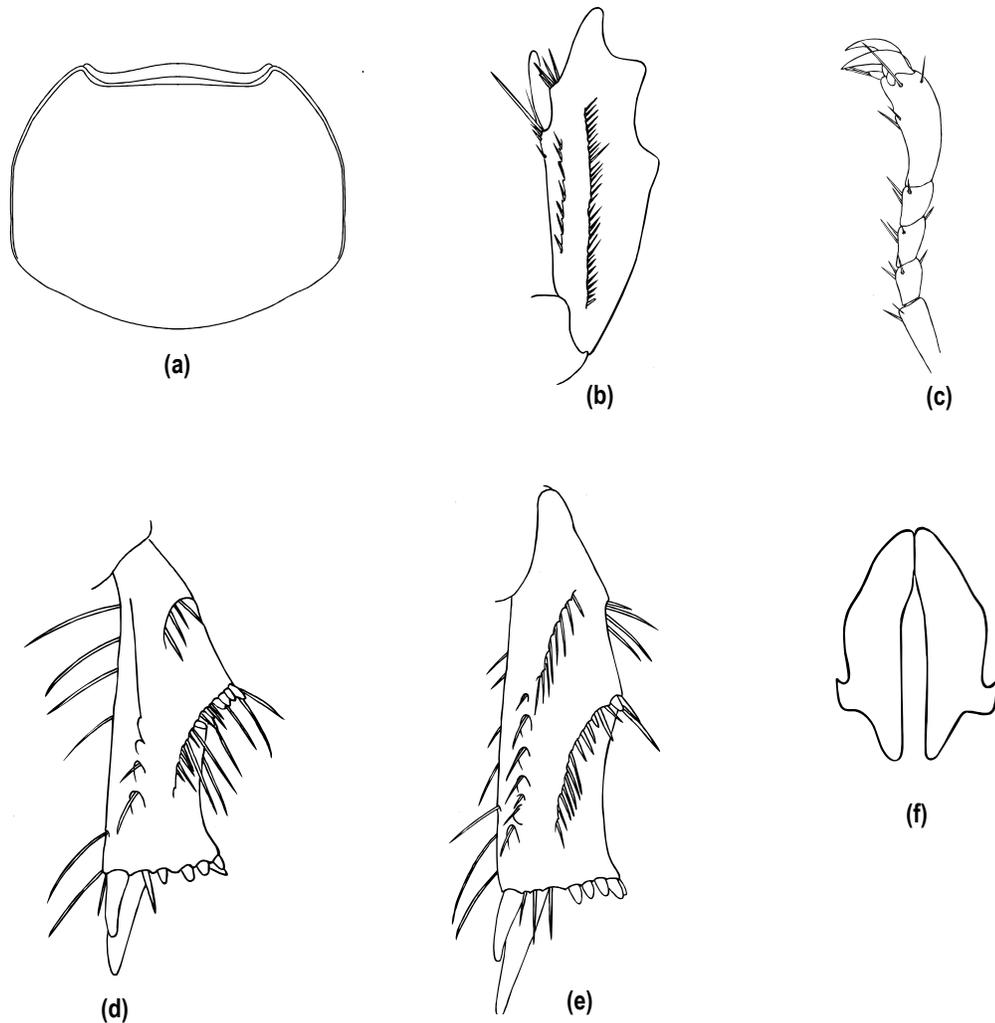


Figura 86a-f. *Erioscelis sobrina* Höhne, 1921 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pronoto, **(b)** Protibia derecha, **(c)** Protarso derecho, **(d)** Mesotibia izquierda, **(e)** Metatibia izquierda, **(f)** aedeago vista caudal.

Protibias tridentadas en el borde externo (figura 86b), a excepción de *Erioscelis emarginata*, en la cual es bidentada; diente basal por lo general más alejado de los dientes apicales. **Protarsos** no engrosados; uñas de igual tamaño, no hendida (figura 86c). **Meso y metatibias** ligeramente aplanadas (figura 86d y 86e), con 2-3 carenas diagonales en el borde externo;

región apical escasamente ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, setífero. **Meso** y **metatarsos** tan o más cortos que las tibias correspondientes.

Proyección prosternal moderadamente alta, subtriangular o subcónica; ápice no dividido, pequeño, con setas largas. **Proceso mesoventral** estrecho; mesocoxas más o menos contiguas

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Superficie de los ventritos 2-6 liso, con una hilera de puntuaciones pilíferas, transversa, subapical, la cual puede estar interrumpida en el centro en algunas especies; último ventrito doblemente escotado.

Parámeros simétricos, anchos; ápice aguzado, estrechamente redondeado, no proyectado hacia afuera (figura 86f).

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Frente generalmente más amplia. Pronoto algunas veces más ancho. Pigidio ocasionalmente más corto. Ventritos 2-6 con una hilera continua de puntuaciones pilíferas, transversa, casi apical. Último ventrito convexo.

Distribución: Desde México hasta Argentina.

Especie tipo: *Erioscelis emarginata* (Mannerheim, 1829).

Número de especies: 5 especies.

Biología: La descripción de los estados inmaduros no se ha realizado para ninguna de las especies.

Ecología: Las colectas de los adultos se han realizado en trampas de luz, y en inflorescencias de plantas de la familia Araceae. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (1991), identificaron

a *Erioscelis emarginata* como visitante de estas plantas, las cuales liberan olores florales característico que atraen a los adultos, y entran para alimentarse y aparearse, convirtiéndose en polinizadores efectivos. Otros autores han reportado la asociación de *Erioscelis columbica* y *Erioscelis proba* con este tipo de plantas (Beath 1998, Ratcliffe 2003, Ponchel 2006). El rango de distribución altitudinal abarca desde el nivel del mar a 800 m (Ratcliffe 2003).

Stenocrates Burmeister, 1847

(Figuras 87a-e, Figuras 88a-f)

Stenocrates Burmeister 1847: 83

Diagnosis

Clípeo trapezoidal, más corto que la frente, bordes laterales fuertemente convergentes hacia adelante. **Pronoto** con el borde basal no marginado. **Protarsos** del macho y hembra simples, no engrosados. **Uñas** simples. **Metatibia** aplanada dorsoventralmente.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (11-27mm). **Cuerpo** ovalado, convexo, glabro; superficie dorsal punteada, algunas veces combinadas con rugosidad, puntuaciones variables en forma, tamaño, profundidad y densidad. **Color** general negro, parte ventral en la mayoría de las especies castaño rojizo oscuro, algunas especies castaño amarillento; brillante.

Macho

Cabeza convexa. **Clípeo** trapezoidal (figura 87a), muy corto, 2,0-2,5 veces tan ancho en la base como largo; reborde marginal generalmente grueso y romo, pero en algunas especies puede ser estrecho y agudo, significativamente más elevado en el ápice que en los márgenes laterales; bordes laterales de rectos a ligeramente arqueados, fuertemente convergentes hacia adelante; borde anterior recto o ligeramente escotado; ángulos anteriores truncados, muy distintivos; superficie de lisa a transversalmente rugosa. **Sutura frontoclipeal**

frecuentemente gruesa y profundamente marcada, completa, algunas veces borrada en el centro. **Frente** generalmente 2-3 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo, en algunas especies puede ser superior. **Antena** de 10 segmentos, el mazo corto, tan largo o ligeramente más largo que los antenómeros 2-7. **Labro** corto (figura 87b); borde anterior en el centro recto a ligeramente convexo; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad; parte central lisa. **Mandíbulas** moderadamente anchas (figura 87d), ocultas bajo el cílopeo, borde externo fuertemente arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal, en general el ápice no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera de cerdas fuertes y largas; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y al cóndilo; lado ventral ligeramente convexo, separado del lateral por un filo agudo que se dirige hacia el cóndilo; pestaña diagonal se inicia en el borde interno, al lado de la prosteca y finaliza cerca del cóndilo. Prosteca desarrollada, cubierta de cerdas largas y finas, a lo largo del centro, cerdas cortas y abundantes en la parte basal. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente. **Maxilas:** Galea con 5-6 dientes robustos y romos, lado ventral con setas (figura 87e). Palpos de delgados a moderadamente robustos, aproximadamente dos veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos, estrechado en el ápice y con una placa membranosa pequeña. **Labio** ancho (figura 87c), ápice más angosto que la base; borde anterior con muesca central variable en profundidad, que define dos lóbulos laterales de formas diversas; bordes laterales en los dos tercios basales de ligero a fuertemente arqueados; superficie con cerdas fuertes y largas, hacia los bordes laterales más finas y cortas. Palpos de tres segmentos, palpómero 3 casi tan largo como el primero y el segundo juntos; palpómero 2 con pelos largos variables en número.

Protórax alrededor de 2 veces tan ancho como largo, en algunas especies puede llegar a ser más ancho; generalmente la parte más amplia en los ángulos posteriores (figura 88a). **Pronoto** con superficie desde lisa hasta fina y escasamente punteada, generalmente hacia los lados, ángulos anteriores y posteriores más denso y fuertemente punteado, en algunas especies puntuaciones oceladas o umbilicadas; borde anterior marginado, ligeramente proyectado hacia delante en el centro; bordes laterales ligeramente arqueados, de moderado

a fuertemente convergentes hacia adelante, reborde marginal grueso en algunas especies; borde basal no marginado; ángulos anteriores agudos, los basales redondeados, generalmente proyectados. **Escutelo** triangular, de liso a débilmente punteado.

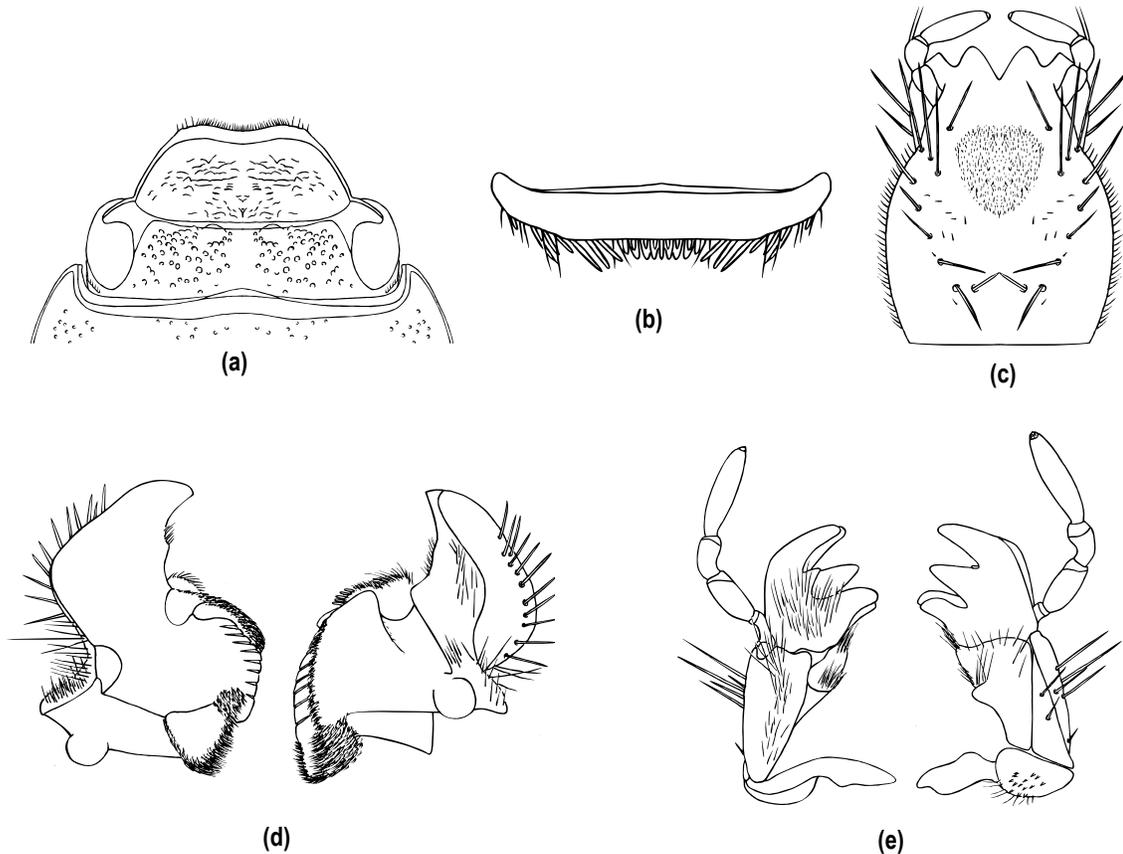


Figura 87a-e. *Stenocrates ligneus* Arrow, 1911 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Labro, **(c)** Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, **(d)** Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente, **(e)** Labio vista ventral.

Élitros alrededor de 1,5-2 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, el cual está cercano al ápice; bordes laterales y epipleuras simples; dobles hileras evidentes, con puntuación moderadamente gruesa, anillada o en forma de herradura. Interestrías evidentes, escasamente punteada, en algunas ocasiones con rugosidad fina.

Prepigidio normal, no prolongado hacia atrás, cubierto usualmente por pilosidad, la cual varía en tamaño. **Pigidio** alrededor de 2-2,5 veces tan ancho como su largo; débil a fuertemente convexo (figura 88b); superficie punteada o rugosa, puntuación moderadamente gruesa y densa, ocelada, umbilicada o en forma de herradura; reborde marginal usualmente presente.

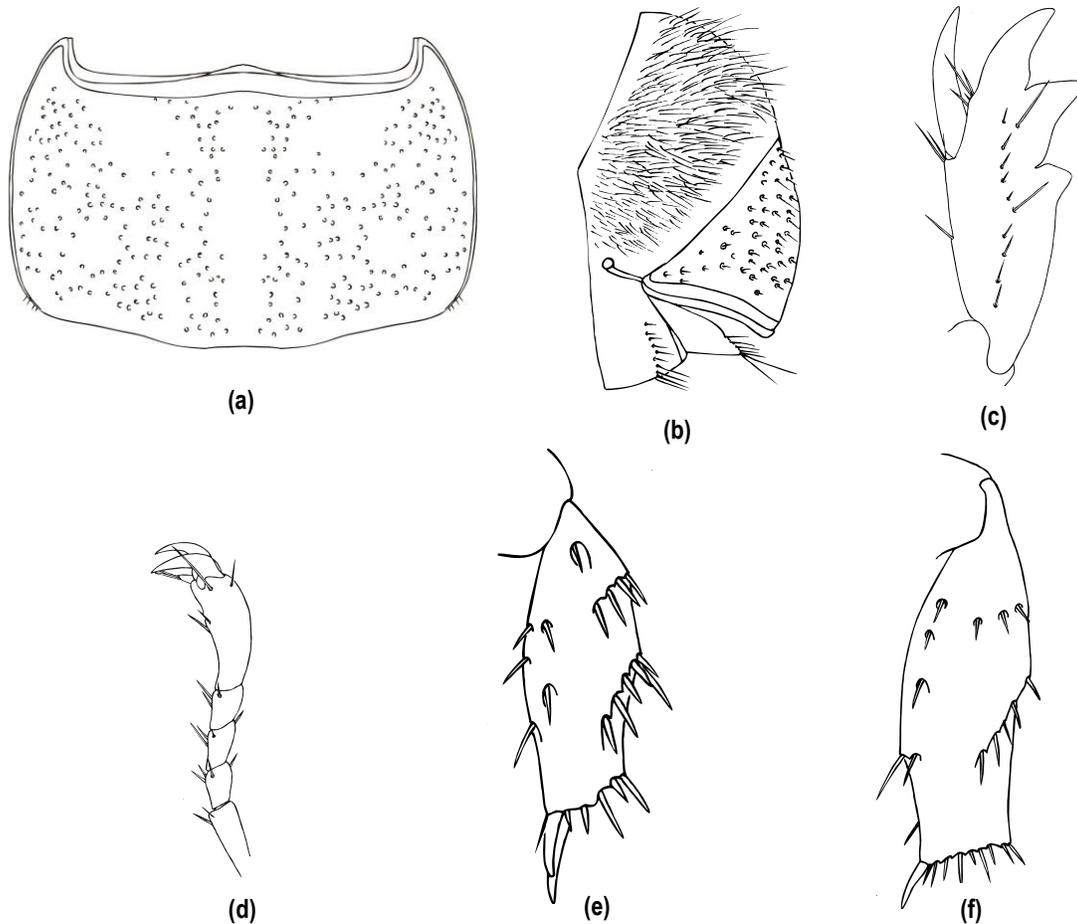


Figura 88a-f. *Stenocrates ligneus* Arrow, 1911 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pronoto, **(b)** Pigidio vista lateral, **(c)** Protibia derecha, **(d)** Protarso derecho, **(e)** Mesotibia izquierda, **(f)** Metatibia izquierda.

Protibias tridentadas en el borde externo, la distancia entre los dientes variable (figura 88c). **Protarsos** no engrosados; uñas de igual tamaño, no hendida (figura 88d). **Meso y metatibias** aplanadas, con 2-3 carenas diagonales en el borde externo; región apical escasamente

ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, setífero (figura 88e y 88f). **Meso** y **metatarsos** más cortos que la tibia correspondiente.

Proyección prosternal frecuentemente larga, en algunas especies puede ser corta, ápice dividido, marginado o no en su borde posterior, elíptico, ovalado, subtriangular, estrechamente redondeado, o cónico, liso, algunas veces con puntos pilíferos. **Proceso mesoventral** muy estrecho; mesocoxas más o menos contiguas.

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Superficie de los ventritos 1-5 densamente punteada.

Parámetros simétricos, de forma variable, amplios o estrechos, con ápice de aguzado a ampliamente redondeado, frecuentemente proyectados hacia afuera.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Frente generalmente más amplia. Pronoto algunas veces más ancho. Élitros generalmente más ensanchados y cortos. Pigidio débilmente convexo a plano.

Distribución: Desde México hasta Argentina.

Especie tipo: *Stenocrates laborator* (Fabricius, 1775).

Número de especies: 49 especies

Biología: La descripción de los estados inmaduros no se ha realizado para ninguna de las especies.

Ecología: el género se ha encontrado asociado a daños en diferentes cultivos (Venzon & Pallini, 1995; López & Pardo-Locarno, 1997). Las larvas se alimentan de las raíces, causando marchitamiento y muerte de las plantas, los adultos son fitófagos. No se ha reportado como

visitante de las plantas con flores (Moore & Jameson, 2013). Las colectas de los adultos se han realizado en trampas de luz. Habitan en bosques secos tropicales, bosques húmedos tropicales, y agroecosistemas, en elevaciones que oscilan desde el nivel del mar hasta 1800 m (Delgado & Castillo, 1991, Ratcliffe, 2003).

n. gen.

(Figuras 89a-e, Figuras 90a-g)

Especie tipo *Dyscinetus dytiscoides* Arrow, 1911: 168.

Chalepides dytiscoides Endrodi, 1967: 411 (sinónimo).

Diagnosis

Color verde oliva oscuro o castaño oscuro con fuertes reflejos verde oliva; región ventral, patas, bordes laterales del pronoto, cípeo y parte anterior de la frente amarillos. **Sutura frontoclipeal** borrada en el centro. **Metatibias** apenas más ensanchadas en la mitad que en el ápice. **Metatarsómero 1** subcilíndrico, 2,5 veces tan largo como ancho. **Prepigidio** con pelos más o menos largos que sobrepasan su borde posterior.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (12,0-21,0 mm). **Cuerpo** convexo, ovalado, superficie dorsal y ventral brillante, finamente punteada, glabra. **Color** castaño rojizo con fuertes visos verde oliva; cípeo, parte anterior de la frente, lados del pronoto y región ventral, incluyendo las patas amarillos.

Macho

Cabeza aplanada en la frente y deprimido en los ángulos anteriores del cípeo. **Cípeo** trapezoidal (figura 89a), corto, alrededor de 2 veces tan ancho en la base como largo; reborde marginal amplio y romo en su canto superior; borde anterior de ligeramente escotado; bordes laterales ligeramente arqueados o rectos en la base y luego regularmente arqueados, convergentes hacia delante; ángulos anteriores ampliamente redondeados. **Sutura**

frontoclipeal fina, borrada o apenas indicada en el centro. **Frente** aproximadamente 3,5 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Antenas** de 10 segmentos, el mazo corto, tan largo como los antenómeros 2-7 y que el escapo; antenómeros 6-7 transversos. **Labro** corto (figura 89b); borde lateral y anterior sin ángulo aparente en su conjunción; borde anterior en el centro recto; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad; parte media con cresta longitudinal que se extiende hacia poco antes del borde anterior. **Mandíbulas** ocultas bajo el clipeo, moderadamente anchas (figura 89d); borde externo arqueado; borde interno cóncavo; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal; el ápice arqueado hacia arriba, no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera rala de cerdas fuertes en la mitad apical cerca del borde dorsal; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y más abundantes cerca del cóndilo; lado ventral convexo, separado del lateral por un filo agudo que se une posteriormente con una pestaña diagonal, la cual se inicia en el borde interno, al lado de la prosteca y se dirige hacia el cóndilo; toda el área delante de la pestaña, a excepción del ápice, cubierta de puntos pilíferos. Prosteca desarrollada, cubierta de sedas finas, especialmente del lado ventral y de cerdas más o menos fuertes, dirigidas hacia atrás, a lo largo del centro. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente, irregularmente denticulada en su borde posterior, y con dos pequeñas depresiones transversales. **Maxilas:** Galea con 3 dientes internos dorsales y 3 ventrales (figura 89e), el diente dorsal intermedio más próximo al anterior que al posterior; dientes dorsales anterior e intermedio ubicados más hacia delante que los correspondientes ventrales, los basales (dorsal y ventral) ubicados al mismo nivel y ampliamente unidos entre sí en sus bases; lado dorsal y ventral sin setas. Palpos delgados y alargados, aproximadamente dos o más veces tan largos como los labiales; palpómero 2 mayor que el 3, el 4 aproximadamente dos o más veces tan largo como el 3. **Labio** ancho (figura 89c), poco más estrecho en el tercio apical que en la base; borde anterior con muesca central muy estrecha y profunda, que define dos lóbulos laterales truncados; Superficie suavemente convexa en la mitad, apenas deprimida en la base; mitad apical cubierta de puntuación pilífera fina y densa, los pelos moderadamente largos; mitad basal con puntos anillados abiertos que se presentan como canales, frecuentemente confluentes y formando líneas irregulares y con una hilera muy irregular de cerdas largas y fuertes cerca de los bordes

laterales. Palpos con los palpómeros 2 y 3 robustos; 2 con un mechón de pelos en el ápice del lado dorsal; 3 estrechado hacia el ápice, casi dos veces tan largo como el 2.

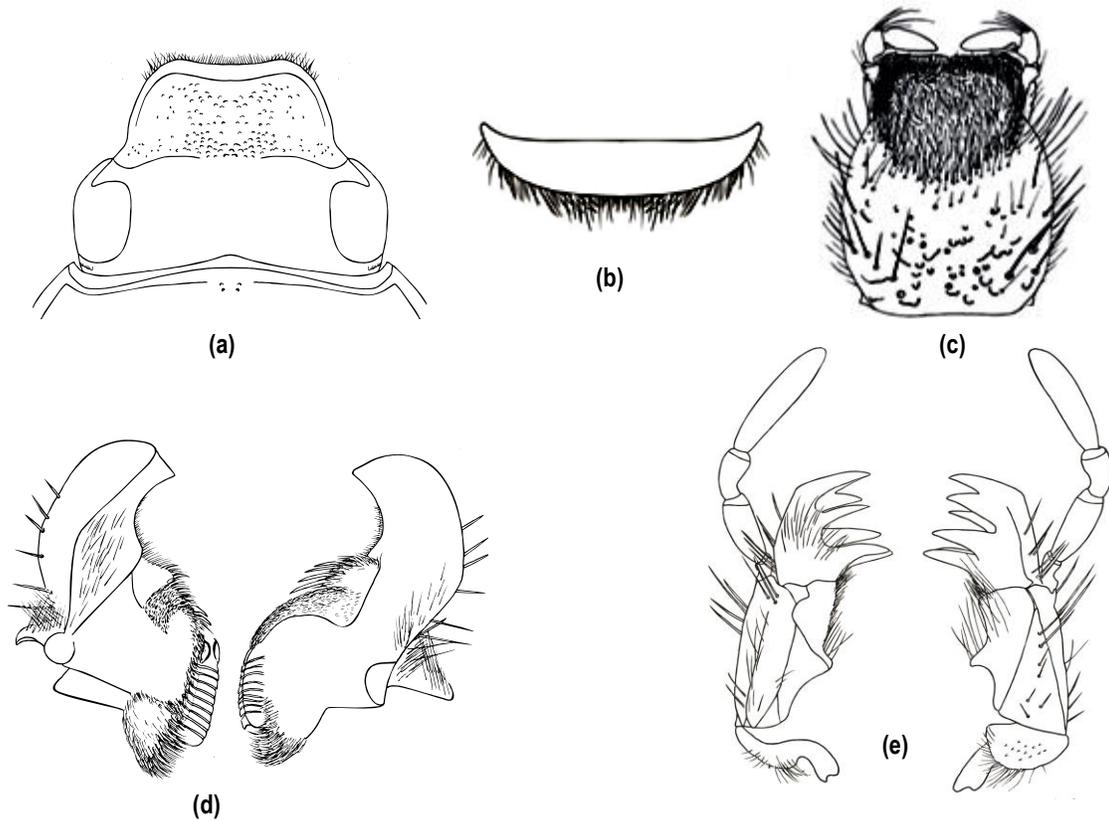


Figura 89a-e. *X. paradytis* (Ponchel & Dechambre, 2003) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Labro, **(c)** Labio vista ventral, **(d)** Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, **(e)** Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Protórax transverso, 1,4 veces tan ancho como largo, su mayor amplitud poco detrás de la mitad (figura 90a). **Pronoto** con superficie brillante, punteada, borde anterior y posterior con puntuación anillada muy fina, más gruesa y dispersa hacia los lados y ángulos posteriores; borde anterior ribeteado por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; reborde marginal a veces borrado en el centro; bordes laterales débil y regularmente arqueados, convergiendo más fuertemente hacia adelante que hacia atrás; reborde marginal más amplio que el anterior; borde basal no marginado, subtruncado en el centro delante del escutelo, más proyectado hacia atrás en el centro que en los lados; ángulos anteriores agudos, más proyectados que el centro del pronoto, los basales redondeados.

