

Piezas genitales masculinas como carácter taxonómico en escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae)

Male Genital Parts as Taxonomic Character in Coprophagous Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae)

Elsa Helena Manjarrés Hernández^{a,*}
Fredy Molano Rendón^b

Recepción: 18-ago-12

Aceptación: 19-nov-12

Resumen

Scarabaeidae es una familia de escarabajos coprófagos importantes como bioindicadores de áreas perturbadas de diferentes hábitats. La taxonomía del grupo ha sido bastante trabajada y para la mayoría de los grupos hay revisiones, sin embargo uno de los patrones interesantes en la evolución de los animales con fertilización interna es la diversidad de la morfología del órgano genital masculino, además, la genitalia de los machos posee caracteres donde la variación es menor comparada con la morfología externa. De esa manera, el análisis de la genitalia ayuda a la separación de especies próximas y a la taxonomía supraespecífica, debido a que las estructuras genitales cambian de forma lineal a una velocidad más constante que los caracteres derivados de la morfología externa. Para abordar el análisis de la genitalia masculina y sus perspectivas, es importante recopilar los trabajos que se han desarrollado sobre los coleópteros, a fin de sentar las bases para los próximos estudios sobre la genitalia masculina de estos grupos.

Palabras clave: edeago, escleritos, genitalia masculina, parámetros, saco interno, Scarabaeidae.

Abstract

Scarabaeidae is a family of coprophagous beetles which are important as bioindicators of disturbed areas of different habitats. The taxonomy of the group has been quite elaborated and for most of the groups there are recent revisions, however one of the most interesting patterns in the evolution of animals with internal fertilization is the diversity of the morphology of the male genital organ, besides, the male genitalia has characters where the variation is minor compared to the external morphology. Thus, genitalia analysis helps the separation of closely related species and supraspecific taxonomy, due to genital structures change linearly at a constant speed that the characters derived from external morphology. To address the analysis of male genitalia and its prospects, it is important to collect the works that have been developed on coleopterans, to lay the groundwork for upcoming studies on the male genitalia of these groups.

Key words: Aedeagus, Sclerites, Male genitalia, Parameres, Internal sac, Scarabaeidae.

^aDocente Departamento de Biología y Microbiología Universidad de Boyacá.

* Correo electrónico: elsa.manjarres@uptc.edu.co

^bLaboratorio de Entomología, Museo de Historia Natural “Luis Gonzalo Andrade”, Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Docente asistente. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

1. Introducción

Scarabaeidae es una familia de coleópteros que comprende aproximadamente 6000 especies en el mundo [1]. Presenta gran diversidad, tanto en modos de vida como en morfologías. Los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae), por su parte, son un gremio bien definido de esta familia, importantes en el proceso de reciclaje de nutrientes en los ecosistemas, y que pueden verse afectados por las alteraciones medioambientales, lo que hace de este un taxón ideal para la investigación sobre la biodiversidad y conservación. Scarabaeinae es un grupo monofilético y cosmopolita, del cual se conocen mundialmente cerca de 234 géneros y 5000 especies [1]. Cambefort [2] dividió la subfamilia en doce tribus, diez de las cuales están representadas en el Nuevo Mundo y las otras dos se limitan al Viejo Mundo (*Gymno-pleurini* y *Scarabaeini*). En la región neotropical, se encuentran 70 géneros y cerca de 1300 especies, cuyos porcentajes en Colombia son del 50 y 21 % respectivamente [3].

En los trabajos de Hanski y Cambefort [4], Halffter y Favila [5], Favila y Halffter [6], y Escobar y Halffter [7], se plantea el uso de escarabajos coprófagos como un buen grupo bioindicador de perturbaciones en diferentes hábitats y en los bosques tropicales, para medir los efectos de la acción humana en lo referente a la alteración y fragmentación de hábitats. La ecología de los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) está basada principalmente en la explotación competitiva de un recurso alimenticio rico nutricionalmente, como el excremento de grandes vertebrados, en especial mamíferos omnívoros y herbívoros, ya que este constituye la principal fuente alimenticia de larvas y adultos [2, 8, 5, 9], cuyos nutrientes son reincorporados a la cadena alimenticia o al ciclo de nutrientes [10, 11, 12]. Este recurso puede resultar particularmente atractivo para los escarabajos, debido a su alto contenido en nitrógeno y fósforo, elementos necesarios en los diferentes procesos metabólicos [4]. Además, participan en la aireación del suelo, la dispersión secundaria de semillas y como agentes de control biológico de parásitos presentes en las heces [13, 4], puesto que al enterrar el estiércol impiden que los dípteros ovipositen y puedan multiplicarse, contribuyendo de esta forma al control de la diseminación de enfermedades infectocontagiosas [14].

