

**ESTUDIO DE LA VARIACIÓN DE LA GENITALIA MASCULINA DE LAS
ESPECIES DE LA TRIBU PHANAEINI (Scarabaeinae) EN COLOMBIA:
IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y FILOGENÉTICAS.**

ELSA HELENA MANJARRES HERNANDEZ

**UNIVERSIDAD PEDAGOGICA Y TECNOLOGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE POSGRADOS
MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLOGICAS
TUNJA
2013**

**ESTUDIO DE LA VARIACIÓN DE LA GENITALIA MASCULINA DE LAS
ESPECIES DE LA TRIBU PHANAEINI (Scarabaeinae) EN COLOMBIA:
IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y FILOGENÉTICAS.**

ELSA HELENA MANJARRES HERNANDEZ

**Trabajo presentado como requisito parcial para optar el título de Magister en
Ciencias Biológicas**

Director

FREDY MOLANO RENDON

UNIVERSIDAD PEDAGOGICA Y TECNOLOGICA DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE POSGRADOS

MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLOGICAS

TUNJA

2013

NOTA DE ACEPTACION

Según el acta de sustentación No. _____, para ELSA HELENA MANJARRES HERNANDEZ, fue aprobada y calificada esta tesis de Maestría como _____, por la Escuela de Posgrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

GABRIEL PATARROYO MORENO
Decano Facultad de Ciencias

JOVANNY ARLES GOMEZ CASTAÑO
Director Escuela de Posgrados

CLAUDIA ALEJANDRA MEDINA URIBE
Jurado calificador

FABIO ARTURO GONZÁLES ALVARADO
Jurado calificador

JAIRO ANTONIO CAMACHO REYES
Coordinador Académico Maestría en Ciencias
Biológicas

FREDY MOLANO RENDON
Director de Tesis

ELSA HELENA MANJARRES HERNANDEZ
Autora

Tunja, 23 de Octubre de 2013

AGRADECIMIENTOS

El trabajo aquí presentado es el resultado del esfuerzo y colaboración de muchas personas. En primer lugar mi familia, Josué y mi esposo quienes con su amor, compañía y apoyo en mi formación académica he pasado los mejores momentos de mi vida.

A mi director Fredy Molano Rendón, por su apoyo, colaboración, asesoría, consejos y valiosa confianza que han hecho realidad este proyecto. A Felipe por su valiosa colaboración con las ilustraciones.

También agradezco a Arturo, Marcelita, Patricia, María y Judy quienes me escucharon y aconsejaron en todo este proceso, a mis compañeros de la Maestría Dianita, Jacky, Andreas, Merly y Profes: María Ines, Anita, Carlos, Alix, por su apoyo durante todo mi embarazo y formación académica.

A los curadores de cada una de las colecciones visitadas por su colaboración en el préstamo o envío de los ejemplares utilizados en este estudio: Alejandro Lopera Toro (Colección Escarabajos Coprófagos de Colombia, Bogotá, Colombia); Fredy Molano (Colección entomológica de referencia Museo de Historia Natural “Luis Gonzalo Andrade” Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia) y en especial a la Doctora Claudia Alejandra Medina (Instituto de Investigación de Recursos Biológicas Alexander Von Humboldt, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia), por el préstamo de la gran mayoría de los ejemplares aquí estudiados.

CONTENIDO

	pág
INTRODUCCIÓN	17
1. CAPITULO 1: Marco conceptual	21
1.1 Ubicación taxonomía y características de los escarabajos coprófagos	21
1.2 Genitalia masculina en Scarabaeoidea	22
1.3 La tribu Phanaeini	26
1.3.1 Historia taxonómica de Phanaeini	27
1.4 Objetivos	29
1.4.1 Objetivo general	29
1.4.2 Objetivos específicos	29
1.5 Justificación	29
1.6 Materiales y métodos	31
2. CAPITULO 2. Descripciones órgano genital masculino de las especies de la tribu Phanaeini	33
2.1 Género <i>Sulcophanaeus</i>	34
2.1.1 <i>Sulcophanaeus auricollis auricollis</i>	35
2.2.2 <i>Sulcophanaeus auricollis joffrei</i>	37
2.1.3 <i>Sulcophanaeus velutinus</i>	39
2.1.4 <i>Sulcophanaeus noctis</i>	41
2.1.5 <i>Sulcophanaeus noctis cupricollis</i>	43
2.1.6 <i>Sulcophanaeus miyashitai miyashitai</i>	45
2.1.7 <i>Sulcophanaeus miyashitai metallescens</i>	46
2.1.8 <i>Sulcophanaeus menelas</i>	48
2.1.9 <i>Sulcophanaeus leander</i>	49
2.1.10 <i>Sulcophanaeus faunus</i>	51

2.2 Género <i>Oxysternon</i>	54
2.2.1 <i>Oxysternon festivum</i>	55
2.2.2 <i>Oxysternon festivum festivum</i>	57
2.2.3 <i>Oxysternon festivum viridanum</i>	59
2.2.4 <i>Oxysternon silenus</i>	60
2.2.5 <i>Oxysternon palaemon</i>	63
2.2.6 <i>Oxysternon ebenium</i>	65
2.2.7 <i>Oxysternon lautum</i>	67
2.2.8 <i>Oxysternon conspicillatum</i>	70
2.3 Género <i>Coprophanaeus</i>	73
2.3.1 <i>Coprophanaeus bellicosus</i>	73
2.3.2 <i>Coprophanaeus abas</i>	75
2.3.3 <i>Coprophanaeus conocephalus</i>	77
2.3.4 <i>Coprophanaeus corythus</i>	79
2.3.5 <i>Coprophanaeus dardanus</i>	82
2.3.6 <i>Coprophanaeus ignecinctus</i>	84
2.3.7 <i>Coprophanaeus spitzi</i>	86
2.3.8 <i>Coprophanaeus solisi</i>	88
2.3.9 <i>Coprophanaeus gamezi</i>	89
2.3.10 <i>Coprophanaeus morenoi</i>	92
2.3.11 <i>Coprophanaeus parvulus</i>	94
2.3.12 <i>Coprophanaeus pecki</i>	96
2.3.13 <i>Coprophanaeus telamon</i>	98
2.3.14 <i>Coprophanaeus telamon nevinsoni</i>	100
2.3.15 <i>Coprophanaeus telamon telamon</i>	102
2.3.16 <i>Coprophanaeus ensifer</i>	104
2.3.17 <i>Coprophanaeus lancifer</i>	105
2.4 Género <i>Phanaeus</i>	108
2.4.1 <i>Phanaeus palaeno</i>	109
2.4.2 <i>Phanaeus beltianus</i>	111

2.4.3 <i>Phanaeus bispinus</i>	113
2.4.4 <i>Phanaeus chalcomelas</i>	116
2.4.5 <i>Phanaeus cambeforti</i>	119
2.4.6 <i>Phanaeus dejeani</i>	121
2.4.7 <i>Phanaeus demon excelsus</i>	123
2.4.8 <i>Phanaeus hermes</i>	124
2.4.9 <i>Phanaeus kirbyi</i>	127
2.4.10 <i>Phanaeus meleagris</i>	129
2.4.11 <i>Phanaeus wagneri</i>	131
2.4.12 <i>Phanaeus meleagris minos</i>	134
2.4.13 <i>Phanaeus haroldi</i>	136
2.4.14 <i>Phanaeus prasinus</i>	139
2.4.15 <i>Phanaeus pyrois</i>	142
2.5 <i>Diabroctis cadmus</i>	145
2.6 <i>Gromphas aureginosa</i>	146
3. CAPITULO 3. RELACIONES FILOGENÉTICAS	148
4. DISCUSIÓN	156
5. CONCLUSIONES	166
6. BIBLIOGRAFÍA	167
7. ANEXOS	180

LISTA DE FIGURAS

	pág
Figura 1. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital. Escala 1mm.	33
Figura 2. <i>Sulcophanaeus auricollis auricollis</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	36
Figura 3. <i>Sulcophanaeus auricollis joffrei</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado.	38
Figura 4. <i>Sulcophanaeus velutinus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	40
Figura 5. <i>Sulcophanaeus noctis</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	42
Figura 6. <i>Sulcophanaeus noctis cupricollis</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Segmento genital.	44
Figura 7. <i>Sulcophanaeus miyashitai miyashitai</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	45
Figura 8. <i>Sulcophanaeus miyashitai metallescens</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	47
Figura 9. <i>Sulcophanaeus menelas</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	48
Figura 10. <i>Sulcophanaeus leander</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	50

- Figura 11. *Sulcophanaeus faunus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 52
 Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.
 Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 12. *Oxysternon festivum* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 55
 Parámeros, c. Segmento genital.
- Figura 13. *Oxysternon festivum festivum* morfología órgano genital masculino. a. 57
 Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f.
 Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 14. *Oxysternon festivum viridanum* morfología órgano genital masculino. a. 59
 Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f.
 Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 15. *Oxysternon silenus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 61
 Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.
 Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 16. *Oxysternon palaemon* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 63
 Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.
 Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 17. *Oxysternon ebenium* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 66
 Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.
 Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 18. *Oxysternon lautum* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 68
 Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.
 Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 19. *Oxysternon conspicillatum* morfología órgano genital masculino. a. 70
 Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Saco interno (Perú), e. Segmento genital.
- Figura 20. *Coprophanaeus bellicosus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, 74
 b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa,
 g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 21. *Coprophanaeus abas* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 76
 Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.

Esclerito elongado, h. Segmento genital.	
Figura 22. <i>Coprophanaeus conocephalus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	78
Figura 23. <i>Coprophanaeus corythus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	80
Figura 24. <i>Coprophanaeus dardanus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	82
Figura 25. <i>Coprophanaeus ignecinctus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	84
Figura 26. <i>Coprophanaeus spitzi</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	86
Figura 27. <i>Coprophanaeus solisi</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	88
Figura 28. <i>Coprophanaeus gamezi</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	90
Figura 29. <i>Coprophanaeus morenoi</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	92
Figura 30. <i>Coprophanaeus parvulus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	94
Figura 31. <i>Coprophanaeus pecki</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.	96

Esclerito elongado, h. Segmento genital.	
Figura 32. <i>Coprophanaeus telamon</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	98
Figura 33. <i>Coprophanaeus telamon nevinsoni</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	100
Figura 34. <i>Coprophanaeus telamon telamon</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	102
Figura 35. <i>Coprophanaeus ensifer</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Segmento genital.	104
Figura 36. <i>Coprophanaeus lancifer</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	106
Figura 37. <i>Phanaeus palaeno</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	110
Figura 38. <i>Phanaeus beltianus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros.	112
Figura 39. <i>Phanaeus bispinus</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	114
Figura 40. <i>Phanaeus chalcomelas</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	117
Figura 41. <i>Phanaeus cambeforti</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.	119
Figura 42. <i>Phanaeus dejeani</i> morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b.	121

- Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 43. *Phanaeus demon excelsus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, 123
b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 44. *Phanaeus hermes* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 124
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 45. *Phanaeus kirbyi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 127
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 46. *Phanaeus meleagris* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 130
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 47. *Phanaeus wagneri* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 132
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 48. *Phanaeus meleagris minos* morfología órgano genital masculino. a. 134
Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 49. *Phanaeus haroldi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 137
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 50. *Phanaeus prasinus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 140
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 51. *Phanaeus pyrois pyrois* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 142
Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.
- Figura 52. *Diabroctis cadmus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 145

Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Figura 53. *Gromphas aureginosa* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. 147
Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g.
Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Figura 54. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de 149
Coprophanaeus. Longitud de 133 pasos, Índice de consistencia: 46 e Índice de
retención: 35

Figura 55. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de *Oxystemon*. 150
Longitud de 39 pasos, Índice de consistencia: 90 e Índice de retención: 100.

Figura 56. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de *Phanaeus*. 151
Longitud de 119 pasos, Índice de consistencia: 48 e Índice de retención: 46.

Figura 57. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de 152
Sulcophanaeus. Longitud de 57 pasos, Índice de consistencia: 75 e Índice de
retención: 62.

Figura 58. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de la tribu 154
Phanaeini. Longitud de 212 pasos, Índice de consistencia: 35 e Índice de retención: 61.

LISTA DE ANEXOS

	pág
Anexo A. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género <i>Sulcophanaeus</i> .	177
Anexo B. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género <i>Oxysternon</i> .	179
Anexo C. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género <i>Coprophanaeus</i> .	181
Anexo D. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género <i>Phanaeus</i> .	183
Anexo E. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético de la tribu.	185
Anexo F. Matriz de datos de caracteres y taxa.	189

RESUMEN

En este trabajo se examinó la variación de la genitalia masculina de la tribu Phanaeini, grupo de escarabajos coprófagos de importancia ecológica por el proceso de reciclaje de nutrientes que llevan a cabo. Se revisaron 122 ejemplares de 55 especies y 25 ejemplares de países como Costa Rica, Brasil, Perú, Bolivia y Venezuela, y tres especies del grupo externo tribu Eucraniini (*Eucranium sp.*, *Enerabdus lobocephalus*, *Anomiopsoides heteroclyta*). Se presenta la descripción de la variación del segmento genital, edeago, saco interno, esclerito basal, esclerito medial, esclerito placa y esclerito elongado de las especies de los seis géneros de la tribu Phanaeini presentes en Colombia. Para los análisis filogenéticos se propone treinta y cinco caracteres basados en la genitalia masculina para evaluar las relaciones filogenéticas de 58 especies, usando los programas DELTA, NONA y WinClada.

Los resultados de este trabajo muestran que la genitalia masculina de las especies de la tribu Phanaeini son heterogéneas, la diversificación en la morfología de la genitalia es bastante amplia, representada en la variación de las múltiples formas que adoptan los escleritos del saco interno. Las relaciones filogenéticas muestran que todas las especies de la tribu se definen por dos sinapomorfias, forma del ápice del edeago redondeado y rásputas en forma de V invertida en el extremo superior de saco interno; éste es un análisis exploratorio que da una idea general acerca de las relaciones filogenéticas de la tribu Phanaeini a partir de los caracteres de la genitalia masculina además de las relaciones entre las especies de los géneros.

Palabras clave: Phanaeini, coprófagos, escleritos, edeago, segmento genital, saco interno, filogenia.

ABSTRACT

In this paper we examined the variation of male genitalia Phanaeini Tribe, a dung beetles group with ecological importance by nutrient recycling process carried out. We reviewed 122 specimens of 55 species, 25 specimens of countries such as Costa Rica, Brazil, Peru, Bolivia and Venezuela, and three outgroup species Eucraniini tribe (*Eucranium sp.*, *Enerabdus lobocephalus*, *Anomiopsoides heteroclyta*). We present the description of the variation of genital segment, aedeagus, internal sac, sclerite basal, sclerite medial, sclerite elongate and sclerite plate of the species of the six genera of Phanaeini tribe present in Colombian. For phylogenetic analyzes were proposed thirty-five characters based on male genitalia to evaluate 58 species, using software DELTA, NONA and WinClada.

The results of this work show that the male genitalia of species of the tribe Phanaeini are heterogeneous, the diversification in morphology of the genitalia is sufficiently wide, variation represented in the multiple forms of the sclerites in the internal sac. Phylogenetic relationships show that all species of the tribe are defined by two synapomorphies, shape of apex of aedeagus rounded and raspules in form of V inverted in the upper end of the internal sac; this is an exploratory analysis that gives a general idea about relationships phylogenetic Phanaeni tribe from characters of the male genitalia furthermore of the relationships between species of the genus.

Keywords: Phanaeini, dung, sclerites, aedeagus, genital segment, internal sac, phylogeny

INTRODUCCIÓN

Los escarabeidos (Scarabaeidae) son una familia de coleópteros que comprende aproximadamente 30.000 especies en el mundo (Halffter, 1991), presentan una gran diversidad, tanto en modos de vida como en aspecto. Los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) por su parte son un gremio bien definido de esta familia y son muy importantes en el proceso de reciclaje de nutrientes en un ecosistema, además pueden verse afectados por las alteraciones medioambientales, lo que hace de este un taxón ideal para la investigación sobre la biodiversidad y conservación, siendo un grupo bioindicador de perturbaciones en diferentes hábitats, viven estrechamente asociados al excremento de mamíferos y otros vertebrados ya que éste constituye la principal fuente alimenticia de larvas y adultos (Cambefort, 1991; Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Favila, 1993; Spector, 2006). La subfamilia Scarabaeinae fue dividida por Cambefort (1991) en 12 tribus, de las cuales dos se limitan al Viejo Mundo (Gymnopleurini y Scarabaeini); con un poco más de 5.000 especies descritas en 234 géneros.

Una de las razones de la selección de estos escarabajos como un grupo indicador es la “buena taxonomía” del grupo (Halffter y Favila, 1993; Spector, 2006, Arias *et al.*, 2011). Por lo tanto es indispensable que se realicen descripciones detalladas y completas de las especies del diverso y complejo grupo Scarabaeinae. Aunque en la última década se ha avanzado en la taxonomía de los géneros, para muchos aún faltan revisiones recientes que permitan delimitar correctamente a las especies, unidad fundamental en los múltiples estudios biológicos con los escarabajos coprófagos (Medina *et al.*, 2001; Arias *et al.*, 2011).

Dentro de los Scarabaeidae, la tribu Phanaeini es la más conocida taxonómica y biogeográficamente de la región Neotropical (Edmonds, 1972, 1994 y 2000; Arnaud, 2002; Edmonds y Zídek, 2004; Philips *et al.*, 2004; Price, 2009), en Colombia se encuentran seis de los doce géneros de esta tribu (Medina *et al.*, 2001; Philips, 2004), este es un grupo importante en los estudios ecológicos gracias a su participación en el reciclaje de nutrientes

del suelo, al enterrar y consumir el excremento (Peck y Forsyth, 1982); sin embargo, también se encuentran varias especies necrófagas y otras frugívoras (Hamel *et al.*, 2009).

El gran tamaño de los individuos de las especies de Phanaeini hace que los estudios sobre esta tribu sean relevantes para determinar el funcionamiento de los ecosistemas (Larsen *et al.*, 2005) igualmente en los procesos ecológicos como la dispersión de semillas y regulación de parásitos (Nichols *et al.*, 2008). Sin embargo cabe resaltar que existen otros grupos de escarabajos coprófagos que también cumplen un papel ecológico importante en los ecosistemas.

El primer acercamiento taxonómico de la tribu Phanaeini lo realizó Gregor d'Olsoufieff en 1924 presentando cinco claves para las especies de la tribu, además de proponer varias agrupaciones supraespecíficas; a partir de la monografía de d'Olsoufieff se realizaron diversos trabajos taxonómicos sobre el grupo dentro de las cuales están los de Pessôa (1934), Edmonds (1972), Edmonds (1994), Arnaud (2002), Edmonds y Zidek (2010), entre otros.

Los caracteres morfológicos que definen a los Phanaeinos (Edmonds, 1972) son la maza antenal trisegmentada; lamela basal en forma de cuchara; superficie dorsal del clípeo carenada transversalmente; ojos completamente divididos en porciones superior e inferior por la extensión de la genas; tarsos frontales ausentes en machos, presentes o ausentes en hembras; ausencia de uñas tarsales en las patas medias y posteriores; metaesternito deprimido abruptamente en su parte media pareciendo como una placa pentagonal con un ángulo anterior muy pronunciado; metepisterno presente; cuernos cefálicos y proyecciones sobre el pronoto bastante conspicuos y con formas muy variadas (Arnaud, 2002; Philips *et al.*, 2004), cuerpo robusto, colores parcial o totalmente metalizados e iridiscentes. La mayoría de las especies se caracterizan por presentar un dimorfismo sexual secundario; los sexos difieren en la conformación de las protuberancias cefálicas y pronotales (Vítolo, 2004).

En Colombia el conocimiento taxonómico de los escarabajos coprófagos está en crecimiento (Pulido *et al.*, 2007; Medina *et al.*, 2001; Medina y Lopera-Toro, 2000;) en Phanaeini en particular, existen algunos trabajos como los de Vítolo (2004, 2000), donde proporciona una clave dicotómica para los géneros y especies de Phanaeini en Colombia, además de la información taxonómica, biológica y ecológica de las especies colombianas, un análisis exploratorio sobre la distribución geográfica del grupo en el país.

A pesar que la tribu Phanaeini como se ha indicado pueden ser útiles como herramientas importantes en los proyectos ecológicos y de conservación, son muy pocas las investigaciones realizadas sobre la taxonomía y distribución en Colombia (Vítolo, 2004; Medina *et al.*, 2001; Medina & Lopera, 2000; González *et al.*, 2009; Molano & Medina, 2010).

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, pues en algunos casos las especies son crípticas y con nichos ecológicos compartidos, es por esto, que el uso de la morfología del órgano genital de los machos ha sido útil para separar y definir grupos naturales de especies (López-Guerrero, 1999).