Escutelo triangular, ligeramente transversal, con los lados arqueados, microescultura similar a la del pronoto, generalmente liso o con escasa puntuación diminuta.

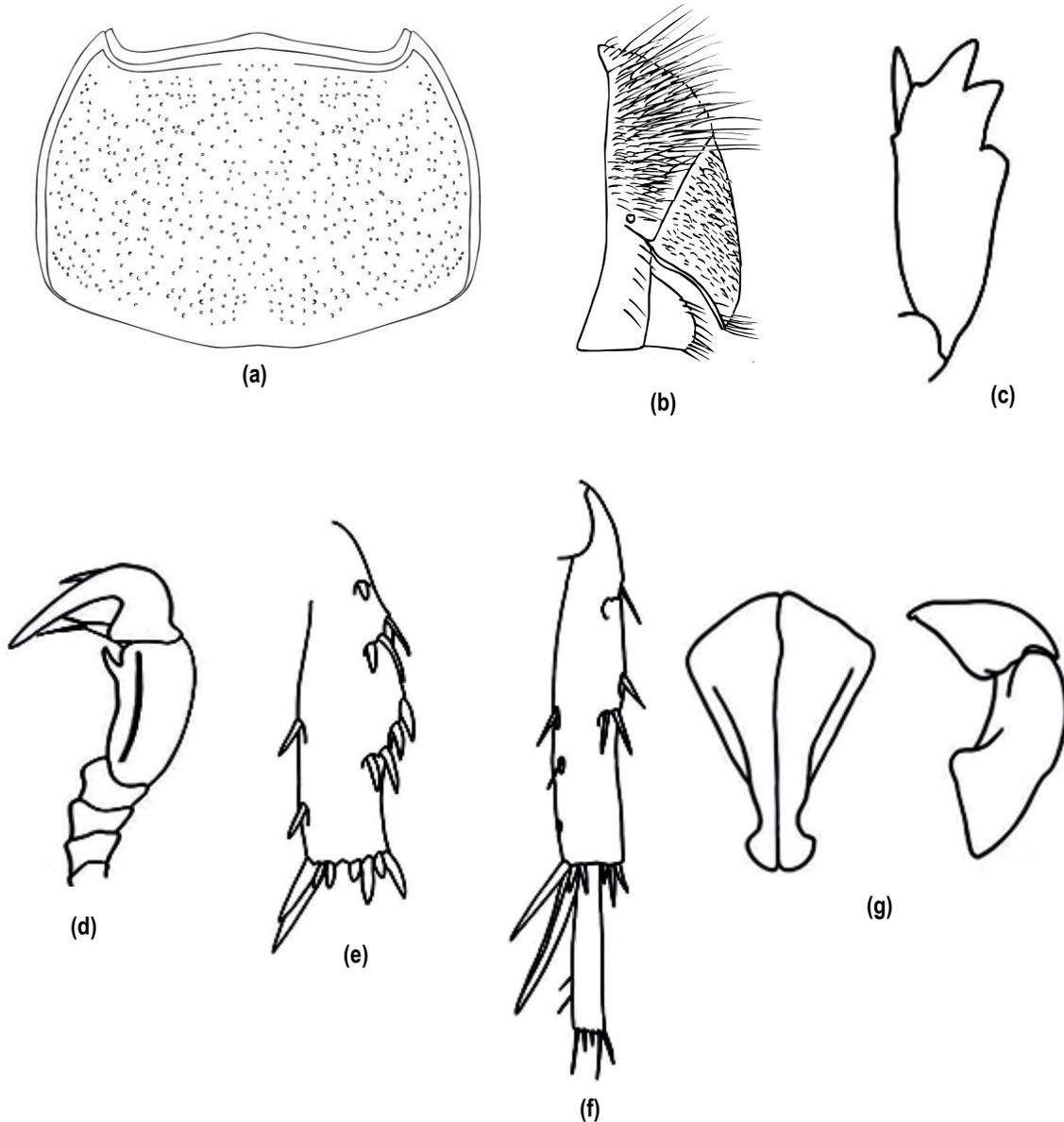


Figura 90a-g. *X. paradytis* (Ponchel & Dechambre, 2003) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pronoto, **(b)** Pigidio vista lateral, **(c)** Protibia derecha, **(d)** Protarso derecho, **(e)** Mesotibia izquierda, **(f)** Metatibia izquierda, **(g)** Aedeago vista caudal y lateral respectivamente.

Élitros alrededor de 1,2 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, el cual está más o menos en la mitad; bordes laterales uniformemente arqueados, truncados en el ápice;

puntuación muy fina, anillada, en forma de herradura, más fuerte que la de los lados del pronoto, mezclada con puntos pilíferos diminutos, dispersos; dobles hileras evidentes aplanadas, los puntos en ellas más aproximados entre sí que los puntos de la interestría. Epipleura moderadamente ancha, gradualmente estrechada hacia atrás hasta desaparecer cerca de la curvatura apical del élitro.

Prepigidio no prolongado hacia atrás, cubierto por pilosidad amarilla, larga, que sobrepasan su borde apical. **Pigidio** 1,5-1,7 veces tan ancho como su largo máximo; ligeramente convexo o casi plano en vista lateral (figura 90b); borde apical ribeteado de cerdas, largas en el centro, marginado por un surco muy llano cubierto de estrías muy finas, irregulares y densas; superficie con microescultura fina; puntuación pilífera anillada y en forma de herradura, grande y densa (excepto cerca del ápice), la mayoría confluentes, formando estrías irregulares; puntos con cerdas fuertes, cortas, pudiendo ser más largos en el centro, cerca de la base.

Protibias tridentadas en el borde externo (figura 90c), el diente basal y el intermedio separados entre sí por una distancia 1,3 veces mayor que la que separa el intermedio del anterior; dientes anterior e intermedio diagonalmente dirigidos hacia adelante, el posterior no se proyecta del borde externo de la tibia que lo precede, su borde anterior diagonalmente dirigido hacia atrás. **Protarsos** engrosados (figura 90d); tarsómeros 2-4 transversos, tarsómero 5 ligeramente arqueado, claramente más largo que los tarsómeros 1-4, con carena de lado ventro-lateral interno; uñas desiguales, la mayor encorvada, larga y delgada diagonalmente truncada en el ápice, hendida en el tercio apical del lado externo, rama mayor más larga que la rama menor, la cual es algo divergente; cara anterior lisa, la posterior con muchas estrías longitudinales. **Meso y metatibias** delgadas (figura 90e y 90f), con 2 carenas diagonales cortas, bien marcadas en el borde externo; región apical no ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, bordeado de cerdas muy fuertes, excepto en un pequeño pero evidente trecho en el centro que no tiene cerdas; espolones apicales muy largos y delgados, el más largo casi alcanza la mitad del tarsómero 2. **Metatarsos** ligeramente más largos que las correspondientes tibias, uñas poco encorvadas, de igual tamaño.

Prosterno liso, prominente y ampliamente convexo en el centro; borde anterior ribeteado por cerdas largas y densas y con algunas cerdas preapicales erectas en el centro.

Proyección prosternal alta, el ápice longitudinalmente ovalado ligeramente inclinado hacia atrás, convexo, glabro, brillante; margen posterior bien definido, estrecho, ribeteado posteriormente con cerdas castañas rojizas, largas. Hipómero del protórax con puntuación en forma de herradura dispersa cerca de los ángulos laterales, el resto aparentemente liso, brillante y glabro. Mesosterno, pleuras del mesotórax, metaepímero, metasterno, metacoxas, con puntuación anillada grande, en forma de herradura, densa, confluyente a trechos; metaepisterno en *X. paradytis* con puntuación fina, anillada, escasa y dispersa, en *X. dytiscoides* puntuación similar al metaepímero; proceso mesosternal liso y brillante, muy estrecho, triangular, muy alargado, prolongado hasta detrás de la mitad de las coxas, las cuales son casi contiguas en su mitad posterior; región central del metasterno de plana a suavemente convexa.

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Ventritos 1-5 excepto en el centro de los ventritos basales, con puntuación anillada grande, en forma de herradura, muy densa, confluyente a trechos; el tercio apical con una hilera transversal de cerdas finas (*X. dytiscoides* sin hilera transversal de cerdas).

Parámetros ligeramente asimétricos, delgados (figura 90g); falobase relativamente corta, tan o más larga que los parámetros; parámetros de forma subtriangular, alrededor de 1,5-2 veces tan largos como anchos, estrechados hacia el ápice donde se ensanchan, proyectándose hacia afuera. *X. dytiscoides* con los parámetros apenas separados entre sí en la mitad apical.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Labio con el área pilosa anterior formada por una hilera delgada. Protibias más estrechas y con los dos dientes apicales más alargados. Epipleura de estrecha a moderadamente ancha, luego se estrecha para

desaparecer antes de la curvatura apical del élitro. Pigidio ligeramente más corto. Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

Observaciones: El género está relacionado con *Chalepides* y *Dyscinetus*, con quien comparte algunas características, tales como la estructura de las piezas bucales, forma del clipeo, las patas, etc. (Joly & Escalona, 2002, Joly & Escalona, 2010). Comparte con *Dyscinetus* el normal (no reducido) desarrollo del pigidio y la uña mayor del protarso de los machos bífida, pero se diferencia de éste por su coloración castaña oscura rojiza con visos verdosos y la región ventral, patas, parte de la cabeza y el pronoto amarillos, la forma de la marginación del clipeo, que es prácticamente de la misma amplitud, convexa y roma en su borde externo, las marginaciones laterales del pronoto notablemente más anchas, los palpos maxilares mucho más alargados, las mesotibias y especialmente las metatibias más estrechas, y el metatarsómero 1 subcilíndrico y muy largo. Comparte con *Chalepides* la presencia de pelos largos amarillos que sobrepasan el ápice del prepigidio.

Número de especies: 2 especies.

Distribución: Venezuela, Bolivia, Brasil, Colombia, Perú.

Biología: la biología del género no se conoce. La descripción de los estados inmaduros no se ha realizado para ninguna de las especies.

Ecología: el género no se ha encontrado asociado a daños en cultivos, ni se ha reportado como visitante de las plantas con flores (Moore & Jameson, 2013). Las colectas de los adultos se han realizado en trampas de luz, y entre 60 a 600 m de altitud.

Dyscinetus Harold, 1869
(Figuras 91a-e, Figuras 92a-f)

Dyscinetus Harold, 1869:123

Chalepus MacLeay, 1819 (nombre preocupado por *Chalepus* Thunberg, 1805 (Coleoptera: Chrysomelidae: Hispinae: Chalepini)).

Palechus Casey, 1915:174 (sinónimo).

Diagnosis

Clípeo trapezoidal, bordes laterales ligeramente convergentes hacia adelante. **Sutura frontoclipeal** finamente marcada, con frecuencia borrada o apenas indicada en el centro. **Pronoto** con el borde basal no marginado. **Protarsos** engrosados a muy poco engrosados. **Uñas** anteriores engrosadas y hendidas.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (12,0-24,0 mm). **Cuerpo** convexo, ovalado, estrechado hacia delante y hacia atrás, glabro, punteado dorsalmente. **Color** general castaño rojizo oscuro casi negro, frecuentemente con reflejos metálicos verde oliva, especialmente en la superficie dorsal; integumento grueso y denso.

Macho

Cabeza aplanada en la frente y en los dos tercios posteriores del clípeo. **Clípeo** trapezoidal, corto (figura 91a), 2,0-2,5 veces tan ancho en la base como largo; reborde marginal generalmente amplio y romo, pero en algunas especies puede ser estrecho y agudo en su canto superior; bordes laterales ligeramente arqueados, convergentes hacia delante; borde anterior recto o ligeramente escotado; ángulos anteriores redondeados y deprimidos en relación con el centro del clípeo. **Sutura frontoclipeal** fina, con frecuencia borrada o apenas indicada en el centro. **Frente** 2,6-4,0 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Antenas** de 10 segmentos, el mazo corto, casi del mismo tamaño o ligeramente más largo

que los antenómeros 2-7 y que el escapo; antenómeros 6-7 transversos. **Labro** corto; borde lateral y anterior sin ángulo aparente en su conjunción; borde anterior en el centro recto a ligeramente convexo; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad; parte media con cresta longitudinal que se extiende hacia poco antes del borde anterior (figura 91b). **Mandíbulas** casi completamente ocultas bajo el cípeo, moderadamente anchas (figura 91c); borde externo arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal, el ápice arqueado hacia arriba, en general no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera rala de cerdas fuertes en la mitad apical cerca del borde dorsal; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y más abundantes cerca del cóndilo; lado ventral convexo, separado del lateral por un filo agudo que se une posteriormente con una pestaña diagonal, la cual se inicia en el borde interno, delante de la prosteca y se dirige hacia el cóndilo; toda el área delante de la pestaña, a excepción del ápice, cubierta de puntos pilíferos. Prosteca desarrollada, cubierta de sedas finas, especialmente del lado ventral y de cerdas más o menos fuertes, dirigidas hacia atrás, a lo largo del centro. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente e irregularmente denticulada en su borde posterior. **Maxilas:** Galea con 3 dientes internos dorsales y 3 ventrales (figura 91e), el diente dorsal intermedio más próximo al anterior que al posterior; dientes dorsales anterior e intermedio ubicados más hacia delante que los correspondientes ventrales, los basales (dorsal y ventral) ubicados al mismo nivel y ampliamente unidos entre sí en sus bases; lado ventral sin setas. Palpos delgados y alargados a moderadamente robustos, aproximadamente dos o más veces tan largos como los labiales; palpómero 2 mayor que el 3, sin proyección redondeada en la mitad basal, el 4 aproximadamente dos veces tan largo como el 3. **Labio** ancho (figura 91d), poco más estrecho en el tercio apical que en la base; borde anterior con muesca central variable en profundidad, que define dos lóbulos laterales de formas diversas; superficie frecuentemente con pilosidad densa en la región anterior en los machos, menos densa a rala en las hembras; palpómeros subiguales en longitud.

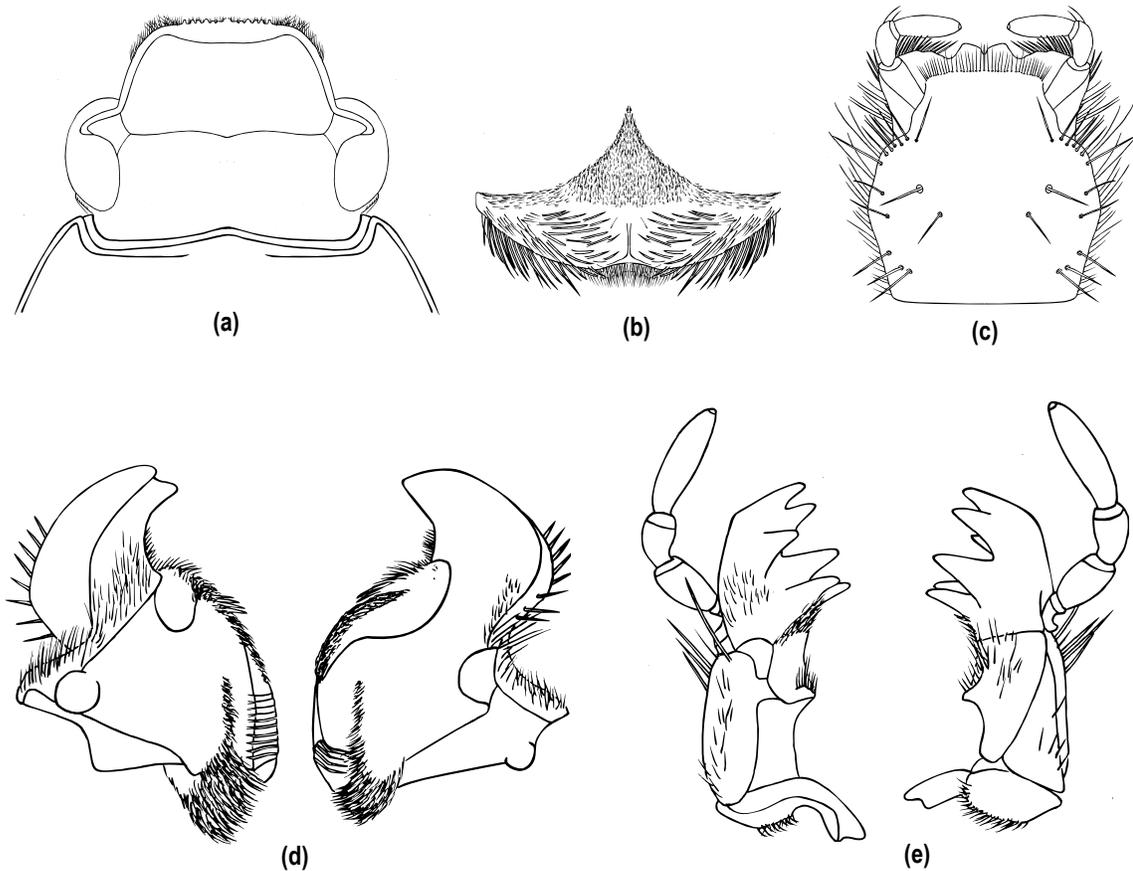


Figura 91a-e. *D. mendax* Joly & Escalona, 2010 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro-epifaringe, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Protórax transversal, 1,4-1,7 veces tan ancho como largo. **Pronoto** marginado en los bordes anterior y laterales (figura 92a); borde anterior ribeteado por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; borde basal no marginado, subtruncado en el centro delante del escutelo, más proyectado hacia atrás en el centro que en los lados; ángulos anteriores agudos, los basales redondeados. **Escutelo** triangular, ligeramente transversal.

Élitros alrededor de 1,2 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, conjuntamente redondeados o truncados en el ápice; bordes laterales y epipleuras simples; puntuación fina,

anillada, circular o en forma de herradura. Interestrías evidentes, planas, ligera o fuertemente convexas [*D. plicatus* (Burmeister, 1847)].

Prepigidio no prolongado hacia atrás, cubierto por pilosidad amarilla, corta. **Pigidio** 1,5-2,8 veces tan ancho como su largo; convexo a plano (figura 92b); superficie punteada o rugosa; borde apical marginado por un surco.

Protibias tridentadas en el borde externo (figura 92c), la distancia entre los dientes variable. **Protarsos** engrosados a muy poco engrosados (figura 92d); tarsómeros 2-4 transversos; uñas desiguales, la mayor encorvada, poco o ampliamente hendida en el ápice, cara anterior lisa, la posterior con estrías. **Meso y metatibias** un poco aplanadas (figura 92e y 92f), con 2-3 carenas diagonales en el borde externo, la basal menos marcada; región apical no o apenas ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, setífero. **Metatarsos** pueden llegar a ser tan largos como las correspondientes tibias.

Prosterno prominente y ampliamente convexo transversalmente en el centro, delante de las coxas. **Proyección prosternal** alta, su ápice dividido o finamente marginado en su borde posterior. Proceso mesoventral liso y brillante, muy estrecho, triangular, muy alargado, prolongado hasta detrás de la mitad de las coxas, las cuales son contiguas o casi contiguas en su mitad posterior.

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Ventritos 1-5 con puntuación anillada o en forma de herradura; generalmente con una hilera preapical transversal de cerdas finas a cada lado.

Parámetros ligeramente asimétricos, anchos; ápice de ligero a fuertemente ensanchado, por lo general truncado, y proyectado hacia afuera.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Labio con pilosidad menos densa a rala. Élitros con los bordes laterales a veces engrosados o ensanchados, excepcionalmente

simples. Epipleura generalmente ensanchada cerca de la mitad. Pigidio generalmente más largo. Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

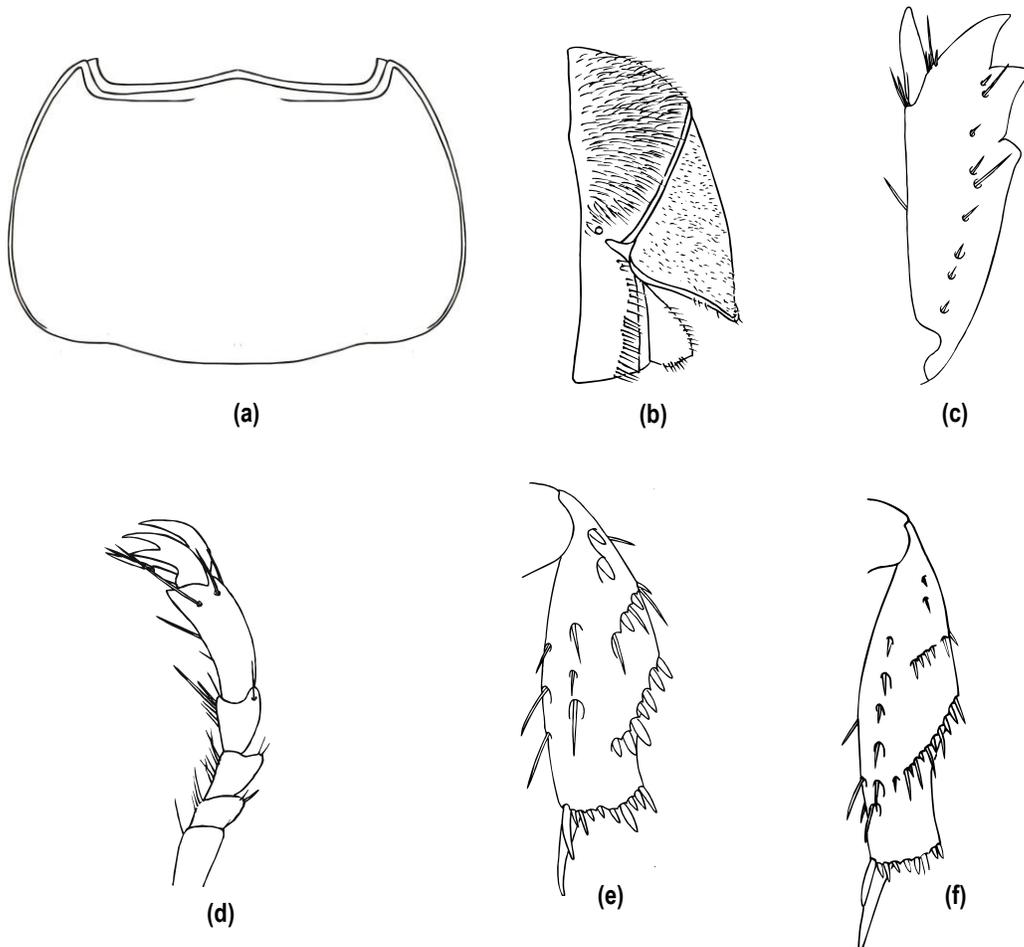


Figura 92a-f. *D. mendax* Joly & Escalona, 2010 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Pronoto, (b) Pigidio vista lateral, (c) Protibia derecha, (d) Protarso derecho, (e) Mesotibia izquierda, (f) Metatibia izquierda.

Observaciones: El género *Dyscinetus* está definitivamente relacionado con *Chalepides*, con quien comparte, no solamente el aspecto general, sino muchas otras características, tales como la estructura de las piezas bucales, forma del clipeo, las patas, etc. (Joly & Escalona, 2002). Sin embargo el pigidio en las especies de *Chalepides* nunca alcanza el desarrollo que alcanza en las especies de *Dyscinetus*. Además, en todas las especies de *Dyscinetus*, la uña mayor de los protarsos de los machos es bífida, mientras que en *Chalepides* es entera,

aunque hemos encontrado algunos ejemplares de *C. alliaceus* (Burmesiter, 1847) con la uña mayor de sólo uno de los protarsos bífida (Joly & Escalona, 2002).

Especie tipo: *Dyscinetus dubius* (Olivier, 1789).

Número de especies: 17 especies.

Distribución: Desde el Centro de los Estados Unidos hasta Argentina.

Biología: La descripción de los estados inmaduros se han realizado para algunas especies tales como *Dyscinetus rugifrons* (Burmeister, 1847) y *Dyscinetus dubius* (Olivier, 1789), (Vincini *et al.* 2000, Neita-Moreno & Yepes 2011), mostrando un ciclo de vida anual. Las pupas pueden encontrarse a una profundidad de 25-38 cm, de la superficie del suelo, durante los meses de noviembre y finales de enero. Al igual que en otros géneros de la tribu Cyclocephalini, las pupas quedan retenidas en las exuvias larvales (Neita-Moreno & Yepes 2011).

Ecología: Se ha encontrado asociado a daños en los cultivos, presentándose como plaga ocasional de importancia económica en cultivos de arroz de secano, sorgo y maíz (Aponete *et al.* 1987, González-Santacruz *et al.*, 2005, Pardo-Locarno *et al.*, 2012). Del mismo modo, Vitorino *et al.* (2008), reportaron daños en plantaciones de Palma Real Australiana. Las larvas destruyen el sistema radicular y tallos tiernos en los cultivos, alimentándose además de detritos en el suelo. Las colectas de los adultos se han realizado en trampas de luz, entre las 7:00 pm a 6:00 am, a altitudes que oscilan desde el nivel del mar hasta 1700 m (Ratcliffe, 2003, Neita-Moreno & Yepes, 2011).

Chalepides Casey, 1915
(Figuras 93a-d, Figuras 94a-f)

Chalepides Casey, 1915: 176 (como subgénero de *Parachalepus*). Prell, 1936a: 151.

Parachalepus Casey, 1915: 175 (preocupado por *Parachalepus* Baly, 1885, Coleoptera, Chrysomelidae, Hispinae). Prell, 1936a: 151. Arrow, 1937: 36.

Chalepus MacLeay 1819: 149 (parte)

Dyscinetus Harold 1869: 123 (parte)

Diagnosis

Protarsos del macho engrosados. **Uñas anteriores** simples. **Prepigidio** muy desarrollado, prolongado hacia atrás, fusionado o inmóvilmente unido al pigidio, cubierto usualmente con pilosidad densa, muy larga, amarilla o amarillenta (figura 94a). **Pigidio** muy reducido por el desarrollo posterior del prepigidio, a menudo se manifiesta como si fuera sólo el margen engrosado del prepigidio.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (10,4-28,5 mm); convexo, subparalelo u ovalado, estrechado hacia adelante y hacia atrás, glabro, puntuación dorsal fina y generalmente llana. **Color** general castaño amarillento hasta castaño rojizo oscuro casi negro, con reflejos verdosos en algunas especies, especialmente en la superficie dorsal.