Por otra parte, estos insectos son importantes en estudios de biodiversidad por ser sensibles a perturbaciones que alteren tanto la estructura como el microclima del hábitat [8, 15, 16]. Dentro de los atributos de los Scarabaeinae, que se consideran indicadores ecosistémicos, están la captura fácil, la ejecución de protocolos de muestreo estandarizables, su papel en el funcionamiento de los ecosistemas, y el conocimiento que se tiene en cuanto a su taxonomía, distribución e historia natural [17].

El conocimiento de la fauna de escarabajos coprófagos en ecosistemas en peligro de extinción, es una herramienta fundamental para establecer la importancia del impacto antrópico, ya que los factores que definen la biología y distribución de sus poblaciones se ven seriamente afectados por el nivel de impacto [4]. La mayoría de estudios sobre escarabajos coprófagos están registrados para Colombia [18, 19, 3, 12, 20, 21, 22, 23, 24], Bolivia [25, 26] y Brasil [27]. Sin embargo, los trabajos realizados en Colombia se han enfocado en inventarios, estudios de diversidad y estudios regionales [6]. Pocos trabajos se han centrado en la taxonomía y sistemática, no obstante, Medina y Lopera [28] presentan una clave para la identificación de los géneros Scarabaeinae de Colombia. Vítolo [29, 30], por su parte, estudió los escarabajos de la tribu Phanaeini, y mostró aspectos de la taxonomía, la distribución y las claves de identificación de las especies presentes en Colombia.

La selección de estos escarabajos como un grupo indicador, se debe a la facilidad en la identificación de las especies del grupo [5, 31, 32]. Aunque en la última década se ha avanzado en la taxonomía de los géneros, para muchos aún faltan revisiones recientes que permitan delimitar correctamente las especies, unidad fundamental en los múltiples estudios biológicos con los escarabajos coprófagos [3, 32]. Por lo tanto es indispensable que se realicen descripciones detalladas y completas de las especies del diverso y complejo grupo Scarabaeinae.

Por otra parte, uno de los caracteres ampliamente utilizados en la sistemática y taxonomía de todo el orden Coleoptera, es el órgano genital masculino, debido a la dificultad en la separación de especies por caracteres morfológicos externos, pues, en algunos casos, las especies son crípticas con nichos ecológicos compartidos. Por eso, el uso de la morfología del órgano genital de los machos ha sido útil para

separar y definir grupos naturales de especies [33], puesto que reduce notablemente la confusión que puede presentarse con la variación poblacional, facilitando la separación de especies próximas, incluso la taxonomía supra específica.

Teniendo en cuenta que las estructuras genitales cambian de forma lineal a una velocidad más constante que los caracteres derivados de la morfología externa, y que su evolución parece estar sometida a mecanismos de control distintos de los que actúan sobre los caracteres adaptativos, resulta mucho más confiable un análisis de las afinidades supra específicas, que el convencional basado únicamente en la morfología externa [34]; sin embargo, algunos autores admiten que el uso de caracteres taxonómicos genitales en insectos está sometido a procesos de rápida divergencia [35, 36].

El órgano genital, tanto de machos como de hembras, ha sido utilizado por muchos taxónomos para corroborar las especies descritas por caracteres morfológicos. Así, estudiar la familia Scarabaeidae teniendo en cuenta la genitalia masculina, dará las herramientas para la incorporación de nuevos datos taxonómicos a los bancos de información y para la conformación de los inventarios nacionales de la biodiversidad.

2. Resultados y discusión

2.1. Genitalia masculina en Scarabaeoidea

Desde la perspectiva morfológica, los genitales masculinos constituyen uno de los grupos más diversos en el reino animal, en el que existe un sinnúmero de diseños [37]. La historia del uso de la estructura del aparato genital para diferenciar especies, cuenta ya con más de un siglo de antigüedad, tiempo durante el cual los métodos de estudio han ido mejorando considerablemente [38].