Estudios sistemáticos se han presentado sobre los escarabajos coprófagos pertenecientes a la tribu Phanaeini desde la publicación de la revisión de *Phanaeus* MacLeay Edmonds en 1994. Revisiones de *Sulcophanaeus* Olsoufieff (Edmonds, 2000), *Oxysternon* Castelnau (Edmonds & Zidek, 2004), *Coproghanaeus* Olsoufieff (Edmonds & Zidek, 2010) y la última revisión del género *Phanaeus* (Edmonds & Zidek, 2012); estos trabajos se realizaron sobre la taxonomía de los géneros pertenecientes a la tribu Phanaeini a partir de caracteres morfológicos externos. A nivel filogenético se resaltan los estudios de Philips *et al.* (2004) y Price (2007, 2009) y Arnaud (2002), sin embargo no se conoce sobre estudios que determine la variación del órgano genital masculino en estos grupos.

En insectos la genitalia masculina consiste básicamente de un órgano primario (edeago), cuya función es transferir el esperma a la hembra, y una serie de órganos secundarios (cerci), los cuales sirven para asir a la hembra durante la copulación (Scudder, 1959), como caracteres taxonómicos diagnósticos en Scarabaeinae se tienen en cuenta el edeago, el saco interno con sus escleritos y el segmento genital (Medina *et al.*, 2003).

Por lo tanto describir en detalle el órgano genital masculino de las especies de la tribu Phanaeini presentes en Colombia fue el objetivo del presente trabajo, además de revisar la taxonomía y las implicaciones filogenéticas con otras tribus.

1. CAPITULO 1: Marco conceptual

1.1 Ubicación taxonomía y características de los escarabajos coprófagos

Los escarabajos coprófagos o estercoleros, son un gremio bien definido de la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae. Scarabaeinae es un grupo monofilético y cosmopolita, del cual se conocen mundialmente cerca de 234 géneros y 5000 especies (Halffter, 1991). Gran parte de esta fauna se encuentra en la región Neotropical, la cual contiene 70 géneros y cerca de 1300 especies y cuyos porcentajes en Colombia son del 50 y 21% respectivamente (Medina *et al.*, 2001).

Hanski y Cambefort (1991), Halffter y Favila (1993), Favila y Halffter (1997) y Escobar y Halfter (1999), plantean el uso de escarabajos coprófagos como un buen grupo indicador en bosques tropicales para el análisis de la biodiversidad y para medir los efectos de la acción humana en lo referente a la alteración y fragmentación de hábitats. Este grupo es considerado en la región Neotropical como el principal reciclador del excremento de mamíferos omnívoros y herbívoros, cuyos nutrientes son reincorporados a la cadena alimenticia o al ciclo de nutrientes (Howden y Young, 1981; Escobar y Chacón, 2000).

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 (Bustos-Gómez y Lopera, 2003). Este recurso puede resultar particularmente atractivo para los escarabajos debido a su alto contenido en nitrógeno y fósforo, elementos necesarios dentro de los diferentes procesos metabólicos (Hanski y Cambefort, 1991). Además, participan en la aireación del suelo, la dispersión secundaria de semillas y como agentes de control biológico de parásitos presentes en las heces (Halffter, 1959; Hanski y Camberfort, 1991), debido a 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 (Tapia, 2005).

Por otro lado, estos insectos son importantes en estudios de biodiversidad por ser sensibles a perturbaciones que alteren tanto la estructura como el microclima del hábitat (Halfiter y Matthews, 1966; Nealis, 1977; Doube, 1991). Dentro de los atributos que los Scarabaeinae presentan para ser considerados como indicadores ecosistémicos, son la captura fácil, la ejecución de protocolos de muestreo estandarizables, su papel en el funcionamiento de los ecosistemas, y el suficiente conocimiento que se tiene en cuanto a su taxonomía, distribución e historia natural (Fuentes y Camero, 2006).

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 (Hanski y Cambefort, 1991). Muchos estudios sobre escarabajos coprofagos están registrados para Colombia y otros países sur americanos (González *et al.*, 2009; Amezquita *et al.*, 1999; Medina *et al.*, 2001; Bustos-Gómez y Lopera, 2003; García & Pardo, 2004; Noriega *et al.*, 2007; Pulido *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2009; Barraza *et al.*, 2010), Bolivia (Hamel *et al.*, 2009; Edmonds, 2008; Spector & Ayzama, 2003; Vidaurre *et al.*, 2008) y Brasil (Duraez *et al.*, 2005; entre otros). Sin embargo los trabajos realizados en Colombia se han enfocado a inventarios, estudios de diversidad y estudios regionales (Medina *et al.*, 2001). Pocos trabajos se han centrado en la taxonomía y sistemática, no obstante Medina y Lopera (2000) presenta una clave para la identificación de los géneros Scarabaeinae de Colombia, por su lado Vítolo (2000, 2004) estudió los escarabajos de la tribu Phanaeini, presentando aspectos de la taxonomía, distribución y claves de identificación de las especies Colombianas.

1.2 Genitalia masculina en Scarabaeoidea

Desde la perspectiva morfológica, los genitales masculinos constituyen unas de las estructuras más diversas en el reino animal existiendo un sin número de diseños (Córdoba, 2000), por lo tanto la historia del uso de la estructura del aparato genital para diferenciar especies cuenta ya con más de un siglo de antigüedad. A lo largo de este tiempo, los métodos de estudio han ido mejorando considerablemente (Anichtchenko, 2004).

A pesar que la diversidad de la morfológica genital es un tópico interesante, se sabe poco acerca de las causas de su evolución, hasta ahora se ha sugerido tres hipótesis para explicar las causas de la evolución del órgano genital masculino, la primera de ellas la hipótesis de llave-cerradura para evitar principalmente el apareamiento con miembros de otra especie, la segunda pleiotropía la cual indica que la diversidad de los genitales no tiene una base funcional y la hipótesis de selección sexual en la que los caracteres que componen a los genitales están sujetos a selección del mismo modo en que ocurre con los caracteres sexuales secundarios (Cordoba-Aguilar, 2000) .

Los primeros estudios científicos de las piezas genitales de insectos, son probablemente los de 1821, realizados por Audoin, sobre himenópteros (Jeannel, 1955; Zunino, 2012). Sin embargo es Sharp y Muir (1912) quienes presentan además de la anatomía comparada consideraciones taxonómicas del uso de las estructuras de la genitalia masculina. Franz en 1929 expuso las bases para el estudio de la estructura interna del edeago, siendo seguido por muchos investigadores (Anichtchenko, 2004). El primer autor en describir una especie nueva en Scarabaeinae y presentar una imagen del saco interno, sin comentar, fue Pereira en 1953; por otra parte el primer estudio comparativo detallado de las piezas del saco interno para resolver un problema sistemático lo realizó Binaghi *et al.* 1969 (Zunino, 2012).

Los trabajos sobre genitalia masculina en Scarabaeoidea permiten aumentar la comprensión de las relaciones filogenéticas y taxonómicas dentro de la familia, desde 1912 Sharp y Muir 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* Nevinson, 1889 perteneciente a la tribu Phanaeini, posteriormente Binaghi *et al.* (1969) determinan como caracteres diagnósticos para la taxonomía de *Onthophagus* el saco interno y las láminas copulatorias de la genitalia masculina. Zunino (1972) también estudia el género *Onthophagus* haciendo descripciones de la genitalia de ambos sexos, 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* afro-tropicales realizados por Nguyen-Phung y Cambefort (1986a, b y 1987) definen grupos enteros de especies con ayuda del órgano genital masculino, principalmente sobre la base de caracteres del saco interno, y describen así seis nuevas especies, e incluye dos subespecies. Matthews (1974) hace una revisión de la tribu Scarabaeini, “Canthonina” de Australia teniendo en cuenta 38 caracteres morfológicos dentro de ellos la cápsula del órgano genital, describe tres géneros y 52 especies nuevas con base en estos caracteres, reconociendo de esta manera a Canthonina como una subtribu.

La exploración de nuevos caracteres importantes para determinar relaciones filogenéticas basadas en las genitalias masculinas y femeninas la realizaron Zunino y Halffter (1988) 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 (1990a) estudian el significado filogenético del órgano genital masculino utilizando 350 especies de 12 familias de Scarabaeioidea, proponen una filogenia dentro de la superfamilia basados en este órgano, además de establecer la terminología, morfología y los tipos de edeago para el estudio de la genitalia masculina. En otro trabajo D'Hotman y Scholtz (1990b) 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 Scarabaeioidea.

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 esclerificación de estructuras del saco interno variaban de acuerdo a las especies (Barbero *et al.*, 1991). En la revisión del género *Ontherus*, Génier (1996), hace descripciones

morfológicas muy detalladas del edeago, parámetros y un esclerito del saco interno de las especies los cuales le permitieron proponer caracteres para realizar la filogenia del grupo.

Barbero *et al.*, (1998) trabajaron las relaciones filogenéticas en el género *Scarabaeus*, la mitad de los caracteres que utilizaron son de la anatomía interna de la genitalia masculina y femenina confirmando la filogenia propuesta por caracteres morfológicos, sin embargo, se reconoce un nuevo grupo. Otro análisis filogenético que se realizó 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 (Montreuil, 1998).

La importancia de la genitalia masculina en la separación de especies en la subfamilia Scarabaeinae ha venido incrementándose en los últimos 30 años (Barbero *et al.*, 1991; D'Hotman y Scholtz, 1990 a, b; Zunino y Halffter, 1988). Estudios como el de López-Guerrero (1999), donde la genitalia masculina de los géneros *Eurysternus* Dalman y *Sisyphus* Latreille es analizada, provee una descripción general del edeago y se hace énfasis en las estructuras del saco interno para la caracterización de estas especies.

Kohlmann (2000), describe nuevas especies de *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae) con base en la genitalia masculina, analizando el saco interno determinaron caracteres de importancia taxonómica como la lamela apical. Estudiando las estructuras del saco interno, parámetros, falobase y los escleritos vulvares, Reid (2000) revisa el complejo de especies del género *Coptodactyla* 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* Hoffmannsegg (Medina *et al.*, 2003), los escleritos del saco interno también fueron evaluados proporcionando la terminología para los diferentes tipos, como esclerito circular, esclerito elongado y esclerito placa. Se resalta el trabajo de Gonzalez *et al.* (2009), quienes además de los escleritos mencionados incluyen el esclerito medial como carácter taxonómicamente importante.

Por otra parte, House y Simmons (2003) estudian la morfología genital de *Onthophagus Taurus* (Schreber, 1759) 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 (2004), hace una revisión del género *Macroderes* Westwood, para cada especie analiza el edeago y los escleritos del saco interno, con estos caracteres determinan seis especies nuevas, en particular la forma de un esclerito del saco interno es un carácter diagnóstico importante para el género. Por su parte, López-Guerrero (2005) revisa el género *Dichotomius* Hope 1838 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 esclerificadas del saco interno, debido a que estos caracteres pueden contribuir a clarificar la identificación de las especies del género.

En la descripción de la genitalia masculina y femenina de *Phanaeus* Macleay, Price (2005), hace descripciones ilustradas de los genitales masculinos y sobre las espermatecas para las especies *P. vindex* Macleay, *P. difformis* LeConte, y *P. igneus* Macleay, este trabajo representa las primeras descripciones para este grupo, 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.

En el trabajo de Werner y Simmons (2008) sobre la evolución de los genitales masculinos y la funcionalidad de los escleritos genitales en *Onthophagus taurus* Schreber, 1759 muestra que la selección sexual ha sido importante en la evolución de la morfología genital, aunque son pocos los estudios sobre morfología funcional este es un primer acercamiento en el que se muestra que tres de los escleritos forman una unidad funcional integrada que genera el espermatoforo de forma tubular y ofrece su apertura a la espermateca de la hembra.

Tarasov y Solodovnikov (2011) basados en caracteres de la morfología externa e interna muestran las relaciones filogenéticas de los miembros de la tribu Onthophagini, este trabajo se realizó por los conflictos entre la filogenia molecular y la clasificación basada en caracteres morfológicos propuestos por varios autores, sin embargo Tarasov y Solodovnikov haciendo un análisis de las hipótesis filogenéticas con 91 caracteres morfológicos dentro de ellos la genitalia masculina determinaron que los caracteres que pertenecen a los escleritos, el edeago y la falobase presentan relaciones filogenéticas muy fuertes, por lo tanto, se establece terminología para la falobase y se presenta la variación de la lamela copulatrix.

En el trabajo realizado por Medina *et al.*, (2013) se examinaron la genitalia interna y externa de 11 tribus de la subfamilia Scarabaeinae, se describe y homologan los nombre de las estructuras presentadas por otros autores, se realizan las descripciones de la variación del segmento genital, el edeago, el saco interno, sus escleritos y sus rásputas, además proponen para facilitar el estudio de la genitalia dividir el saco interno en cuatro áreas, basal, submedial, medial y apical.

1.3 La tribu Phanaeini

1.3.1 Historia taxonómica de Phanaeini

El primer reconocimiento taxonómico formal del grupo Phanaeini lo realizó Kolbe (1905) en "unterfam. Phanaeinae", que incluía los géneros *Phanaeus*, *Gromphas*, *Bolbites*, *Oruscatus*, *Megatharsis* y *Dendropaemon*. Edmonds propone a *Oxysternon* y *Diabroctis* juntos, ambos incluidos como especies de *Phanaeus*. Gillet (1911) incluye los géneros anteriormente mencionados (excepto *Diabroctis*) junto con *Ennearabdus* y *Pteronyx* en Phanaeides en una de las tres subdivisiones (aunque no en el sentido de las subtribus) de coprini. Olsoufieff (1924) también aplica los nombres de Phanaeides al mismo conjunto como Gillet, excepto que incluye a *Diabroctis* (o *Taurocopris*) y *Tetramereia* (o *Boucomontius*) y excluyendo a *Pteronyx* y *Ennearabdus*. El último género desde entonces ha sido colocado en una tribu de su propio nombre Ennearabдини. Por otra parte, Olsoufieff

en 1924 divide *Phanaeus* en cinco subgéneros, *Sulcophanaeus*, *Coproghanaeus*, *Metallophanaeus*, *Megaphanaeus* y *Phanaeus*, s.str. (Edmonds, 1972)

Olsoufieff (1924) en su monografía proporcionó las primeras claves para las especies de la tribu y propuso varias agrupaciones supraespecíficas. Esta monografía fue la base de todos los trabajos posteriores a 1924, dentro de los cuales están Blackwelder (1944), Pessôa (1934) y Edmonds (1972) entre otros. Phanaeini actualmente comprende los géneros *Phanaeus*, *Sulcophanaeus*, *Diabroctis*, *Coproghanaeus*, *Oxysternon*, *Dendropaemon*, *Homalotarsus*, *Tetramereia* y *Megatharsis*, siendo los tres últimos monotípicos (Arnaud, 2002, Edmonds, 1972, 1994, 2000; Arnaud, 2002; Edmonds y Zídek, 2004).

Por otra parte a nivel filogenético Philips *et al.* (2004) basados en 137 caracteres morfológicos propone la monófila de nueve géneros de la tribu incluidos *Coproghanaeus*, *Dendropaemon*, *Diabroctis*, *Homalotarsus*, *Megatharsis*, *Oxysternon*, *Phanaeus*, *Sulcophanaeus* y *Tetramereia*. Sin embargo la monofilia no es afectada por la inclusión de *Gromphas*, *Oruscatus* y *Bolbites* y éstos también deben ser considerados Phanaeini. En otros trabajos en géneros particulares como *Phanaeus*, Price (2009) mediante el análisis de la citocromo oxidasa mitocondrial subunidad I (530 pb), subunidad nuclear de ARN ribosomal (28S, la región D2), y 67 caracteres morfológicos para 28 especies de *Phanaeus*, sugiere que los subgéneros *Phanaeus* s.str. y *Notiophanaeus* sean elevados a la categoría de género.

Aunque la terminología para describir las estructuras internas del edeago de los coleópteros aún es poco elaborada, además de la dificultad de homologar la variedad de estructuras que aparecen dentro del saco interno (Anichtchenko, 2004). Se espera que el trabajo de Medina *et al.* (2013) sienta las bases para los estudios posteriores sobre la genitalia masculina en Scarabaeinae por el valor taxonómico que ella representa.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Describir la variación morfológica del órgano genital masculino incluyendo segmento genital, edeago y el saco interno de las especies de la tribu Phanaeini presentes en Colombia.

1.4.2 Objetivos específicos

Evaluar la variación del órgano genital masculino entre géneros, especies y subespecies de la tribu Phanaeini presentes en Colombia.

Establecer caracteres taxonómicos y filogenéticos basados en la genitalia del macho para la tribu Phanaeini sus géneros y especies.

Comparar la morfología del órgano genital masculino de la tribu Phanaeini con las tribus afines filogenéticamente.

1. 5 Justificación

La importancia de la tribu Phanaeini en los procesos ecológicos hace que estos sean utilizados como herramienta y grupo focal en caracterizaciones biológicas, evaluaciones ecológicas rápidas y monitoreo de la biodiversidad (Pulido *et al.*, 2007), por tanto, la información taxonómica es vital en la determinación de las especies que conforman la tribu.

Uno de los patrones más interesantes en la evolución de los animales con fertilización interna es la diversidad de la morfología genital masculina (Cordoba-Aguilar, 2000), desde la perspectiva morfológica, los genitales, principalmente los masculinos constituyen uno de los órganos más diversos en el reino animal existiendo un sinnúmero de diseños (Eberhard, 1985). Cabe resaltar que a nivel evolutivo existen tres hipótesis en la evolución de la morfología genital como la de llave cerradura, pleiotropia y la selección sexual; un aspecto adicional 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.

Con la introducción del análisis de genitalia se tienen una serie de caracteres en los que la variación intraespecífica se reduce notablemente, esto facilita mucho la separación de especies próximas, la taxonomía supraespecífica teniendo en cuenta que las estructuras genitales cambian de forma lineal a una velocidad más constante que los caracteres derivados de la morfología externa, además su evolución parece estar sometida a mecanismos de control distintos a los que actúan sobre los caracteres adaptativos, por lo tanto, resulta un análisis de las afinidades supraespecíficas mucho más confiable que el convencional basado únicamente en la morfología externa (Zunino, 1987).

Sin embargo, a pesar de que la diversidad de la morfología genital es un tópico muy interesante para realizar la taxonomía de grupos (D'Hotman y Scholtz, 1990a; Nguyen-Phung y Cambefort, 1986a, b y 1987; Matthews, 1974; Zunino y Halfpter, 1988; Génier, 1996; Kohlmann, 2000; Gonzalez *et al.*, 2009), hasta la última década se están trabajando estos caracteres en la taxonomía y filogenia de grupos de insectos.

En Scarabaeidae los caracteres del órgano copulador muestran una consistencia intraespecífica mayor que la que suele ocurrir en los caracteres morfológicos externos (Zunino y Monteresino, 1990), mientras que estos últimos están fuertemente condicionados en su evolución por la presión selectiva del medio (González *et al.*, 2009). 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 (Zunino, 1985, González *et al.*, 2009).

El órgano genital tanto de machos como de hembras ha sido utilizada por muchos taxónomos para corroborar las especies descritas por caracteres morfológicos. Así estudiar las especies presentes en Colombia de la tribu Phanaeini teniendo en cuenta la genitalia

masculina dará las herramientas para la incorporación de nuevos datos taxonómicos al banco de información y en la conformación del inventario nacional de la biodiversidad.

1.6 Materiales y métodos

Se revisaron 122 ejemplares de 55 especies, en 6 géneros y 25 especies de otros países como Costa Rica, Brasil, Perú, Bolivia y Venezuela depositados en las colecciones entomológicas del Instituto Alexander Von Humboldt (IAvH), Villa de Leyva, Boyacá, Colombia; Colección Entomológica del Museo de Historia Natural “Luis Gonzalo Andrade”, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia (UPTC); Colección Escarabajos coprófagos de Colombia, (ECC) Bogotá; Colección Entomológica; Pontificia Universidad Javeriana Bogotá (MUJ).

Para el tratamiento taxonómico se tuvo en cuenta las claves taxonómicas propuestas por Vítolo (2000), Edmonds (1972), Edmonds (1994), Arnaud (2002), Edmonds y Zidek (2004), Edmonds y Zidek (2010), Edmonds y Zidek (2012). Se realizó una descripción del órgano genital masculino de cada una de las especies, se incluyó un listado de caracteres taxonómicos para uso de estudios filogenéticos. En las genitalias masculinas se revisó el edeago, saco interno y el segmento genital; se tomó fotos de las estructuras de interés y en algunos casos se realizarán ilustraciones. La terminología que se utilizó para los escleritos del saco interno sigue la propuesta por Medina *et al.* (2003) y Medina *et al.* (2013).

Los especímenes secos se ablandaron mediante inmersión en agua caliente entre quince minutos a media hora dependiendo del tamaño del espécimen. Bajo estereoscopio y con pinzas de disección finas se retiraron los órganos genitales del macho. El edeago, el saco interno y el segmento genital se sumergieron en KOH a una concentración del 5 y el 10% entre 2 y 3 minutos, hasta poder ver con claridad los escleritos en el caso del saco interno, después se lavaron las estructuras mencionadas con agua y se guardaron en un frasco para genitales con glicerina (González *et al.*, 2009).

Se hizo una descripción detallada de la estructura del órgano genital de los machos de las especies estudiadas. Se realizó comparaciones a diferentes niveles taxonómicos y se hizo una matriz de caracteres taxonómicos y filogenéticos, y su posterior análisis filogenético. Se estudiaron 55 especies en el grupo interno y tres como grupo externo de la tribu Eucraniini (*Eucranium* sp., *Enerabdus lobocephalus*, *Anomiopsoides heteroclyta*).