Cabeza aplanada a ligeramente cóncava en la frente y en los dos tercios basales del clipeo.

Clipeo trapezoidal (figura 93a), corto, 2,0-2,5 veces tan ancho en la base como largo; reborde marginal generalmente amplio y romo, siendo en algunas especies estrecho y agudo; bordes laterales generalmente débilmente arqueados y fuertemente convergentes hacia adelante; borde anterior desde recto hasta ligeramente escotado, y en algunas especies puede llegar a ser convexo; ángulos anteriores ampliamente redondeados y deprimidos con respecto al centro del clipeo. **Sutura frontoclipeal** fina, débilmente marcada en la mitad. **Frente** más de

tres veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Antena** de 10 segmentos, el mazo corto, tan largo o ligeramente más largo que los antenómeros 2-7 y que el escapo. **Labro** corto; borde lateral y anterior sin ángulo aparente en su conjunción; borde anterior en el centro recto a ligeramente convexo; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad; parte media con cresta longitudinal que se extiende hacia poco antes del borde anterior (figura 93b). **Mandíbula** casi completamente ocultas bajo el clípeo, moderadamente anchas (figura 93d); borde externo ligera a fuertemente arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal, el ápice arqueado hacia arriba y generalmente proyectado ligeramente hacia afuera; cara externa con una hilera rala de cerdas fuertes en la mitad apical cerca del borde dorsal; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y más abundantes cerca del cóndilo; lado ventral separado del lateral por un filo agudo que se une posteriormente con una pestaña diagonal, la cual se inicia en el borde interno delante de la prosteca y se dirige hacia el cóndilo; toda el área delante de la pestaña, a excepción del ápice, cubierta de puntos pilíferos. Prosteca desarrollada, cubierta de sedas finas, especialmente del lado ventral y con cerdas más o menos fuertes dirigidas hacia atrás a lo largo del centro. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente e irregularmente denticulada en su borde posterior. **Maxilas:** Galea robusta con tres dientes internos dorsales y 3 ventrales (figura 93e), el diente dorsal intermedio más próximo al anterior que al posterior. Palpos maxilares delgados y alargados a moderadamente robustos, aproximadamente dos o más veces tan largos como los labiales; palpómero 2 mayor que el 3, sin proyección redondeada en la mitad basal, el 4 aproximadamente dos veces tan largo como el 3. **Labio** ancho (figura 93c), ápice algo más estrecho que la base; borde anterior con escotadura central variable en profundidad, que definen bordes laterales de formas diversas; superficie generalmente con pilosidad densa en la parte anterior en los machos, menos densa a rala en las hembras.

Protórax transverso, aproximadamente 1,5 veces tan ancho como largo. **Pronoto** marginado en los bordes anterior y laterales; borde anterior ribeteado por una membrana esclerotizada, proyectada o no hacia delante en el centro; borde basal no marginado, subtruncado en el centro delante del escutelo, más proyectado hacia atrás en el centro que en los lados; ángulos anteriores agudos, los basales redondeados. **Escutelo** triangular, ligeramente transversal.

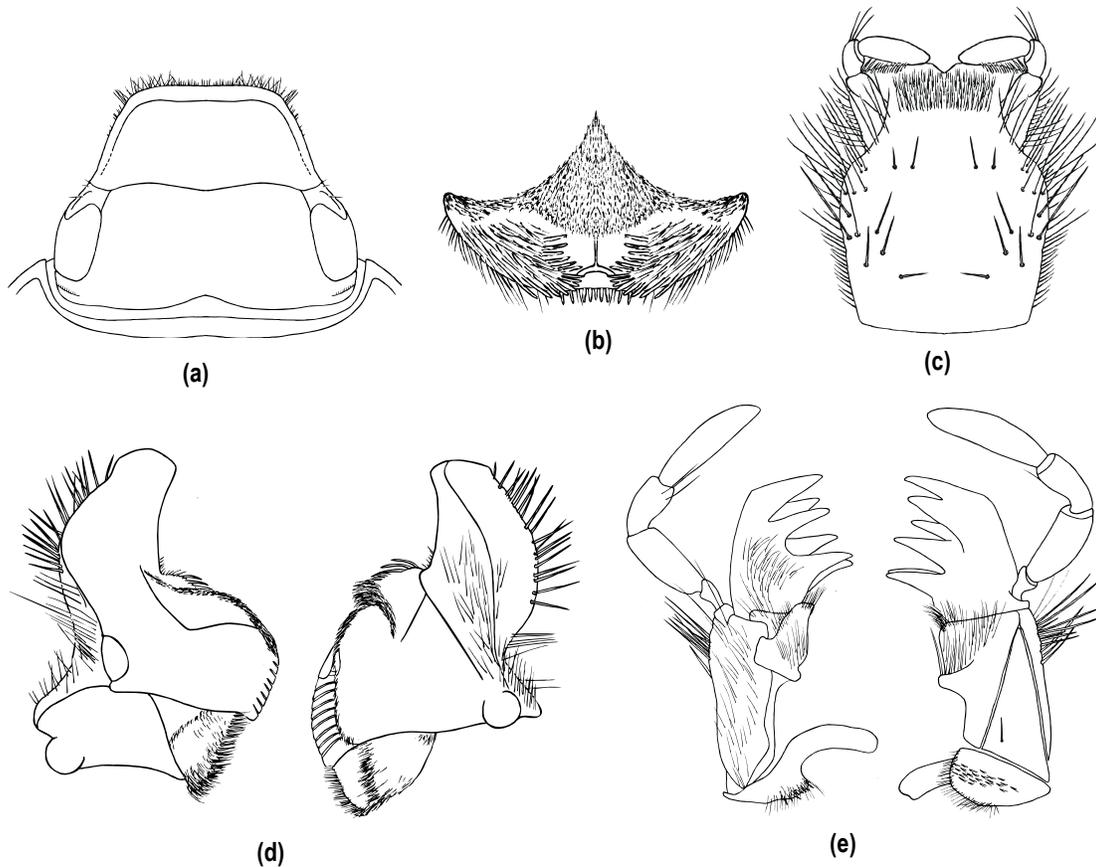


Figura 93a-e. *Chalepides barbatus argentinus* (Fabricius, 1781) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Labro-epifaringe, **(c)** Labio vista ventral, **(d)** Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente. **93e.** *Chalepides comes* Prell, 1936 (♂), Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Élitros alrededor de 1,3 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, conjuntamente redondeados; puntuación muy fina, a menudo casi ausente; raramente algo más fuerte. En las hembras los bordes laterales a veces engrosados o ensanchados, sólo excepcionalmente simples.

Prepigidio muy desarrollado, prolongado hacia atrás, fusionado o inmóvilmente unido al pigidio, cubierto usualmente con pilosidad densa, muy larga, amarilla o amarillenta (figura 94a). **Pigidio** muy reducido por el desarrollo posterior del prepigidio, a menudo se manifiesta como si fuera sólo el margen engrosado del prepigidio.

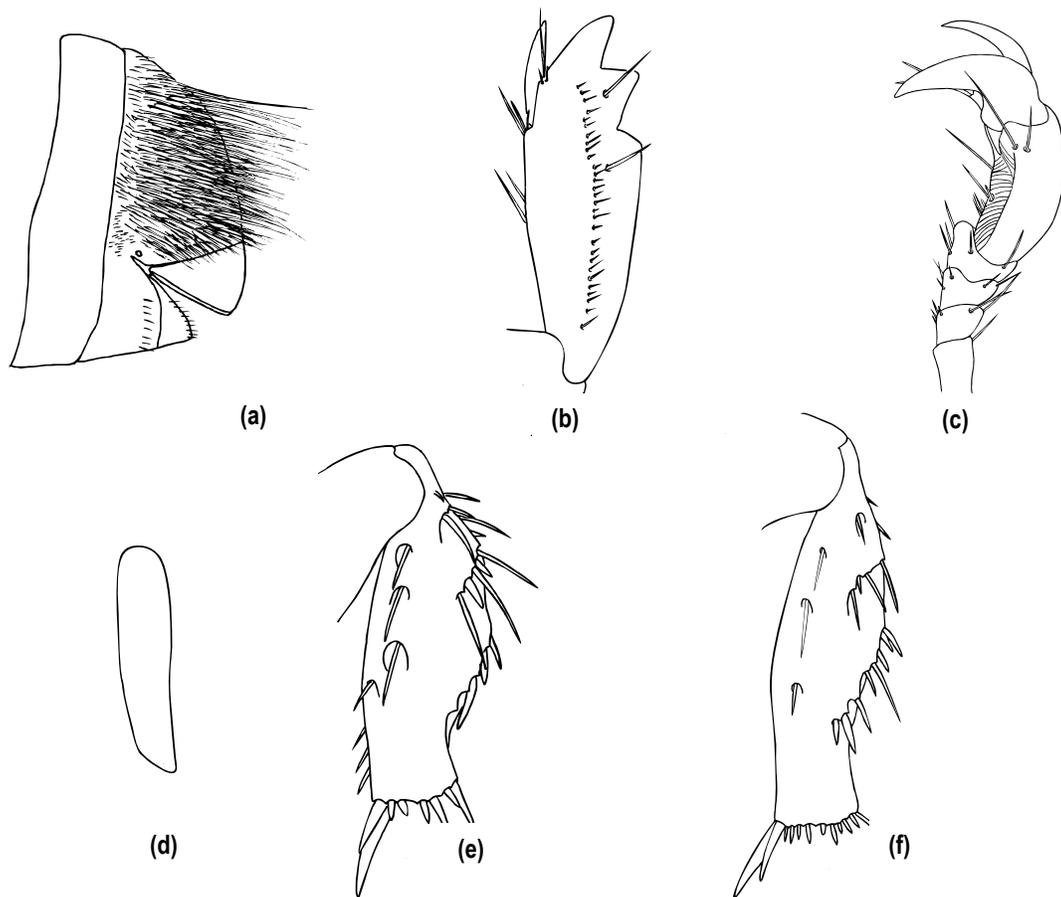


Figura 94a-f. *Chalepides barbatus argentinus* (Fabricius, 1781) (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pigidio vista lateral, **(b)** Protibia derecha, **(c)** Protarso derecho, **(d)** Uña mayor derecha, **(e)** Mesotibia izquierda, **(f)** Metatibia izquierda.

Protibias tridentadas en el borde externo (figura 94b), la distancia entre los dientes variable. **Protarsos** engrosados (figura 94c), tarsómeros 2-4 transversos; uñas de diferente forma y tamaño, la mayor muy encorvada, no hendida en el ápice (figura 94d), cara anterior lisa, la posterior con estrías finas. **Meso y metatibias** un poco aplanadas, con 3 carenas diagonales en el borde externo, la basal menos marcada; región apical no o apenas ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, setífero (figura 94e y 94f). **Mesotarsos** y metatarsos más cortos que las tibias correspondientes.

Prosterno prominente y ampliamente convexo transversalmente en el centro, delante de las coxas. **Proyección prosternal** alta, su ápice dividido. **Proceso mesoventral** liso y brillante, muy estrecho, estrecho, prolongado hasta detrás de la mitad de las coxas, las cuales son contiguas en su mitad posterior. Abdomen usualmente plano en vista lateral. Ventritos 1-5 generalmente con puntuación anillada, y con una hilera preapical transversal de puntos pilíferos.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Labio con el área pilosa anterior mucho más reducida. Élitros con los bordes laterales a veces engrosados o ensanchados, excepcionalmente simples. Epipleura generalmente ensanchada. Pigidio usualmente más largo. Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

Especie tipo: *Scarabaeus barbatus* Fabricius, 1781, por designación original.

Número de especies: 14 especies.

Distribución: Suramérica y Las Antillas.

Biología: la biología del género no se conoce. La descripción de los estados inmaduros no se ha realizado para ninguna de las especies.

Ecología: La emergencia de los adultos se presenta con las primeras lluvias de abril (época de cuaresma), cuando miles de ejemplares son atraídos a las luces artificiales (González-Santacruz, 2004, Pardo-Locarno *et al.*, 2007). Bernardi *et al.* (2010), encontraron a *Chalepides barbatus* asociados a las plantaciones de Eucalipto en Brasil. Este género también se ha encontrado asociado a las plantas con flores (Moore & Jameson, 2013), y a las malezas acuáticas tales como *Eichhornia crassipes*, por lo tanto es considerado como agente de control biológico potencial debido a los daños que causan (Mariaca, 1984, Center *et al.*, 2002). Sin embargo, poco se conoce sobre su biología, requiriendo de estudios que indiquen su

especificidad. El rango de distribución altitudinal abarca desde los 40m a 1500 m (Joly & Escalona, 2002).

Aspidolea Bates, 1888

(Figura 95a-e, Figura 96a-e)

Aspidolea Bates, 1888:296.

Paraspidolea Hohné, 1922:90 (sinónimo).

Diagnosis

Clípeo con los bordes laterales divergentes hacia adelante. **Galea** aplanada dorsoventralmente, sin dientes, superficie del lado ventral y dorsal con numerosas setas largas. **Labio** ancho, con el ápice más ancho que la base, y con una muesca central amplia y profunda. **Uña** del protarso del macho hendida.

Descripción

Adulto

Longitud: talla pequeña a mediana (9-28mm). **Cuerpo** convexo, superficie dorsal glabra, la ventral generalmente con pelos abundantes y largos, puntuación dorsal variable en tamaño, y densidad. **Color** general castaño amarillento hasta castaño rojizo oscuro casi negro en cabeza, pronoto, escutelo, pigidio, parte ventral y patas; pronoto y élitro frecuentemente con máculas oscuras que varían en tamaño, forma y posición.

Macho

Cabeza convexa. **Clípeo** subcuadrado; alrededor de 2 veces tan ancho en la base como largo, rara vez menos; reborde marginal generalmente estrecho y agudo, excepcionalmente ancho y romo, ligeramente más elevado en el ápice que en los márgenes laterales; bordes laterales de rectos a ligeramente arqueados, paralelos, divergentes desde la base; borde anterior ampliamente redondeado, algunas veces casi recto; ángulos anteriores redondeados; superficie del clípeo de escasa a densamente punteada, puntuaciones de diminutas a grandes, algunas veces combinada con rugosidad. **Sutura frontoclipeal** fina, completa, recta,

algunas veces débilmente proyectada hacia la frente en el centro. **Frente** generalmente 2-3 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo, en algunas especies puede ser superior. **Antena** de 10 segmentos, el mazo corto, tan largo o ligeramente más largo que los antenómeros 2-7. **Labro** corto; borde anterior en el centro recto a ligeramente convexo; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad; parte central lisa. **Mandíbulas** generalmente estrechas, ocultas bajo el clípeo, borde externo de recto a ligeramente arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal, por lo general el ápice no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera de cerdas fuertes, más abundantes hacia el área apical; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y al cóndilo; lado ventral de plano a ligeramente convexo, separado del lateral por un filo agudo que se dirige hacia el cóndilo; pestaña diagonal se inicia en el borde interno, delante de la prosteca y finaliza cerca del cóndilo. Prosteca desarrollada, cubierta de cerdas largas y finas, a lo largo del centro, cerdas cortas y abundantes en la parte basal. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente. **Maxilas:** Galea aplanada dorsoventralmente, en forma de placa; sin dientes, cuando presentes cortos y puntiagudos; área apical del lado dorsal y ventral con setas largas y densas. Palpos delgados, dos veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos, estrechado en el ápice y con una placa membranosa pequeña. **Labio** ancho, ápice más ancho que la base; borde anterior con muesca central amplia y profunda, que define dos lóbulos laterales, los cuales pueden ser redondeados o truncados; en algunas especies la muesca central puede sobrepasar el sitio de inserción de los palpos labiales; bordes laterales ligero a fuertemente arqueados; superficie frecuentemente con pilosidad densa en la región anterior; setas fuertes y largas hacia los bordes laterales. Palpos de tres segmentos, subiguales en longitud o palpómero 3 ligeramente más corto que el segundo; palpómero 2 con pelos, variables en tamaño y cantidad.

Protórax transverso, 1,8-2,5 veces tan ancho como largo. **Pronoto** con superficie del disco fina y escasamente punteada, hacia los bordes laterales puntuación más gruesa y densa; borde anterior marginado, ribeteado por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; bordes laterales ligeramente arqueados, evidentemente

convergentes hacia adelante, reborde marginal estrecho y agudo, excepcionalmente grueso y romo; borde basal no marginado o incompletamente marginado en el centro; ángulos basales de moderado a ampliamente redondeado. **Escutelo** triangular, puntuación fina y dispersa.

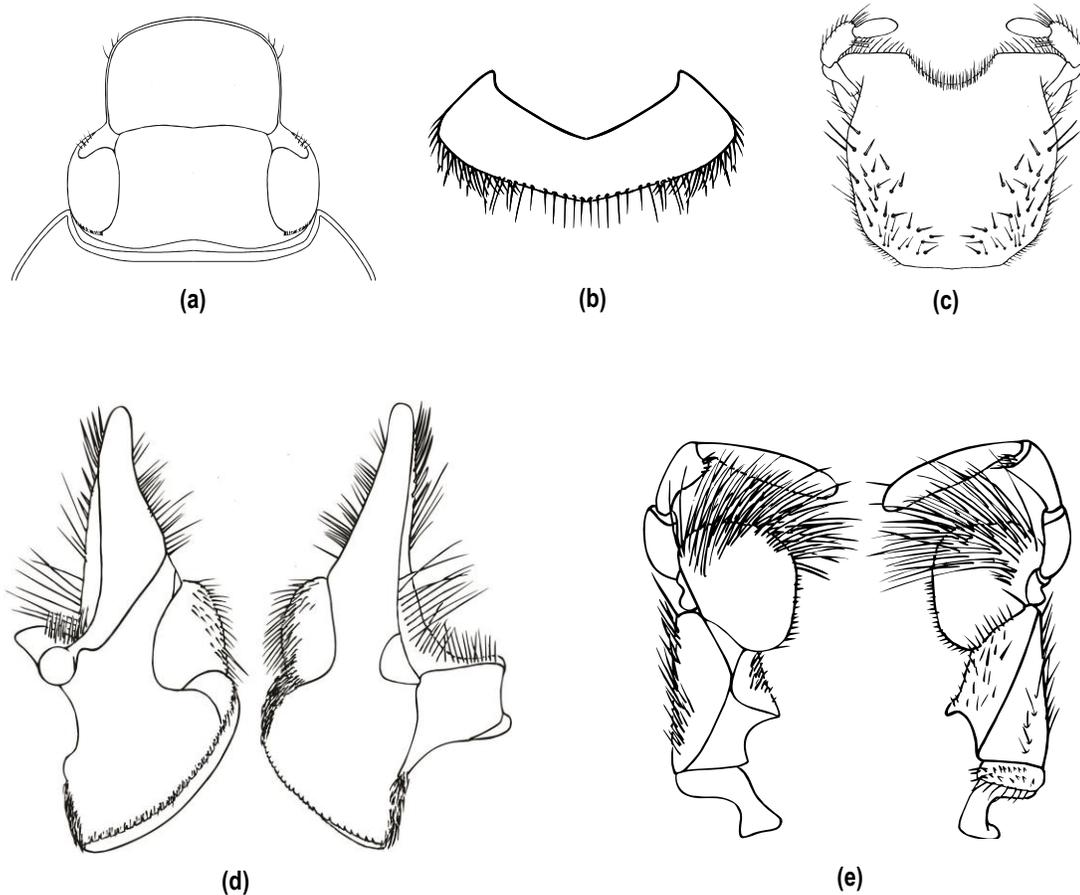


Figura 95a-e. *Aspidolea singularis* Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Élitros alrededor de 1,5-2 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, generalmente ensanchado en la mitad; bordes laterales y epipleuras simples; dobles hileras generalmente evidentes, puntuación de fina a gruesa. Interestrías escasamente punteadas, en algunas ocasiones chagrinada.

Prepigidio normal, no prolongado hacia atrás, cubierto usualmente por pilosidad corta (figura 96a). **Pigidio** alrededor de 2-2,5 veces tan ancho como su largo; débil a fuertemente convexo, especialmente en el tercio apical; superficie, punteada, chagrinada o rugosa; por lo general con puntos pilíferos; setas de tamaño y coloración variable; reborde marginal usualmente presente.

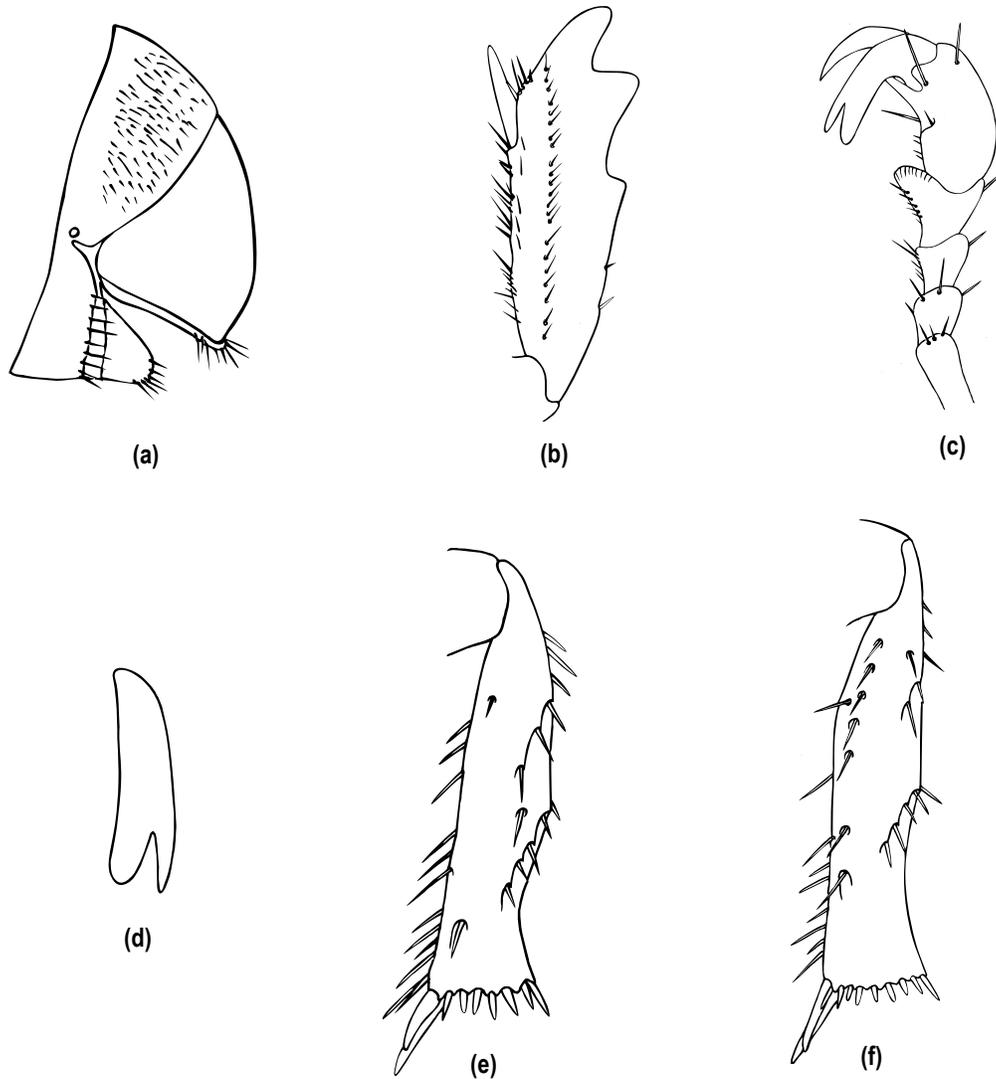


Figura 96a-f. *Aspidolea singularis* Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pigidio vista lateral, **(b)** Protibia derecha, **(c)** Protarso derecho, **(d)** Uña mayor derecha, **(e)** Mesotibia izquierda, **(f)** Metatibia izquierda.

Protibias tridentadas en el borde externo (figura 96b), excepcionalmente con el diente basal imperceptible, la distancia entre los dientes variable. **Protarsos** fuertemente engrosados (figura 96c); frecuentemente tarsómeros 2-4 transversos; uñas de diferente tamaño, la mayor encorvada, estrecha o ampliamente hendida en el ápice (figura 96d). **Meso y metatibias** delgadas (figura 96e y f), con 2 carenas diagonales en el borde externo; región apical ligeramente ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, setífero. **Meso y metatarsos** más largos que las tibias correspondientes.

Proyección prosternal alta, ápice dividido, margen posterior moderadamente ancho. **Proceso mesoventral** amplio; mesocoxas estrechamente separadas.

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Superficie de los ventritos 1-5 punteada.

Parámetros algunas veces asimétricos, de delgados a anchos; ápice truncado, estrecho o ampliamente redondeado, ligeramente ensanchado, frecuentemente no proyectado hacia afuera; ocasionalmente con setas cortas.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Frente generalmente más amplia. Pronoto más ancho. Élitros con los bordes laterales a veces engrosados o ensanchados en la mitad, excepcionalmente con abultamiento lateral. Pigidio generalmente más corto, débilmente convexo a plano. Protarsómeros filiformes, uñas iguales. Metatarsómeros ligeramente más largos.

Distribución: Desde México hasta Argentina.

Especie tipo: *Aspidolea singularis* Bates, 1888.

Número de especies: 24 especies

Biología: El estado inmaduro de *Aspidolea singularis* fue descrito por Neita-Moreno *et al.* (2007), estableciendo para esta especie un ciclo de vida anual. El primer estadio larval fue colectado en el mes de julio, y las pupas entre los meses de enero y febrero.

Ecología: El género *Aspidolea* se ha encontrado asociado a daños en cultivos de pastos, cebolla y yuca (Belloti *et al.*, 2002, Villegas *et al.*, 2008, Pardo-Locarno, 2013). Las larvas son saprófagas, por lo que pueden ser abundantes en suelos con alto contenido de materia orgánica en descomposición (Neita-Moreno *et al.*, 2007). Los adultos son de hábitos nocturnos, atraídos por las fuentes de luz. El rango de distribución altitudinal abarca desde el nivel del mar a 1800 m (Ratcliffe, 2003, Pardo-Locarno *et al.*, 2003). Los adultos además han sido reportados como visitantes de las plantas con flores (Moore & Jameson, 2013).