Pese a que la diversidad de la morfológica genital es un tópico interesante, se sabe muy poco acerca de las causas de su evolución, y, hasta ahora, se han sugerido tres hipótesis para explicar las causas de la evolución del órgano genital masculino. Según la primera, llave-cerradura, para evitar principalmente el apareamiento con miembros de otra especie; de acuerdo con la segunda, pleiotropía, la diversidad de los genitales no tiene una base funcional; y según

la hipótesis de selección sexual, los caracteres que componen los genitales están sujetos a selección, del mismo modo que ocurre con los caracteres sexuales secundarios [37].

Los primeros estudios de las piezas genitales de insectos, son probablemente los efectuados por Audoin sobre himenópteros [39, 40], sin embargo son Sharp y Muir [41] quienes presentan, además de la anatomía comparada, consideraciones taxonómicas del uso de las estructuras de la genitalia masculina. Franz (1929), por su parte, expuso las bases para el estudio de la estructura interna del edeago [38]. El primer autor en describir una especie nueva y presentar una imagen del saco interno fue Pereira, y el primer estudio comparativo detallado de las piezas del saco interno para resolver un problema sistemático, lo realizó Binaghi en 1969 [40].

Los trabajos sobre genitalia masculina en Scarabaeoidea permiten aumentar la comprensión de las relaciones filogenéticas y taxonómicas dentro de la familia. Al respecto, vale anotar que Sharp y Muir (1912) inician el primer estudio comparativo sobre la morfología del órgano genital masculino en los coleópteros. En este trabajo se hace la descripción detallada de este órgano en especies como *Phanaeus lugens* perteneciente a la tribu Phanaeini; posteriormente [42] se determinan como caracteres diagnósticos para la taxonomía de *Onthophagus*, el saco interno y las láminas copulatorias de la genitalia masculina. Zunino [43] también estudia el género *Onthophagus* haciendo descripciones de la genitalia de ambos sexos, y esquematiza con detalle la arquitectura del saco interno del órgano genital masculino destacando de esta manera caracteres taxonómicos diagnósticos para cada una de las especies del género.

En trabajos sobre especies de *Copris* afrotropicales realizados por Nguyen-Phung y Cambeport [44, 45, 46], se definen grupos enteros de especies con ayuda del órgano genital masculino, principalmente sobre la base de caracteres del saco interno, y se describen así seis nuevas especies, que incluyen dos subespecies. Matthews [47] hace una revisión de la tribu Scarabaeini "Canthonina" de Australia teniendo en cuenta 38 caracteres morfológicos, dentro de ellos la cápsula del órgano genital, y describe tres géneros y 52 especies nuevas con base en estos caracteres.

La exploración de nuevos caracteres importantes para determinar relaciones filogenéticas basadas en las genitalias masculinas y femeninas, fue hecha por Zunino y Halffter [34] con un grupo de especies de *Onthophagus* americanos; en este trabajo se estudiaron los aparatos copuladores, lo que proporcionó información para la filogenia del grupo.

D'Hotman y Scholtz [48] estudian el significado filogenético del órgano genital masculino utilizando 350 especies de 12 familias de Scarabaeoidea. Ellos proponen una filogenia dentro de la superfamilia basados en este órgano, además de establecer la terminología, la morfología y los tipos de edeago para el estudio de la genitalia masculina. En otro trabajo, D'Hotman y Scholtz [49] proponen caracteres como la esclerotización de las piezas basales del saco interno, la presencia o ausencia de la pieza dorsal basal y parámetros extendidos, la posición de la fusión de las temonas y el estado de desarrollo de la cápsula genital, para establecer filogenias dentro de los Scarabaeoidea.

Con el estudio de la genitalia masculina de la tribu Sisyphini se determinó que para este grupo la faloteca tiene un modelo general constante, mientras que caracteres como la esclerotización de estructuras del saco interno variaban de acuerdo con las especies [50]. En la revisión del género *Ontherus*, Genier [51] hace descripciones morfológicas muy detalladas del edeago, parámetros y un esclerito del saco interno de las especies, las cuales le permitieron proponer caracteres para realizar la filogenia del grupo.

Barbero *et al.*, [52] trabajaron las relaciones filogenéticas en el género *Scarabaeus*. La mitad de los caracteres utilizados son de anatomía interna de la genitalia masculina y femenina, lo cual confirma la filogenia propuesta por caracteres morfológicos. Otro análisis filogenético que se hizo teniendo en cuenta el saco interno, en el que se reconocen estructuras como la lamela copulatriz y las piezas intermedias, muestran la parafilia entre las tribus Coprini y Dichotomiini [53].