Se realizó un listado de caracteres de la morfología del órgano genital masculino con sus estados, se codificaron ya sea de manera binaria (0, 1) o multiestado (0,1,2...). Se construyó una matriz con los caracteres analizados usando el programa DELTA. Se hizo un análisis cladístico para dilucidar las relaciones filogenéticas por cada uno de los géneros y un análisis global de todas las especies que se estudiaron; en el análisis por género para *Coprophanaeus* se dejó como grupo externo *Sulcophanaeus leander*, para *Oxysternon* el grupo externo fue *Phanaeus Hermes*, para *Phanaeus* grupo externo *Sulcophanaeus leander*, para *Sulcophanaeus* grupo externo *Coprophanaeus parvulus*.

Para el análisis de parsimonia con igual pesos se realizó con NONA versión 2.0 (Goloboff, 1999), a través de WINCLADA versión 1.00.08 (Nixon, 1999 y 2002) usando los siguientes parámetros: búsquedas heurística con intercambio de ramas por corte; secuencia de adición de taxones al azar (random), 1000 réplicas, con los caracteres multiestados tratados no ordenados, se realizó a través de NONA. El estado de distribución de los caracteres se realizó con WINCLADA.

Capítulo 2. Descripciones órgano genital masculino de las especies de la tribu Phanaeini

El órgano genital masculino de los Phanaeinos está conformado por varios elementos, el edeago en los Scarabaeinae es el término que se usa para referirse al órgano copulador del macho, este es una capsula esclerotizada formada por una pieza basal, el lóbulo medio y los parámetros, que se ubican distalmente (Sharp y Muir, 1912; d'Hotman y Scholtz, 1990a). El edeago ha tenido un valor taxonómico, en particular los parámetros su forma, ángulo y simetría.

Dentro de la capsula del edeago se encuentra el saco interno, este es una bolsa membranosa y alargada donde se distinguen diferentes zonas (basal, sub-medial, medial y apical), en estas zonas se encuentran diferentes escleritos envueltos en una membrana gruesa, para la tribu Phanaeini la zona sub-medial presenta un lóbulo y de acuerdo a la especie se presentan franjas donde la membrana está recubierta internamente de rásputas de diversos tamaños y formas, en algunos casos se encuentran agrupaciones de setas que forman cepillos, en el extremo posterior del saco se encuentran dos láminas ligeramente esclerotizadas conocidas como temonas las cuales son dos placas aplanadas y de forma variable.

En cuanto a los escleritos del saco interno para la tribu Phanaeini se encontraron cuatro (Fig. 1), los cuales varían su forma, tamaño y en pocos casos la posición; el esclerito que se encuentra en el lóbulo de la zona sub-medial; esclerito basal, esclerito placa y el esclerito elongado.

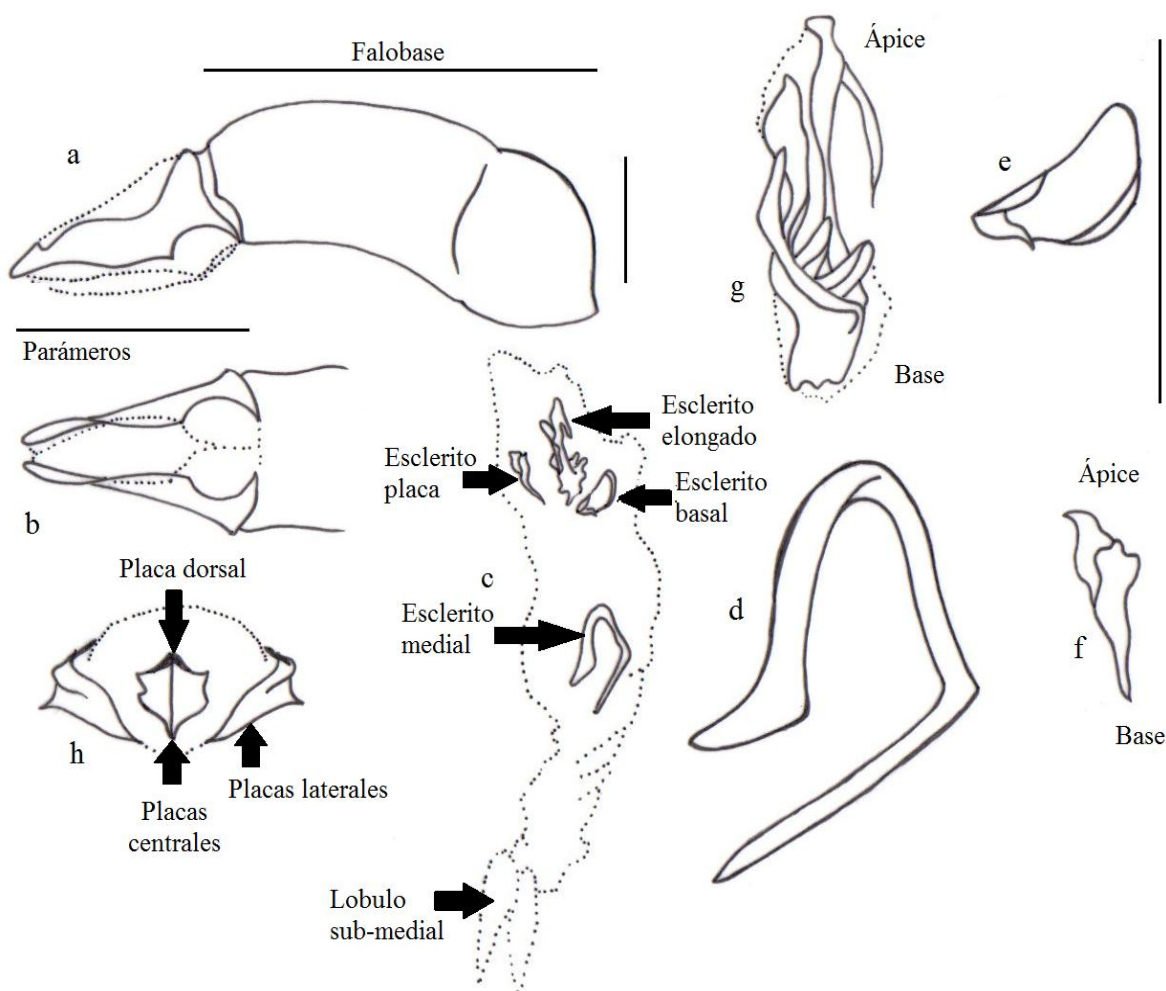


Figura 1. a. Edeago, b. Parámeros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital. Escala 1mm.

A continuación se presentan la descripción del órgano genital masculino de las especies de Phanaeini estudiadas:

2.1 Género *Sulcophanaeus*

Sulcophanaeus es un género neotropical de escarabajos coprófagos de la tribu Phanaeini, se conocen 14 especies, siete de ellas presentes en Colombia, el género comprende cinco grupos de especies de acuerdo con Edmonds (2000), mientras que Arnaud (2002) define seis grupos y propone nueve subespecies, estas propuestas están basadas principalmente en caracteres morfológicos.

Los caracteres que definen a *Sulcophanaeus* a nivel morfológico (Edmonds, 1972) son: Margen anterior del clipeo no emarginado; proceso clipeal transverso; carena lateral del clipeo presente; proceso cefálico de los machos corniforme, proceso cefálico de las hembras corniforme o carinado. Lóbulos postoculares deprimidos transversalmente; borde anterior del pronoto no emarginado; carena occipital incompleta. Tibia frontal con dientes redondeados, separados por espacios anchos; carena transversal de la tibia posterior algunas veces presente. Interestrías elitales lisas y planas o convexas; estrías simples; ala posterior sin muesca.

Las especies de *Sulcophanaeus* son diurnas, coprófagas y necrófagas; ampliamente distribuidas en bosques de Suramérica con solo unas pocas especies en Centroamérica (Gill 1991, Vitolo 2000). Sin embargo la información de la historia de vida de las especies del género es escasa, de las catorce especies 10 carecen de datos y de las otras cuatro la información es parcial (Edmonds, 2000). Solo para cuatro especies: *S. velutinus*, *S. carnifex*, *S. leander* y *S. menelas* existe información sobre alimentación, hábitat, patrón de actividad, nidificación y ciclo de vida en algunos casos (Klemperer, 1983; Morelli *et al.* 1997, Noriega, 2002, Escobar, 2003).

Se revisaron 17 ejemplares machos, estos ejemplares han sido recolectados en diferentes estudios y han sido revisados por especialistas como Fernando Vaz-de-Mello, Patrick Arnaud y W.D. Edmonds en algunos casos.

2.1.1 *Sulcophanaeus auricollis auricollis* (Harold, 1880)

Material examinado

Colombia. Boyacá. Cusiana. 5° 23'N 72° 40'W. 1000m. Bosque, trampa de excremento humano vi. 1997. F Escobar. Leg. IAVH-E 19572. 1m. Colombia. Boyacá. Cusiana. 5° 23'N 72° 40'W. 1000m. Bosque, trampa de excremento humano vi. 1997. F Escobar. Leg. IAVH-E 19573 1m.

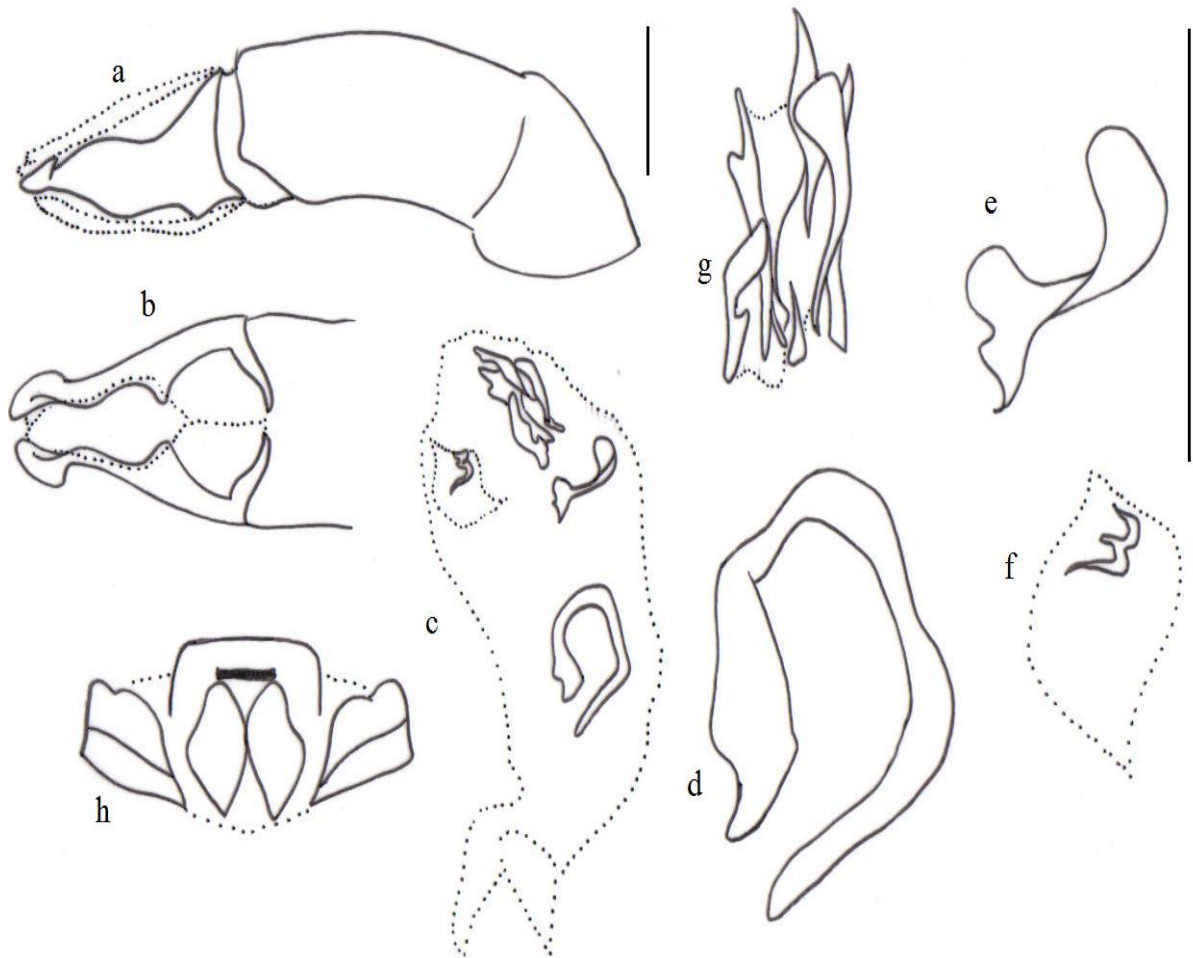


Figura 2. *Sulcophanaeus auricollis auricollis* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 2a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal desde la base de los parámetros disminuyendo gradualmente hasta los primeros 2/3 en el siguiente tercio aumenta su ancho hasta la mitad y luego disminuye hasta el ápice; ápice romo; presencia de seta en el ápice de los parámetros; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 2c): en la región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas circulares y poco espaciadas; región medial: esclerito con forma de U invertida, rodeado de rásputas (Fig. 2d). **Esclerito basal**

(Fig. 2e): Forma redondeada con borde sinuado más pequeño que el mango sub-triangular que sobresale de la parte superior. **Esclerito placa** (Fig. 2f): Forma ovalada, con proyección apical; lo recubre una lámina convexa de rásputas con forma de escamas pequeñas muy juntas. **Esclerito elongado** (Fig. 2g): Con tres piezas, una prolongación corta con extremo apical redondeado las otras dos prolongaciones una más ancha el ápice termina con un extremo recto del cual se desprende una prolongación hacia abajo y la otra proyección delgada y termina en forma redondeada, la base esta entrelazada por una estructura fuertemente esclerotizada; lo rodea una membrana de rásputas con forma redonda. **Segmento genital** (Fig. 2 h): las placas laterales: con esclerotizaciones laterales de forma triangular que ocupa cerca de la mitad del segmento genital; placas centrales: fuerte esclerotización formando una elipse, la placa dorsal: forma de T hacia la base se bifurca levemente.

Diagnosis:

Porciones variables de la cabeza, pronoto y al menos un medio basal (a menudo toda) la superficie del pigidio rojo brillante metálico, ocasionalmente rojo cobrizo con fuertes reflejos verdes, élitros negro mate excepto en la sutura de los élitros que es verde metálico; ventralmente y patas moderadamente verdes brillantes, verde azulado o azul. 15-20mm de largo, 9-14mm de ancho (Edmonds, 2000).

2.2.2 *Sulcophanaeus auricollis joffrei* Martínez, 1988

Material examinado

Colombia. Norte de Santander. Toledo. PNN Tamá. IP Santa Maria. Alto de Herrera vda Diamante. Fca La primavera. 7° 7'N 72° 13'W. 1000m. Excremento humano 22ix 1999, E. González, Leg. IAVH 22394 1m.

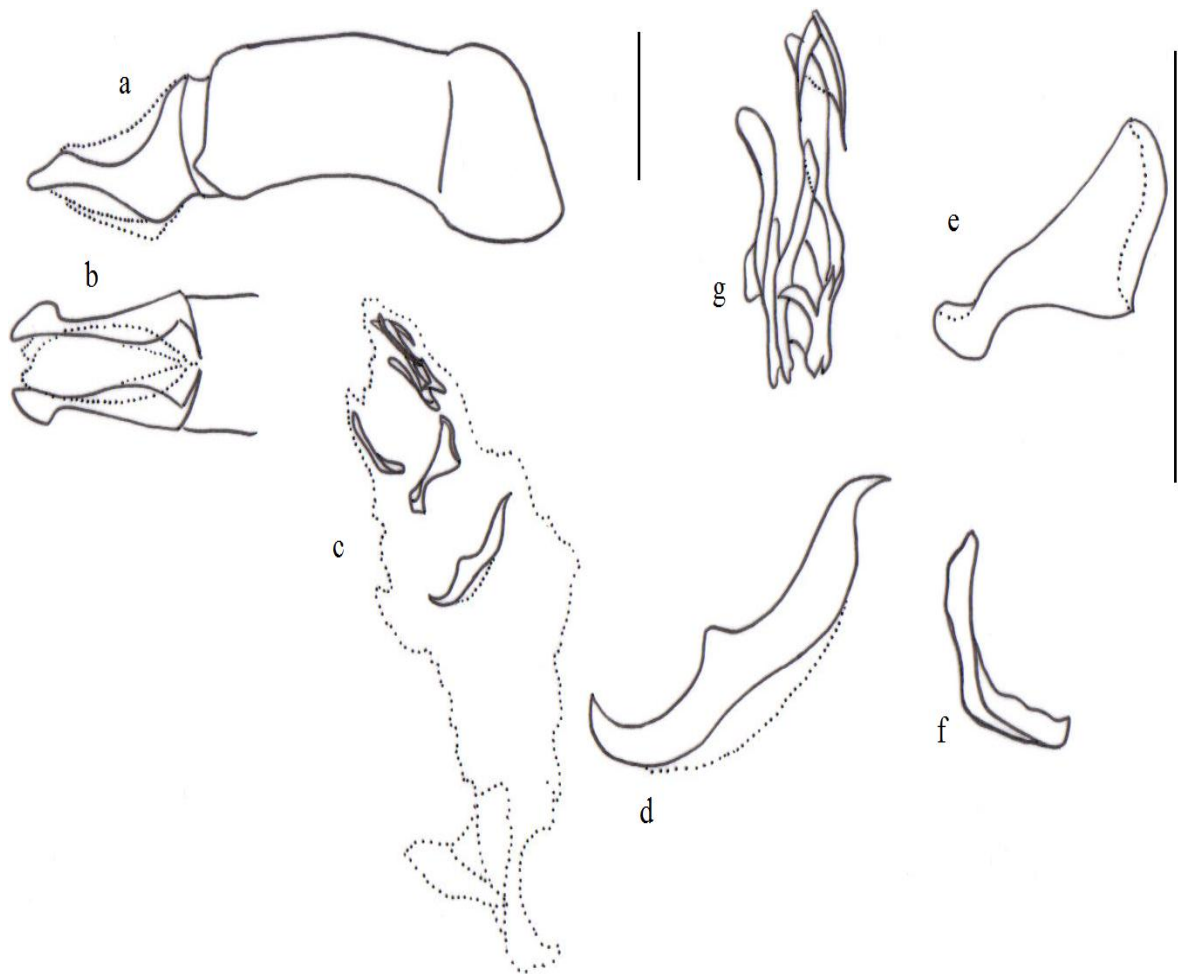


Figura 3. *Sulcophanaeus auricollis joffrei* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado.

Edeago (Fig. 3a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente hasta los primeros 2/3 el siguiente tercio se amplía su ancho en menor proporción; forma del ápice redondeado; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 3c): región sub-medial: presencia de un lóbulo con rásputas con forma de escamas circulares poco espaciadas; región medial: esclerito en forma de media luna con una protuberancia en el borde central interno, rodeado de rásputas con forma circular y poco espaciadas (Fig. 3d). **Esclerito basal** (Fig. 3e): forma redondeada con borde sinuado más pequeño que el mango sub-

triangular que sobresale de la parte superior. **Esclerito placa** (Fig. 3f): Cóncavo, alargado y un diente sale del extremo superior; rodeado de una lámina convexa de ráspulas con forma de escamas muy juntos. **Esclerito elongado** (Fig. 3g): con tres piezas, base irregular con tres proyecciones, dos sobresalen de la base y una de ellas setiforme, la prolongación corta con extremo apical redondeado las otras dos prolongaciones el ápice termina con un extremo recto del cual se desprende una prolongación hacia abajo y la otra proyección delgada y termina en forma redondeada; rodeado de membranas con ráspulas con forma redonda poco espaciadas.

Diagnosis

Porciones variables de la cabeza, pronoto y al menos un medio basal (a menudo toda) la superficie del pigidio verde esmeralda, élitros negro mate excepto un muy fino borde verde metálico más notable en la sutura de los élitros; ventralmente y patas moderadamente verdes brillantes, verde azulado o azul. 14-18mm de largo, 9-13mm de ancho (Edmonds, 2000).

2.1.3 *Sulcophanaeus velutinus* (Murray, 1856)

Material examinado

Colombia. Nariño. R.N. La planada. 1800m. Ex. Humano. bmh-MB. F. Escobar. Marzo 1995. IAVH 19536. 1m. Colombia. Nariño. R.N. La planada. 1800m. Ex. Humano. bmh-MB. F. Escobar. Marzo 1995. IAVH 19545. 1m. Costa Rica, Buen Amigo, San Luis Monteverde, Prov. Punta. 1000-1350m. Ago 1994, Z. Fuentes, Intersección, L.N 250850_449250. 3169. INBIO. CRI001. 992267. 1m.