Ancognatha Erichson, 1847

(Figura 97a-e, Figura 98a-f)

Ancognatha Erichson, 1847:97

Cyclocephala acutae Burmeister, 1847:39

Barotheus Bates, 1891: 30 (sinónimo)

Subgénero *Pseudoancognatha* Otoyá, 1945:275 (sinónimo)

Diagnosis

Clípeo obtusamente acuminado, parabólico. **Sutura frontoclipeal** con frecuencia estrecha o ampliamente borrada en el centro. Borde anterior del **labio** con muesca central amplia y profunda, superficie con surco en el tercio apical. **Pronoto** con borde basal no marginado o incompletamente marginado en el centro.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (15-30 mm). **Cuerpo** ovalado, convexo; superficie dorsal glabra, la ventral generalmente con pelos abundantes y largos, superficie de frente y clípeo de lisa a

transversalmente rugosa, algunas veces puntuaciones combinadas con rugosidad; puntuaciones variables en forma, tamaño, profundidad y densidad. **Color** general amarillo rojizo hasta castaño rojizo, casi negro, en cabeza, pronoto, escutelo, bases y ápices de la tibia, además de los tarsos, brillante; pronoto y élitro frecuentemente con máculas generalmente negras que varían en tamaño, forma y posición.

Macho

Cabeza regularmente triangular, convexa, algunas veces aplanada o ligeramente deprimida en la frente. **Clípeo** obtusamente acuminado, parabólico o casi redondeado (figura 97a), alrededor de 2 veces tan ancho en la base como largo; bordes laterales de paralelos a fuertemente arqueados; reborde marginal frecuentemente estrecho y agudo, pero en algunas especies puede ser amplio y romo, significativamente más elevado en el ápice que en los márgenes laterales; superficie frecuentemente muy finamente rugosa, puntuación fina y dispersa en el centro, hacia los lados más densa. **Sutura frontoclipeal** con frecuencia estrecha o ampliamente borrada en el centro, en algunas especies formando una carena, la cual es visible sólo a los lados. **Frente** 2-3 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo; superficie generalmente con puntuación más fina y dispersa que la del clípeo. **Antena** de 10 segmentos, mazo casi del mismo tamaño o ligeramente más largo que los antenómeros 2-7, sólo en algunas especies evidentemente más largo. **Labro** corto (figura 97b); borde lateral y anterior sin ángulo aparente en su conjunción; borde anterior en el centro ligeramente escotado; lado ventral cubierto de pilosidad. **Mandíbulas** ocultas o con el ápice expuesto más allá del borde anterior del clípeo; delgadas, algunas veces con el ápice puntiagudo (figura 97d); borde externo ligero a fuertemente arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal, el ápice frecuentemente arqueado hacia arriba, no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera de cerdas, variables en tamaño y posición; cerdas finas en la región cercana al acetábulo; lado ventral plano a ligeramente convexo, con una pestaña diagonal, la cual se inicia en el borde interno, delante de la prosteca y se dirige hacia el cóndilo; con frecuencia el área delante de la pestaña, a excepción del ápice, cubierta de setas finas y cortas. Prosteca desarrollada, cubierta de sedas finas y cortas. Mola moderadamente desarrollada, estriada dorso-ventralmente. **Maxilas:** Galea con o sin dientes (figura 97e),

cuando presentes puntiagudos; lado ventral con setas. Palpos de delgados a moderadamente robustos, casi de dos veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos, estrechado en el ápice y con una placa membranosa pequeña. **Labio** ancho, ápice tan ancho o más angosto que la base; borde anterior con muesca central amplia y profunda (figura 97c), que define dos lóbulos laterales, los cuales pueden ser redondeados, truncados o agudos; en algunas especies la muesca central puede sobrepasar el sitio de inserción de los palpos labiales; bordes laterales en los dos tercios basales ligero a fuertemente arqueados; superficie frecuentemente con pilosidad densa en la región anterior; setas fuertes y largas en el área central y lateral. Palpos de tres segmentos, palpómero 3 evidentemente más largo; palpómero 2 con pelos largos, variables en cantidad.

Protórax transverso, 2-2,5 veces tan ancho como largo. **Pronoto** con superficie de lisa hasta fina y escasamente punteada; borde anterior marginado (figura 98a), ribeteado por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; bordes laterales fuertemente arqueados, por lo general fuertemente convergentes hacia adelante, reborde marginal estrecho; borde basal no marginado o incompletamente marginado en el centro; ángulos basales estrechamente redondeados, generalmente proyectados. **Escutelo** triangular; superficie de lisa a fina y escasamente punteada.

Élitros alrededor de 1,5-2 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, el cual está cercano al ápice; bordes laterales y epipleuras simples; dobles hileras esporádicamente evidentes, con puntuación fina. Interestrías escasamente punteadas, en algunas ocasiones con rugosidad fina.

Prepigidio normal, no prolongado hacia atrás, cubierto usualmente por pilosidad, la cual varía en tamaño. **Pigidio** alrededor de 2-3 veces tan ancho como su largo (figura 98b); débil a fuertemente convexo; superficie brillante, punteada, chagrinada o rugosa; por lo general con puntos pilíferos; setas de tamaño variable.

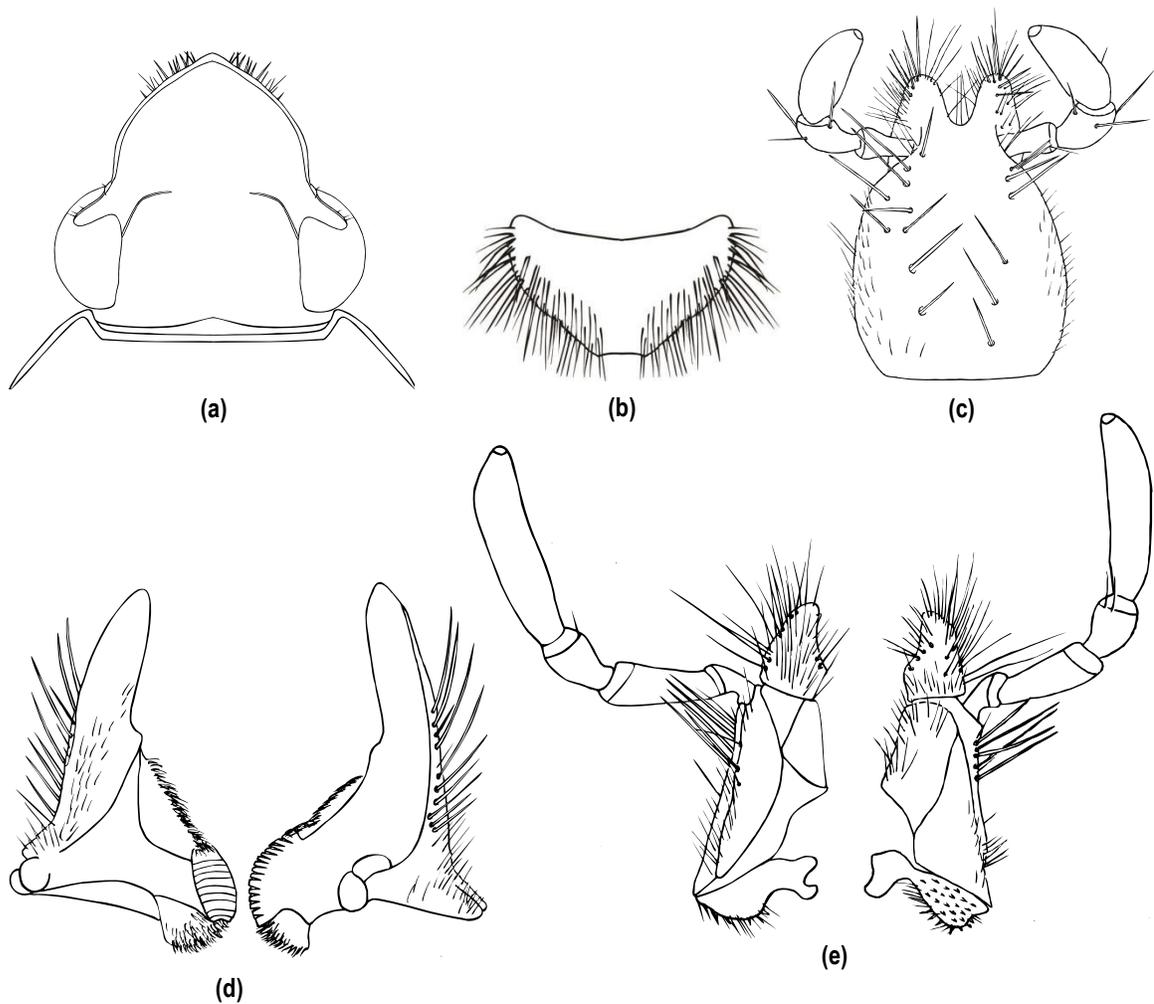


Figura 97a-e. *Ancognatha scarabaeoides* Erichson, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Labro, **(c)** Labio vista ventral, **(d)** Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, **(e)** Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Proyección prosternal alta, ápice dividido, margen posterior moderadamente ancho.

Proceso mesoventral estrecho; mesocoxas mas o menos contiguas.

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Superficie de los ventritos 1-5 punteada.

Parámetros simétricos, anchos; ápice ampliamente redondeado, ligeramente ensanchado, no proyectado hacia afuera.

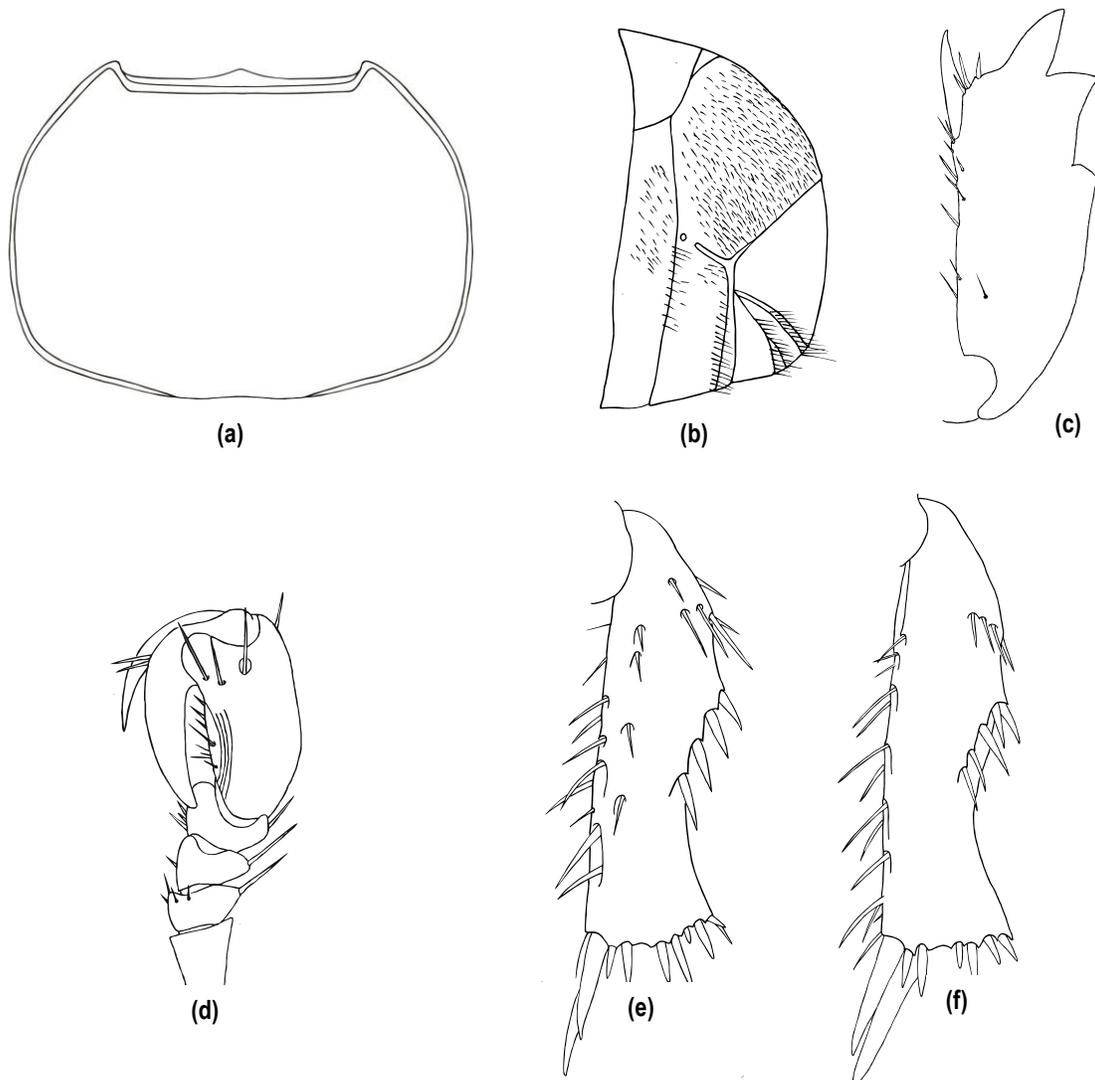


Figura 98a-f. *Ancognatha scarabaeoides* Erichson, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pronoto, **(b)** Pigidio vista lateral, **(c)** Protibia derecha, **(d)** Protarso derecho, **(e)** Mesotibia izquierda, **(f)** Metatibia izquierda.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Frente por lo general más ancha. Labio con escotadura del borde anterior algo más profunda. Élitros con los bordes laterales a veces engrosados o ensanchados, con abultamiento lateral. Pigidio generalmente más aplanado y estrechado hacia el ápice. Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

Especie tipo: *Ancognatha scarabaeoides* Erichson, 1847.

Número de especies: 20 especies.

Distribución: Desde el Sur de los Estados Unidos hasta Argentina.

Biología: Se han descrito los estados inmaduros para algunas especies tales como *Ancognatha manca* (LeConte, 1866), *Ancognatha sellata* Arrow, 1911 y *Ancognatha ustulata* (Burmeister, 1847), (Ritcher, 1966; Ramírez *et al.*, 2004; Neita-Moreno & Morón, 2008), las cuales tienen un ciclo de vida anual. Las larvas pupan a una profundidad de 35-55 cm, de la superficie del suelo, y al igual que en otros géneros de la tribu Cyclocephalini, las pupas quedan retenidas en la última exuvia larval (Neita-Moreno & Morón, 2008).

Ecología: El género *Ancognatha* ha sido considerado de importancia agrícola, debido a que las larvas rizófagas causan daños en cultivos de frijol, maíz, pastos, cebolla, espárragos, zanahoria, papa, entre otros (Londoño, 1998, Restrepo & López, 2000, Pardo-Locarno *et al.*, 2003). Las larvas además de consumir material vivo como raíces, pueden alimentarse de materia orgánica en descomposición, siendo abundantes en suelos con alto contenido de la misma, constituyendo este su alimento principal. Por otro lado, Moore & Jameson (2013), determinaron que *Ancognatha* es uno de los géneros de Cyclocephalini, en el cual no se ha reportado asociado a plantas con flores. Los adultos son de hábitos nocturnos, atraídos por las fuentes de luz, y vuelan entre las 6:30 pm y 6:00 am (Ramírez *et al.* 2004; Neita-Moreno & Morón, 2008). El rango de distribución altitudinal abarca desde 100 a 3500 m (Ratcliffe, 2003; Neita-Moreno & Morón, 2008).

Surutú Martínez, 1955
(Figura 99a-e, Figura 100a-e)

Surutú Martínez 1955: 242

Diagnosis

Cuerpo ovalado, deprimido, de talla grande. **Sutura frontoclipeal** fina, incompleta, borrada en el centro. **Frente** 2-4 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Labro** con el borde anterior en el centro con proceso dentiforme incurvado ventralmente. **Pronoto** con borde anterior y posterior incompletamente marginado en la mitad.

Descripción

Adulto

Longitud: talla grande (26-31mm). **Cuerpo** ovalado, deprimido; frente y clipeo de moderado a densamente punteado, puntuaciones variables en tamaño y profundidad. **Color** castaño oscuro, casi negro; ligeramente brillante hasta opaco.

Macho

Cabeza débilmente convexa, ojos esferoidales con canto ocular corto (figura 99a). **Clípeo** de forma variable, semicircular, semiovalado u acuminado; reborde marginal delgado y romo; bordes laterales divergentes a fuertemente convergentes hacia adelante, ligeramente arqueados a fuertemente arqueados; borde anterior convexo; ángulos anteriores de ampliamente redondeado a estrecho. **Sutura frontoclipeal** fina, incompleta, borrada en el centro. **Frente** 2-4 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Antena** de 10 segmentos, el mazo más corto o tan largo como los antenómeros 2-7; antenómeros 6-7 transversos. **Labro** corto; bordes laterales y anteriores sin ángulo aparente en su conjunción; borde anterior en el centro con proceso dentiforme incurvado ventralmente (figura 99b); lado ventral cubierto de pilosidad excepto en los ángulos basales, el diente glabro. **Mandíbulas** ocultas bajo el clipeo, moderadamente anchas (figura 99d); borde externo débilmente arqueado; planas o ligeramente cóncavas del lado dorsal, el ápice ligeramente arqueado

hacia arriba y débilmente proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera de cerdas fuertes en todo el borde dorsal; cerdas finas en la región cercana al acetábulo y más abundantes cerca del cóndilo; lado ventral plano a ligeramente convexo, separado del lateral por un filo agudo que finaliza cerca del cóndilo; pestaña diagonal se inicia en el borde interno, delante de la prosteca y desaparece antes de llegar al cóndilo; toda el área delante de la pestaña, a excepción del ápice, cubierta de puntos pilíferos. Prosteca desarrollada, cubierta de cerdas largas y finas, a lo largo del centro; cerdas cortas y abundantes en la parte basal. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente. **Maxilas:** Galea con 6 dientes (figura 99e), diente apical más largo y agudo que el resto; en algunas especies los dientes basales pueden no estar bien diferenciados. Palpos de delgados a moderadamente robustos, más de dos veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos, estrechado en el ápice y con una placa membranosa pequeña. **Labio** ancho, ápice tan ancho o más angosto que la base; borde anterior amplio y profundamente escotado (figura 99c); bordes laterales en los dos tercios basales ligeramente arqueados a rectos, y el tercio apical escotado; superficie frecuentemente con pilosidad densa en la región anterior; setas fuertes y largas cercanas a los bordes laterales. Palpos de tres segmentos subiguales en longitud; palpómero 2 con pelos largos.

Protórax más ancho que largo. **Pronoto** con superficie fina y escasamente punteada; borde anterior incompletamente marginado en la mitad (figura 100a), con una pequeña membrana esclerotizada, proyectada hacia delante en el centro; borde basal con marginación incompleta en la mitad, redondeada en el centro delante del escutelo, más proyectada hacia atrás en el centro que en los lados; ángulos anteriores agudos, los basales redondeados. **Escutelo** triangular, ligeramente transversal, ápice agudo o bilobulado.

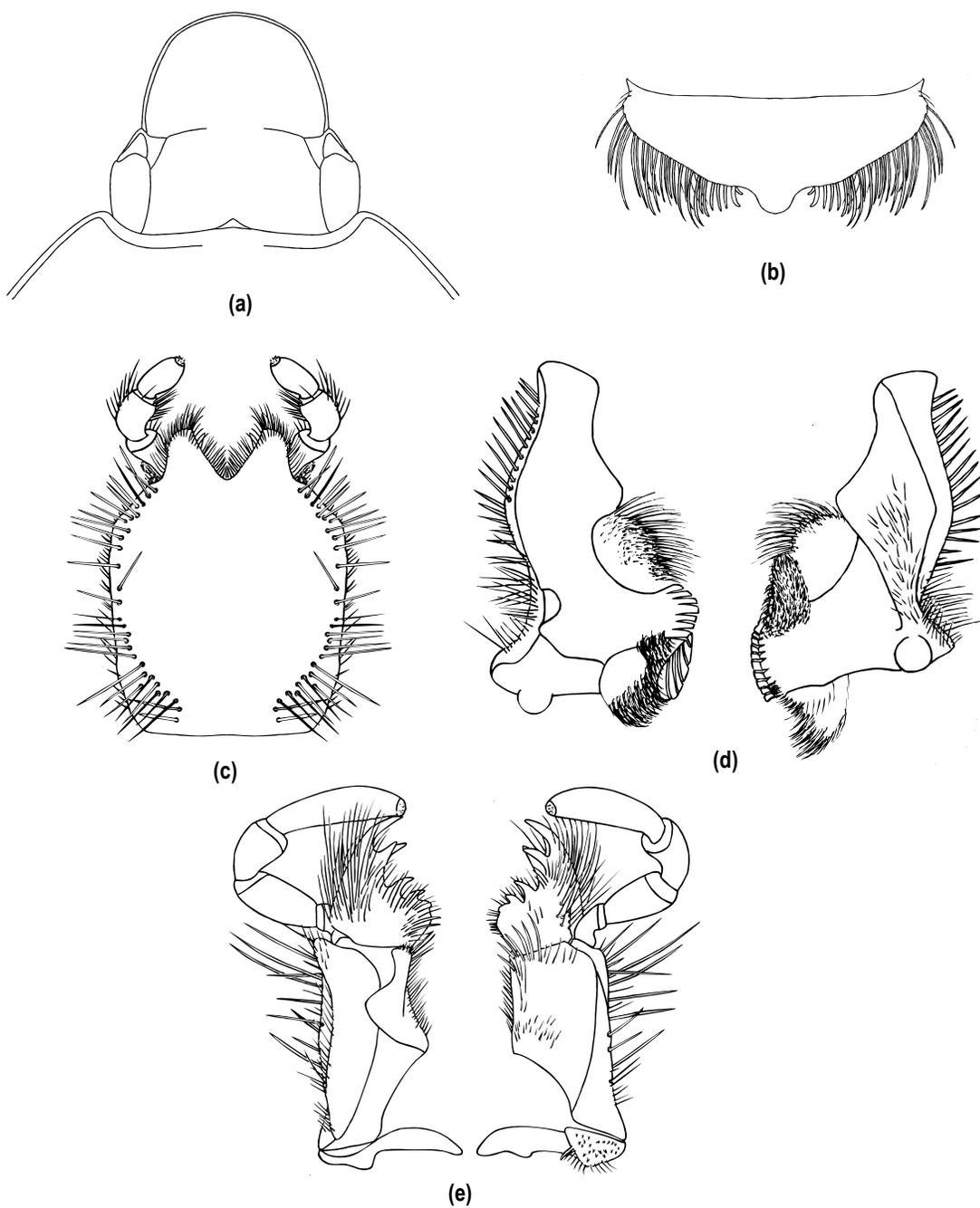


Figura 99a-e. *Surutú hesperius* Ratcliffe, 1981 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Cabeza, (b) Labro, (c) Labio vista ventral, (d) Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, (e) Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Élitros aplanados, alrededor de 1,1 veces tan largo como su ancho máximo, conjuntamente redondeados en el ápice; bordes laterales y epipleuras simples; puntuaciones de las estrias de moderadas a gruesas, moderadamente profundas y separadas 1-2 veces su diámetro. Interestrias con puntuaciones finas poco evidentes.

Prepigidio normal, cubierto con pilosidad corta (figura 100b). **Pigidio** alrededor de 2 veces tan ancho como largo; ligero a fuertemente convexo; superficie ligeramente rugosa, con puntuaciones finas y cubierta con pilosidad moderadamente corta o larga; borde apical no marginado por un surco.

Protibias tridentadas en el borde externo (figura 100c), dientes cortos, el anterior y el intermedio más próximos que el basal. **Protarsos** fuertemente engrosados; (figura 100d), tarsómeros 2-4 transversos; uñas de diferente tamaño, la mayor encorvada, no hendida, pero en algunas especies puede estar débil y estrechamente hendida; oniquio grande y con más de dos cerdas largas y prominentes. **Meso y metatibias** robustas, con 2 carenas diagonales en el borde externo (figura 100e y f); región apical ensanchada; ápice finamente crenulado, con pocas cerdas fuertes. **Metatibia** algo más ancha y larga que la mesotibia. **Meso y metatarsos** iguales o un poco más largos que las tibias correspondientes. **Mesocoxas** más o menos contiguas.

Prosterno prominente, de plano a débilmente convexo con superficie rugosa transversalmente en el centro, delante de las coxas. **Proyección prosternal** alta, su ápice no dividido, ribeteado en su borde posterior por una hilera de cerdas largas. **Proceso mesoventral** con puntuaciones dispersas, oceladas y con setas cortas; estrecho, triangular y corto.

Abdomen ligeramente convexo a plano en vista lateral. Ventritos 2-5 con una hilera de puntuaciones en la parte marginal y central, estando ésta última interrumpida en la zona discal, hacia las regiones laterales se extienden a todo el esternito; bordes laterales densos y

finamente punteados, pero en algunas especies las puntuaciones pueden estar ausentes o muy dispersas; puntuaciones simples u oceladas y pilíferas.