La importancia de la genitalia masculina en la separación de especies en la subfamilia Scarabaeinae, ha venido incrementándose en los últimos treinta años [50, 48, 34]. Estudios como el de López-Guerrero [33], donde la genitalia masculina de los géneros *Eurysternus* y *Sisyphus* es analizada, provee una descripción general del edeago y hace énfasis en

las estructuras del saco interno para la caracterización de estas especies.

Kohlmann [54] describe nuevas especies de *Ateuchus* con base en la genitalia masculina. Mediante el análisis del saco interno se determinaron caracteres de importancia taxonómica como la lamela apical. Con el estudio de las estructuras del saco interno, parámetros, falobase y los escleritos vulvares, Reid [55] revisa el complejo de especies del género *Coprodactyla*, donde se logra separar especies crípticas con la ayuda de caracteres del saco interno antes no utilizados.

Las características del edeago y la forma de los parámetros son caracteres de valor taxonómico para *Canthon* [56]. Los escleritos del saco interno también fueron evaluados y fue establecida la terminología para los diferentes tipos: esclerito circular, esclerito elongado y esclerito placa. Se resalta el trabajo de Gonzalez *et al.* [18], quienes, además de los escleritos mencionados, incluyen el esclerito medial como carácter taxonómicamente importante.

Por otra parte, House y Simmons [36] estudian la morfología genital de *Onthophagus taurus*, con el objetivo de determinar si la variación en la morfología genital masculina influye en el éxito reproductivo de la especie; sin embargo, no establecen una terminología para los escleritos del saco interno, sino que los enumeran para hacer la caracterización de ellos.

Frolov y Scholtz [57] hacen una revisión del género *Macroderes*, y analizan el edeago y los escleritos del saco interno para cada especie. Con estos caracteres determinan seis especies nuevas, y señalan, en particular, que la forma de un esclerito del saco interno es un carácter diagnóstico importante para el género. Por su parte, López-Guerrero [58] revisa el género *Dichotomius* en México, donde examina las estructuras genitales de ambos sexos. Para el análisis de la genitalia masculina evalúa el edeago (falobase y parámetros), las estructuras esclerotizadas del saco interno, debido a que estos caracteres pueden contribuir a clarificar la identificación de las especies del género.

En relación con la genitalia masculina y femenina de *Phanaeus*, Price [59] hace las primeras descripciones ilustradas de los genitales masculinos y de las espermatecas, para las especies *P. vindex*, *P. difformis* y *P. igneus*. La cápsula genital, es decir, la

falobase y parámetros y los escleritos del saco interno, revelaron diferencias en la forma y la esclerotización en las tres especies.

El trabajo de Werner y Simmons [60], sobre la evolución de los genitales masculinos y la funcionalidad de los escleritos genitales en *Onthophagus taurus*, muestra que la selección sexual ha sido importante en la evolución de la morfología genital. Hay pocos estudios sobre morfología funcional, no obstante, este es un primer acercamiento en el que se muestra que tres de los escleritos forman una unidad funcional integrada que genera el espermatóforo de forma tubular y ofrece su apertura a la espermateca de la hembra.

Tarasov y Solodovnikov [61], basados en caracteres de la morfología externa, muestran la sistemática actual de la tribu Onthophagini, debido a que en esta se han presentado varios conflictos entre la filogenia molecular y la clasificación basada en caracteres morfológicos, sin embargo haciendo un análisis de las hipótesis filogenéticas, de 91 caracteres morfológicos que evaluaron, aquellos que pertenecen a los escleritos, el edeago y la falobase aportan para definir relaciones filogenéticas fuertes, por lo tanto, ellos establecen terminología para la falobase y determinan la variación de la lamela copulatrix.

En 2013, Medina *et al.* [62] examinan la genitalia interna y externa de once tribus de la subfamilia Scarabaeinae, describen y homologan las estructuras presentadas por otros autores, explican la variación del segmento genital, el edeago, el saco interno, sus escleritos y rásputas, además proponen para facilitar el estudio de la genitalia, dividir el saco interno en cuatro áreas: basal, submedial, medial y apical.