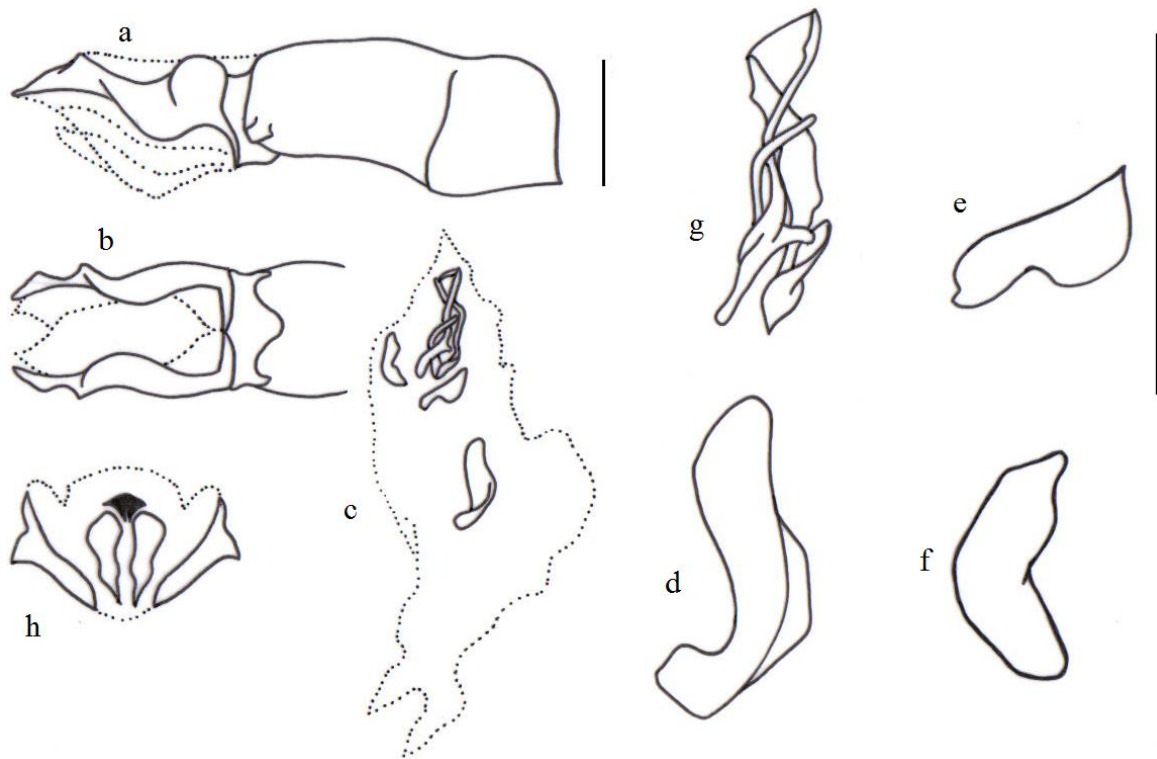


Figura 4. *Sulcophanaeus velutinus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 4a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros hacia el ápice aumenta gradualmente su ancho hasta el 1/3, luego disminuye su ancho y termina en una punta redondeada; el ápice romo; proyecciones laterales en los ápices de los parámetros; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°.

Saco interno (Fig. 4c): región sub-medial: presencia de lóbulo con rásputas; región medial: esclerito con forma rectangular, el extremo inferior y superior del esclerito con forma redonda, el esclerito está rodeado de rásputas con formas redondas, espaciadas (Fig. 4d).

Esclerito basal (Fig. 4e): cuadrado de donde sobresale dorsalmente una forma redondeada y ventral bordes sinuosos. **Esclerito placa** (Fig. 4f): con forma de media luna con una protuberancia al borde interno superior; rásputas rodeando el esclerito con forma redonda poco espaciadas. **Esclerito elongado** (Fig. 4g): rodeado de una lámina de rásputas con forma de escamas; esclerito conformado por tres piezas, una pieza es una lámina

esclerotizada que rodea las otras dos piezas, otra pieza con una prolongación larga en forma de arco con base en forma de media luna, la otra pieza la componen tres prolongaciones una muy larga otra altura media y baja la más larga termina con el ápice liso y alargado. **Segmento genital** (Fig. 4h): placas laterales: forma sub-triangular y se alargan hasta las placas centrales; placas centrales: forma elipsoidal en la base se bifurcan levemente; placa dorsal: con forma de corazón, se internan hacia las placas centrales formando una bifurcación entre las placas centrales.

Diagnosis

Dorso negro mate excepto, algunas áreas rojo metálico cercanas a los márgenes anteriores y laterales de pronoto, y lados de la cabeza, pronoto raramente casi completamente negro. Pigidio, parcial o completamente rojo metálico; ventralmente negro excepto por un reflejo rojo metálico en la superficie ventral de los fémures. Superficie de los élitros y pronoto muy fina y densamente chagrinados, independiente de la punturación, rugosidades u otra esculturación este chagrinado produce una textura aterciopelada de la superficie, solo raramente en algunas hembras. Pronoto de los machos sin tubérculos agudos cerca del margen anterior, en los individuos grandes, fuertemente cóncavo medialmente, con un par de espinas largas, muy delgadas que se proyectan hacia adelante en la mitad del borde posterior de esta concavidad, mucho más allá del margen anterior del pronoto 14-22mm de largo y 9-14mm de ancho (Edmonds, 2000).

2.1.4 *Sulcophanaeus noctis* (Bates, 1887)

Material examinado

Colombia. Antioquia, Amalfi, Cañón del río Porce, 1006m. 6° 50' 16.62''N 75° 10'24.95''W. Bosque secundario, parcela permanente B506, Ix.2006. col. A. Bedoya. IAVH-E 108777. 1m. Colombia. Magdalena, Antioquia, Amalfi, Cañón del río Porce, 1006m. 6° 50' 16.62''N 75° 10'24.95''W. Bosque secundario, parcela permanente B506, Ix.2006. col. A. Bedoya. IAVH-E 108778. 1m. Colombia. Antioquia, Rio Claro, San Luis. 400m. 1m.

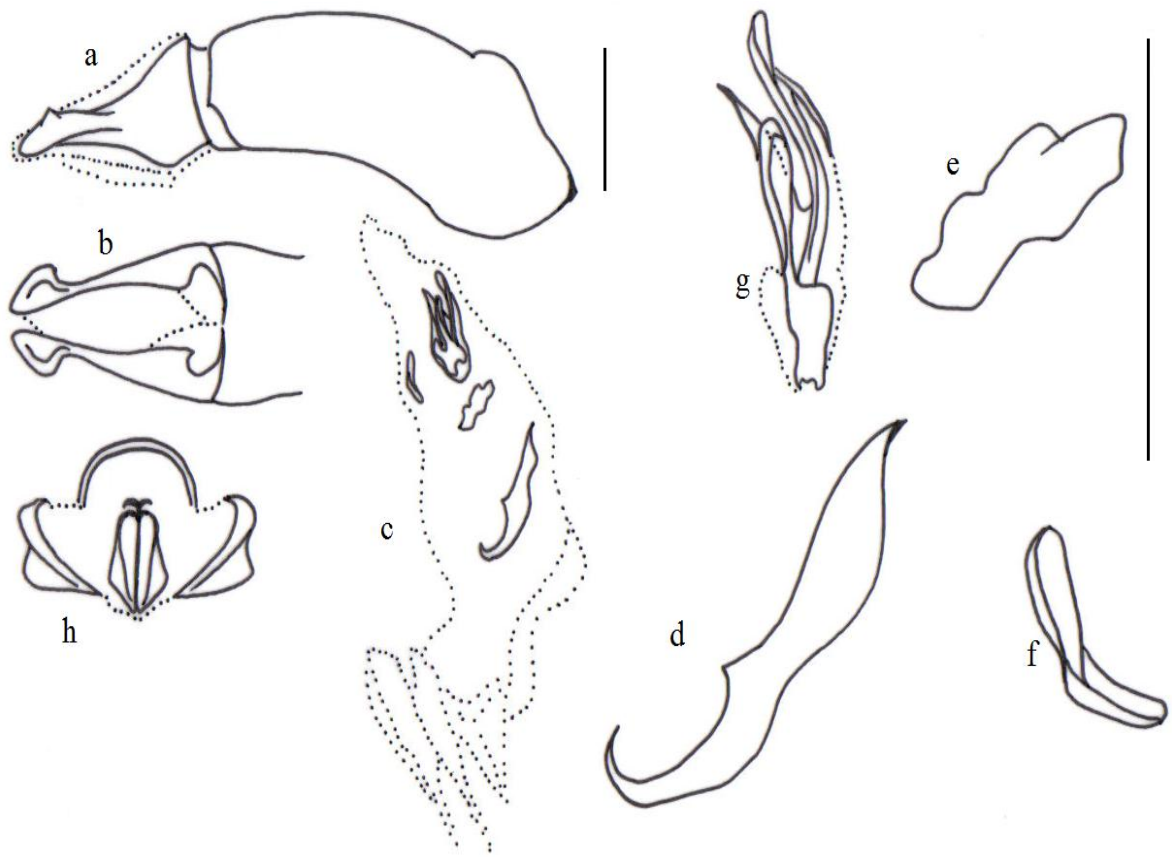


Figura 5. *Sulcophanaeus noctis* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 5a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal desde la base de los parámetros hasta los 2/3 primeros disminuyendo gradualmente siguiente tercio forma redondeada hacia el ápice disminuye su grosor; ápice con dos leves crestas redondeadas, ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 5c): en región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas; región medial: esclerito con forma de media luna (Fig. 5d) y hacia el borde interno una protuberancia, la punta hacia la base setiforme hacia el ápice con dos leves protuberancias, rodeado de un saco de rásputas. **Esclerito basal** (Fig. 5e): forma redondeada con borde sinuado, con proyección sub-rectangular hacia el ápice aumenta su ancho gradualmente, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 5f): Forma triangular, convexo,

recubierto con una lámina de rásputas en forma de escamas pequeñas. **Esclerito elongado** (Fig. 5g): Lo componen tres piezas, cuatro prolongaciones una de ellas sobresale con el doble de altura respecto a las otras con terminación truncada, las otras se unen hacia el ápice del esclerito con forma redondeado. **Segmento genital** (Fig. 5h): las placas laterales: con esclerotizaciones laterales de forma triangular, las placas centrales: fuerte esclerotización forman una elipse, la placa dorsal en forma de T hacia el ápice más ensanchada y en la base se bifurca levemente

Diagnosis

Pronoto en machos grandes antero lateralmente densamente pero débilmente punturado o puntorugoso; eventualmente más esculturado en machos pequeños. En las hembras pronoto punto-rugoso sobre los costados y el disco, volviéndose punturado posteromedialmente; en algunos individuos negros los costados y el disco con aspecto áspero más que rugoso. Escultura pronotal en ambos sexos con áreas de colores metálicos. Pronoto casi totalmente negro a veces de colores metálicos (rojo, verde, cobrizo con color oro) restringidos a algunas áreas alrededor de los márgenes. Procesos pronotales posteromediales en los machos grandes más o menos piramidales separados por concavidades planas o cóncavas anteriormente, ápices dirigidos hacia adelante. Carina cefálica en hembras trituberculada. Pigidio y abdomen azul oscuro, verde azulado raramente verde brillante- 13-20mm largo, 9-13mm ancho (Edmonds, 2000).

2.1.5 *Sulcophanaeus noctis cupricollis* Nevinson, 1891

Material examinado

Colombia. Chocó. Lloró granja Universidad Tecnológica del Chocó. 5° 30' 39" N 76° 32' 40" W. 90m. Coprotrampa- bosque. 4-12v 2000 H. Olaya. IAVH-E 55639. 1m.

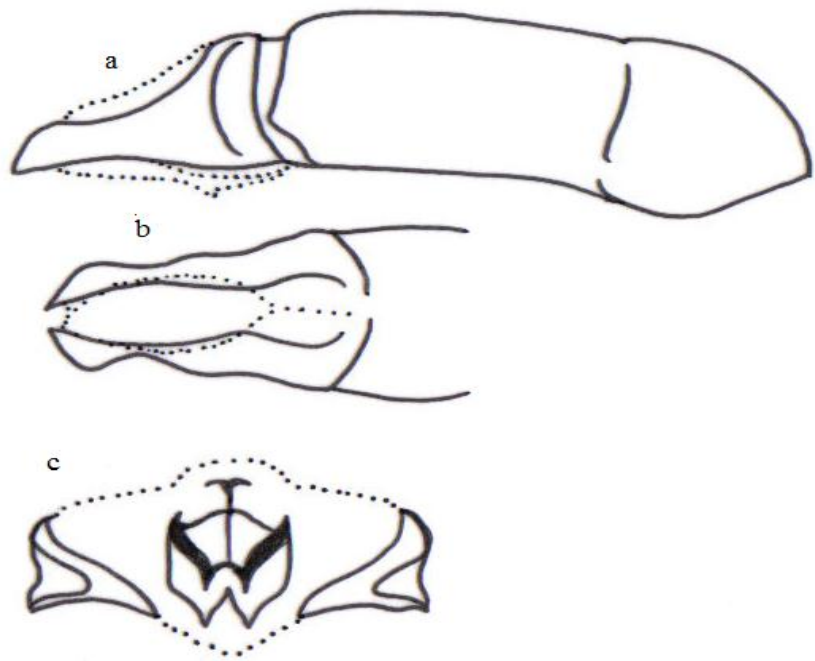


Figura 6. *Sulcophanaeus noctis cupricollis* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Segmento genital.

Edeago (Fig. 6a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente hasta los primeros 2/3, hacia el último tercio forma un semicírculo; forma del ápice redondeado; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno**: Región sub-medial: lóbulo cubierto de ráspulas; región medial: forma de media luna con proyección hacia la cara interna un extremo termina en punta delgada y el otro más ancha rodeado de una bolsa de ráspulas. **Esclerito basal**: forma redondeado con brazo cóncavo. **Esclerito placa**: convexo, hacia un lado recubierto con una lámina de ráspulas en forma de escamas pequeñas. **Esclerito elongado**: con tres piezas una pequeña con terminación redondeada, las otras dos más largas una con extremo recto. **Segmento genital** (Fig. 6c): placas laterales: forma sub-triangular, hacia el ángulo externo sobresale una protuberancia más esclerotizada; placas centrales: forma elipsoidal la base termina en dos puntas por bifurcación de la placa dorsal; placa dorsal: forma de T muy esclerotizada con bifurcación hacia la base

Diagnosis:

Color del pronoto varía de rojo metálico a verde. 13-19mm (Arnaud, 2002).

El saco interno y sus escleritos no se encontraban en el único ejemplar que teníamos por lo tanto solo se describió e ilustró edeago y segmento genital.

2.1.6 *Sulcophanaeus miyashitai miyashitai* Arnaud, 2002

Material examinado

Colombia. Nariño. La Espridia. 50m. Excremento humano. Bp-T. F. Escobar abril/95. IAVH 19546. 1m. Colombia. Nariño. El diviso. 520m. Excremento humano. Bmh-T. F. Escobar abril/95. IAVH 19581. 1m.

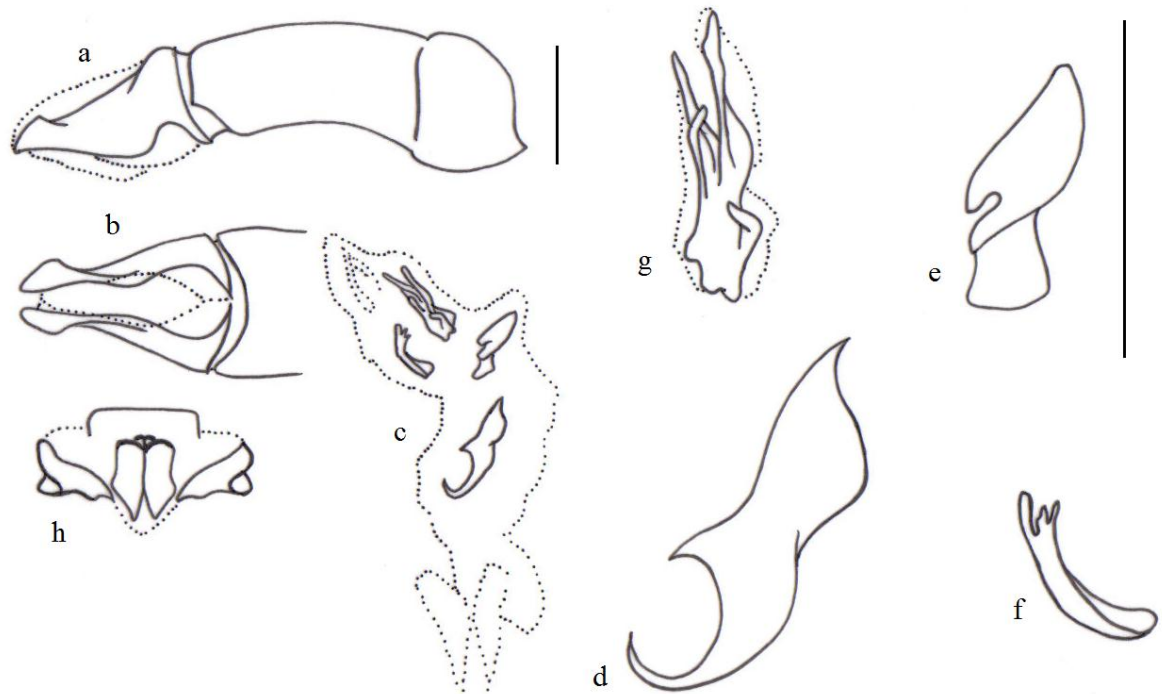


Figura 7. *Sulcophanaeus miyashitai miyashitai* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 7a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente hasta los primeros 2/3, el último tercio aumenta su ancho formando una elipse diagonal; ápice redondeado; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 7c): región sub-medial: lóbulo rodeado de escamas; región medial: esclerito en forma de media luna con una protuberancia en el centro del borde interno, la terminación de la base es más delgada con respecto a la del ápice, rodeado de saco de rásputas en forma de escamas (Fig. 7d). **Esclerito basal** (Fig. 7e): forma redondeada membranosa con una proyección sub-rectangular cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 7f): con forma ovalada rodeado de una lámina de rásputas con forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 7g): base rectangular con tres piezas, tres prolongaciones una proyección corta con terminación redondeada, las otras dos más largas, bordes lisos, terminan en punta. **Segmento genital** (Fig. 7h): placas laterales: de forma sub-triangular; placas centrales: forma elipsoidal hacia la base se bifurca terminando en dos puntas; placa dorsal: forma de T poco esclerotizada hacia el ápice en las placas centrales se bifurca a final de ellas.

Diagnosis:

Superficie dorsal negra, superficie ventral negro azulado 16-22.5mm (Arnaud, 2002).

2.1.7 *Sulcophanaeus miyashitai metallescens* Arnaud, 2002

Material examinado

Colombia. Antioquia. San Luis Rio Claro. 400m. May 1995. A. Lopera. Leg. IAvH 19576. 1m.

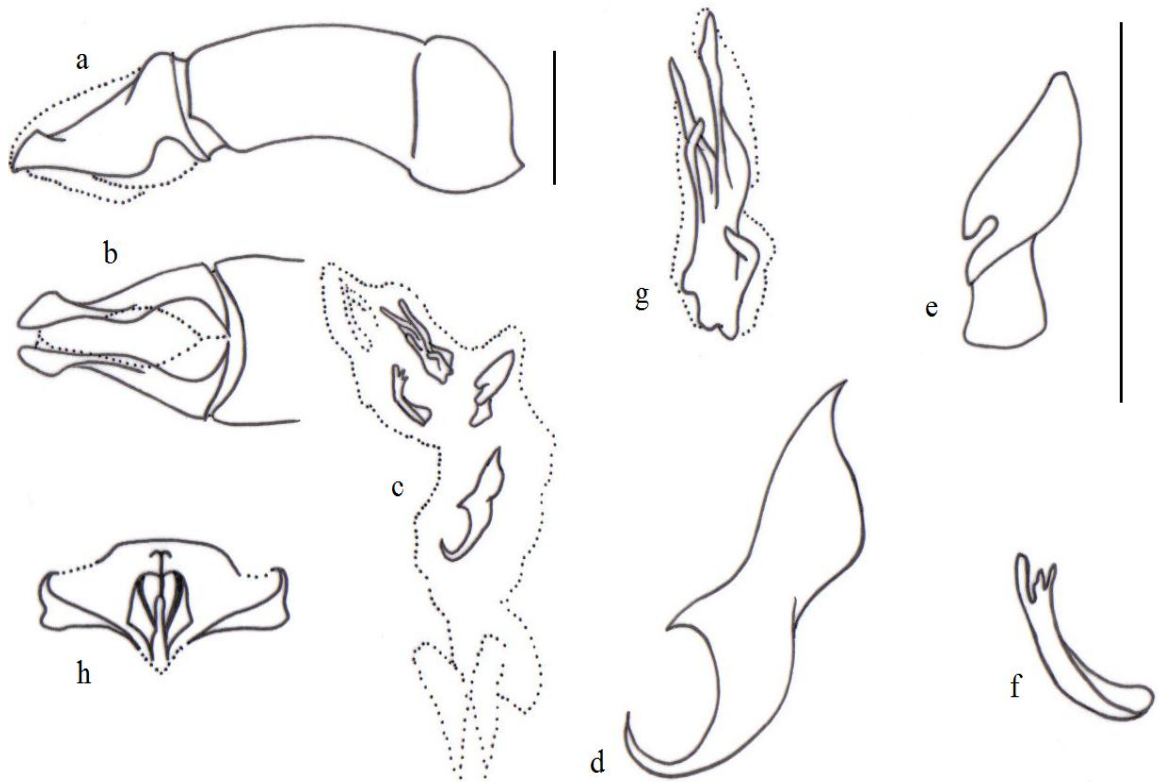


Figura 8. *Sulcophanaeus miyashitai metallescens* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 8a, b): en vista lateral; parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros aumenta su ancho gradualmente hasta el primer tercio, disminuye su ancho hasta los primeros $2/3$ y en el último tercio aumenta su ancho formando un óvalo hacia el ápice; forma del ápice redondeado; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180° . **Saco interno** (Fig. 8c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas; región medial: esclerito en forma de media luna con proyección hacia la cara interna, un extremo termina en punta delgada y el otro truncado, rodeado de bolsas de rásputas en forma de espinas (Fig. 8d). **Esclerito basal** (Fig. 8e): redondeado con un mango sub-rectangular unido al extremo superior, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 8f): forma de media luna con un borde más esclerotizado que el otro, convexo hacia un lado recubierto con una lámina de rásputas en forma de escamas pequeñas. **Esclerito elongado** (Fig. 8g):

con tres piezas una pequeña con terminación redondeada, las otras dos más largas una con extremo recto, base irregular. **Segmento genital** (Fig. 8h): placas laterales: forma subtriangular; placas centrales: con forma de elipse hacia el base termina en dos puntas; placa dorsal: en forma de T con una bifurcación de la esclerotización central formando un área triangular alargada.