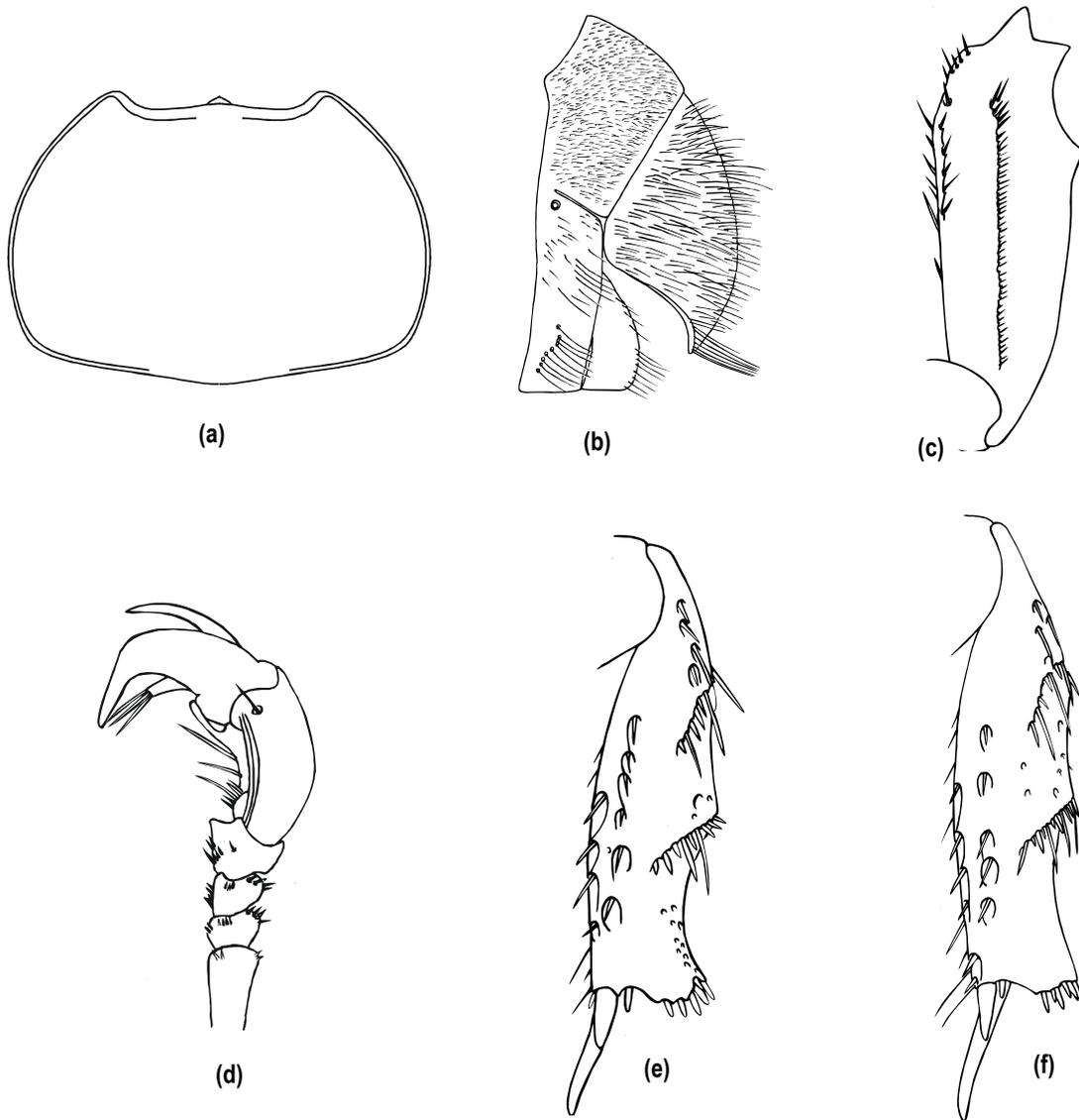


Figura 100a-f. *Surutú hesperius* Ratcliffe, 1981 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Pronoto, **(b)** Pigdio vista lateral, **(c)** Protibia derecha, **(d)** Protarso derecho, **(e)** Mesotibia izquierda, **(f)** Metatibia izquierda.

Parámetros simétricos, ápice redondeado, ligeramente ensanchado y proyectados hacia afuera.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: dientes de las protibias más evidentes y agudos. Élitros con o sin un diente fuerte y agudo en el ángulo posterior. Epipleura extendida en más de la mitad basal. Pigidio con setas, en *Surutú fenni* Ratcliffe, 1981, sin setas; ligeramente convexo a Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

Especie tipo: *Surutú dytiscoides* Martínez, 1955

Número de especies: 5 especies.

Distribución: Bolivia y Brasil.

Biología: la biología del género no se conoce. La descripción de los estados inmaduros no se ha realizado para ninguna de las especies.

Ecología: el género no se ha encontrado asociado a daños en cultivos, ni se ha reportado como visitante de las plantas con flores (Moore & Jameson, 2013). Las colectas de los adultos se han realizado en trampas de luz, y entre 400 a 450 m de altitud.

Acrobolbia Ohaus, 1912
(Figura 101a-d, Figura 102a-c)

Acrobolbia Ohaus, 1912: 316.

Diagnosis

Clípeo con la superficie distintivamente cóncava, lados ligeramente más anchos que la base, antes de estrecharse hacia el ápice acuminado. **Antena** con el mazo tan largo como el pronoto medido en la línea media. **Mesotibia** y **Metatibia** con el ángulo apical externo proyectado con dos dientes y 4 setas.

Descripción

Adulto

Longitud: talla mediana (20-24.5 mm). **Cuerpo** alargado, ovalado, casi paralelo. Frente y cípeo con puntuaciones muy pequeñas y densas hacia los márgenes, el resto con puntuaciones más grandes y moderadamente densas. **Color** general negro brillante; cípeo, región ventral, patas, bordes laterales y apicales de los élitros frecuentemente con tonos castaño rojizo.

Macho

Cabeza convexa en la frente y cóncava en el cípeo; ojos muy grandes. **Cípeo** corto, bordes laterales ligeramente divergentes en la base, estrechándose abruptamente hacia el ápice, el cual es triangular y débilmente arqueado hacia arriba; reborde marginal fino y agudo (figura 101a). **Sutura frontoclipeal** completa, recta en el centro y angularmente sinuosa a los lados. **Frente** alrededor de 1,9 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Antena** de 10 segmentos; primer antenómero tan largo como los antenómeros 2-7, y dos veces más ancho que el segundo antenómero; mazo tan largo como el pronoto medido en la línea media. **Labro** corto; ápice redondeado. **Mandíbula** ocultas bajo el cípeo, delgadas; borde externo débilmente arqueado; el ápice curvo, en forma de gancho; cara externa con una hilera rala de cerdas largas y finas; cerdas más cortas en la región cercana al cóndilo agudo (figura 101b). Prosteca poco desarrollada, con cerdas moderadamente cortas en el centro, y muy cortas en la parte basal. Mola poco desarrollada, aplanada, sin estrías dorso-ventrales. **Maxilas:** Galea sin dientes agudo (figura 101c); lado ventral con cerdas largas dispersas; estipe aproximadamente dos veces tan largo como la galea. Palpos muy delgados y alargados; casi dos veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos. **Labio** estrecho, ápice más angosto que la base; borde anterior con muesca central estrecha y poco profunda agudo (figura 101d), que define dos lóbulos laterales ampliamente redondeados, con setas largas y finas; bordes laterales débilmente arqueados; superficie con cerdas largas y dispersas en la mitad apical. Palpos de tres segmentos; palpómero 3 casi tan largo como el primero y el segundo juntos.

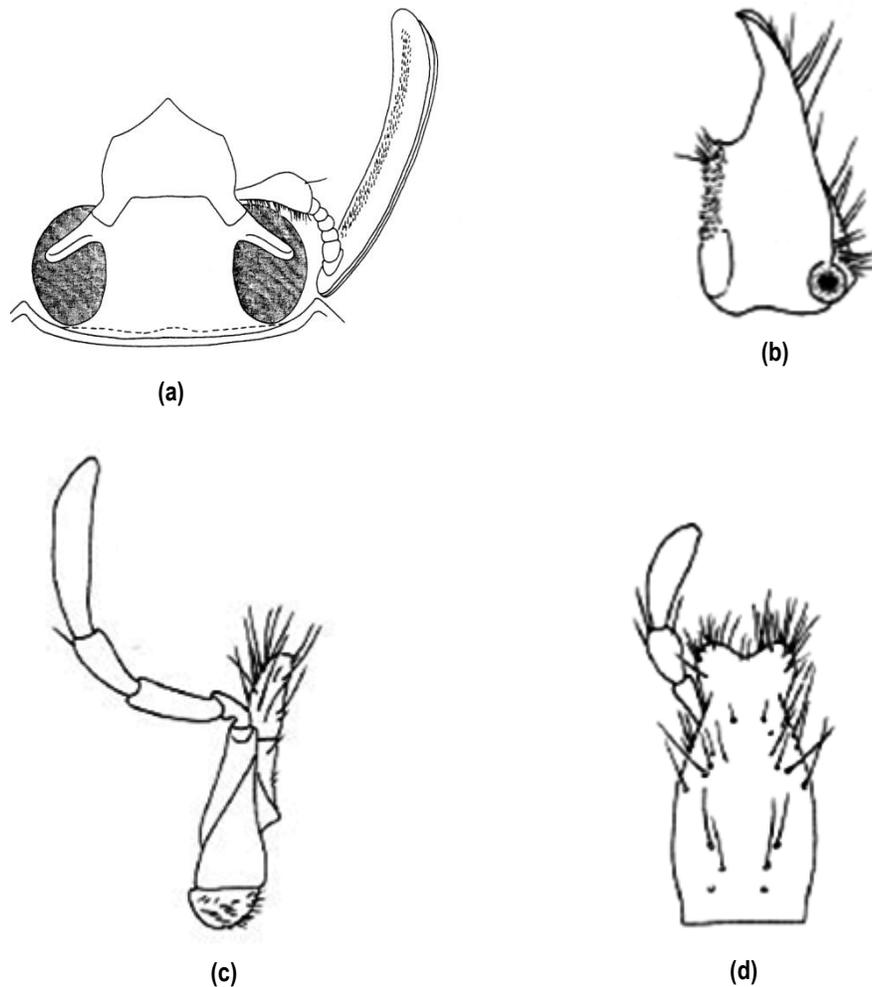


Figura 101a-d. *Acrobolbia macrophylla* Ohaus, 1912 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Mandíbula vista dorsal, **(c)** Maxila vista dorsal, **(d)** Labio vista ventral.

Protórax 1,7 veces tan ancho como largo, ancho máximo en la mitad. **Pronoto** marginado en los bordes anterior y lateral; borde anterior ribeteado por una membrana esclerotizada; borde basal débilmente marginado, redondeado en el centro delante del escutelo, ligeramente más proyectado hacia atrás en el centro que en los lados. Ángulos anteriores agudos; los basales redondeados; superficie con puntuaciones muy pequeñas y densas hacia los márgenes, el resto con puntuaciones más grandes y moderadamente densas. **Escutelo** parabólico, más ancho que largo.

Élitros alrededor de 0,8 veces tan largos como su ancho máximo, conjuntamente redondeados en el ápice; bordes laterales y epipleuras simples, extendida en menos de la mitad basal; superficie con estrías longitudinales punteadas, escasamente definidas en el ápice y la base; puntuaciones moderadamente grandes y densas combinadas con puntuaciones dispersas más pequeñas. Interestrías con puntuaciones medianas, de dispersas a moderadamente densas.

Prepigidio no prolongado hacia atrás. **Pigidio** no cubierto por los élitros, débilmente convexo; superficie glabra con puntuaciones pequeñas, de dispersas a moderadamente densas; borde apical marginado.

Protibias tridentadas en el borde externo, diente basal ligeramente alejado de los apicales. **Protarsos** engrosados agudo (figura 102a); uñas de diferente tamaño; la mayor encorvada, tan larga como el protarsómero 5, débil y estrechamente hendida en el ápice. **Mesotibias** delgadas, con dos carenas diagonales pequeña en la mitad y en el $\frac{1}{4}$ basal del borde externo; cerdas de la carena espiniformes cortas; región apical débilmente ensanchada; ángulo apical externo proyectado con dos dientes y 4 setas. **Metatibias** con una carena diagonal pequeña en la mitad del borde externo; cerdas de la carena espiniformes cortas; región apical débilmente ensanchada; ángulo apical externo proyectado con dos dientes y 4 setas agudo (figura 102b). **Mesotarsos y metatarsos** más largos que la tibia correspondiente. **Coxas posteriores** casi contiguas; borde lateral arqueado. **Trocánter posterior** con el ápice débilmente proyectado más allá del borde posterior del metafémur.

Proyección prosternal corta, cilíndrica, débilmente proyectado posteriormente, superficie posterior con setas largas; el ápice transversalmente ovalado, margen posterior de débil a moderadamente crenado.

Parámetros asimétricos agudo (figura 102c), con ápice redondeado, ligeramente ensanchados y proyectados hacia afuera; parámetro derecho con un pequeño diente agudo cerca del ápice.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Clípeo con los bordes laterales fuertemente divergentes en la base. Mazo de la antena tan largo como la mitad del pronoto en la línea media. Epipleura ensanchada. Carena media en la mesotibia más desarrollada. Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

Especie tipo: *Acrobolbia macrophylla* Ohaus, 1912.

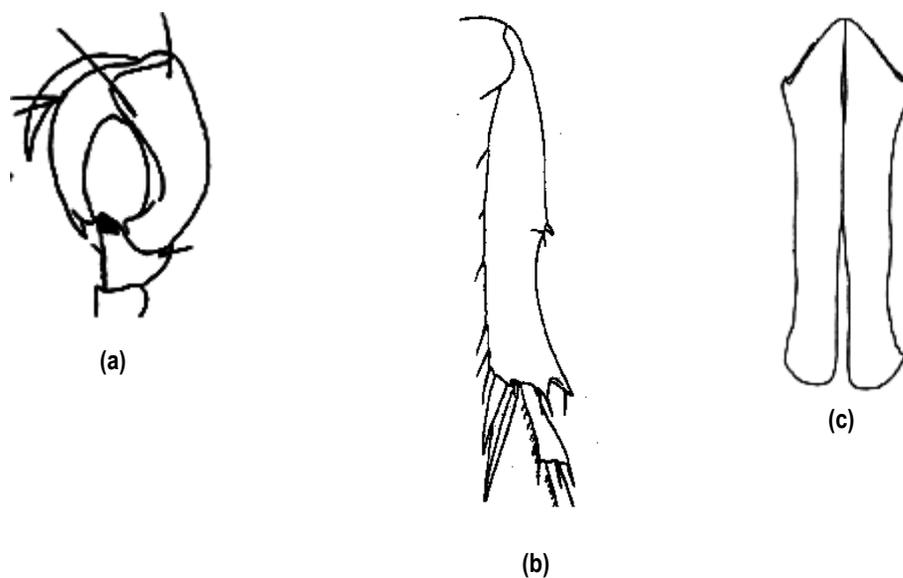


Figura 102a-c. *Acrobolbia macrophylla* Ohaus, 1912 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Protarso derecho, (b) Metatibia izquierda, (c) Aedeago vista caudal.

Número de especies: 1 especie.

Distribución: Venezuela, Ecuador y Perú.

Biología: El ciclo de vida para éste género monotípico permanece desconocido.

Ecología: Los ejemplares de éste género han sido encontrados en altitudes medias (400-1200 m). No se ha reportado su asociación con las plantas con flores (Moore & Jameson,

2013), ni en daños a cultivos. Los adultos son atraídos por la luz, pero a diferencia de otros géneros de Cyclocephalini, no se posan en las trampas, sino que realizan vuelos muy rápidos e impredecibles, lo que dificulta su captura (Jameson *et al.*, 2002).

Observaciones: Pueden presentarse variaciones en la coloración, adquiriendo tonos testáceos en gran parte de los élitros (Jameson *et al.*, 2002).

Harposceles Burmeister, 1847
(Figura 103a-e, Figura 104a-f)

Harposceles Burmeister 1847: 34.

Harposcelis Larcordaire 1856: 398.

Diagnosis

Cuerpo ovalado, deprimido, de talla grande. **Frente** alrededor de 1,5 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo. **Protibias** del macho delgadas, fuertemente curvas; borde interno con un diente basal; ápice de la protibia con un espolón fusionado. **Protrocánter** con diente grande dirigido hacia adelante.

Descripción

Adulto

Longitud: talla grande, aproximadamente 40 mm. **Cuerpo** aplanado, deprimido. Frente y clípeo densamente punteado, puntuaciones moderadamente grandes. **Color** general negro brillante, setas castaño rojizo.

Macho

Cabeza convexa en la frente y elevada en la mitad del clípeo; ojos muy grandes. **Clípeo** semicircular (figura 103a); reborde marginal ancho y romo; bordes laterales fuertemente arqueados, convergentes hacia adelante; borde anterior casi recto; ángulos anteriores amplia y ligeramente redondeados. **Sutura frontoclipeal** fina, recta. **Frente** alrededor de 1,5 veces

tan ancha como el diámetro transversal de un ojo; región posterior cubierta por pelos cortos y finos. Antena de 10 segmentos, el mazo más largo que los antenómeros 2-7, pero más corto que la mitad del pronoto en la línea media; antenómeros 6-7 transversos. **Labro** corto (figura 103a); bordes laterales fuertemente arqueados; ángulos anteriores ampliamente redondeados con cerdas largas y fuertes; borde anterior recto, con setas cortas en toda su extensión; lado ventral cubierto de pilosidad excepto en la mitad, con elevación central cercana al borde anterior. **Mandíbula** casi completamente ocultas bajo el clípeo, moderadamente anchas (figura 103d); borde externo fuertemente arqueado en la mitad; de planas a ligeramente cóncavas del lado dorsal, el ápice débilmente arqueado hacia arriba, no proyectado hacia afuera; cara externa con una hilera rala de cerdas fuertes en todo el borde dorsal; cerdas más finas y cortas en la región cercana al cóndilo; lado ventral ligeramente convexo, separado del lateral por un filo romo que finaliza en el la mitad del borde lateral; pestaña diagonal se inicia en el borde interno, delante de la prosteca y desaparece antes de llegar al cóndilo. Prosteca desarrollada, cubierta de sedas largas y finas a lo largo del centro; cerdas cortas y abundantes especialmente del lado ventral y en la parte basal. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente e irregularmente denticulada en su borde posterior. **Maxilas:** Galea con 6 dientes alineados, igualmente separados, a excepción del basal que se encuentra más alejado; dientes agudos, el apical de más grande que el resto; el basal el más corto; superficie dorsal cubierta de cerdas largas y fuertes; superficie ventral con cerdas largas y fuertes sólo en la región apical (figura 103e). Palpos muy robustos y largos en comparación con la galea, más de dos veces tan largos como los labiales; los tres primeros palpómeros ensanchados apicalmente; palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos, estrechado en el ápice y con una placa membranosa pequeña. **Labio** estrecho, ápice más angosto que la base; borde anterior con muesca central estrecha y poco profunda (figura 103c), que define dos lóbulos laterales ampliamente redondeados y bordeados con setas cortas y muy finas; bordes laterales débilmente arqueados; superficie con cerdas largas y fuertes cercanas a los bordes laterales. Palpos de tres segmentos; palpómero 3 casi tan largo como el primero y el segundo juntos.

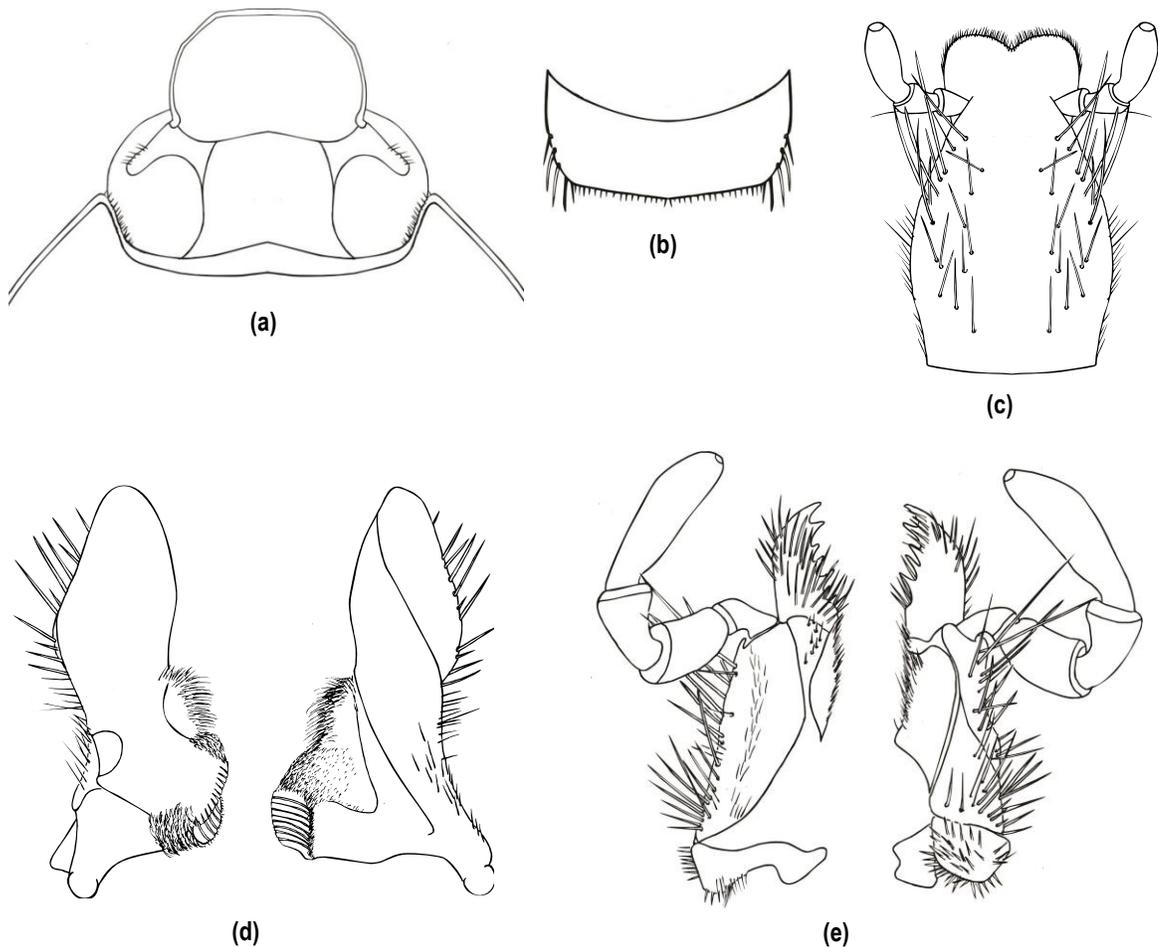


Figura 103a-e. *Harposceles paradoxus* Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), **(a)** Cabeza, **(b)** Labro, **(c)** Labio vista ventral, **(d)** Mandíbula vista dorsal y ventral, respectivamente, **(e)** Maxila vista dorsal y ventral, respectivamente.

Protórax 1,6 veces tan ancho como largo, ancho máximo en la mitad. **Pronoto** marginado en los bordes anterior y lateral; borde anterior ribeteado por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; borde basal marginado, redondeado en el centro delante del escutelo, ligeramente más proyectado hacia atrás en el centro que en los lados; ángulos anteriores agudos y fuertemente proyectados; los basales redondeados; superficie con micropuntuaciones. **Escutelo** triangular, ligeramente transversal, ápice redondeado; superficie con puntuaciones dispersas, profundas, de tamaño variable.

Élitros alrededor de 1,2 veces tan largos como su ancho máximo, conjuntamente redondeados en el ápice; bordes laterales y epipleuras simples, extendida en menos de la mitad basal; hilera de puntuaciones gruesas, anilladas, las apicales y laterales más pequeñas y circulares. Interestrías finamente punteadas, sin brillo.

Prepigidio normal, tan largo como el pigidio, cubierto con pilosidad corta, castaño rojizo.

Pigidio 1,3-veces tan ancho como su largo; plano, superficie micropunteada, con setas cortas castaño rojizo en los bordes laterales; borde apical con setas largas y no marginado por un surco.

Protibias delgadas, fuertemente curvas, tridentadas en el borde externo; dientes cortos, el apical e intermedio equidistantes, el basal más alejado; borde anterior de los dientes intermedio y basal dirigidos hacia atrás; borde interno con un diente basal; ápice de la protibia con un espolón fusionado (figura 104a). **Protarsos** fuertemente engrosados (figura 104b); tarsómero 5 más corto que los tarsómeros 2-4, los cuales son transversos; uñas desiguales, la mayor encorvada, no hendida; cara anterior lisa, la posterior con estrías. **Meso y metatibias** algo aplanadas, con 2-1 carenas diagonales en el borde externo; cerdas de las carenas espiniformes cortas y robustas; región apical apenas ensanchada; ápice de la mesotibia con 7 cerdas espiniformes agrupadas en el ángulo apical externo; ángulo apical externo de la metatibia proyectado, bordeado de 5 cerdas espiniformes robustas; a cada lado de los espolones meso y metatibiales una cerda espiniforme (figura 104c y d). **Mesotarsos y metatarsos** tan largos como la tibia correspondiente. **Procoxas** con setas cortas; **Metacoxas** con el borde lateral débilmente arqueado y marginado. **Protrocánter** con diente dirigido hacia adelante (figura 104e).