2.2. Morfología de los genitales masculinos en Scarabaeinae

Uno de los patrones más interesantes en la evolución de los animales con fertilización interna, es la diversidad de la morfología genital masculina [37]. Desde la perspectiva morfológica, los genitales, principalmente los masculinos, constituyen uno de los órganos más diversos en el reino animal, donde existe un sinnúmero de diseños [63]. Otro aspecto, es el conocimiento de las funciones adicionales a la transferencia de esperma de los genitales, ya que se lograría analizar el efecto de la variación de esos caracteres en el éxito reproductivo.

Pese a que la diversidad de la morfología genital es un tópico muy interesante para trabajar la taxonomía de grupos, sólo desde la última década se están trabajando estos caracteres en la taxonomía y filogenia de grupos de insectos [40, 44, 45, 46, 47, 34, 51, 54, 18].

En Scarabaeidae, los caracteres del órgano copulador muestran consistencias intraespecíficas mayores que las que suelen ocurrir en los caracteres morfológicos externos [65], mientras que estos últimos están fuertemente condicionados en su evolución por la presión selectiva del medio [18]. La morfología de la genitalia interna del macho puede estar menos expuesta a selección por parte de condiciones ambientales, aunque puede estar influida directamente por selección sexual [66, 18].

El órgano genital masculino de los escarabajos coprófagos está conformado por varias estructuras. En los Scarabaeinae, el órgano copulador del macho se llama edeago y está conformado por tres partes, las temonas que son unas láminas quitinosas que recubren el edeago, la falobase o pieza basal y un par de parámetros que se articulan al extremo distal de la falobase, estas partes conforman una cápsula externa quitinosa que contiene el saco interno [41, 48]. El edeago ha tenido un valor taxonómico, en particular por los parámetros de su forma, ángulo y simetría.

Dentro de la cápsula del edeago se encuentra el saco interno, o bolsa membranosa y alargada donde se distinguen diferentes zonas (basal, sub-medial, medial y apical), en las que se hallan diferentes escleritos envueltos en una membrana gruesa.

El segmento genital se deriva del noveno segmento abdominal [49], el cual se conecta al pigidio rodeando y soportando el edeago, el segmento genital presenta placas esclerotizadas ventrales y laterales, estas placas varían en posición, orientación, forma y grado de esclerotización [62], varios autores ha tomado características del segmento para la definición de especies y en filogenia [67].

3. Perspectivas

Teniendo en cuenta el avance de las técnicas de estudio de la genitalia masculina y la propuesta de Medina *et al.* [62] sobre la unificación de la nomenclatura desarrollada para los componentes del

órgano genital masculino, el reto es abordar cada uno de los géneros de la tribu de la subfamilia Scarabaeinae [35], además de proveer una consistencia en las descripciones e ilustraciones de la genitalia del macho para facilitar propuestas de homologías. Lamentablemente, en la actualidad este tipo de labor es bastante dispendiosa y depende mucho de la ética del investigador, pues la descripción del órgano genital masculino puede ser muy subjetiva, según las observaciones que se hagan de este.

En términos generales, el enfoque taxonómico de la genitalia masculina representa una información muy valiosa y adicional a los caracteres morfológicos, además de aportar a la investigación de la filogenia de los grupos. Es importante, igualmente, integrar el conocimiento de morfología y sistemática con la entomología aplicada, para disponer de esta información en los diferentes estudios ecológicos que se hagan. También es de relevancia hacer análisis de la correlación entre las estructuras de la genitalia de machos y hembras, conjuntamente con los estudios de morfología funcional del comportamiento de la cópula y ovoposición.