Diagnosis:

Población colombiana más pequeña en tamaño, pronoto rojo metálico débilmente brillante, disco y márgenes color negro como en *S. noctis cupricollis*. 14-19mm. (Arnaud, 2002).

2.1.8 *Sulcophanaeus menelas* (Laporte, 1840)

Material examinado

Brasil. M.G. Camino Lauras Ingai. Nov 27 2002 Trampas. 1m.

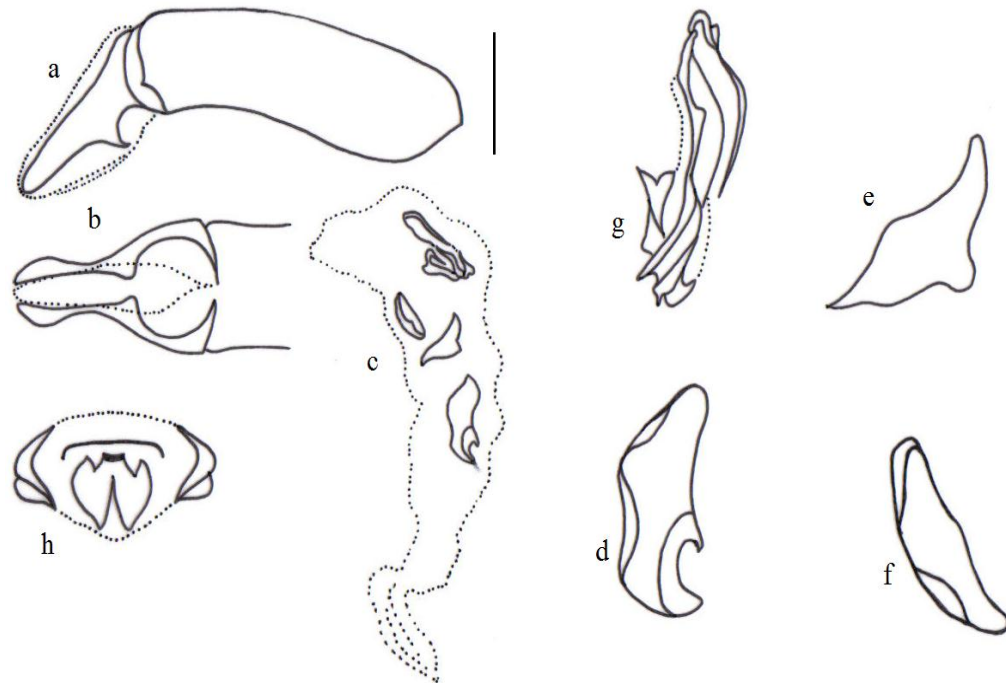


Figura 9. *Sulcophanaeus menelas* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 9a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuye hasta el primer tercio en el borde interno, termina con una fuerte reducción del ancho del parámetros los siguientes 2/3 en línea recta; ápice redondo; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 45°. **Saco interno** (Fig. 9c): región sub-medial: lóbulo rodeado de rásputas en forma de escamas; región medial: esclerito con forma de media luna con protuberancia hacia el borde interno más ancho en el ápice con respecto a la base que termina en punta, extremo superior ancho con pequeñas proyecciones como setas (Fig. 9d). **Esclerito basal** (Fig. 9e): forma de bota hacia la base borde sinuado los extremos terminan redondeados. **Esclerito placa** (Fig. 9f): con forma de óvalo con una concavidad hacia un lado lámina de rásputas en forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 9g): tres piezas, con tres prolongaciones una setiforme fuertemente esclerotizado las otras dos anchas una más baja altura, base irregular. **Segmento genital** (Fig. 9h): los bordes esclerotizados del segmento genital son confluentes y no cubren el área central; placas laterales: forma sub-triangular con un surco en la mitad más esclerotizado; placas centrales: semiredondo en la mitad forma un triángulo alargado; placa dorsal: rectangular más esclerotizado hacia el ángulo externo

Diagnosis:

Color verde brillante y amarillo cobrizo en la superficie dorsal, pigidio y fémures. Estría indefinida, interestria convexa, mate o brillante. Ángulos pronotales anteriores redondeados (Arnaud, 2002).

2.1.9 *Sulcophanaeus leander* (Waterhouse, 1981)

Material examinado

Colombia, Meta, Río Duda, CIEM, 02° 40'N 74° 10'W. 350m, Playa, Excremento humano, i. 1996, Col. I. Jiménez. M-36. IAVH-E 86656. FzVaz de Mello dt 2007. 1m. Colombia, Meta, Río Duda, PNN Tinigua CIEM, 02° 40'N 74° 10'W. 350m, Playa, Excremento humano, i. 1996, Col. I. Jiménez. M-36. IAVH-E 19558. 1m.

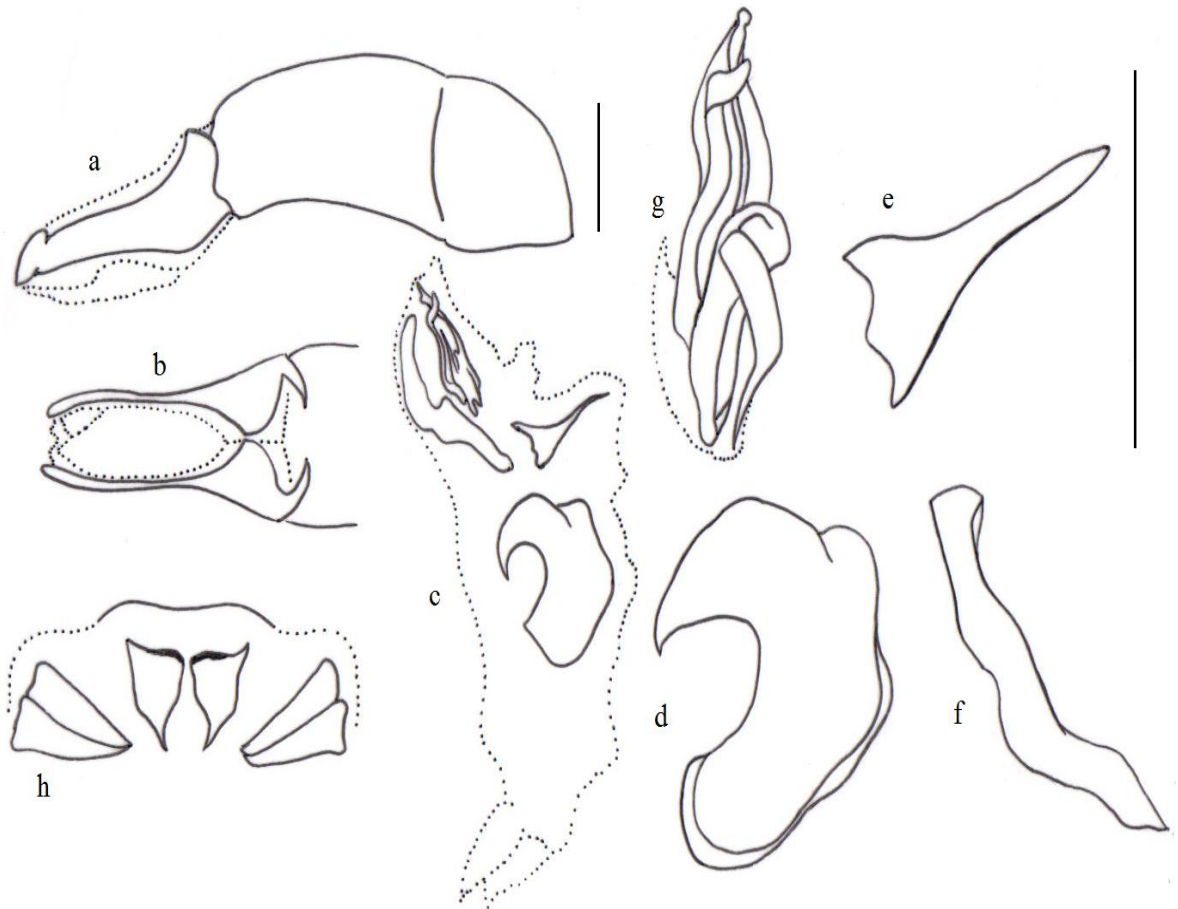


Figura 10. *Sulcophanaeus leander* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 10a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyen su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice redondeado, ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180° . **Saco interno** (Fig. 10c): en la región sub-medial: presencia de un lóbulo rodeado de rásputas; región medial: esclerito de forma en media luna ocupa la mayoría de espacio de la región medial, con mayor esclerotización en el ápice el cual termina en punta, hacia la base ensanchada formando unas aletas (Fig. 10d). **Esclerito basal** (Fig. 10e): Forma triangular con una

proyección y en otro extremo borde sinuado. **Esclerito placa** (Fig. 10f): paquete de espinas largas rodean hacia la base el esclerito placa con forma profundamente cóncavo y bordes sinuados. **Esclerito elongado** (Fig. 10g): lo conforman tres piezas, con dos proyecciones unidas a una base irregular muy esclerotizada rodeada de escamas, con una pieza membrana esclerotizada, otra pieza con una proyección setiforme, las piezas no se unen, se juntan hacia la base. **Segmento genital** (Fig. 10h): placas laterales: de forma sub-triangular dentro de ellas sobresalen dos placas más esclerotizadas en forma de cinturón con un borde sinuado. Placas centrales: bifurcación de la esclerotización central forman un área campaniforme que se estrecha hacia el borde superior. Placa dorsal: forma alargada cubriendo las placas centrales.

Diagnosis:

Ápice del cuerno cefálico de la hembra fuertemente bifurcado; el de los machos grandes muy largo, curvado posteriormente y granuloso a lo largo de la superficie posterior. Ángulos anterolaterales del pronoto angulados; márgenes laterales del pronoto redondeados, débilmente crenulados. Pronoto de los machos grandes con un tubérculo agudo y largo, dirigido anteriormente. Pronoto completo y densamente granulososo, fosa posteromedial casi o totalmente desvanecido. Ángulos pronotales posterolaterales en ambos sexos con una carina posterolateralmente inclinada. 16-26mm de largo, 11-18mm de ancho (Edmonds, 2000).

2.1.10 *Sulcophanaeus faunus* (Fabricius, 1775)

Material examinado

M1 T1 P3500 26/03 2010. B5 210-220. A. Lopera. 2m.

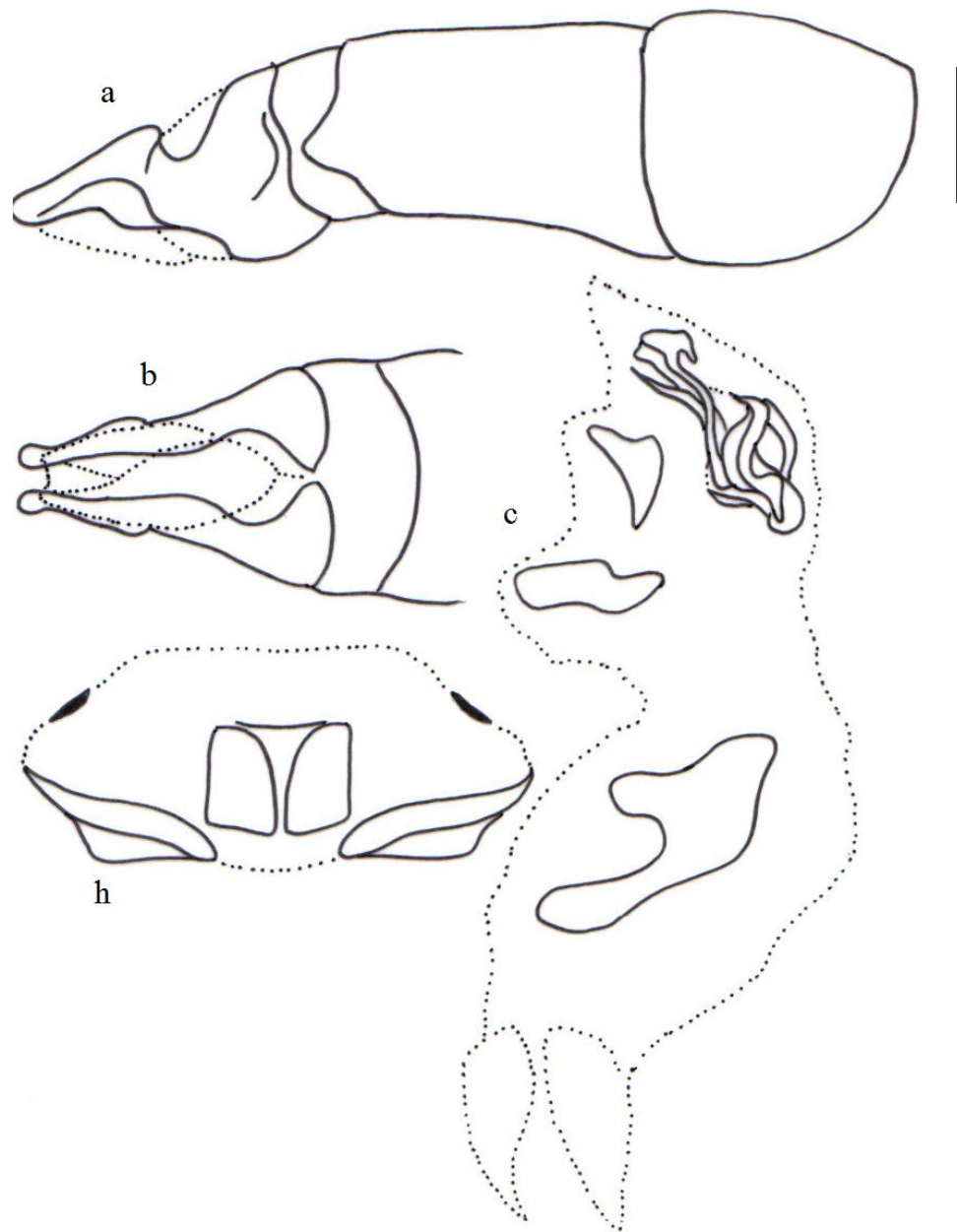


Figura 11. *Sulcophanaeus faunus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

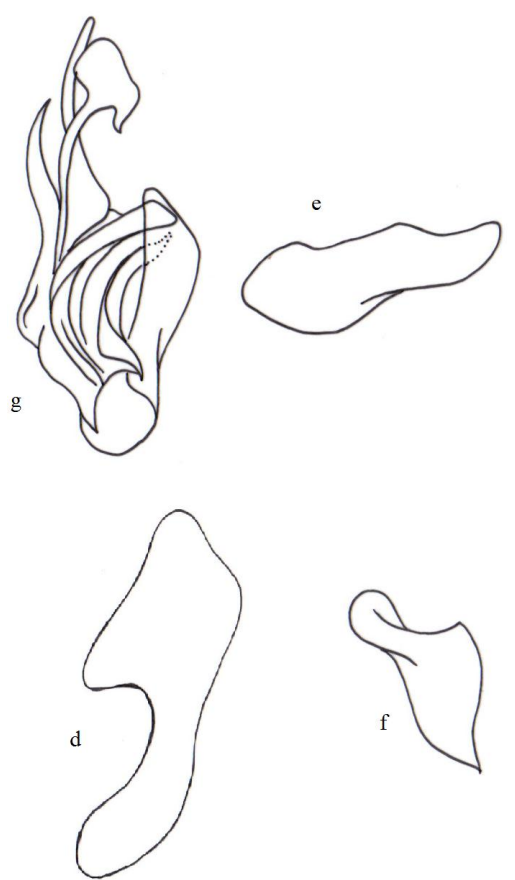


Figura 11. (Continuación)

Edeago (Fig. 11a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente su ancho hasta el ápice, en el último tercio hay un aumento en el ancho pero luego sigue disminuyendo; parte ventral del edeago entre los parámetros quitinizado; ápice redondeado; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 11c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas; región medial: esclerito que ocupa casi toda la región medial hacia el ápice con diente, base ensanchada formando dos aletas menos esclerotizadas (Fig. 11d). **Esclerito basal** (Fig. 11e): reducido a una membrana esclerotizada muy pequeña de forma irregular, rodeado de un saco de rásputas. **Esclerito placa** (Fig. 11f): no se ubica sobre lóbulo con forma sub-triangular, ovalado con protuberancia hacia el centro del esclerito. **Esclerito elongado** (Fig. 11g): Lo componen tres piezas la más externa con forma de arco

en la que se envuelven las otras dos piezas una de ellas setiforme hacia la base y en el ápice se ensancha formando una especie de embudo y la otra pieza más pequeña en forma de abanico con tres proyecciones que sobresalen a la misma altura. **Segmento genital** (Fig. 11h): placas laterales: sub-triangules esclerotizado fuertemente en el borde y ángulo externo; placas centrales: de forma cuadrada terminando en punta hacia el interior se forma un área triangular alargada; placa dorsal: rectangular con una pequeña protuberancia hacia la base.

Diagnosis:

Cuerno cefálico de la hembra corto, erecto y simple, ápice bituberculado o bifurcado; el del macho grande muy largo, el tercio apical curvado posteriormente y tuberculado en la superficie posterior. Ángulos anterolaterales del pronoto dentado, hacia arriba; parte media del margen lateral del pronoto fuertemente angulado. Pronoto punteado posteromedialmente. Foceta posteromedial distinta. Tibia cuatridentada. Margen externo de la tibia posterior con fuerte carina transversal sub-apical, 30-40mm de largo, 18-24mm de ancho (Edmonds, 2000).

2.2 Género *Oxysternon*

Oxysternon es un género neotropical que comprende once especies asignados en dos subgéneros (*Mioxysternon* y *Oxysternon*); este género fue definido Laporte 1824, ambos subgéneros están presentes en Colombia con un total de seis subespecies (*O. conspicillatum*, *O. ebeninum*, *O. festivum*, *O. silenus*, *O. smaragdinum*, *O. spiniferum*) (Edmonds, 1972). Arnaud (2002) por su parte define tres subgéneros (*Pteroxysternon*, *Mioxysternon* y *Oxysternon*).

Los caracteres que definen a *Oxysternon* a nivel morfológico (Edmonds, 1972) son: Margen anterior del clípeo no emarginado; proceso clipeal transversal, espiniforme o reducido; carena lateral del clípeo presente. Lóbulos postoculares deprimidos oblicuamente; carena occipital completa. Ángulo posteromedial del pronoto en forma de proceso agudo encajando entre los ángulos basales de los élitros; fosas pronotales posteriores ausentes;

ángulo anteromedial del metaesternon formado por una aguda espina que encaja entre las coxas frontales. Tarsos anteriores presentes sólo en las hembras; tibias anteriores con dientes redondeados separados por espacios anchos. Interestrías elitrales lisas a punteadas y convexas; estrías simples; ala posterior sin muesca.

Se revisaron 23 ejemplares de machos, estos ejemplares han sido colectados en diferentes estudios y han sido revisados por especialistas como Fernando Vaz de Mello, Patrick Arnaud y W.D. Edmonds en algunos casos.

2.2.1 *Oxysternon festivum* (Linné, 1767)

Material examinado

Colombia. Vichada, Cumaribo, PNN El Tuparro, Ctgo. Santa Rita, 5° 18' 27" N 67° 57' 00" W, 220m, Bosque, Trampa de caída, Excremento humano, li.1997, Col. F. Escobar. IAvH-E 86461. 1m.