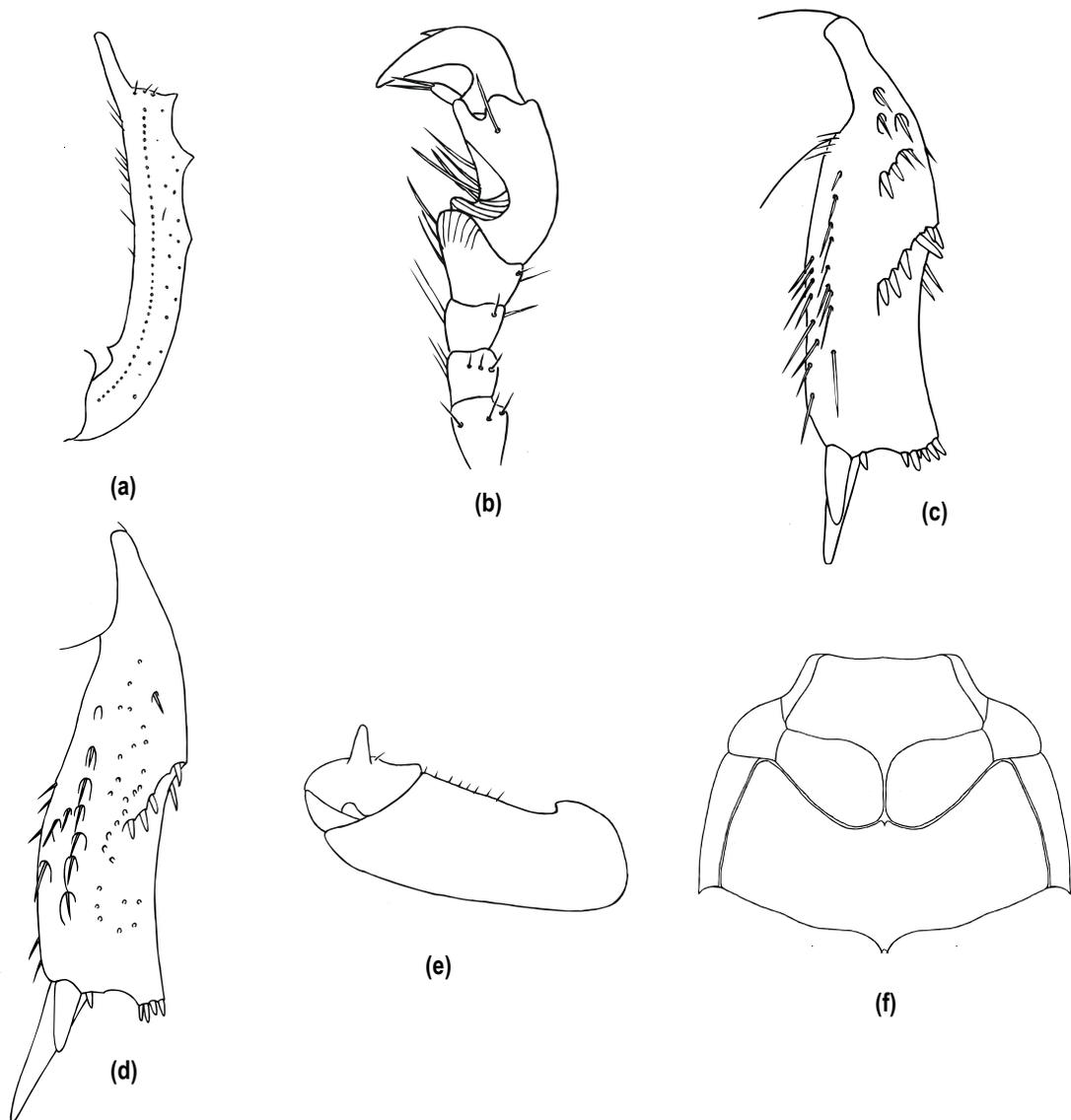


Figura 104a-f. *Harposceles paradoxus* Burmeister, 1847 (♂), (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), (a) Protibia derecha, (b) Protarso derecho, (c) Mesotibia izquierda, (d) Metatibia izquierda, (e) Protrocánter izquierdo, (f) Mesoesterno.

Prosterno estrecho, débilmente convexo. **Proyección prosternal** muy pequeño, y con ápice no dividido. **Proceso mesoventral** muy estrecho; mesocoxas contiguas (figura 104f).

Abdomen plano en vista lateral. Ventritos 2-6 con una hilera transversal de setas en la parte central, estando ésta última interrumpida en la zona discal; superficie con puntuaciones finas y dispersas, hacia los bordes laterales más densa y fuertemente punteado.

Parámetros simétricos, con ápice redondeado, ligeramente ensanchado y proyectados hacia afuera.

Hembra: Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Mazo de la antena notablemente más corto que la del macho. Ojos más pequeños, distancia interocular mayor. Pigidio no cubierto por los élitros, ligeramente cóncavo, con abundantes setas. Protibia gruesas, borde lateral interno recto. Espolón protibial movable. Protarsómeros filiformes, uñas iguales.

Especie tipo: *Harposceles paradoxus* Burmeister, 1847.

Número de especies: 1 especie.

Distribución: Guyana Francesa, Brasil, Ecuador, Surinam y Perú.

Biología: El ciclo de vida y la descripción de los estados inmaduros de éste género monotípico no se conocen todavía.

Ecología: Los adultos han sido recolectados en trampas de luz, siendo más abundantes desde la media noche hasta el final de la noche (Touroult *et al.*, 2010). *Harposceles* ha sido recolectado en áreas muy conservadas, con poca intervención o alteración antropogénica, por lo que pudiera ser utilizada como bioindicadora del buen estado ecológico de los ecosistemas terrestres (Andreazze, 2001; Andreazze & Motta, 2002).

Cyclocephala Dejean, 1821

(Figura 105a-e, Figura 106a-c, Figura 107a-c, Figura 108a-c)

Cyclocephala Dejean, 1821: 51*Mononidia* Casey, 1915: 110 (sinónimo)*Diapatalia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Stigmalia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Spilosota* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Ochrosidia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Dichromina* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Homochromina* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Plagiosalia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Isocoryna* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Graphalia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Aclinidia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Halotosia* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Aspidolites* Hohné, 1922c: 374 (sinónimo)*Aspidolella* Prell, 1936: 146 (sinónimo)*Albridarollia* Bolívar *et al.*, 1963: 182 (sinónimo)*Parclinidea* Martínez, 1965: 13 (sinónimo, descrito como subgénero)*Augoderia* Burmeister, 1847: 33 (sinónimo)*Mimeoma* Casey, 1915: 111 (sinónimo)*Arrigutia* Martínez, 1960: 3 (sinónimo)**Diagnosis**

Cuerpo convexo, talla de pequeña a mediana. **Clípeo** con los lados convergentes, ápice redondeado, puntiagudo o escotado.

Descripción

Adulto

Longitud: talla de pequeña a mediana (7-31mm). **Cuerpo** ovalado, algunas veces redondeado, convexo; superficie dorsal y ventral punteada, ocasionalmente con rugosidad, puntuación variable en tamaño, y densidad. **Color** general negro, castaño rojizo oscuro, testáceo; pronoto y élitro frecuentemente con bandas, máculas, o líneas que varían en coloración, tamaño, forma, y posición.

Macho

Cabeza convexa en la frente, el clípeo de regularmente convexo a plano. **Clípeo** de forma variable: trapezoidal, subrectangular, semicircular, parabólico, obtuso y agudamente acuminado (figura 105a-e), alrededor de 2-2,5 veces tan ancho en la base como largo, rara vez menos; reborde marginal generalmente estrecho y agudo, en algunas especies puede ser ancho y romo, frecuentemente más elevado en el ápice que en los márgenes laterales; bordes laterales rectos, o de ligero a fuertemente convergentes hacia adelante; borde anterior convexo, truncado, ligeramente escotado, rara vez amplia y profundamente escotado (*C. discicollis* Arrow 1912, *C. marginalis* Kirsch, 1870), en algunas especies puede ser bi o triescotado (*C. ampliata* Bates, 1888, *C. porioni* Dechambre, 1979); ángulos anteriores de estrecho a ampliamente redondeados; clípeo de moderado a densamente punteado, puntuaciones de diminutas a grandes, ocasionalmente con rugosidad; superficie y ángulos anteriores algunas veces con setas [*C. amazona* (Linnaeus, 1767), *C. brittoni* Endrödi, 1964]. **Sutura frontoclipeal** de fina a gruesa, completa o incompleta en la mitad, recta, algunas veces débil o fuertemente proyectada hacia la frente en el centro. **Frente** generalmente 2,5-4 veces tan ancha como el diámetro transversal de un ojo; superficie de moderada a densamente punteada, chagrinada o rugosa; puntuaciones de pequeñas a grandes, algunas veces setíferas. **Antena** de 8-10 segmentos, el mazo corto, tan o ligeramente más largo que los antenómeros precedentes, sin el escapo, excepcionalmente tan largo como la mitad del pronoto medido en la línea media (*C. macrophylla* Erichson, 1847, *C. longula* LeConte, 1863).

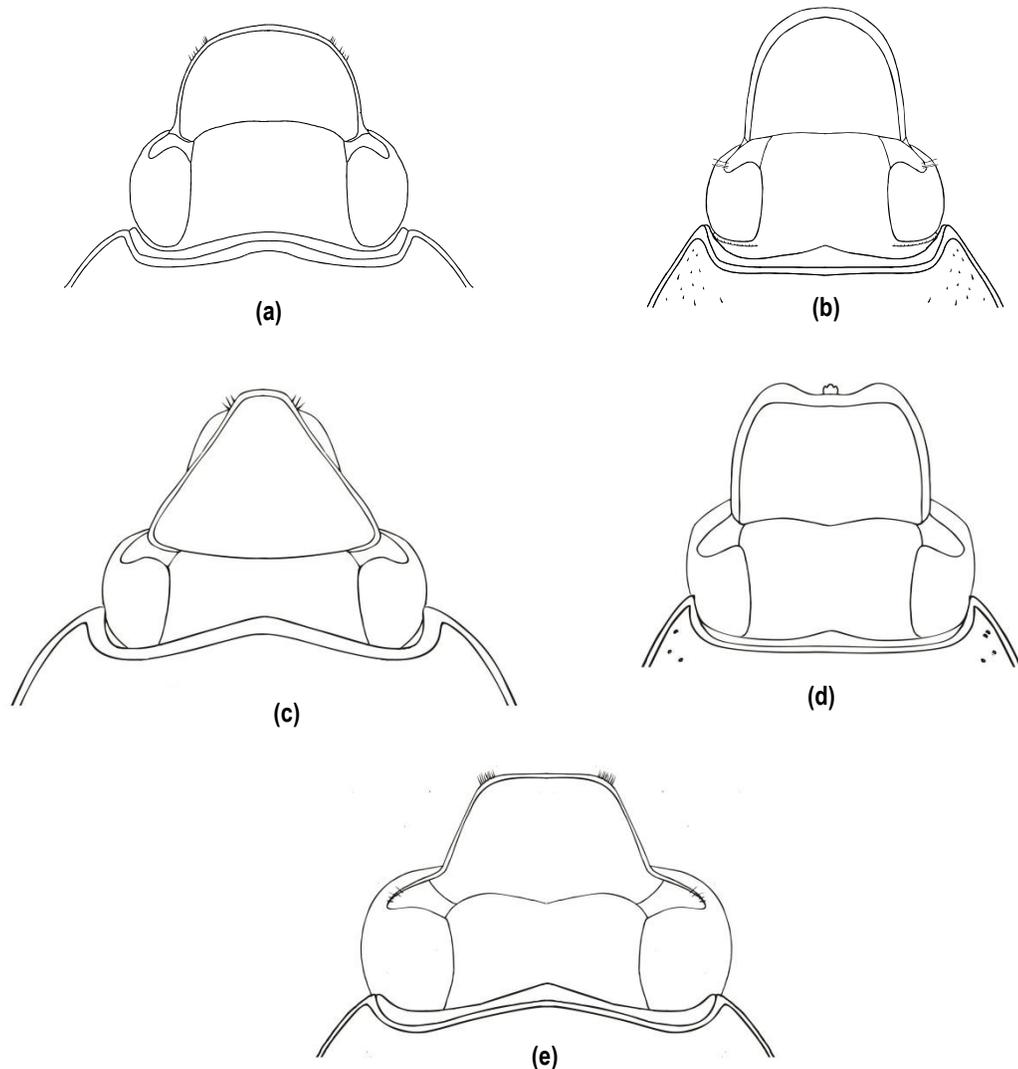


Figura 105a-e. Vista dorsal de la cabeza mostrando forma del cíleo semicircular **(a)**, parabólico **(b)**, obtusamente acuminado **(c)**, subcuadrado **(d)**, trapezoidal **(e)**. **105a.** *Cyclocephala complanata*, macho; **105b.** *Cyclocephala gabaldoni* macho; **105c.** *Cyclocephala ocellata*, macho; **105d.** *Cyclocephala marginalis*, macho; **105e.** *Cyclocephala melanocephala*, macho.

Labro usualmente corto; borde anterior convexo, truncado, ligero o profundamente escotado (figura 12a-d); lado ventral cubierto de pilosidad. **Mandíbulas** de cortas a largas, usualmente ocultas bajo el cíleo; borde externo de paralelo a ligero o fuertemente arqueado; planas o cóncavas del lado dorsal; ápice estrecho o ancho, proyectado o no hacia afuera (figura 106a-c); cara externa con una hilera de cerdas que varían en número y tamaño; lado ventral de

plano a convexo, por lo general separado del lateral por un filo agudo que se inicia en el ápice y se dirige hacia el cóndilo; algunas especies pueden tener una pestaña diagonal que se inicia en el borde interno, delante o al lado de la prosteca y finaliza cerca del cóndilo. Prosteca por lo general desarrollada, cubierta de cerdas que pueden variar en tamaño y densidad. Mola desarrollada, estriada dorso-ventralmente, en algunas especies puede presentarse reducida y con estrías poco evidentes.

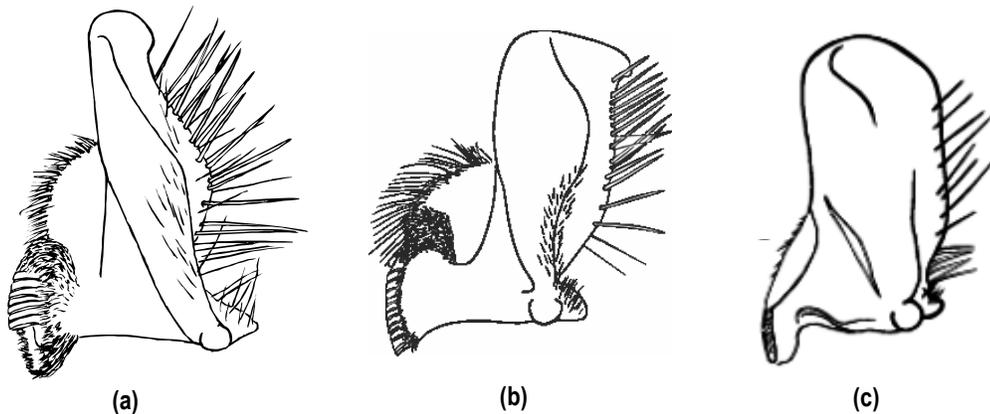


Figura 106a-c. Vista ventral de la mandíbula izquierda. **106a.** *Cyclocephala lurida*, macho; **106b.** *Cyclocephala sanguinicollis*; **106c.** *Cyclocephala divaricata*, macho.

Maxilas: Galea con dientes, algunas especies pueden tener dientes rudimentarios, o cerdas espiniformes cortas articuladas o no (*C. hirta* LeConte, 1851, *C. borealis* Arrow, 1911, *C. divaricata* Joly, 2005); número de dientes, tamaño y disposición variable entre las especies; lado ventral con setas (figura 107a-f). Palpos de delgados a robustos, frecuentemente más largos que los labiales; palpómero 4 más largo que el resto, generalmente estrechado en el ápice.

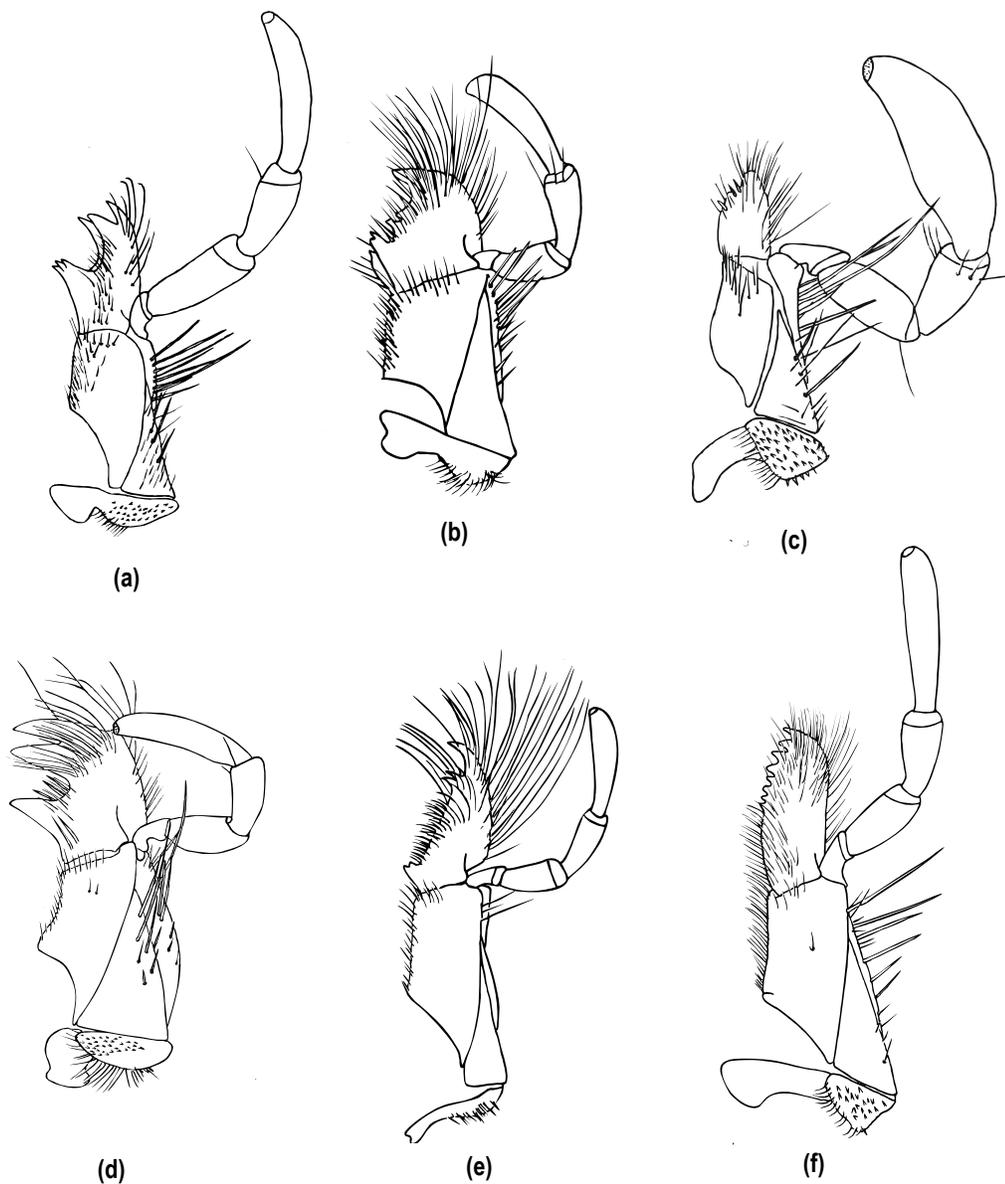


Figura 107a-f. Vista ventral de la maxila izquierda. **107a.** *Cyclocephala castanea*, macho; **107b.** *Cyclocephala marginalis*; **107c.** *Cyclocephala hirta*, macho; **107d.** *Cyclocephala discicollis*, macho; **107e.** *Cyclocephala gabaldoni*, macho; **107f.** *Cyclocephala ocellata*, macho.

Labio de angosto a amplio, ápice frecuentemente tan o más ancho que la base, en algunas especies puede ser más angosto que la base; borde anterior con o sin muesca central (figura 108a-c), cuando presente por lo general débil y estrecha, rara vez amplia y profunda o surcada (*C. marginalis* Kirsch, 1871); bordes laterales casi paralelos, ligero o fuertemente

arqueados; superficie por lo general con pilosidad corta o larga. Palpos de tres segmentos; palpómero 2 generalmente más corto que el palpómero 3, y con setas.

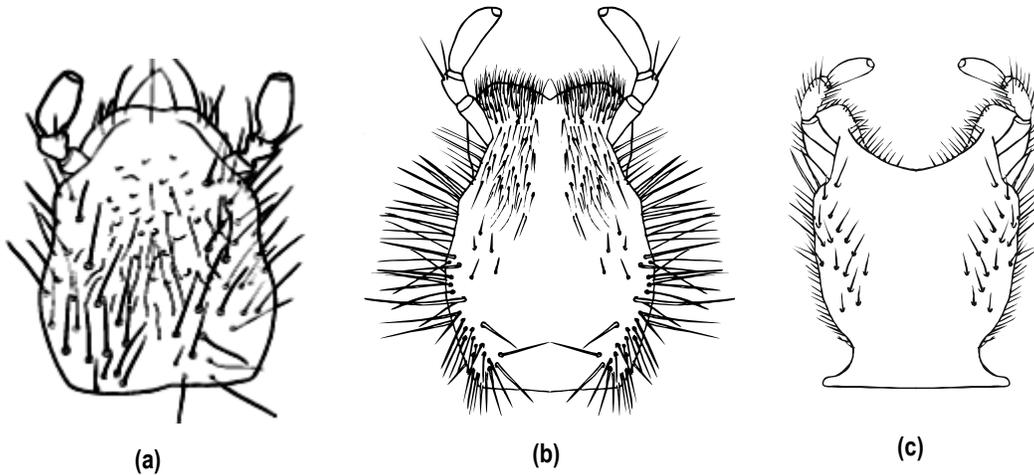


Figura 108a-c. Vista ventral del labio. **108a.** *Cyclocephala divaricata* macho; **108b.** *Cyclocephala castanea*; **108c.** *Cyclocephala marginalis*, macho.

Élitros alrededor de 1,2-1,5 veces tan largos como su ancho máximo conjunto, el cual está cercano al ápice; bordes laterales y epipleuras modificadas. Superficie punteada, chagrinada o rugosa, puntuación de pequeña a moderadamente grande, débilmente ocelada, umbilicadas, o setíferas; setas generalmente cortas, castaño amarillenta; dobles hileras por lo general evidentes. Interestrías fina y escasamente punteadas, a veces chagrinada o con rugosidad fina.

Prepigidio normal, no prolongado hacia atrás; superficie con puntuación fina, ocelada, o setífera, setas cortas o largas. **Pigidio** alrededor de 2-2,5 veces tan ancho como su largo; convexo a plano; superficie de escasa a moderadamente punteada, chagrinada, rugosa o rugosa-punteada; puntuación de fina a moderadamente gruesa, ocelada, o setíferas; setas cortas o largas, testáceas, traslúcidas, o castaño amarillenta.

Protibias en la mayoría de las especies tridentadas en el borde externo, otras pueden tener uno o dos dientes (figura 109a-c); tamaño y distancia entre los dientes variable. **Protarsos**

engrosados; uñas desiguales, la mayor ligera a fuertemente encorvada, hendida o no en el ápice; hendidura variable en amplitud y profundidad. **Meso y metatibias** de moderadamente robustas a ligeramente aplanadas, con 2-3 carenas diagonales en el borde externo; región apical por lo general ensanchada; ápice truncado, finamente crenulado, setífero. **Meso y metatarsos** frecuentemente subiguales o ligeramente más largos que las tibias correspondientes, rara vez 2 veces tan largo o más corto.

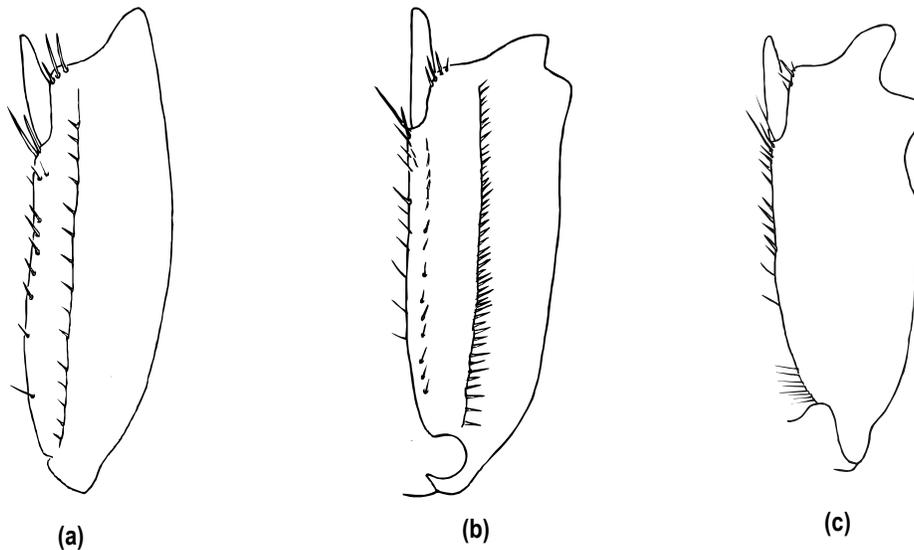


Figura 109a-c. Vista ventral del labio. **109a.** *Cyclocephala gabladoni* macho; **109b.** *Mimeoma maculata*; **109c.** *Cyclocephala marginalis*, macho.

Proyección prosternal corto o largo, columnar, subcónico; ápice frecuentemente dividido, parte anterior convexo o truncado, generalmente ovalado o subtriangular, parte posterior algunas veces con setas largas. **Proceso mesoventral** de estrecho a moderadamente ancho, por lo que las mesocoxas pueden ser más o menos contiguas o estrechamente separadas.

Protórax transverso, alrededor de 1,5-2 veces tan ancho como largo; usualmente su mayor amplitud detrás de la mitad. **Pronoto** con superficie de escasa a moderadamente punteada, finamente chagrinada o rugosa; puntuación de pequeñas a moderadamente grandes, anilladas o setíferas (figura 37a-c); setas de cortas a largas, testáceas o castaño amarillento, generalmente más abundantes cerca de los bordes laterales o apicales, rara vez todo cubierto

(*C. brittoni* Endrödi, 1964); borde anterior completamente marginado, excepcionalmente borrado en la mitad, ribeteado o no por una membrana esclerotizada, generalmente proyectada hacia delante en el centro; bordes laterales de ligero a fuertemente arqueados, reborde marginal generalmente estrecho; borde basal marginado o no, en algunas especies puede estar borrado en el centro; ángulos basales de moderado a ampliamente redondeado. **Escutelo** triangular, superficie de lisa a fina y escasamente punteada.

Abdomen convexo a plano en vista lateral. Superficie de los ventritos 2-6 liso, fina y escasamente punteada, chagrinada, o rugosa, frecuentemente con una hilera de puntuaciones pilíferas, transversa, subapical, la cual puede estar interrumpida en el centro en algunas especies; último ventrito ocasionalmente escotado. Algunas especies con el ventrito 5-6 estrechado en el centro.

Parámetros por lo general simétricos, delgados o anchos; ápice aguzado, estrecho o ampliamente redondeado, proyectado o no hacia afuera; algunas especies pueden tener setas.

Hembra

Se diferencia del macho por los siguientes caracteres: Frente generalmente más amplia. Pronoto algunas veces más ancho. Pigidio generalmente más corto, débilmente convexo a plano. Protarsómeros filiformes, uñas iguales. Protibia frecuentemente con 3 dientes; aquellas especies cuyos machos tienen 1 diente, la hembra presenta 2. Élitros por lo general con abultamiento lateral más o menos grande. Epipleura débil o fuertemente engrosada, generalmente terminando en un diente. Metatarsos subiguales o ligeramente más cortos que las metatibias. Algunas especies con el quinto esternito abdominal estrechado en el centro. Último ventrito convexo.