Referencias

- [1] G. Halffter, "Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)", *Folia Entomológica Mexicana*, vol. 82, pp. 195-238, 1991.
- [2] Y. Cambefort, "From saprophagy to coprophagy", In *Dung Beetle Ecology*, I. Hanski y Y. Cambefort, Eds. Princeton, Nj.: Princeton University Press, pp. 22-35, 1991.
- [3] C. Medina, A. Lopera-Toro, A. Vítolo y B. Gill, "Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia", *Biota Colombiana*, vol. 2, no. 2, pp. 131-144, 2001.
- [4] I. Hanski y Y. Cambefort, *Dung beetle ecology*. New Jersey: Princeton University Press, 1991, pp. 418.
- [5] G. Halffter y M.E. Favila, "The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes", *Biology International*, vol. 27, pp. 15-21, 1993.
- [6] M. Favila y G. Halffter, "The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function", *Acta Zool Mex*, vol. 72, pp. 1-25, 1997.
- [7] F. Escobar y G. Halffter, "Análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje mediante el uso de grupos indicadores: el caso de los escarabajos estercoleros", en: *IV Reunión Latinoamericana de Scarabaeidología*. Memorias, F. Vaz de Mello, J. Oliverira, J. Louzada, J. Salvador, F. Escobar editores. Viçosa: Londrina Embropa Documentos, 1999, PP. 135-141.
- [8] G. Halffter y E.G. Matthews, "The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae", *Folia Entomologica Mexicana*, vol. 12, no. 14, pp. 1-312, 1966.
- [9] S. Spector y S. Ayzama, "Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone", *Biotropica*, vol. 35, pp. 394-404, 2003.
- [10] H. F. Howden y O. P. Young, "Panamian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae)", *Contributions of the American Entomological Institute*, vol. 18, no. 1, pp. 1-204, 1981.
- [11] F. Escobar y P. Chacón, "Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un Bosque Tropical Montano, Nariño-Colombia", *Revista de Biología Tropical*, vol. 48, no. 4, pp. 961-975, 2000.
- [12] F. Bustos-Gómez y A. Lopera, "Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia)", *m3m: Monografías Tercer Milenio SEA*, Zaragoza, vol. 3, no. 30, pp. 59-65, Sep. 2003.
- [13] G. Halffter, "Etología y paleontología de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae)", *Ciencia*, vol. 29, pp. 164-178, 1959.
- [14] A. Tapia, "Preferencia por fecas de tapir amazónico (*Tapirus terrestris*) de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosque secundario amazónico", *Tapir Conservation*, vol. 14, no. 17, pp. 24- 28, 2005.

- [15] V. G. Nealis, "Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae)", *Canadian Journal of Zoology*, vol. 5, pp. 138-147, 1977.
- [16] B. M. Doube, "Dung beetles of southern Africa", en: *Dung beetle ecology*, I. Hanski y Y. Cambefort Eds. New Jersey: Princeton University, 1991, pp. 133-155.
- [17] P. Fuentes y E. Camero, "Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia", *Entomotropica*, vol. 21, no. 3, pp. 133-143, 2006.
- [18] F. A. González, F. Molano y C.A. Medina, "Los subgéneros *Calhyboma* Kolbe 1893, *Hybomidium* Shipp 1897 y *Telhyboma* Kolbe 1893 de *Deltophilum* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia", *Revista Colombiana de Entomología*, vol. 35, pp. 253-274, 2009.
- [19] J. M. Amézquita, A. Forsyth, A. Lopera y A. Camacho, "Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia colombiana", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 76, pp. 113-126, 1999.
- [20] R. García y L. Pardo, "Escarabajos Scarabaeinae Saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque húmedo premontano de los Andes occidentales colombianos", *Ecología Aplicada*, vol. 3, no.1, 2, pp. 59-63, 2004.
- [21] J. A. Noriega, C. Solís, F. Escobar y E. Realpe, "Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta", *Revista Biota colombiana*, vol. 8, no. 1, pp. 77-86, 2007.
- [22] A. Pulido, C.A. Medina y R. Riveros, "Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región andina de Colombia", Parte 1. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas*, vol. 31, no. 119, pp. 305-310, 2007.
- [23] N. J. Martínez, H. García, A. Pulido, D. Ospino y J. C. Narváez, "Fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia", *Neotropical Entomology*, vol. 38, no. 6, pp. 708-715, mes, 2009.
- [24] J. Barraza, F. J. Montes, H. N. Martínez y D. Cuauhtémoc, "Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia)", *Revista Colombiana de Entomología*, vol. 36, no. 2, pp. 285-291, 2010.
- [25] A. C. Hamel-Leigue, S.K. Herzog, D.J. Mann, T.H. Larsen, B.D. Gill, W.D. Edmonds y S. Spector, "Distribución e historia natural de escarabajos coprófagos de la tribu Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Bolivia", *Kempffiana*, vol. 5, pp. 43-95, 2009.
- [26] T. Vidaurre, J. Noriega y M. Ledezma, "First report on the distribution of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) in Bolivia", *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.), vol. 24, no. 3, pp. 217-220, 2008.
- [27] R. Duraz, W. Martins y F. Vaz De Mello, "Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural Forest Cerrado Ecotone in Minas Gerais, Brazil", *Neotropic al Entomology*, vol. 5, pp. 721-731, 2005.
- [28] C. A. Medina y A. Lopera-Toro, "Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia", *Caldasia*, vol. 22, no. 2, pp. 299-315, 2000.
- [29] A. Vítolo, "Clave para la identificación de los géneros y especies de Phanaeinas (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprinae: Phanaeini) de Colombia", *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, vol. 24, no. 93, pp. 591-603, 2000.
- [30] A. Vítolo, "Escarabajos estercoleros de la tribu Phanaeini de Colombia (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae)", en: *Insectos de Colombia*. Vol 3, F. Fernandez, M. G. Andrade, G. D. Amat (eds.). Bogotá: Facultad de ciencias Universidad Nacional de Colombia, 2004. pp. 277-318.
- [31] S. Spector, "Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation", *Coleopterists Bulletin*, vol. 60, pp. 71-83, 2006.
- [32] J. A. Arias, P. Delgado, F.A. González y F.Z. Vaz-de-Mello, "Nuevos registros de escaraba-