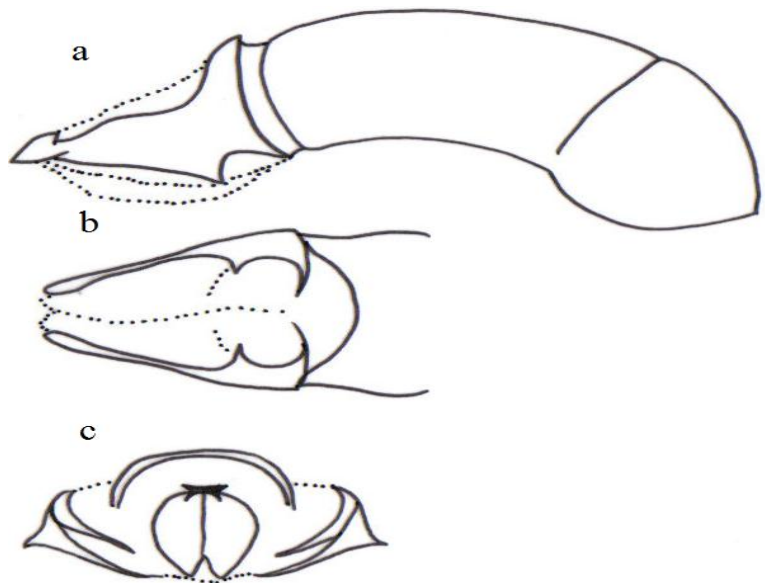


Figura 12. *Oxysternon festivum* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Segmento genital.

Edeago (Fig. 12a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en vista dorsal el borde de los parámetros disminuye gradualmente hasta los primeros 2/3 donde hacia el borde interno sale una protuberancia, en el último tercio disminuye el ancho rápidamente, formando en el ápice un óvalo; ápice redondeado; el ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno**: región sub-medial: presenta un lóbulo cubierto de escamas; región medial: esclerito en forma de U invertida con un extremo más ancho con respecto al otro, rodeado de rásputas dispuestas en forma de abanico. **Esclerito basal**: forma redonda en el extremo superior sobresale una protuberancia sub-triangular en el extremo opuesto sale una protuberancia más pequeña irregular. **Esclerito placa**: en forma de cono hacia el ápice tres protuberancias formando un triángulo. **Esclerito elongado**: base irregular con dos prolongaciones fuertemente esclerotizada rodeados de una membrana esclerotizada levemente. **Segmento genital** (Fig. 12c): placas laterales: sub-rectangulares con bordes laterales terminados en una protuberancia en punta; placas centrales: forma sub-rectangular, bifurcación de la esclerotización central formando un área ligeramente campaniforme; placa dorsal: semicírculo sobre las placas centrales.

Diagnosis:

Dorso (excepto la cabeza negro) de color rojo cobrizo, amarillento, verde, rojo o negro; ventralmente negro. Cabeza del macho grande, con cuernos gruesos casi erectos que se extiende a la altura de los cuernos protorácicos, macho pequeño con carina transversal débilmente bituberculada; en la hembra la carina transversal tridentada. Proceso clípeal espiniforme. Pronoto de los machos grandes con ángulos lateral y anterior cuadrados, nunca lobados, ángulos anteriores no huecos por debajo. Disco con un par de agudos procesos erectos y comprimidos lateralmente, cuyas puntas están separadas por una distancia mayor que la anchura de la cabeza; procesos separados por dos cavidades ovoides visibles a sí mismos separados por una prominente joroba. Pronoto de los machos pequeños ampliamente convexo, con dos tubérculos redondeados cerca del margen anterior. Pronoto de la hembra ampliamente convexo, con carina en forma de V cerca del margen anterior; la carina carece de tubérculo medial. Protibia tridentada, dos dientes apicales carinados en la

superficie dorsolateral; superficie ventral faltando una distintiva carina, a lo sumo con densas y elongadas rugosidades confinadas a la parte apical media. Metatibia con una débil carina subapical en forma de diente en el margen externo. Espina truncada. Borde exterior de la cavidad mesocoxal de forma amplia dorsal. Quinto segmento abdominal liso y negro, sólo en raras ocasiones con puntuación distinta o de color metálico; largo 15-23mm ancho 10-16mm (Edmonds & Zidek, 2004).

2.2.2 *Oxysternon festivum festivum* (Linné, 1767)

Material examinado

Venezuela. Bolívar, Embalse Guri, Isla Danto, 200m Bosque Semideciduo, Junio-Julio 1999. A Lopera. Colección de insectos Alejandro Lopera. 1m.

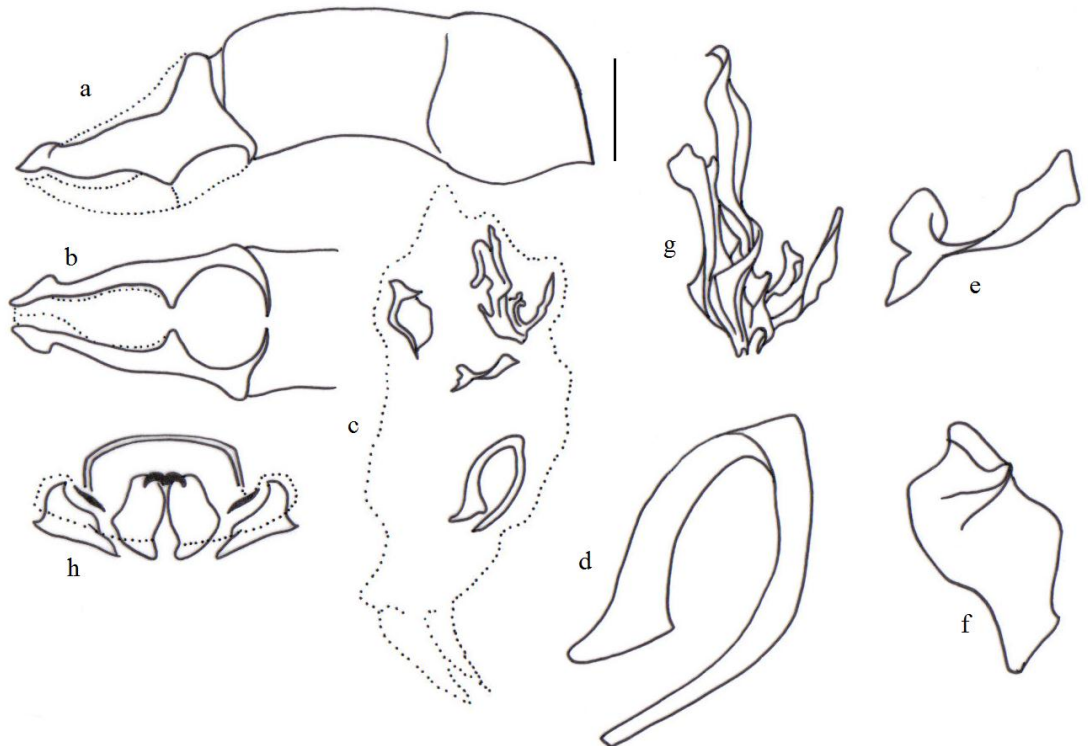


Figura 13. *Oxysternon festivum festivum* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 13a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en vista dorsal el borde de los parámetros disminuye gradualmente hasta los primeros 2/3, hacia el borde interno sale una protuberancia, en el último tercio disminuye el ancho fuertemente, en el ápice de los parámetros sobresalen proyecciones laterales formando un óvalo; ápice redondeado; el ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 13c): región sub-medial: presenta un lóbulo cubierto de escamas; región medial (Fig. 13d): esclerito en forma de U invertida con un extremo más ancho con respecto al otro, rodeado de rásputas con forma de seta largas, dispuestas en forma de abanico. **Esclerito basal** (Fig. 13e): forma redonda, en el extremo superior sobresale una protuberancia sub-triangular, en el extremo opuesto sale una protuberancia más pequeña irregular. **Esclerito placa** (Fig. 13f): en forma de cono hacia el ápice tres prolongaciones formando un triángulo. **Esclerito elongado** (Fig. 13g): tres piezas, la pieza externa lámina de borde irregular en el ápice, hacia la base disminuye gradualmente su ancho, la pieza central con dos proyecciones una con extremo superior redondeado, más corta que la proyección que termina en punta, la pieza externa con borde superior redondeado más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 13h): placas laterales: sub-rectangulares con bordes laterales terminados en una protuberancia en punta; placas centrales: forma sub-rectangular, parte superior ancha, se angosta a la mitad y en la parte inferior con forma de botella; placa dorsal: rectangular con los extremos inferiores redondeados formando un arco.

Diagnosis:

Pronoto (a excepción de las áreas negras de tamaño y forma variables), los élitros (excepto por las estrías negras) y pigidio rojo brillante, rojo cobrizo o verde esmeralda brillante; rojo formas a veces con verde o amarillo verdoso, especialmente sobre el pronoto, rara vez negro con rojo débil. Largo 15-23mm ancho 10-16mm (Edmonds & Zidek, 2004).

2.2.3 *Oxysternon festivum viridanum* Arnaud, 2002

Material examinado

Colombia. Vichada, Cumaribo, Selva de Matavén, 04° 36'33"N, 67° 51'52"N, 300m., bosque de cerro rocoso, trampa de caída con excremento humano T2, 6-8 mar-2007, L:E: Franco. IAvH-E 95023. 1m. Colombia. Vichada, Cumaribo, Selva de Matavén, 04° 36'33"N, 67° 51'52"N, 300m., bosque de cerro rocoso, trampa de caída con excremento humano T19, 6-8 mar-2007, L:E: Franco. IAvH-E 95019. 1m.

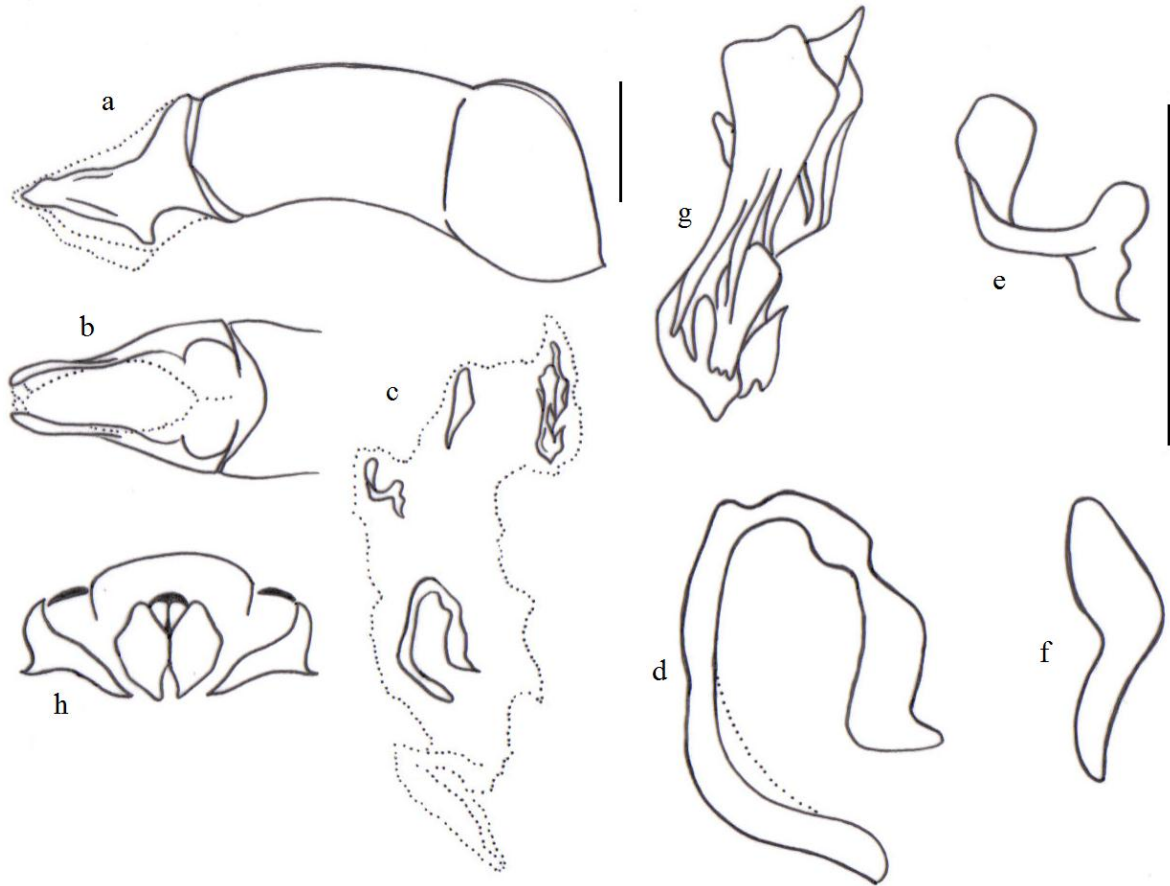


Figura 14. *Oxysternon festivum viridanum* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 14a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente su ancho hasta el ápice, en el borde interno sobresale una proyección lateral en los ápices de los parámetros; ápice redondeado; el ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 14c): región submedial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, región medial: esclerito en forma de U invertida, rodeado de sacos de rásputas con forma de setas largas (Fig. 14d). **Esclerito basal** (Fig. 14e): subrectangular con un extremo redondeado y el otro extremo con una protuberancia, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 14f): ovalado con protuberancia hacia el borde interno superior. **Esclerito elongado** (Fig. 14g): lo componen tres piezas que se ensamblan unas con otras en la base, la pieza externa ancha en el ápice con dos picos, hacia la base se angosta, la pieza central con dos prolongaciones una con ápice en punta y la otra más corta con el ápice redondeado, la pieza central corto subrectangular. **Segmento genital** (Fig. 14h): placas laterales: subrectangulares con bordes laterales terminados en una saliente en punta; placas centrales: subtriangulares hacia la base termina en punta; placa dorsal: de forma rectangular hacia las placas centrales se bifurca.

Diagnosis:

Todo el cuerpo verde esmeralda, individuos pequeños y las hembras frecuentemente identificadas erróneamente como *O. conspicillatum conspicillatum*, a partir de la cual puede ser fácilmente separada por los fémures completamente negros. 18-24mm (Arnaud, 2002).

2.2.4 Oxysternon silenus Laporte, 1840

Material examinado

Colombia. Caquetá, San José de Fragua, Vda La Esmeralda, Alto de río Yuraco. 1° 20' N 76° 06' W. 1500m. Trampa excremento humano # 6. 6-8 ix 2000. González, E. 665 UPTC. 1m. Colombia. Meta Villavicencio, Agrícola El Naranjal. Carretera a Puerto Colombia 200m 4°2' N 73° 15' W Bosque de Vega. Trampa de excremento humano 19.x.2009 López D. UPTC. 1m. Bolivia; Santa Cruz, Noel Kempff Mercado National Park. S. Spector, 1997.

1m. Colombia. Norte de Santander Toledo PNN Tamá IP Santa María Alto de Herrera Vda. Diamante Fca. La Primavera 7°7'N 72° 13'W. 1000mT. Exc. Hum 22.ix.1999 E. González. Leg. 1m.

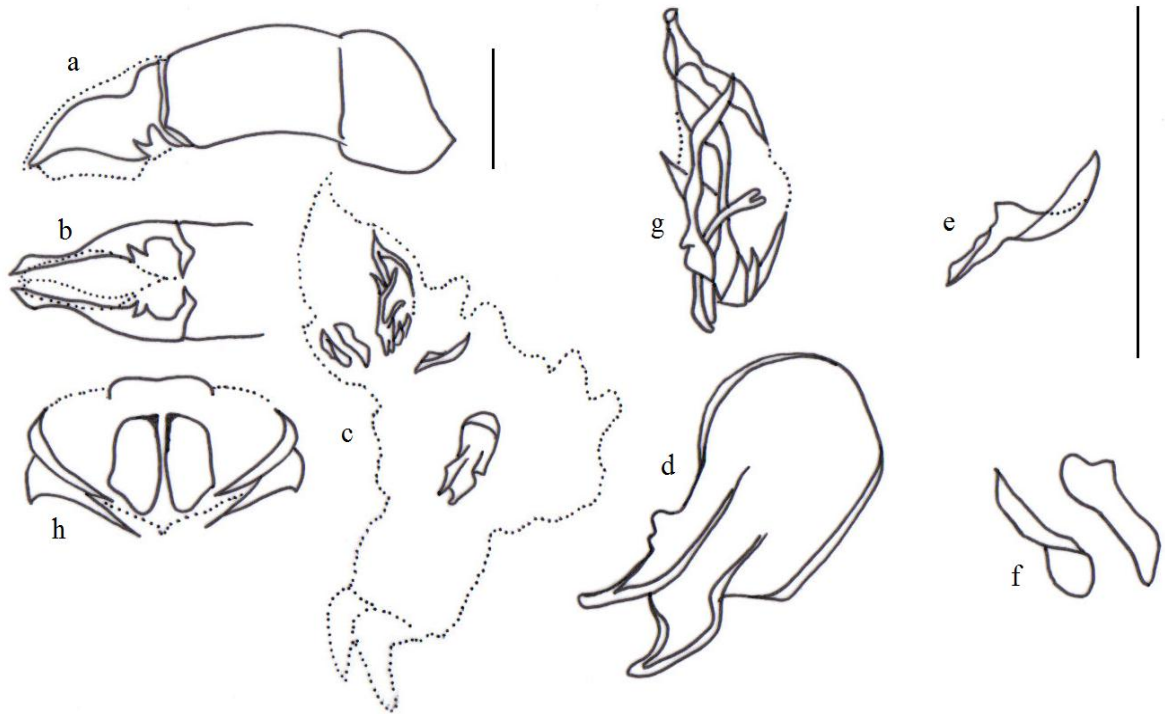


Figura 15. *Oxysternon silenus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 15a, b): en vista lateral; parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice termina en una punta aguda; el ángulo que se forma entre lo parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 15c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas; región medial: esclerito con forma media luna, cóncavo, con dos prolongaciones en la parte inferior, rodeado de rásputas en forma de espinas pequeñas (Fig. 15d). **Esclerito basal** (Fig. 15e): con forma de media luna con una protuberancia en la cara interna hacia el

ápice se alarga y en la base redondeado. **Esclerito placa** (Fig. 15f): con dos piezas y una lámina membranosa recubriéndola, una con forma delgada hacia la base y la otra con forma redondeada, la otra pieza bifurcada levemente termina de forma rectangular. **Esclerito elongado** (Fig. 15g): tiene tres piezas estas se unen en una base irregular, la pieza externa con forma irregular en la base forma un pliegue tubular, de la pieza central con tres proyecciones largas setiformes, la otra pieza menos esclerotizada con forma rectangular corta con respecto a las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 15h): placas laterales: subtriangulares un poco más alargadas hacia la base; placas centrales: formando un círculo como dos puntas en la base por una ligera bifurcación de las placas en los últimos 2/3; placa dorsal: forma de T se internaliza en las placas centrales.

Diagnosis:

Coloración altamente variable, usualmente conformado por uno o dos esquemas generales: Unicolor: pronoto (con excepción de las zonas negras de tamaño y forma variable) y élitros verdes o color cobre oscuro con color oro y verde que destaca el pronoto, muy rara vez de color azul oscuro o casi negro. Bicolor: Pronoto (excepto por áreas negras de tamaño y forma variable) verde brillante, rojo o rojo cobrizo en contraste con los élitros; élitros muy oscuros, a menudo negros o casi en el disco, con color más brillante, se destaca a lo largo de margen lateral y apical. Dorso de la cabeza usualmente con algunos parches de color metálico posteriormente, de lo contrario negro. Pigidio de color como el pronoto, vientre (incluyendo patas) negro o café oscuro, carente de cualquier color metálico. Clípeo débilmente bidentado medialmente, posteriormente punturado más fuertemente que en la frente; proceso subclipeal forma una pequeña cresta. Machos grandes con cuerno cefálico casi recto, posteriormente inclinado, expandido proximalmente, cilíndrico distalmente y ápice romo, machos pequeños carecen de cuerno, con prominencias bituberculadas en su lugar; hembras con carina trituberculada separando el clípeo y la frente. Pronoto punturado, más fuertemente en las hembras, las punturaciones cada vez más débiles posteromedialmente; machos grandes casi lisos. Pronoto convexo; en machos grandes con pequeñas concavidades anteromediales flaqueadas por un par de tubérculos agudos conicos, que apunta hacia arriba, porción anteromedial de la carina circumnotal (detrás de los ojos)

desvanecida; los machos pequeños con un par de tubérculos alargados muy juntos separados por una concavidad superficial, carina circumnotal distinta anteriormente; en hembras con un par de tumosidades poco elevadas, redondeadas y separadas por una depresión longitudinal estrecha, carina circumnotal distinta anteriormente. Largo 12-18mm ancho 8-12mm (Edmonds y Zidek, 2004).

2.2.5 *Oxysternon palaemon* Laporte, 1840

Material examinado

UPTC sin datos. 1m. M2T2 Po. 30/03/2010. B4 40 50. UPTC. 1m.