Distribución: Desde el sur de Canadá hasta Argentina.

Especie tipo: *Cyclocephala amazona* (Linnaeus, 1767).

Número de especies: Aproximadamente 350 especies.

Biología: Menos del 10 % de las larvas y pupas de la especies de *Cyclocephala* han sido descritas (Gavotto, 1964; Ritcher, 1966; Gordon & Anderson, 1981; Morelli, 1991; Morelli & Alzugaray, 1994; Bran *et al.*, 2006; Santos & Ávila, 2007; Lugo-García *et al.*, 2009; Rodrigues *et al.*, 2010; Souza *et al.*, 2013; Albuquerque *et al.*, 2014; Souza *et al.*, 2014; Morón *et al.*, 2014), estableciéndose un ciclo de vida de anual para la mayoría de las especies estudiadas (*C. lunulata* fue descrita como bivoltina por Stechauner-Rohringer & Pardo-Locarno, 2010).

Ecología: Los adultos son crepusculares o nocturnos (Riehs, 2006; Ratcliffe, 2008), algunas especies son consumidores de polen, néctar de flores, tejido floral, o exudados de flores y tallos (Gottsberger, 1986; Dieringer & Delgado, 1994; Gibernau *et al.*, 1999; Gottsberger, 1999; Gibernau & Barabé, 2002; Ratcliffe, 2003; Ratcliffe & Cave, 2006). Las colectas de los adultos se han realizado en trampas de luz, y en inflorescencias de plantas (Dieringer & Delgado, 1994; Ratcliffe & Cave, 2006; Gasca-Álvarez, 2014). Las larvas en su mayoría habitan en el suelo, alimentándose de materia orgánica en descomposición y raíces de plantas. Otras han sido registradas como consumidoras de pecíolos de plantas (Ratcliffe, 2003; Grebennikov & Scholtz, 2004; Ponchel, 2006; Ratcliffe & Cave, 2006; Stechauner-Rohringer & Pardo-Locarno, 2010). Su hábito rizófago es considerado perjudicial, debido a que atacan el sistema radicular de varios cultivos agrícolas como girasol, trigo, soya, pasto, provocando pérdidas económicas. El rango de distribución altitudinal abarca desde el nivel del mar a 2500 m (Ratcliffe, 2003).

CONCLUSIONES

El análisis filogenético muestra que los géneros actualmente incluidos en la tribu Cyclocephalini, y los cuales fueron objeto de estudio en la presente investigación, tienen un ancestro común reciente, por lo cual se acepta la hipótesis de partida que indica que los Cyclocephalini americanos constituyen un grupo monofilético.

Stenocrates y *Erioscelis*, resultaron ser los clados más basales, y compartieron la ausencia de protarsos engrosados en los machos, carácter que los separa de los otros géneros de Cyclocephalini. Estos clados presentaron buen soporte de grupo por lo que se mantiene la hipótesis de la monofilia de estos géneros. La separación de *Stenocrates* y *Erioscelis* de la tribu Cyclocephalini, tal como fue propuesto en estudios previos (Clark, 2011) carece de soporte, por lo que continuarán considerándose como miembros del clado Cyclocephalini.

Los géneros *Dyscinetus* y *Chalepides*, tienen una cercana relación, tal como lo indica su posición en los árboles filogenéticos. Ambos presentaron buen soporte de grupo, por lo que se sustenta la hipótesis de su monofilia. Del mismo modo, éstos clados se muestran cercanamente emparentados con las taxones terminales *Dyscinetus paradytis* y *Dyscinetus dytisoides*. Estas especies no formaron parte del clado *Dyscinetus*, presentándose como un linaje basal separado, por lo que serán consideradas como un grupo monofilético, tal como lo muestra el alto soporte de grupo que exhibieron.

Se encontró un buen soporte para la monofilia de los clados *Surutú*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, *Aspidolea*, y *Ancognatha*, por lo que seguirán siendo considerados como géneros válidos de la tribu Cyclocephalini.

Basado en el análisis, *Cyclocephala* constituye un grupo parafilético que incluye a los géneros *Augoderia*, *Arrigutia* y *Mimeoma*, constituyendo el clado más avanzado de la tribu. De las 35 especies de *Cyclocephala* analizadas, 8 no formaron parte del clado *Cyclocephala*. Los taxones terminales *C. melanocephala*, *C. macrophylla*, *C. bicolor*, *C. longula* y *C. minuta*,

formaron un linaje separado basal a los géneros *Aspidolea*, *Ancognatha*, *Surutú*, *Acrobolbia*, *Harposceles*, y al clado *Cyclocephala*. Lo mismo fue observado para *C. divaricata*, *C. pasadenae* y *C. carbonaria*. Dado a que estos grupos no comparten un ancestro común reciente, constituyendo linajes diferentes, se plantea la hipótesis de la separación del clado *Cyclocephala*. Esta hipótesis debe ser corroborada o refutada por nuevas investigaciones, que arrojen mejores resultados, debido a que los obtenidos en la presente investigación son preliminares y no justifican un nuevo sistema de clasificación para la tribu. Sin embargo aportan información sobre la monofilia y las relaciones internas de los géneros.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andreazze, R. 2001. Dinastíneos (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) do Parque Nacional Do Jaú, Amazonas, Brasil. *Acta Amazónica*, 31(3): 431-435.

Andreazze, R. & C. Motta. 2002. Besouros Dinastíneos (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae) de Querari, Município de São Gabriel da Cachoeira, Estado do Amazonas, Brasil. *Acta Amazónica*, 32(4): 725-727.

Aponte, O., Martínez, N. & O. Montenegro. 1987. El Coco JUI-JUAO del Arroz. FONAIAP Divulga, 23 (5):17-18.

Aragón, G. A. & M. A. Morón. 2000. Los coleópteros Melolonthidae asociados a la rizosfera de la caña de Azúcar en Chietla, Puebla, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (108): 79-94.

Arrow, G. F. 1902. Notes and descriptions of some Dynastidae from tropical America, chiefly supplementary to the *Biologia Centrali-Americana*. *Annals and Magazine of Natural History (series 7)*, 10:137-147.

Arrow, G. J. 1911. Notes on the coleopterous subfamily Dynastinae, with descriptions of the new genera and species. *Annals and Magazine of Natural History (series 8)*, 8: 151-176.

Arrow, G. J. 1937. Systematic notes on beetles of the subfamily Dynastinae, with descriptions of a few new species in the British Museum collection (Coleoptera). *Transactions of the Entomological Society of London*, 86: 35-58.

Baly, U. S. 1885. *Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera, Hispidae*. Vol. 6: 1-72.

Bates, H. W. 1888. Pectinicornia and Lamellicornia, Family Dynastidae. *In* Godman, F. D. & O. Salvin (eds.). *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera*. Vol. 2, 296-342.

Bates, H. W. 1891. Coleoptera, pp. 7-39. *In* Whymper, E., Supplementary Appendix to Travels Amongst the Great Andes of the Equator. John Murray, London. 147 pp.

Beath, D. N. 1998. Pollination Ecology of the Araceae. International Aroid Society, Inc. Disponible en línea: <http://www.aroid.org/pollination/beath/index.php>.

Belloti, A. C., Arias, B., Vargas, O., Reyes, J. A. & J. M. Guerrero. 2002. Insectos y ácaros dañinos a la yuca y su control. En: Ospina, B. & H. Ceballos (editores). La Yuca en el Tercer Milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 586 pp.

Bland, J.H.B. 1863. Descriptions of a few supposed new species of North American Coleoptera. *Proceeding of Entomological Society of Philadelphia*, 1(1861-1863): 353-356

Bolívar y Pieltaín, C., Jiménez-Asúa, L. & A. Martínez. 1963. Notas sobre Dynastinae neotropicales con especial referencia a especies Mexicanas. *Ciencia*, 22:181-190.

Breeschoten, T., Clark, D. & M. Schilthuisen. 2013. Evolutionary patterns of asymmetric genitalia in the beetle tribe Cyclocephalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Contributions to Zoology*, 82 (2): 95-106.

Browne, J. & C. H. Scholtz. 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base, and wing venation. *Systematic Entomology*, 20: 145-173.

Burmeister, H. 1847. *Handbuch der Entomologie*, Vol. 5. T. C. F. Enslin, Berlin. 584 pp.

Casey, T. L. 1915. A review of the American species of Rutelinae, Dynastinae, and Cetoniinae. *Memoirs of the Coleoptera*, 6:1- 394.

Cherman, M. A. & M. A. Morón. 2014. Validación de la Familia Melolonthidae Leach, 1819 (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zoológica Mexicana*, 30(1): 201-220.

Coutinho, G. V., Rodrigues, S. R., Cruz E. C. & A. R. Abot. 2011. Bionomic data and larval density of Scarabaeidae (Pleurosticti) in sugarcane in the central region of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(3): 389–395.

D'Andretta, M. A. V. & A. Martinez. 1956. Una nueva especie del género *Surutu* Martínez (Col. Scarabaeoidea, Dynastidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 4: 185-194.

Dechambre, R.-P. 1979. Cinq espèces nouvelles de *Stenocrates* (Col. Scarabaeoidea Dynastidae). *Revue Française d'Entomologie (N.S)*, 1: 61-64.

Dechambre, R.-P. 1992. Nouveaux Dynastidae des genres *Cyclocephala* et *Aspidolea* (Col. Dynastidae). pp. 57-76. *In* Lachaume, G., *Les Coleoptères du Monde 14: Dynastidae Américains*. Science Nat, Venette, France. 87 pp.

Dechambre R.-P. 1995. Trois nouvelles espèces de *Cyclocephala*. *Bulletin des Sciences Naturelles*, 83:12-13

Dechambre, R.-P. & M. Hardy. 2004. Four new species of *Stenocrates* Burmeister, 1847 (Coleoptera, Dynastidae). *Coleoptères*, 10 (18): 209-214.

Dechambre, R.-P. 2006a. A second species of *Ruteloryctes* Arrow 1908 (Coleoptera, Dynastidae). *Coleoptères*, 12 (6): 53-55.

Dechambre, R.-P. 2006b. Two new species of *Stenocrates* Burmeister, 1847 (Coleoptera, Dynastidae). *Coleoptères*, 12 (3): 19-21.

Dejean, P. F. M. A. 1821. Catalogue de la Collection de Coléoptères de M. le Baron Dejean, Paris, 136 pp.

Delgado-Castillo, L. 1991. Una especie nueva mexicana de *Stenocrates* (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae). Anales del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, Series Zoología, 62(1):103-108.

Dupuis, F. & R.-P. Dechambre. 1995. Mise au point sur les *Stenocrates* du groupe cultor (Coleoptera, Dynastidae). Revue Française d'Entomologie (N.S), 17: 59-61.

Dupuis, F. 2006. Two new species of Cyclocephalini (Coleoptera, Dynastidae). Coleoptères, 12 (22): 309-312.

Endrödi S. 1963. Neue Cyclocephala-Arten. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, 55:323-333.

Endrödi, S. 1964. Eine Reihe von neuen Cyclocephala-Arten. Folia Entomologica Hungarica, 17:433-470.

Endrödi, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia). I. Teil. Entomologische Abhandlungen, 33:1-460.

Endrödi, S. 1975. Zur Gattung Surutu. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Budapest, 67: 155-158.

Endrödi, S. 1979. Neue Arten des Dynastinen Tribus Cyclocephalini (Coleoptera, Melolonthidae) aus Amerika. Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici (pars Zoologica), 71: 215-218.

Endrödi S. 1980. Sechs neue Dynastiden-arten aus Amerika und Borneo. *Folia Entomologica Hungarica*, 41(1):37-42.

Endrödi, S. 1985. *The Dynastinae of the World*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht. 800 pp. 46 plates.

Erichson, W. F. 1847. *Conspectus insectorum coleopterorum quae in Republica Peruana observata sunt*. *Archiv für Naturgeschichte*, 13: 67-185.

Fabricius, J. C. 1775. *Systema Entomologiae*. Leipzig, 832 pp.

Fabricius, J. C. 1781. *Species Insectorum*, Vol 1. 552 pp.

Fabricius, J. C. 1787. *Mantissa Insectorum*, Vol. 1. Copenhagen. 348 pp.

Fabricius, J. C. 1798. *Supplementum Entomologiae Systematicae*. Copenhagen. 572 pp.

Fabricius, J. C. 1801. *Systema Eleutheratorum*, T. I. 506 pp. Kiliae.

Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G. & C. Bult. 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistic*, 10: 315-319.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125 (1): 1-15.

García-Robledo, C. Kattam, G. & C. Murcia. 2004. Beetle pollination and fruit depredation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 20 (4): 459-469.

Gasca-Álvarez, H. J. & G. Amat-García. Synopsis and key to the genera of Dynastinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae) of Colombia. *ZooKeys*, 34: 153–192.

Gasca-Álvarez, H. J. 2014. Sobre la taxonomía y biología de *Cyclocephala mannheimsi* Endrödi, 1964 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae), nuevo registro para Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*, 30(1): 174-187.

Goloboff, P. 1999. NONA (versión. 1.9). Software published by the author, San Miguel de Tucumán, Argentina. Disponible en línea: <http://www.cladistics.com>.

González-Santacruz, J. C. 2004. Nota de la estacionalidad de los cucarrones marceños en la zona de Urabá. Informe de Semestre de Aplicación. Universidad Nacional de Colombia, Sede de Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 23 pp.

González-Santacruz, J. C., Pardo-Locarno, L.C. & F.C. Yepes-Rodríguez. 2005. Aportes al estudio de los escarabajos fitófagos (Coleoptera: Melolonthidae) de Urabá (Antioquia). (pp:1-23). En: VI Seminario Aconteceres Entomológicos Sociedad Colombiana de Entomología. Grupo de Entomología de la Universidad Nacional.

Gottsberger, G. & I. Silberbauer-Gottsberger. 1991. Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dynastini) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). *Biotropica*, 23: 23-28.

Harold, E. 1869. Abänderungen vergebener Namen. *Coleopterologische Hefte*, 5: 122-125.

Herbst J.F.W. 1790. *Natursystem aller bekannten in und ausländischen Insecten; nach dem system des Ritters Carl von Linné bearbeitet; von C.G.Jablonsky fortgesetzt von J.F.W.Herbst. Kafer*. Ben Joachim Pauli, Berlin 3:1-325

Höhne, W. 1921. Eine neue *Eriosceles* (Col. Dyn.). Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1921: 108-109.

Höhne, W. 1922a. *Aspidolea* (Subg. *Aspidolites*) *atricollis* n. sp. (Col. Dyn.). Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1922: 374-376.

Höhne, W. 1922b. Beitrag zur Kenntnis der Cyclocephaliden (Col. Dyn.) Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1922: 81-95.

Höhne, W. 1923. Neue Cyclocephalen (Col. Dyn.). Deutsche Entomologische Zeitschrift, 1923: 345-373.

Hope, F. W. 1837. The Coleopterists' Manual Containing the Lamellicorn Insects of Linneus and Fabricius. London. 121 pp.

Huber, B. A., Sinclair, B. J. & M. Schmitt. 2007. The evolution of asymmetric genitalia in spiders and insects. Biological Reviews, 82: 647-698.

Jameson, M. L. 1997. Phylogenetic Analysis of the Subtribe Rutelina and Revision of the Rutela Generic Groups (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae: Rutelini). Bulletin of the University of Nebraska State Museum, Vol. 14. 1-184.

Jameson, M. L. & B. C. Ratcliffe. 2002. Series Scarabaeiformia Crowson 1960, Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802, p. 1-5. In Arnett, R. H., M. Thomas, P. E. Skelley & J. H. Frank (eds.). American Beetles. Vol. 2. CRC Press, Boca Raton, FL. 861 pp.

Jameson, M. L., Ratcliffe, B. C. & V. Maly. 2002. Review of the genus *Acrobolbia* with remarks on its classification and key to the world genera of Cyclocephalini (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Folia Heyrovskyana, 10:1-15.

Jameson, M. L. & K. Wada. 2004. Revision of the genus *Peltonotus* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae from southeastern Asia. *Zootaxa*, 502: 1-66.

Joly, L. J. & H. E. Escalona. 2002. Dos nuevas especies de *Dyscinetus* Harold de Argentina (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini). *Entomotropica*, 17: 197-205.

Joly, L. J. 2005. Una nueva especie de *Cyclocephala* Latreille de la Amazonia Venezolana (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae, Cyclocephalini). *Entomotropica*, 20 (1): 1-5.

Joly, L. J. & H. E. Escalona. 2010. El género *Dyscinetus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini) en Venezuela y la descripción de una nueva especie. *Papéis Avulsos de Zoología*, 50(14): 203-231.

Kirsch, T. 1871. Beiträge zur Käferfauna von Bogota (Sechstes Stück). *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 14:337-378.

Lacordaire, J. T. 1856. *Histoire Naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères*, vol. 3. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. 594 pp.

Laporte de Castelnau. 1840. *Histoire Naturelle des Insectes Coléoptères. Avec une introduction renfermant L'Anatomie et la Physiologie des Animaux Articulés*, par M.Brullé, P. Duménil. Paris 2:1-564.

LeConte J. L. 1861. New species of Coleoptera inhabiting the Pacific district of the United States. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 13:338-359.

LeConte, J. L. 1863. New species of North American Coleoptera. Prepared for the Smithsonian Institution, Part 1. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 6(167): 1-92.

Londoño, M. E. 1998. La chiza o mojoyoy, un modelo de investigación entomológica. *Cuarto Seminario Técnico Regional*, Medellín. p. 48-55.

López, C. E. & L. C. Pardo-Locarno. 1997. Estudio de los escarabajos (Coleoptera-Scarabaeoidea) de Villavicencio, Meta I. Avances en el estudio de Melolonthidae. En: Resúmenes XXIV Congreso Sociedad Colombiana de Entomología- Socolen. Pereira. p 72.

McLeay, W. S. 1819. Horae Entomologicae: or Essays on the Annulose Animals. Vol. 1. 524 pp.

Maia, A. C. D. & C. Schlindwein. 2006. *Caladium bicolor* (Araceae) and *Cyclocephala celata* (Coleoptera, Dynastinae): a well-established pollination system in the northern Atlantic Rainforest of Pernambuco, Brazil. Plant Biology (Stuttgart), 8 (4): 529-534.

Mannerheim, C. G. 1829. Description de quarante nouvelles espèces de Scarabeides du Brésil. Nouveaux Memoires de la Société imperiale des Naturalistes de Moscou, 1(7): 29-80.

Martínez, A. 1955. Un nuevo género y especie de Escarabeido dinastino (Col. Scarabaeidae, Dynastinae). Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft (1954-1955), 44-45: 242-249.

Martínez, A. 1960. Un nuevo género de Cyclocephalini (Col., Scarab. Dynast.). Ciencia, 20: 3-4.

Martínez, A. 1968. Notas sobre Cyclocephalini Americanos con descripción de dos nuevas especies. Ciencia (Mexico), 26(5-6): 185-190.

Martínez, A. 1975. Una nueva especie de *Aspidolea* de Ecuador (Col. Scarabaeidae, Dynastinae). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey, 26: 307-313.

Moore, M. R & M. L. Jameson. 2013. Floral associations of Cyclocephaline Scarab Beetles. Journal of Insect Science, 13:100. Disponible en línea: <http://www.insectscience.org/13.100>

Moore, M. R., Beza-Beza, C., Wickell, D., Beck, J. B & M.L Jameson. 2015. Molecules, morphology and *Mimeoma* scarabs: evolutionary and taxonomic implications for a palm-associated scarab group. *Systematic Entomology*, 40 (4): 891–900.

Muñoz, F., Gallego, M. C. & L. C. Pardo-Locarno. 2009. Efectos del manejo agrícola sobre chisas de la familia Melolonthidae (Insecta: Coleoptera) en tres agroecosistemas y en un relicto de bosque natural del municipio de Púrace, Cauca, Colombia. *Anais do III Congresso Latino Americano de Ecología*, 10 a 13 de Setembro de 2009, Sao Lourenco – MG. 3p.

Neita-Moreno, J.C., Ratcliffe, B. & G. Calberto. 2007. Immature stages of *Aspidolea singularis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cyclocephalini). *Revista Colombiana de Entomología*, 33(2): 178-182.

Neita-Moreno, J.C & M. A. Morón. 2008. Estados inmaduros de *Ancognatha ustulata* (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 355- 361.

Neita-Moreno, J. C. & F. Yepes. 2011. Descripción de larva y pupa de *Dyscinetus dubius* (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini). *Revista Colombiana de Entomología*, 37(1): 152-156.

Nixon, K. C. 1999–2002. WinClada ver. 1.00.08. Publicado por el autor, Ithaca, Nueva York, USA.

Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9:413–426.

Núñez-Avellaneda, L. A. & J. C. Neita. 2009. Rol de los escarabajos Cyclocephalini (Dynastinae: Scarabaeidae) en la polinización de palmas silvestres en Colombia. In: Hernández-Ortiz, V., Deloya, C., Castillo, P. R. (editors). *Memorias VIII Reunión Latinoamericana de Escarabaeidología (Coleoptera: Scarabaeoidea)*: 16–17. Jalapa, México.

Ohaus, F. 1812. Beiträge zur Kenntnis der Ruteliden. X. Stettiner Entomologische Zeitung, 73 : 273-319.

Oliveira, H. N. & C. J. Ávila. 2010. Controle racional de pragas da soja: eficiencia econômica e consciência ecológica. A Lavoura, Rio de Janeiro-RJ, 677 (8): 17-18.

Olivier, A. G. 1789. Entomologie, ou Histoire Naturelle des Insectes, avec leurs Caractères Génériques et Spécifiques, leur Descriptions, leur Synonymie, übersetz mit Anmerkungen, Band 2. Braunchweig. Vieweg. 266 pp.

Otoya, F. 1945. Anotaciones sobre el género *Ancognatha* y descripción de una nueva especie (Scarabaeidae). Caldasia, 13: 273-282.

Page, R. D. M. 2001. Nexus Data Editor for Windows (NDE), version 0.5.0. Program and documentation. Disponible en línea: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>. Published by the author, Glasgow, UK.

Pardo-Locarno, L. C., Franco, P. & A. A. Alarcón. 1993. Estudios preliminares de las chizas (Coleoptera: Lamellicornia) de San Antonio, Cauca. I. Pleurosticti. En: Resúmenes XX Congreso Sociedad Colombiana de Entomología-Socolen. Cali. p 38.

Pardo-Locarno, L. C., Morón, M. A., Gaigl, A. & A. C. Belloti. 2003. Los complejos regionales de Melolonthidae (Coleoptera) rizófagos en Colombia. En: Estudios sobre coleópteros del suelo en América, A. Aragón, M. A. Morón y A. Marín (eds.). Publicación especial Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. p. 45-66.

Pardo-Locarno, L. C., González, R. & J. Montoya-Lerna. 2006. Description of a new species and new country records of *Ancognatha* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) from Colombia. Zootaxa, 1139: 63-68.

Pardo-Locarno, L. C., Morón, M.A., Montoya J., Yepes F., Pérez C.R. & P. Galeano. 2007. Escarabajos (Coleóptera: Melolonthidae) de importancia agrícola en Colombia: aproximación a los complejos regionales fisiográficos. En: Memorias Diplomado en Biología, ecología y taxonomía de Scarabaeoidea. Pardo-Locarno, L. C., Gallego, M. C. & J. Montoya (editores). Taller Editorial. Facultad de Ciencias. Universidad del Valle. Cali-Colombia. Pp: 10-33.

Pardo-Locarno, L.C., González, J.C., Pérez, C.R., Yepes, F. & C. Fernández. 2012. Escarabajos de importancia agrícola (Coleoptera: Melolonthidae) en la región Caribe Colombiana: registros y propuestas de manejo. Boletín del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego, 4(4): 7-23.

Pardo-Locarno, L.C. 2013. Escarabajos (Coleoptera: Melolonthidae) del plan aluvial del Río Cauca, Colombia I. Ensamblaje, fichas bioecológicas, extinciones locales y clave para adultos. Dugesiana 20(1): 1-15.

Ponchel, A. & R.-P. Dechambre. 2003. Two new neotropical Cyclocephalini (Coleoptera : Dynastinae). Coleopteres, 9 (19) : 267-270.

Ponchel, Y. 2006. The Dynastidae of the world. Biologie et collecte de quelques dynastides. Disponible en línea: <http://dynastidae.voila.net/biologie.html>.

Prell, H. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Dynastinen X (Col.). Entomologische Mitteilungen, 3: 197-226.

Prell, H. 1936. Beiträge zur Kenntnis der Dynastinen. Ueber die Homonymieverhältnisse der Namen von Gattungen und Untergattungen. Entomologische Blätter, 32: 145-152.

Ramírez-Salinas, C; Morón, M. A. & A. Castro-Ramírez. 2004. Descripción de los estados inmaduros de tres especies de *Anomala*, *Ancognatha* y *Ligyris* (Coleoptera: Melolonthidae):

Rutelinae y Dynastinae) con observaciones de su biología. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(3): 67-82.

Ratcliffe, B. C. 1977. Four new species of Neotropical Cyclocephalini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Amazonica*, 7:429-434.

Ratcliffe, B. C. 1978. New species of *Stenocrates* from Brazil (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Amazonica*, 8: 489-495.

Ratcliffe, B. C. 1981. New species and distribution records of *Surutu* from Amazonian Brazil. *The Coleopterist Bulletin*, 35 (1): 107-112.

Ratcliffe, B. C. 1986. Two new species of *Dyscinetus* from the West Indies and South America (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *The Coleopterist Bulletin*, 40: 75-80.

Ratcliffe, B. C. 2003. The Dynastinae Scarab Beetles of Costa Rica and Panamá (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, Vol. 16. 506 pp.

Restrepo, H. & A. López. 2000. Especies de chisas (Coleoptera: Melolonthidae) de importancia agrícola en Colombia. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria-Corpoica and Programa Nacional de Manejo Integrado de Plagas-MIP, Bogotá. 62 p.

Ritcher, P. O. 1958. Biology of Scarabaeidae. *Annual Review of Entomology*, 3: 311-334.