- jos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para el departamento de Chocó (Colombia)", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 27, no. 3, pp. 875-878, 2011.
- [33] Y. López-Guerrero, "Morphological comparison of the male genitalia of Eurysternus Dalman and Sisyphus Latreille (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae)", *The Coleopterists Bulletin*, vol. 53, no. 3, pp. 201-207, 999.
- [34] M. Zunino y G. Halffter, "Análisis taxonómico ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus", *Museo Regionale di Scienze Naturale Torino Monografia*, vol. 9, pp. 1-211, 1988.
- [35] M. Zunino, "Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte", *Dugesiana*, vol. 18, no. 2, 2012.
- [36] C.M. House y L.W. Simmons, "Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus*: an example of sexually selected male genitalia", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 270, pp. 447-455, 2003.
- [37] A. Córdoba-Aguilar, "Evolución y diversidad de la morfología de los genitales masculinos en insectos", *Folia entomológica mexicana*, vol. 110, pp. 95-111, 2000.
- [38] A. V. Anichtchenko. (2004). Utilización de la estructura de saco interno del edeago en carábidos (Insecta, Coleoptera, Carabidae) para la taxonomía. [En línea]. Disponible: <http://paganel-net.xm.com/utilizacion.htm>
- [39] R. Jeannel, *L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères*. Paris: Muséum, 1955.
- [40] M. Zunino, "Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte", *Dugesiana*, vol. 18, no. 2, pp. 197-206, febrero, 2012.
- [41] D. Sharp y F. Muir, "The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera", *Transactions of Entomological Society of London*, vol. 3, pp. 477-642, 1912.
- [42] G. Binaghi, G. Dellacasa y R. Poggi, "Nuovi Caratteri diagnostici per la determinazione degli *Onthophagus* del gruppo *ovatus* (L.) e *geonemia* controllata delle specie Italiane del gruppo" *Memorie della Società Entomologica Italiana*. Genova, vol. 48(IB), pp. 29-46, 1969.
- [43] M. Zunino, "Revisión de las especies paleárticas del género *Onthophagus*". *I.II. sottogenere *Euonthophagus* Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, vol. 1, pp. 1-28, 1972.
- [44] T. Nguyen-Phung y Y. Cambefort, "Revisión des espèces afro-tropicales du genre *Copris*", *I. Le groupe *integer* Nouvelle Revue d'Entomologie*, Paris (NS), vol. 3, no. 4, pp. 401-416, 1986.
- [45] T. Nguyen-Phung y Y. Cambefort, "Révision des espèces afrotropicales du genre *Copris* Müller, 1764. III. Le groupe *inhalatus* Quedenfeldt (Coleoptera, Scarabaeidae)", *Revue Française d'Entomologie (N.S.)*, vol. 8, no. 3, pp. 100-106, 1986.
- [46] T. Nguyen-Phung y Y. Cambefort, "Révision des espèces afrotropicales du genre *Copris* Müller, 1764. II. Le groupe *jacchus* (Fabricius) (Coleoptera Scarabaeidae s. str.)", *Annales de la Société entomologique de France*, vol. 23, no. 1, pp. 67-75, 1987.
- [47] E. G. Matthews, "A revision of the Scarabaeine dung beetles of Australia II. Tribe Scarabaeini", *Australian Journal of Zoology*, Supplementary Series, Melbourne, vol. 24, pp. 1-211, 1974.
- [48] D. D'Hotman y C.H. Scholtz, "Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea", *Entomology memoir Department of Agricultural Development*, vol. 77, pp. 1-51, 1990.
- [49] D. D'Hotman y C.H. Scholtz, "Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera)", *Elytron*, vol. 4, pp. 3-39, 1990.
- [50] E. Barbero, C. Palestrini y M. Zunino. (1991). Filogenesi, biogeografía e sistematica generica dei Sisyphini (Coleoptera: Scarabaeidae). Presentado en Aui XVI Congreso nazionale italiano di Entomologia. Bari - Martina Franca, pp. 837-844. [51] F. Génier, "A revision of the Neotropical genus *Ontherus*", *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, vol. 170, pp. 1-169, 1996.