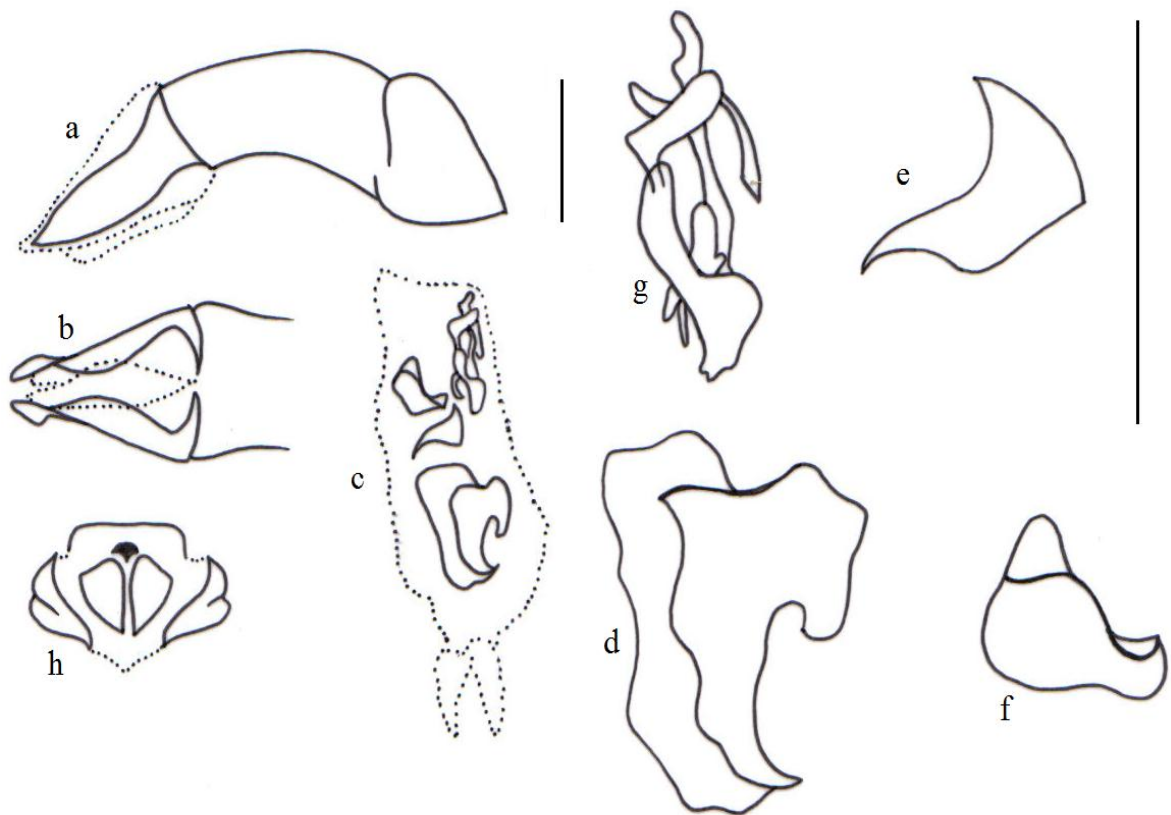


Figura 16. *Oxysternon palaemon* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 16a, b): en vista lateral; parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuye su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice redondeado; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 45°. **Saco interno** (Fig. 16c): región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de ráspulas en forma de escamas; región medial: esclerito con borde sinuado hacia la base una prolongación bifurcada, alargada, rodeado de ráspulas con forma de espinas (Fig. 16d). **Esclerito basal** (Fig. 16e): Con tres ondulaciones hacia un extremo el esclerito se ensancha formando una lámina esclerotizada. **Esclerito placa** (Fig. 16f): esclerito en forma de media luna compuesto por dos láminas fusionadas con un borde bifurcado. **Esclerito elongado** (Fig. 16g): tres piezas unidas en una base irregular, la pieza externa, lámina esclerotizada con forma irregular, la pieza central con dos proyecciones una arosetada la otra se ensancha hacia el ápice que termina con un borde recto y la otra pieza una proyección con ápice redondeado. **Segmento genital** (Fig. 16h): bordes esclerotizados del segmento genital, confluentes, cubriendo gran parte del área central; placas laterales: sub-trianguares con ángulo en la base que se acercan entre sí, con punturaciones; placas centrales: forma alargada con bifurcación hacia la base; placa dorsal: forma de T hacia el ápice recubre las placas centrales y al internalizarse la bifurca.

Diagnosis:

Pronoto (excepto por áreas negras de variable tamaño y forma), élitros y pigidio usualmente verde esmeralda brillante; dos tercios posteriores de la superficie de la cabeza de color verde amarillento; color verde alguna veces infundido con amarillo o cobre, raramente de color azul oscuro o rojo cobrizo. Vientre (incluido patas) del mismo color del dorso excepto áreas negras del metasterno y esternos abdominales. Clípeo medialmente bidentado, un medio anterior transversalmente estriado, y un medio posterior casi liso; proceso subclipeal espiniforme; frente lisa, desprovista de puntuación. Machos grandes con cuerno cefálico largo, erecto, cilíndrico, con el tercio distal ligeramente curvado posteriormente, ápice ensanchado, aplanado y débilmente emarginado; macho pequeño carente de cuernos, con prominencia bidentada en su lugar; hembras con prominencia tridentada que separa el

clípeo y el área frontal de la cabeza. Pronoto de machos grandes con un par de largas espinas apuntando hacia arriba; espinas truncadas y retorcidas y fuertemente curvadas medialmente; superficie pronotal detrás de las espinas profundamente y ampliamente cóncavo, concavidad y la porción anterior del pronoto débilmente surcada longitudinalmente; en machos pequeños espinas reducidas y agudas, dientes lateralmente comprimidos separados por una débil concavidad. Pronoto de las hembras con una carina prominente transversalmente flanqueada por concavidades alargadas detrás de los ojos. Protibia cuatridentada, tres dientes apicales carinados en la superficie dorsal; cuarto diente basal no carinado, algunas veces desgastado; superficie ventral de la tibia a lo máximo con carina longitudinal mal definida que se extiende desde la base del espolón tibial. Metatibia carente de carina sub-apical; espolón agudo. Largo 12-18mm ancho 8-11mm (Edmonds y Zidek, 2004).

2.2.6 *Oxysternon ebenium* (Nevinson, 1890)

Material examinado

Colombia, Vichada, Cumaribo, Selva de Matavén, 04°29'13"N, 68°00'22"W, 260m., Bosque de planicies arenosas, trampa de caída con excremento humano T14, 31-mar-2-abr-2007, L.E. Franco. IAvH-E-95002. 1m. Colombia, Vichada, Cumaribo, Selva de Mataven, 04°29'13"N, 68°00'22"W, 260m, Bosque de planicies arenosas, trampa de caída con excremento humano T28, 31-mar-2-abr-2007, L.E. Franco. IAvH-E-95000. 1m. Colombia, Vichada, Cumaribo, Selva de Mataven, 04°29'13"N, 68°00'22"W, 260m, Bosque de planicies arenosas, trampa de caída con excremento humano T7, 31-mar-2-abr-2007, L.E. Franco. IAvH-E-95000. 1m.

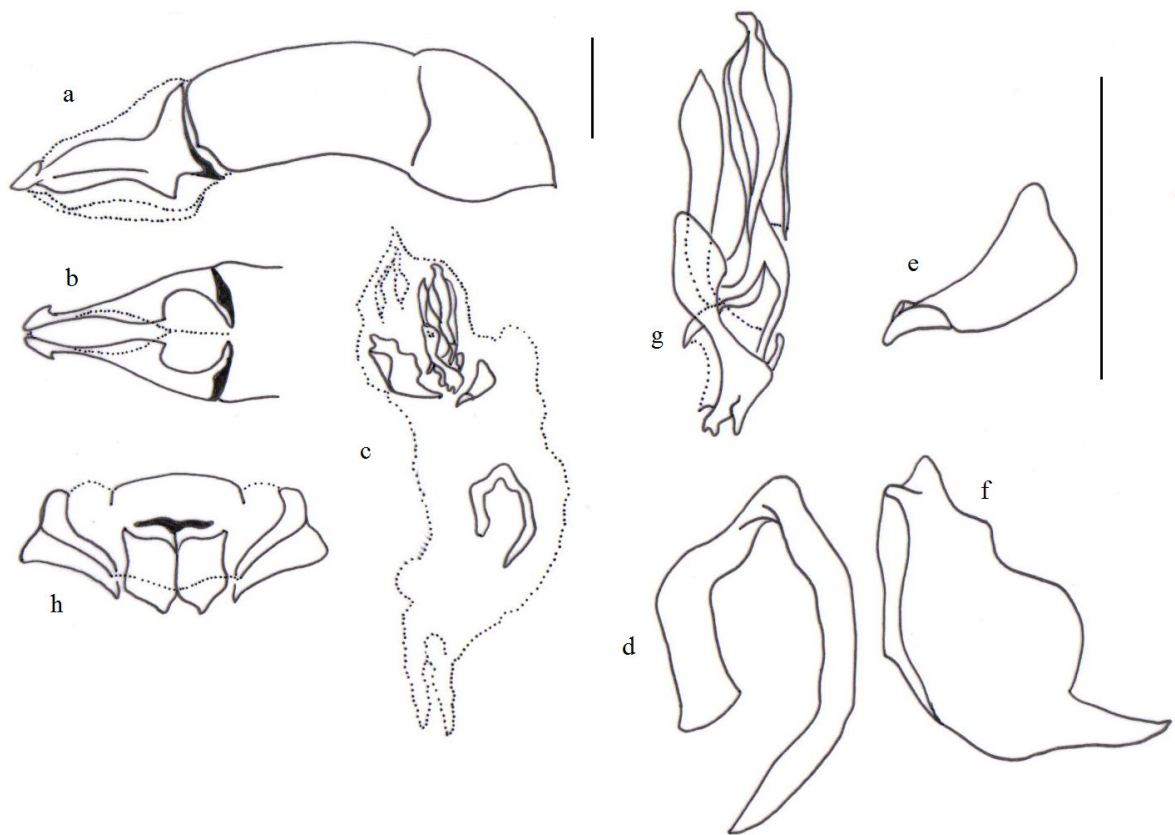


Figura 17. *Oxysternon ebenium* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 17a, b): en vista lateral; parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuye gradualmente su ancho desde la base hasta el ápice; ápice termina en forma aplanada; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180° . **Saco interno** (Fig. 17c): región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de escamas; región medial: esclerito en forma de U invertida (Fig. 17d), rodeado de ráspulas con forma de setas largas que se organizan formando trenzas. **Esclerito basal** (Fig. 17e): ovalado, cóncavo y un extremo con bifurcación. **Esclerito placa** (Fig. 17f): ovalado con protuberancia hacia el borde interno superior, profundamente cóncavo. **Esclerito elongado** (Fig. 17g): Pieza externa con forma rectangular más corta que las otras dos piezas, el ápice termina en punta, otra pieza cóncava con dos proyecciones hacia el ápice, la otra pieza

delgada hacia la base se va ensanchando hacia la parte superior termina con forma ovalada. **Segmento genital** (Fig. 17h): placas laterales: sub-trianguares con extremos inferiores redondeados hacia afuera; placas centrales: forma cuadrada con dos proyecciones cortas en la parte superior y hacia la base se angostan, entre las dos placas la parte superior ancha se angosta a la mitad y en la parte inferior con forma de botella; placa dorsal: forma de T hacia el ápice recubre las placas centrales.

Diagnosis:

Todo el cuerpo negro débilmente brillante, sin color metálico en algún lugar. Proceso clipeal espiniforme. Cabeza de los machos grandes con un cuerno largo y curvado extendido sobre el pronoto por encima de las espinas pronotales, punta abruptamente doblada posteriormente; macho pequeño con carina bituberculada y hembras trituberculada. Ángulos pronotales anteriores lobiformes, menos prominente que las hembras; ángulos anteriores de los machos grandes con uesca que recibe el margen posterior de la cabeza. Porción posterolateral ascendente de la carina circumnotal borrado, reemplazado por una cresta negra que se extiende en un disco del pronoto. Pronoto de los machos grandes con un par de largos cuernos espiniformes inclinados anteriormente y curvados medialmente, con las puntas separadas por una distancia menor que el ancho de la cabeza; disco entre los cuernos planos, sin concavidad; superficie lateral de los cuernos fuertemente ahuecado. Borde exterior de la cavidad mesocoxal con forma amplia dorsal. Largo 22-25mm ancho 14-17mm (Edmonds & Zidek, 2004).

2.2.7 *Oxysternon lautum* (Macleay, 1819)

Material examinado

Bolivia, Beni: prov. Moxos, Villa El Carmen, pitfall human dung, 14°30'26"S 65° 01'33"W. Unknow Collector. VII.1997. A. Lopera. 1m.

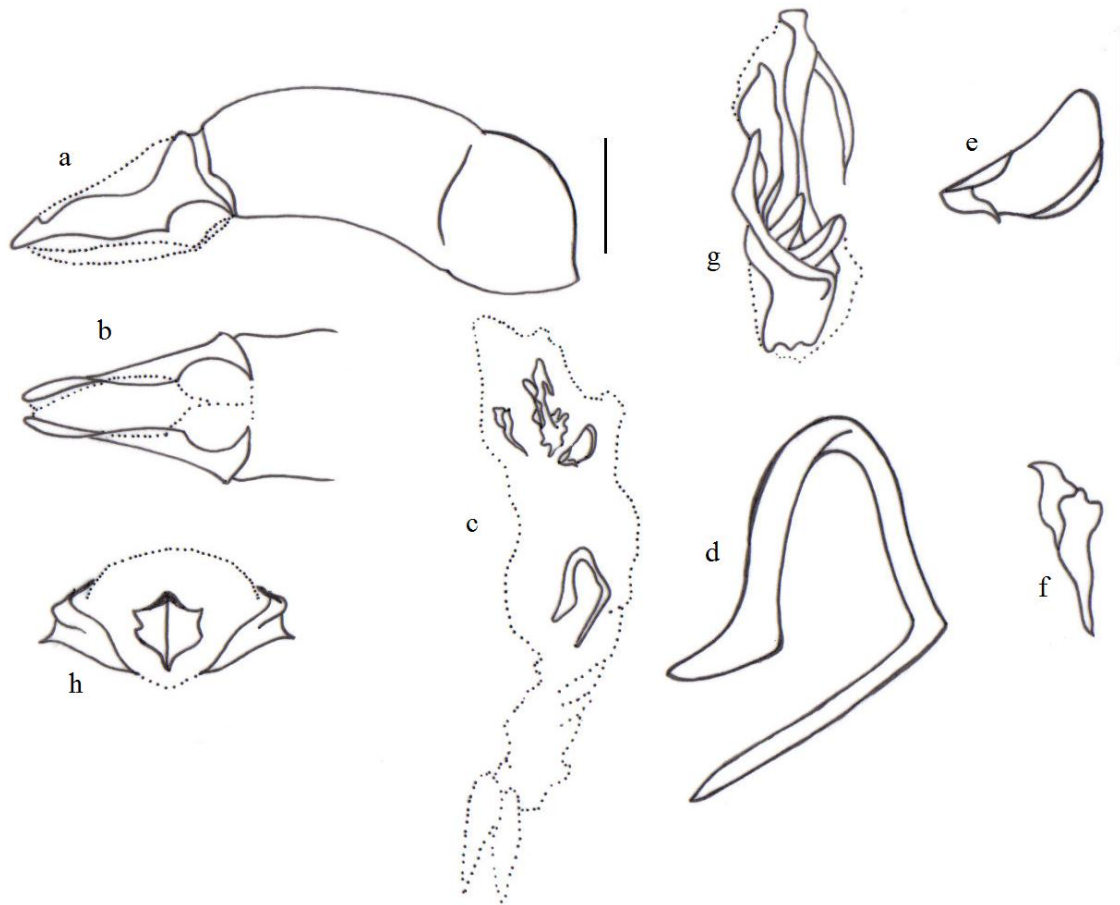


Figura 18. *Oxysternon lautum* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 18a, b): en vista lateral; parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuye gradualmente su ancho desde la base hasta el ápice; ápice ovalado con una proyección; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 45° . **Saco interno** (Fig. 18c): región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de ráspulas en forma de escamas; región medial: esclerito con forma de U invertida, rodeado de ráspulas; las ráspulas que rodean el esclerito medial forman un tubo alrededor de él, de allí sale una prolongación de una membrana donde sobresale ráspulas en forma de setas, las otras ráspulas tiene forma de pequeñas espinas muy juntas (Fig. 18d). **Esclerito basal** (Fig. 18e): esclerito reducido a una lámina esclerotizada de forma irregular. **Esclerito placa** (Fig. 18f):

ovalado con protuberancia hacia el borde interno superior. **Esclerito elongado** (Fig. 18g): Pieza externa con forma rectangular más corta que las otras dos piezas, el ápice termina en punta, otra pieza cóncava con dos proyecciones hacia el ápice, la otra pieza delgada hacia la base se va ensanchando hacia la parte superior termina con forma ovalada. **Segmento genital** (Fig. 18h): bordes esclerotizados del segmento genital, confluentes no cubren el área central; placas laterales: sub-trianguulares con el ángulo externo redondeado; placas centrales: forma un pentágono donde el ápice es una punta; placa dorsal: recubre el borde interno de las placas centrales.

Diagnosis:

Dorso, incluyendo pigidio, rojo brillante, rojo cobrizo, verde cobrizo, verde azulado o azul oscuro, con áreas negras sobre la cabeza y el pronoto y estrías elitrales negras; vientre y patas negras. Proceso clipeal espiniforme. Cabeza de los machos grandes con un cuerno largo y curvado extendido sobre el pronoto por encima de las espinas pronotales, punta abruptamente doblada posteriormente; macho pequeño con carina bituberculada y hembras trituberculada. Pronoto punturado, con mayor densidad en los individuos más pequeños; punturado más fuerte lateralmente, produciendo rugosidad, llegando a ser borrado posteromedialmente. Anterior y a menudo prominentes ángulos laterales del pronoto, lobiformes; ángulo anterior del macho grande con muesca para recibir el margen posterior de la cabeza. Porción posterolateral ascendente de la carina circumnotal borrado, reemplazado por una cresta negra que se extiende en un disco del pronoto. Pronoto de los machos grandes con un par de largos cuernos espiniformes inclinados anteriormente y curvados medialmente con puntas separados por una distancia menor que el ancho de la cabeza; disco en frente de los cuernos convexos, agudos, diente comprimido lateralmente cerca del margen anterior; cuernos separados por concavidad estrecha. Borde exterior de la cavidad mesocoxal formando una cresta ancha. Protibia tridentada, dos dientes apicales carinados sobre la superficie dorsal; superficie ventral con una carina fina extendida desde cerca de la base; carina distal aguda, algunas veces rota proximalmente. Metatibia con una débil carina subapical. Largo 17-27mm ancho 12-18mm (Edmonds & Zidek, 2004).

2.2.8 *Oxysternon conspicillatum* (Weber, 1801)

Material examinado

Colombia. Caquetá, Puerto Solano PNN La Serranía de Chiribiqueto Río Cuñare-Amú 0° 13'39.4"N 72° 26' 38.2"W 250m Transición bosque inundable, de Tierra Firme, Trampa Excremento humano. 24-26. ii.2001. E. González & M. Ospina M. 332. IAvH 13266. 1m. Colombia. Vaupés R.N. Mosiro-Itajura (Caparú) Colina 1° 4'S 69° 31'W. 100m 30gr T. excremento humano xi. 1995 D. Forero. Leg. IAvH 14611. 1m. Perú. Cuzco PNN- Maní. Sep 10-2009. C. S. Pérez. UPTC. 1m. Colombia, B/ventura Río Escalerete 180m Bosque, trampa excremento humano. Claudia Medina. Septiembre 1995. UPTC. 1m.

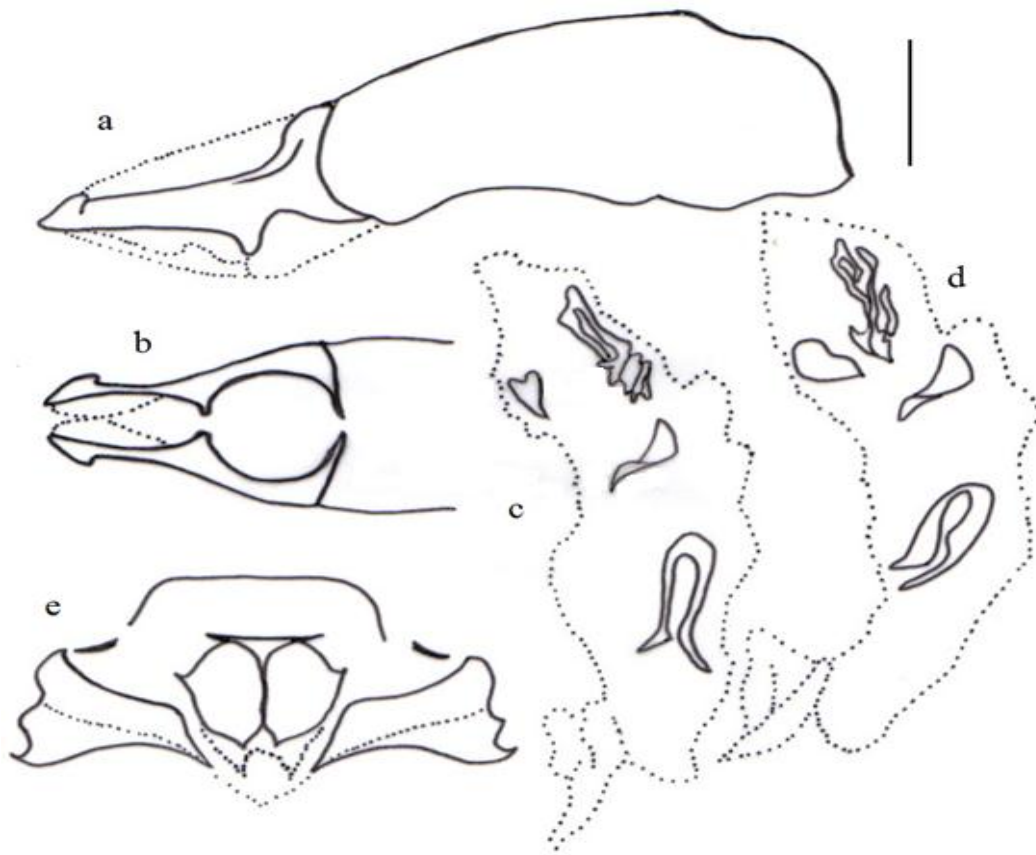


Figura 19. *Oxysternon conspicillatum* morfología órgano genital masculino. a. Eedeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Saco interno (Perú), e. Segmento genital.