Ritcher, R. O. 1966. *White grubs and their allies*. Oregon State University Press, Corvallis. 219 pp.

Robinson, M. 1947. A new species of *Stenocrates* from Central America: *Entomological News*, 58: 233-234.

Santos, C.M.D. & D.S. Amorim. 2007. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47(4):63-73.

Thomson, J. 1860. *Agaocephalitarum synopsis*. Muséé Scientifique ou Recueil d'Histoire Naturelle. Vol 1. Publicado por el autor, Paris. 72 pp.

Touroult, J., Dalens, P.-H. & Y. Ponchel. 2010. Échantillonnage des Dynastidae par piégeage lumineux: comparaison entre le début et la fin de nuit en Guyane. In: Touroult, J. (coord.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane - Tome I. Supplément au Bulletin de liaison d'ACOREP-France, Le Coléoptériste*, 11-14.

Thunberg. 1805. In *Göttingen gelehrte Anzeiger*. 1805: 281-282

Venzon, M. & A. Pallini Filho. 1995. Registro de *Stenocrates cultor* Burmeister (Coleoptera, Scarabaeidae) nas culturas de inhame, cará e batata-doce. *Ecosistema*, 20: 212.

Villegas, N. P., Gaigl, A. & L.F. Vallejo. 2008. El complejo chisa (Coleoptera: Melolonthidae) asociado a cebolla y pasto en Risaralda, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 34 (1): 83-89.

Villers, C. 1789. *Caroli Linnaei Entomologia, faunae suecicae descriptionibus aucta; DD. Scopoli, Geoffroy, De Geer, Fabricii, Schrank, &c. speciebus vel in systemate non enumeratis, vel nuperrime detectis, vel speciebus Galliae australis locupletata, generum specierumque rariorum iconibus ornata; Curante & Augente Carolo de Villers. Piestre & Delamolliere. Lugdini* 1:1-765.

Vincini, A. M., López, A. N., Manetti, P-L., Álvarez Castillo, H. & D. M. Carmiona. 2000. Descripción de los estados inmaduros de *Dyscinetus rugifrons* (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Elytron*, 14: 91-98.

Vitorino, M., Buss, A. & P. Valle. 2008. Ocorrência de *Dyscinetus rugifrons* Burmeister (Scarabaeidae: Dynastinae, Cyclocephalini) em plantios de palmeira-real-da-austrália (*Archontophoenix* spp. H. Wendl. & Drude), no Vale-do-Itajaí, SC. *Neotropical Entomology*, 37(3): 347-348.

APÉNDICE I

Tribu Agaeocephalini

Aegopsis westwoodi

VENEZUELA, Aragua, Turmero Pedregal, Sendero Simón Machado, 1516 m, 10° 19' 28" N 67°29'29" W, 30-v-2000, R. Montiel, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Tribu Cyclocephalini

Ancognatha sacarabaeoides

VENEZUELA: Mérida, carretera Tovar, Guaraque Km 15, 2400 m, 28-vii-1974, J. L. García, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Ancognatha vulgaris

VENEZUELA: Sin datos de colección, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Arrigutia brevissima

VENEZUELA: Bolívar, Santa Elena, El Dorado, Km 38, 160 m, 29-vii-1957, F. Fernández, C. J. Rosales, 1 ♂ (MIZA).

Aspidolea fuliginea

VENEZUELA: Carabobo, Las Trincheras, Hacienda El Palmar, 700 m, 6-iv-1981, J. A. Clavijo, L. D. Otero, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Aspidolea singularis

VENEZUELA: Táchira, San felix, Río Uracá, 350 m, 19-25-i-1996, J DeMarmels, A. Chacón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Augoderia nitidula

ARGENTINA: B. de Irigoyen, Misiones, 800m, 4-xii-1983, C. Bordón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Chalepides barbatus argentinus

ARGENTINA: Ibicuy, Puerto Ibicuy, Río Paraná, 10-xii-1979, C. M. & O. S. Flint Jr, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Chalepides comes

VENEZUELA: Sin datos de colección, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala amazona

VENEZUELA: Aragua, Maracay, Campo de Golf del Hotel Maracay, 12-v-2006, A. Notz, 3 ♂ 2 ♀ (MIZA).

Cyclocephala bicolor

VENEZUELA: Bolívar, Los Pijiguaos, 03-13-vi-1992, 600m, Expedición MIZA- UCV, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Bolívar, Los Pijiguaos, 07-vi-1992, 90m, Expedición MIZA- UCV, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala borburatae

VENEZUELA: Aragua, Rancho Grande, 1100 m, 21-vi-1979, J. Clavijo, G. Yépez, 1 ♂ (MIZA).
VENEZUELA: Aragua, Rancho Grande, 1100 m, 9-v-1979, J. Clavijo, G. Yépez, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala borealis

ESTADOS UNIDOS: Bernhein Forest, Kentucky, ??-vii-1980, C. Cook, 1 ♂ (MIZA).

Cyclocephala brevis

VENEZUELA: Aragua, Rancho Grande, 07-iv-1978, 1100 m, J. Clavijo, A. Chacon, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala carbonaria (Mononidia)

PANAMÁ: Barro Colorado Island, 1-9-v-1964, W. D. & S. S. Duckworth, 1 ♂ (MIZA).

Cyclocephala castanea

VENEZUELA: Bolívar, Anacoco, 60 m, 6° 5' N, 61° 8' O, 10- 30-vii-1979, Expedición La Salle, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala colasi

VENEZUELA: Amazonas, Parque Nacional Duida Marawuaka, Culebra 250, 3°33N 65°55 W, 29-iii-1983, Expedición Marawuaka. Fundación Terramar, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Amazonas, Parque Nacional Duida Marawuaka, Culebra 250, 3°33N 65°55 W, 9-13-iii-1985, Expedición Marawuaka. Fundación Derramar, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala complanata

COSTA RICA: Turralba, 4-v-1970, L. Fernández, J. Terán, 1 ♂ (MIZA). COSTA RICA: Turralba, 20-iv-1970, L. Fernández, J. Terán, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala discicollis

PANAMÁ: Ciudad de Panamá, Las Sabanas, J. Zetek, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala discolor

VENEZUELA: Barinas, Reserva Forestal Caparo, Campamento Cachicamo, 100 m, 6-14-viii-1969, J. Salcedo y F. Zambrano, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala dispar

VENEZUELA: Guárico, caño Panzacola, 13-x-1978, E. Osuna, A. Chacón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala divaricata

VENEZUELA: Amazonas, San Carlos de Río Negro, 19-31-viii-1976, J. Salcedo-Ag Fernández, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala epistomalis

VENEZUELA: Bolívar, Talud Amarawai Tepuy, 5° 55' N 62°15'W, 26-v-1986, J. Lattke, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Barinas, Colonia de Mijagual, 11-ii-2000, J. Andara. En espiga de Zea mayz, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala fasciolata (Alotosia)

MEXICO: Veracruz, Fortín, 9-viii-1985, C. Bordón, 1 ♀ (MIZA)

Cyclocephala forsteri

VENEZUELA: Bolívar, río Paragua a E río Chiguao. 425 m. 11-iv-1983. Expedición Instituto de Zoología Agrícola. 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala gabaldoni

VENEZUELA: Amazonas, Talud, Cerro Abacamuni, 1° 29' N, 65° 38' O, 600 m, 18-24-x-1987, Expedición Terramar, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala hirta

MEXICO: San Luis, Potosí, 24-vi-1953, D. Rockefeller Mex. Exp. 1953, C & P. Viurie, 2 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala huesingi

VENEZUELA: Aragua, Palmarito, El Castaño, 30-iv-1977, C. Michelangeli, J. A. Clavijo, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Aragua, El Limón, 450 m, 23-v-1977, J. Clavijo, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala jalapensis

MEXICO: Oaxaca, 32 mi S. Valle Nacional, 7000', 21-v-1971, Bright, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala longula

EEUU: Arizona, Wickenburg, 9-i-1940, G.P. Mackenzie, 1 ♂. EEUU: Arizona, Yavapai, E. L. Dickerson

Cyclocephala lunulata

VENEZUELA: Táchira, Finca La Murusca, vía Guaramita, 130 m, 12-19-iv-1996, J DeMarmels, A.Chacón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala lurida

ESTADOS UNIDOS: Bernhein Forest, Kentucky, ??-vii-1980, C. Cook, 2 ♂ (MIZA). ESTADOS UNIDOS: Universidad de Wisconsin, Maryland, Myersville, 15-v-1971, J & C. Baker, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala macrophylla

VENEZUELA: Táchira, río Frío, 600 m, 20-24-iv-1982, Expedición del Instituto de Zoología Agrícola, UCV, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala mafaffa (Stigmalia)

VENEZUELA: Táchira, río Frío, 600 m, 02-10-ix-1981, F. Fernández, J. Clavijo, A. Chacón, 1 ♂, (MIZA). VENEZUELA: Táchira, río Frío, 600 m, 20-24-iv-1982, F. Fernández, J. Clavijo, A. Chacón, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala marginalis

VENEZUELA: Bolívar, Santa Elena, El Dorado, Km 109, 460 m, 17-iv-1957, F. Fernández, C. J. Rosales, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala melanocephala

VENEZUELA: Cojedes, El Pao, Pílancones, 9° 43' 54" N, 68° 8' 31" O, 188 m, 14-16-xi-1994, A. Alemán, Proyecto MIZA- BHC, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Cojedes, El Pao, Pílancones, 9° 43' 54" N, 68° 8' 31" O, 188 m, 5-7-xi-1994, A. Alemán, Proyecto MIZA- DHC, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala minuta

VENEZUELA: Monagas, Uverito, 6-viii-1980, en la luz, C. J. Rosales, J. A. González, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Amazonas, Puerto Ayacucho, 2-5- xi-1982, A. Chacón, G. Yépez, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala obesa

VENEZUELA: Monagas, Uverito, 20-vii-1978. En luz de Neón. C. J. Rosales, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Monagas, Uverito, 19-ix-1979, C. J. Rosales, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala ocellata

VENEZUELA: Amazonas, San Carlos de Río Negro, 7-13-xi-1982, A. Chacón, G. Yépez, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala pasadanae

EEUU: Florida, Palm Beach Co., Pahokee St. Pk, 13-v-1968, 6810 Boyle, Lalonde & Ng, 1 ♂ (MIZA). EEUU: Nebraska: Halsey, Thomas Co., Universidad de Wisconsin, 21-vii-1972, J. & C. Baker. Trampa de luz, 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala sanguinicollis

MEXICO: Veracruz, Las Tuxtlas, 28-v-1976, M. A. Morón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala tutilina

VENEZUELA: Aragua, Rancho grande, 1100 m, 13-iv-1977, J. Salcedo, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Cyclocephala verticalis

BRASIL: Pará, Obidos, 1° 55' S 62° 06' W, 4-i-1999, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Dyscinetus dubius

VENEZUELA: Apure, Fundo La Florida, cerca del río Quitaparo, 7° 5' N, 68° 36' O, 42 m, 11-14-vi-1999, E. Osuna, A. Chacón, 2 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Dyscinetus dystiscoides

VENEZUELA: Delta Amacuro, Guiniquina, 11-viii-1954, M. Cermeli, 1 ♂ 1 ♀ (Museo de Historia Natural La Salle).

Dyscinetus mendax

VENEZUELA: Sucre, Cariaco, 15-vii-1959, C. Bordón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Dyscinetus paradytis

VENEZUELA: Bolívar, La Urbana, Río Orinoco, 60 m, 4-vi-1997, E. Osuna, F. Rojas, A. Chacón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Erioscelis emarginata

BRASIL: Paraná, Caviuna, ??-xii-1945, A. Maller, col, F. Johnson, donor, 1 ♂ (MIZA).

Erioscelis sobrina

VENEZUELA: Cojedes, El Pao, Pílancones, 9° 43' 54" N, 68° 8' 31" O, 180 m, 3-viii-1995, A. Alemán, Proyecto MIZA- DHC, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Cojedes, El Pao, Pílancones, 9° 43' 54" N, 68° 8' 31" O, 180 m, 5-7-xi-1995, A. Alemán, Proyecto MIZA- DHC, 1 ♀ (MIZA).

Harposceles paradoxus

VENEZUELA: Amazonas, San Simón del Cocuy, 100 m, 20-viii-1974, J. Sykora, 1 ♂ (MIZA).

Mimeoma acuta

COSTA RICA: Heredia, Parque La Selva, cerca de Puerto Viejo, 50 m, 18-ii-1980, H. Howden, A. Howden, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Mimeoma maculata

VENEZUELA: Bolívar, El Hormiguero, Meseta de Nuria, 500 m, 13-17-xii-1974, Expedición MIZA, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Bolívar, El Bochínche, Reserva Forestal Imataca, 200m, 6-18-xii-1974, Expedición MIZA, 1 ♀ (MIZA).

Stenocrates laevicollis

VENEZUELA: Táchira, San Cristóbal, Palmira, 13-ix-1985, C. Bordón, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Stenocrates ligneus

VENEZUELA: Sin datos de colección, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Surutu hesperius

COLOMBIA: Caqueta, Río Orteguzaza, Sur de Florencia, 13-x-1947, L. Richter, col, F. Jonson, donor, 1 ♂ 1 ♀ (MIZA).

Tribu Pentodontini

Pentodon bidens punctatum

ITALIA: Face Jimera (PA), 27-iii-1977, B. Mezza, 1 ♂ (MIZA). ITALIA: Puglie Gargano, Floresta, Umbra, 7-v-1975, 1 ♀ (MIZA).

Tribu Oryctini

Strategus aloeus

VENEZUELA: Cojedes, v-1985, M. Campero, 1 ♂ (MIZA). VENEZUELA: Táchira, 25-xi-1981, G. Cordero. Donación IUT, Táchira, San Cristóbal, 1 ♀ (MIZA)

APÉNDICE II

Especies	1 0										2 0										3 0										4 0										5 0									
<i>Pentodon bidens</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	3	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aegopsis westwoodi</i>	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	4	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	-	0	-	-	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Euetheola bidentata</i>	1	5	1	0	0	0	2	0	0	0	0	3	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	1	2	0	0	0	2	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Euetheola humilis</i>	1	0	1	0	0	2	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	2	0	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Strategus aloeus</i>	2	5	0	0	0	2	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	-	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Acrobolbia macrophylla</i>	0	3	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	?	1	0	0	?	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	2	1	0	0	2	0	0	1	?	1	2	1	0	1	1	1
<i>Ancognatha scarabaeoides</i>	1	2	1	0	1	2	2	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Ancognatha vulgaris</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	2	2	2	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	2	1	0	1	1	0
<i>Arrigutia brevissima</i>	2	4	0	0	0	2	2	1	0	0	0	0	?	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	0	2	2	1	0	0	?	0	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Aspidolea fuliginea</i>	1	4	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	3	0	0	1	0	0	1	0	1	2	2	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	1	1	0
<i>Aspidolea singularis</i>	1	4	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Augoderia nitidula</i>	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	3	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala amazona</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	2	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	3	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala bicolor</i>	1	5	1	0	1	2	1	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	3	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Cyclocephala borburatae</i>	2	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	1	1	0	0	2	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Cyclocephala borealis</i>	1	0	1	0	1	2	2	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	0	-	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	2	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala brevis</i>	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala carbonaria</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	2	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cyclocephala castanea</i>	2	1	0	0	1	1	2	1	0	0	0	3	1	0	0	0	0	2	0	1	3	0	1	1	0	0	3	0	1	1	2	2	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Cyclocephala colasi</i>	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	2	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	1	3	0	1	0	2	2	1	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala complanata</i>	2	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	3	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Cyclocephala discicollis</i>	2	0	1	2	1	1	2	0	0	0	0	3	1	3	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	3	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala discolor</i>	2	1	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	1	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala dispar</i>	2	0	1	0	0	2	2	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	3	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala divaricata</i>	2	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	?	?	?	?	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Cyclocephala epistomalis</i>	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Cyclocephala fasciolata</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	3	0	1	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	?	1	1	1	0	2	1	?
<i>Cyclocephala forsteri</i>	2	5	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Cyclocephala gabaldoni</i>	2	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	2	1	3	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0

<i>Cyclocephala hirta</i>	1	2	0	1	0	1	0	2	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Especies	1 0										2 0										3 0										4 0										5 0																	
<i>Cyclocephala huesingi</i>	2	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	1	1	0	0	3	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	2	1	0								
<i>Cyclocephala jalapensis</i>	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	3	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	0							
<i>Cyclocephala longula</i>	0	5	1	0	0	2	1	0	0	0	0	3	1	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1					
<i>Cyclocephala lunulata</i>	2	5	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	2	0	1	2	0	1	1	0	0	3	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0							
<i>Cyclocephala lurida</i>	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	2	0	-	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0							
<i>Cyclocephala macrophylla</i>	0	5	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	3	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0							
<i>Cyclocephala mafafa</i>	1	0	1	2	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0							
<i>Cyclocephala marginalis</i>	2	4	0	2	1	1	2	1	0	0	0	3	1	3	0	0	0	2	0	1	3	0	1	1	1	0	3	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0						
<i>Cyclocephala melanocephala</i>	2	5	1	0	1	1	1	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	3	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	1	0	1	1	0							
<i>Cyclocephala minuta</i>	1	5	1	0	1	2	1	1	0	0	0	3	1	1	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1	0							
<i>Cyclocephala obesa</i>	1	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	1	0	0	2	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0							
<i>Cyclocephala ocellata</i>	1	2	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	-	3	1	1	1	0	0	-	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	1	0						
<i>Cyclocephala pardolocarnoi</i>	2	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	3	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0					
<i>Cyclocephala pasadenae</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0					
<i>Cyclocephala sanguinicollis</i>	2	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	1	1	0	0	3	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0				
<i>Cyclocephala tutillina</i>	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0				
<i>Cyclocephala verticalis</i>	1	0	1	0	0	2	2	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Chalepides barbatus argentinus</i>	1	5	1	1	1	1	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Chalepides comes</i>	2	5	1	1	1	2	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Dyscinetus dytiscoides</i>	2	5	1	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Dyscinetus paradytis</i>	2	5	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Dyscinetus dubius</i>	2	5	1	1	1	2	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	1	1	2	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0				
<i>Dyscinetus mendax</i>	2	5	1	1	1	1	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Erioscelis emarginata</i>	2	4	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
<i>Erioscelis sobrina</i>	2	5	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0		
<i>Harposceles paradoxus</i>	1	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	3	0	1	1	0	0	-	0	0	1	0	2	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Mimeoma acuta</i>	2	3	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Mimeoma maculata</i>	2	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Stenocrates laevicollis</i>	2	5	1	1	1	1	2	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Stenocrates ligneus</i>	2	5	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	0	1	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0			
<i>Surutú hesperius</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0				

Especies	6 0	7 0	8 0	9 0	1 0 7
<i>Cyclocephala huesingi</i>	0 2 0 0 0 1 0 1 1 0	0 1 2 0 0 0 0 1 1 0	1 1 1 0 1 1 0 0 1 1	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 3 2 0 1 1 1 2 1 ? 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala jalapensis</i>	0 2 0 3 0 1 0 1 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 2 0	1 2 1 0 0 2 0 0 0 2	0 1 0 2 1 0 0 0 0 0	1 0 1 1 2 0 0 1 0 2 1 ? 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala longula</i>	0 1 0 0 0 1 0 0 1 0	0 1 2 0 0 0 0 2 0 0	1 2 0 2 1 2 0 2 1 2	0 0 0 2 0 1 0 0 1 0	0 0 1 0 - 0 0 1 1 0 1 0 0 0 0 1 0
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0 2 0 0 0 1 0 1 1 0	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 1 0 0 1 1 0 2 0 0 0 0 0 1 0
<i>Cyclocephala lurida</i>	0 2 0 1 0 1 0 1 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 1 1 1 0 1 1 1	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 1 2 0 1 1 0 2 1 0 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala macrophylla</i>	0 0 0 1 0 1 0 0 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 1 0 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 1 0	0 0 1 4 2 0 1 1 0 2 1 0 0 0 0 0 0
<i>Cyclocephala mafaffa</i>	0 1 0 0 1 0 0 1 1 0	0 1 2 0 0 0 1 2 1 0	1 1 1 1 0 2 0 1 0 2	0 1 0 2 1 0 0 0 0 2	0 0 1 1 2 0 1 1 0 1 2 0 0 0 0 0 0
<i>Cyclocephala marginalis</i>	0 2 0 1 0 1 0 1 1 1	0 1 2 0 0 0 2 2 0 0	1 0 1 1 0 1 0 1 1 1	0 0 0 2 1 0 0 0 0 0	1 0 1 1 1 0 1 1 0 2 2 0 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala melanocephala</i>	0 2 0 1 0 0 0 1 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 1 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 1 0 1	0 0 1 4 0 0 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0
<i>Cyclocephala minuta</i>	0 1 0 1 0 1 0 1 1 0	0 1 2 0 0 0 1 1 1 0	1 1 2 1 1 1 0 1 1 1	0 0 0 1 0 0 0 0 1 0	1 0 1 3 0 0 1 0 0 2 2 0 0 0 0 1 0
<i>Cyclocephala obesa</i>	0 1 0 1 0 1 0 0 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 1 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 1 2 0 1 1 0 2 0 0 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala ocellata</i>	0 0 0 1 0 1 0 0 1 1	0 1 2 0 0 0 0 1 2 0	1 2 2 1 1 1 0 1 1 1	0 0 0 2 0 0 0 0 1 0	1 0 1 1 0 0 0 1 0 2 1 0 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala pardolocamoi</i>	0 2 0 1 0 1 0 2 1 1	0 2 1 0 0 0 2 - 2 0	1 2 2 1 0 1 0 1 0 1	0 0 0 2 1 0 0 0 0 0	1 0 1 0 - 0 0 1 0 2 1 ? 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala pasadenae</i>	0 1 0 1 0 1 1 0 1 0	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 1 0 1 0 1 0 1	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 1 0 0 1 0 0 2 1 0 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala sanguinicollis</i>	0 0 0 1 0 0 0 2 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 1 0 2 0 1 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 1 2 0 1 0 0 2 1 ? 0 0 1 0 0
<i>Cyclocephala tutilina</i>	0 2 0 0 0 1 0 2 1 0	0 0 2 0 0 0 0 1 1 0	1 1 1 1 0 1 0 1 0 1	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 1 2 0 1 1 0 2 2 0 0 0 1 1 0
<i>Cyclocephala verticalis</i>	0 1 0 1 0 1 0 0 1 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 0 1 1 1 1 0 1 1 1	0 0 0 2 0 0 0 0 1 0	1 0 1 1 2 0 1 1 0 2 1 0 1 0 1 0 0
<i>Chalepides barbatus argentinus</i>	2 0 1 1 0 0 0 1 0 1	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	0 0 1 0 - 0 1 1 0 2 2 0 0 0 1 0 0
<i>Chalepides comes</i>	2 0 1 1 0 0 0 1 0 1	0 1 2 0 0 0 2 2 1 0	1 0 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	0 0 1 0 - 0 1 1 0 2 2 0 0 0 0 0 0
<i>Dyscinetus dytiscoides</i>	2 2 0 0 0 0 0 1 0	0 1 2 0 0 0 1 2 1 0	1 2 1 2 1 2 0 2 1 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 2 2 0 1 1 0 2 2 0 0 1 0 0 0
<i>Dyscinetus paradytis</i>	2 2 0 0 0 0 0 1 1	0 1 2 0 0 0 1 2 1 0	1 0 1 2 1 2 0 2 1 2	0 1 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 2 2 0 1 1 0 2 2 0 0 1 0 0 0
<i>Dyscinetus dubius</i>	1 2 0 1 0 0 0 1 0 0	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	0 0 1 2 0 0 1 1 0 2 1 0 0 1 0 1 0
<i>Dyscinetus mendax</i>	1 2 0 0 0 0 0 1 0 0	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 2 0 2 0 2 0 2	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	0 0 1 4 0 0 1 1 0 2 2 0 0 0 0 1 0
<i>Erioscelis emarginata</i>	0 1 0 1 0 0 0 1 1 0	0 1 1 0 0 0 1 - 0 0	1 0 0 0 0 2 0 0 0 2	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 - 0 0 1 ? ? ? ? 0 0 1 0 0
<i>Erioscelis sobrina</i>	0 1 0 1 0 0 0 0 1 0	0 1 2 0 0 0 0 2 0 0	1 0 0 0 0 2 0 1 0 2	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 - 0 0 1 0 1 2 1 0 0 1 0 0
<i>Harposceles paradoxus</i>	0 0 0 0 0 0 0 1 1 0	1 0 2 1 1 1 2 2 1 1	? ? ? 2 1 2 0 2 1 2	1 0 0 2 0 1 0 0 0 0	0 0 1 0 - 1 0 1 0 2 2 2 0 0 0 1 0
<i>Mimeoma acuta</i>	0 2 0 1 1 1 0 1 1 1	0 1 1 0 0 0 0 - 2 0	1 2 2 1 0 1 0 1 0 1	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	1 0 1 0 - 1 1 1 0 0 2 0 1 0 1 0 0
<i>Mimeoma maculata</i>	0 2 0 1 0 1 0 1 1 1	0 1 1 0 0 0 2 - 2 0	1 2 2 1 0 1 0 1 0 1	0 0 0 2 2 0 0 0 0 0	1 0 1 0 - 1 0 1 0 2 2 0 1 0 1 0 0
<i>Stenocrates laevicollis</i>	0 0 0 1 0 0 0 0 1 0	0 2 2 0 0 0 1 2 1 0	1 1 1 1 1 2 0 1 1 2	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 - 0 0 1 1 1 2 0 0 0 0 1 0
<i>Stenocrates ligneus</i>	1 1 0 1 0 0 0 0 1 0	0 2 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 1 1 1 0 1 1 1	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 - 0 0 1 0 2 2 0 0 0 0 1 0
<i>Surutú hesperius</i>	0 2 0 1 1 0 0 1 1 0	0 1 2 0 0 0 0 2 1 0	1 2 1 1 1 1 0 1 1 1	0 0 0 2 0 0 0 0 0 0	0 1 1 1 2 0 0 1 0 2 1 0 0 0 1 1 0