- [51] E. Barbero, C. Palestini y A. Roggero, "Phylogenetic relationships in the genus *Scarabaeus* Linnaeus", *Atti 1. Colloquio Nazionale di Sistematica Cladistica. Memorie del Museo civico di storia naturale di Verona (2), Sezione Scienze della Vita*, vol. 13, pp. 87-96, 1998.
- [52] O. Montreuil, "Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et di Dichotomiini (Coleoptera: Scarabaeidae)", *Scénario biogéographique. Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, vol. 34, no. 2, pp. 135-148, 1998.
- [53] B. Kohlmann, "New species and distribution records of Mesoamerican *Ateuchus*". *Revista de Biología Tropical*, vol. 48, no. 1, pp. 235-246, 2000.
- [54] C. A. Reid, "A complex of cryptic species in the genus *Coptodactyla* Burmeister", *Memoirs of the Queensland Museum*, vol. 46, no. 1, pp. 231-251, 2000.
- [55] C. A. Medina, C. H. Scholtz y B.D. Gill, "Morphological variation and systematics of *Canthon* and related genera of new world *Canthonini* dung beetles", *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, Berlin, vol. 50, no. 1, pp. 23-68, 2003.
- [56] A. V. Frolov y H. C. Scholtz, "Revision of the southern African genus *Macroderes* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)", *Annals of the Entomological Society of America*, vol. 40, no. 3-4, pp. 373-393, 2004.
- [57] I. López-Guerrero, "Los *Dichotomius* de la fauna de México", *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, vol. 36, pp. 195-209, mes, 2005.
- [58] D. I. Price, "Descriptions of the male and female genitalia of *Phanaeus* (Macleay) (Scarabaeidae: Scarabaeinae): The vindex species group", *The Coleopterists Bulletin*, vol. 59, no. 2, pp. 197-203, 2005.
- [59] M. Werner y W. L. Simmons, "The evolution of male genitalia: functional integration of genital sclerites in the dung beetle *Onthophagus Taurus*", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 93, pp. 257-266, 2008.
- [60] S. I. Tarasov y A. Y. Solodovnikov, "Phylogenetic analyses reveal reliable morphological markers to classify mega-diversity in *Onthophagini* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)", *Cladistics*, vol. 27, pp. 1-39, 2011.
- [61] C. A. Medina, F. Molano y C. H. Scholtz, "Morphology and terminology of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) male genital", *Zootaxa*, vol. 3626, no. 4, pp. 455-476, 2013.
- [62] W. G. Eberhard, *Sexual selection and animal genitalia*, Boston: Harvard University Press, 1985.
- [63] M. Zunino, "La evolución de los aparatos copuladores", *Comentarios A W. G. Eberhard, "Sexual selection and animal genitalia"*. *Elytron*, vol. 1, no. 87, pp. 105-107, 1987.
- [64] M. Zunino y E. Monteresino, "Ideas preliminares sobre la evolución de los aparatos copuladores en *Rutelinae* (Coleoptera, Scarabaeoidea) y la filogenia del grupo", *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, vol. 48, no. 89, pp. 3-13, 1990.
- [65] M. Zunino, "Las relaciones taxonómicas de los *Phanaeina* (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas", *Folia Entomológica Mexicana*, vol. 64, pp. 101-115, 1985.
- [66] T. Philips, W. Edmonds y C. H. Scholtz, "A phylogenetic analysis of the New World tribe *Phanaeini* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): hypotheses on relationships and origins", *Insect Systematics and Evolution*, vol. 35, pp. 43-63, 2004.