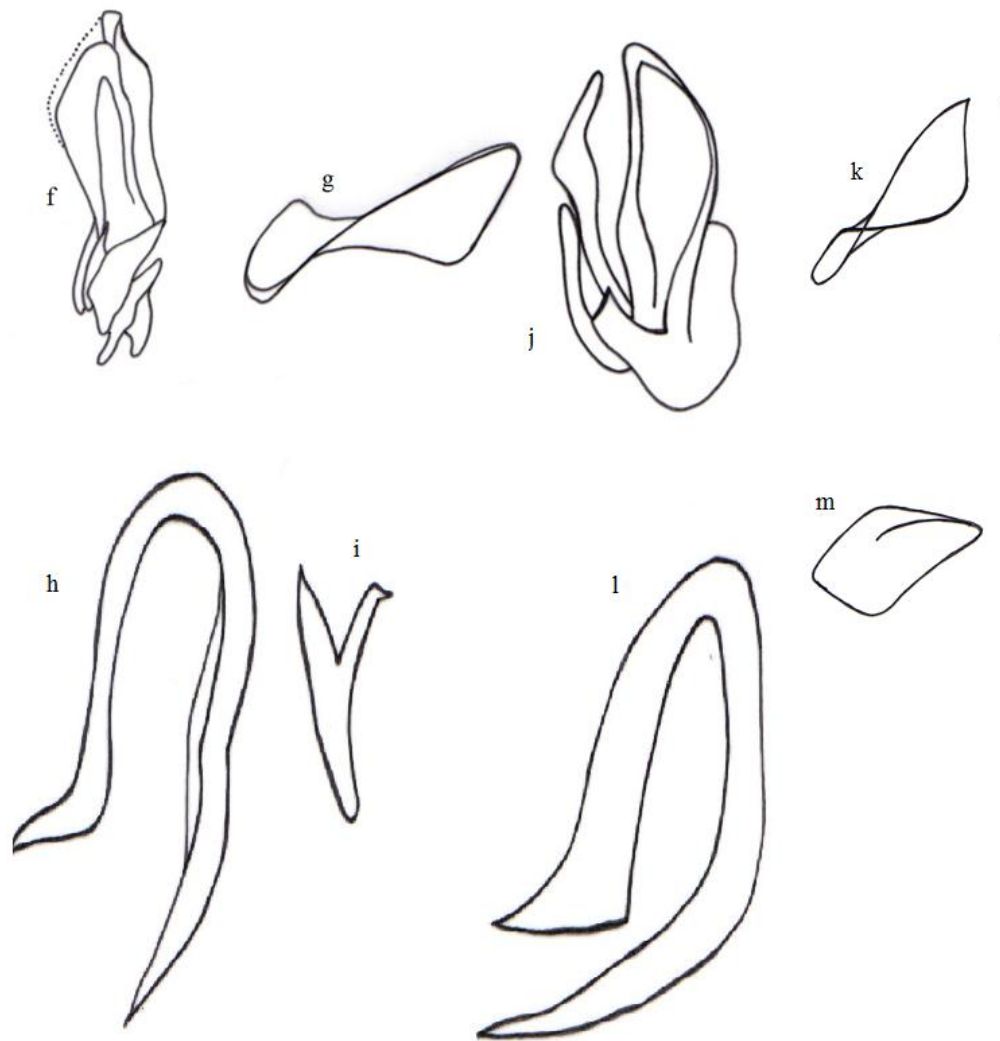


Figura 19 (Continuación). *Oxysternon conspicillatum* morfología órgano genital masculino. Ejemplar Vaupés. (f. Esclerito elongado, g. Esclerito basal, h. Esclerito medial, i. Esclerito placa), Ejemplar Perú. (j. Esclerito elongado, k. Esclerito basal, l. Esclerito medial, m. Esclerito placa)

Edeago (Fig. 19a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente su ancho hacia el ápice, en el borde interno en los primeros 2/3 con una protuberancia; ápice redondeado; ángulo que se forma en entre los parámetros y la falobase 45°. **Saco interno** (Fig. 19c): región submedial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas; región medial: esclerito en forma de U

invertida rodeado de rásputas (Fig. 19h), formando una trenza, presencia de una saco membranoso con rásputas en forma de setas largas. **Esclerito basal** (Fig. 19g): forma redondeada con borde sinuado más pequeño que el mango subtriangular que sobresale de la parte superior. **Esclerito placa** (Fig. 19i): forma ovalada con protuberancia hacia el borde interno superior. **Esclerito elongado** (Fig. 19f): Pieza externa con forma rectangular más corta que las otras dos piezas, el ápice termina en punta, otra pieza cóncava con dos proyecciones hacia el ápice, la otra pieza delgada hacia la base se va ensanchando hacia la parte superior termina con forma ovalada. **Segmento genital** (Fig. 19e): placas laterales: forma triangular con el ángulo externo redondeado; placas centrales: forma de romboidal pero en la base se bifurca terminando en dos puntas; placa dorsal: con forma rectangular, hacia las placas centrales se internaliza generando una bifurcación.

Diagnosis:

Dorso, incluido pigidio, de color verde esmeralda a verde oscuro, raramente azul verdoso o azul profundo, áreas negras en la cabeza, pronoto y las estrías elitales, superficie ventral del femur coloreadas como el dorso. Proceso clipeal espiniforme. Cabeza de los machos grandes, con largo cuerno posteriormente curvado sobre el pronoto cerca de las espinas pronotales, en los machos más pequeños con tumosidad bituberculada; la hembra con carina trituberculada. Pronoto débilmente y escasamente punturado por lo menos lateralmente, fuertemente y densamente punturado en hembras y machos pequeños, en machos grandes poco evidentes excepto en los ángulos laterales. Ángulos pronotales anteriores y a menudo los laterales prominentes, lobiformes; ángulos anteriores de machos grandes huecos por debajo para recibir el margen posterior de la cabeza. Porción posterolateral ascendente de la carina circumnotal desvanecida, remplazada por un densa cresta extendida sobre el disco pronotal. Pronoto de los machos grandes con un par de largos cuernos inclinados anteriormente y curvados mesalmente, con puntas separadas por distancia menor que la anchura de la cabeza; cuernos separados por una concavidad estrecha, posteriormente inclinada; disco de enfrente de ellos en gran parte plano. Pronoto de la hembra generalmente convexo, con carina semicircular o ampliamente en forma de V flanqueada a cada lado por una convexidad descendiendo hacia el ojo, anchura de la carina

igual o menor que el ancho interocular. Borde exterior de la cavidad mesocoxal de forma amplia dorsal. Protibia tridentada, los dos dientes apicales carenados en la superficie dorsal, la superficie inferior con quilla fina que se extiende desde cerca de la base de la espina hasta la mitad a dos tercios de la distancia a la base. Metatibia con carina subapical débil; espina metatibial truncada. Largo 16-26mm ancho 11-19mm (Edmonds y Zidek, 2004).

2.3 Género *Coprophanaeus*

Coprophanaeus es un género neotropical que comprende 38 especies distribuidos en tres subgéneros (*Megaphanaeus* Olsoufieff, *Metallophanaeus* Olsoufieff, y *Coprophanaeus* s. str.) y 8 grupos de especies (Edmonds & Zidek, 2010), Arnaud (2002) define los mismos tres subgéneros pero define 12 grupos de especies, en Colombia se conocen siete especies presentes (Edmonds & Zidek, 2010).

Los caracteres que definen a *Coprophanaeus* a nivel morfológico (Edmonds, 1972) son: Margen anterior del clipeo emarginada; proceso clipeal en forma de U; carena clipeal lateral presente. Lóbulos postoculares deprimidos transversalmente, borde pronotal anterior no emarginado; carena occipital incompleta. Tarsos anteriores presentes o ausentes en hembras; tibias anteriores con dientes fuertemente marcados y agudos, separados por espacios angostos. Interestrías elitrales planas o convexas; estrías a veces carinuladas; ala posterior a veces con muesca basal.

Se revisaron 31 ejemplares machos, estos ejemplares han sido recolectados en diferentes estudios y han sido revisados por especialistas como Fernando Vaz-de-Mello, Patrick Arnaud y W.D. Edmonds en algunos casos.

2.3.1 *Coprophanaeus bellicosus* (Olivier, 1789)

Material examinado

Brasil Espiritu Santo Veredanova do imigrante. 2000. F. Z. Vaz de Mello. 1m.

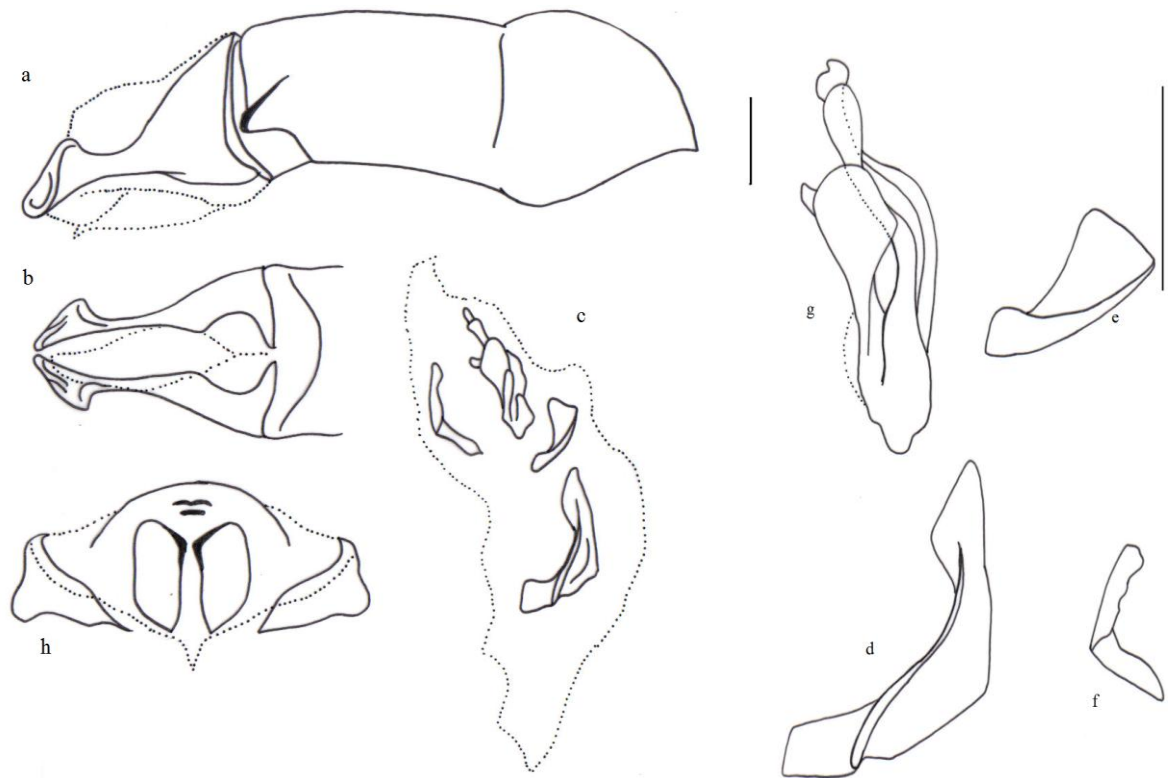


Figura 20. *Coprophanaeus bellicosus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 20a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, formando un ángulo de 180° entre los parámetros y la falobase, ápice de los parámetros con forma ovalada; borde dorsal de los parámetros enteros disminuyendo su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice ventral redondeado. **Saco interno** (Fig. 20c): región sub-medial con presencia de un lóbulo cubierto de rásputas con forma de escamas; la región medial con un saco de rásputas ubicadas en toda la zona con forma de escamas de diferentes tamaños muy juntas, esclerito con forma de media luna donde los extremos ensanchados, cóncavo (Fig. 20d). **Esclerito basal** (Fig. 20e): forma redonda con mango sub-rectangular cóncavo que sobresale de la zona superior; desde otra perspectiva, media luna cóncava. **Esclerito placa** (Fig. 20f): en forma de media luna, cóncavo con extremo inferior terminando en punta y superior redondeado, todo el esclerito está rodeado de una

lámina de rásputas en forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 20g): formado por tres piezas recubiertas con una lámina de rásputas en forma de escamas hasta 2/3 partes de la base hasta el ápice de la prolongación más larga; la pieza interna con forma de abanico hacia la base se une con las otras dos piezas, las otras dos piezas se unen en lo ápices una de ellas la externa con forma de lámina con forma irregular que recubre las otras dos piezas, la pieza intermedia con forma rectangular con los extremos en punta. **Segmento genital** (Fig. 20h): placas laterales sub-rectangulares, ángulos externos inferiores redondeados; placas centrales con forma de corazón, entre las placas centrales se forma un área triangular alargada; placa dorsal se limita a un espacio esclerotizado levemente sobre las placas centrales.

Diagnosis:

Pronoto punturado posteromedialmente, no granulado. Cresta del pronoto larga posterolateralmente, que se extiende hasta la fosa pronotal lateral. Escudo metasternal liso; porción anterior del metasterno liso. Estrías elitrales reducidas, lados carinados, rectos y convergentes apicalmente. Dorso de color negro o marrón oscuro, algunas veces azul oscuro o azul violeta. Longitud 28-38 mm. Macho: concavidad pronotal ancha, poco profunda, sin protuberancias laterales. Prominencia dorsal estrecha, mediana, con forma de pala. Proceso apical de los parámetros redondeado (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.2 *Coprohanaeus abas* (MacLeay, 1819)

Material examinado

Colombia. Caquetá Puerto Solano PNN La serranía de Chiribiquete Río Cuñare-Amú 0° 12' 47.8" N 72° 25' 25.4" W 250m Bosque de Tierra Firme Trampa excremento humano 1-3.iii.2001 E. González & M. Ospina M. 380. IAvH 13424. 1m. Colombia, Guaviare, San José del Guaviare, Finca la Esmeralda, 189m, 2° 34' 37" N 72° 38' 45" W, Potrero, 12.vii.2002, Col. C. Hernández. IAvH-E 101012. 1m.

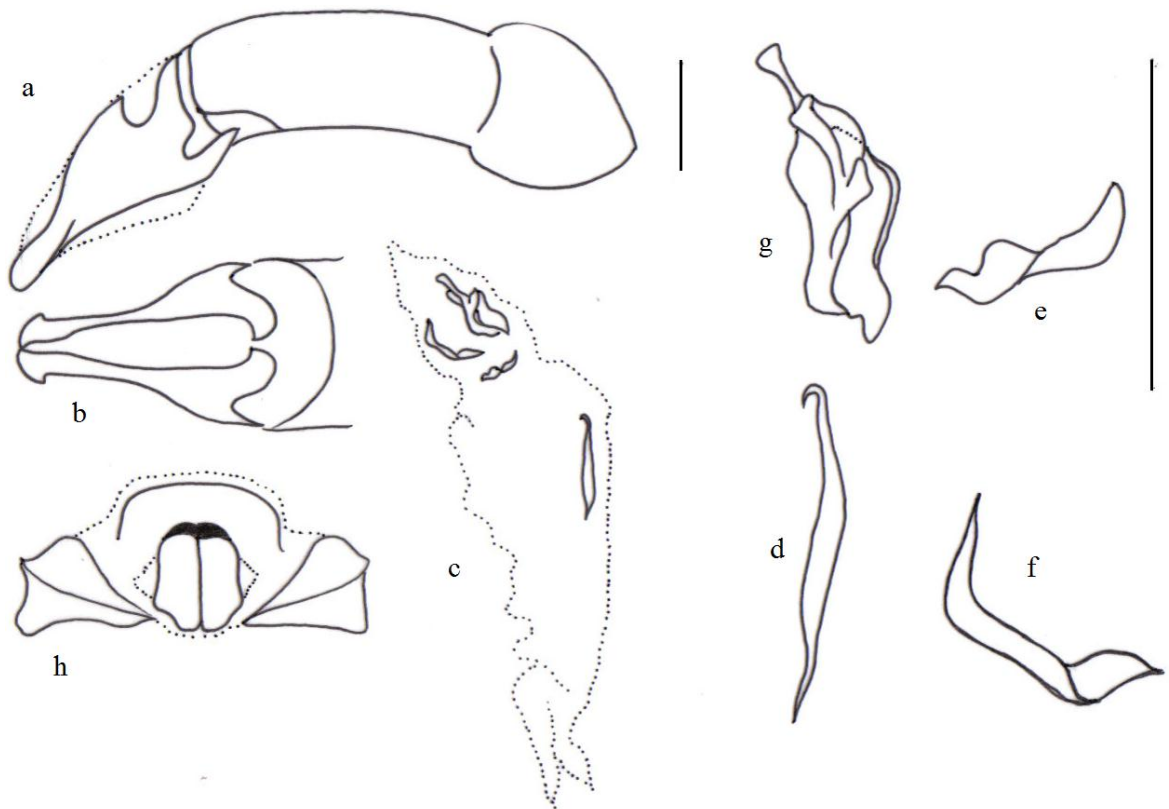


Figura 21. *Coprophanaeus abas* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 21a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, formando un ángulo de 45° entre los parámetros y la falobase, ápice de los parámetros agudos, borde dorsal de los parámetros enteros con una reducción gradual de su ancho, ápice redondeado. **Saco interno** (Fig. 21c): región sub-medial con presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas; la región medial con rásputas ubicadas en toda la zona con forma de escamas de diferentes tamaños, esclerito con forma de rectangular diagonal donde los extremos son más delgados y terminan en punta (Fig. 21d). **Esclerito basal** (Fig. 21e): forma cuadrada de donde sale un mango irregular, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 21f): forma de media luna con extremos truncados, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas con forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 21g):

formado por tres piezas, la pieza externa más alta que las otras dos con forma rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, la pieza intermedia se junta con la pieza externa hacia el ápice donde su ancho disminuye igualmente del ápice hacia la base, la pieza interna con forma ovalada muy ensanchada al ápice. **Segmento genital** (Fig. 21h): placas laterales con forma sub-rectangular alargada; las placas centrales redondeadas, las placas laterales las cubren completamente; la placa dorsal con forma de media luna la cual cubre solo una parte de las placas centrales, esclerotización se internaliza dentro de ellas bordeando casi la totalidad de las placas centrales.

Diagnosis:

Color verde metálico a verde amarillento y se limita a las zonas posteriores de la cabeza y los lados del pronoto y márgenes. Margen clipeal angulado, con diente medial lateral. Porción posteromedial del pronoto liso, sin punturación (más débil en machos grandes). Surco paralelo carinado, margen posterior del pronoto con escultura; carina completa. Fosa pronotal posterior con escasa punturación y/o microgránulos. Longitud 20-29 mm. Macho: cabeza con cuerno grande, punta del cuerno arriba del pronoto; superficie anterior del cuerno usualmente con la base punturado débilmente; proceso central (visto lateramente) inclinado ligeramente posteriormente desde la base, su longitud al menos dos veces desde la base. Proceso pronotal originado medialmente como diente lobado, a veces débilmente bilobulado, flanqueado a cada lado por un diente agudo (proceso reducido, carina fuertemente angulada transversalmente en individuos más pequeños). Parámetros largos, la longitud de al menos las tres cuartas partes de la falobase (Edmonds y Zidek 2010).

2.3.3 *Coprohanaeus conocephalus* (Olsoufieff, 1924)

Material examinado

Colombia. Valle Morro Frio 1800m Ex. Hum. B. Niebla. J. Aldana. Marzo/95. IAvH 19688. 1m. Colombia Nariño Río Nambi 1350m 1° 17' N 78° 15' W. Ex. Hum. bmh-T F. Escobar. Mayo/95. IAvH 19689. 1m. Colombia. Valle Morro Frio 1800m Ex. Hum. B. Niebla. J. Aldana. Marzo/95. IAvH 19690. 1m.

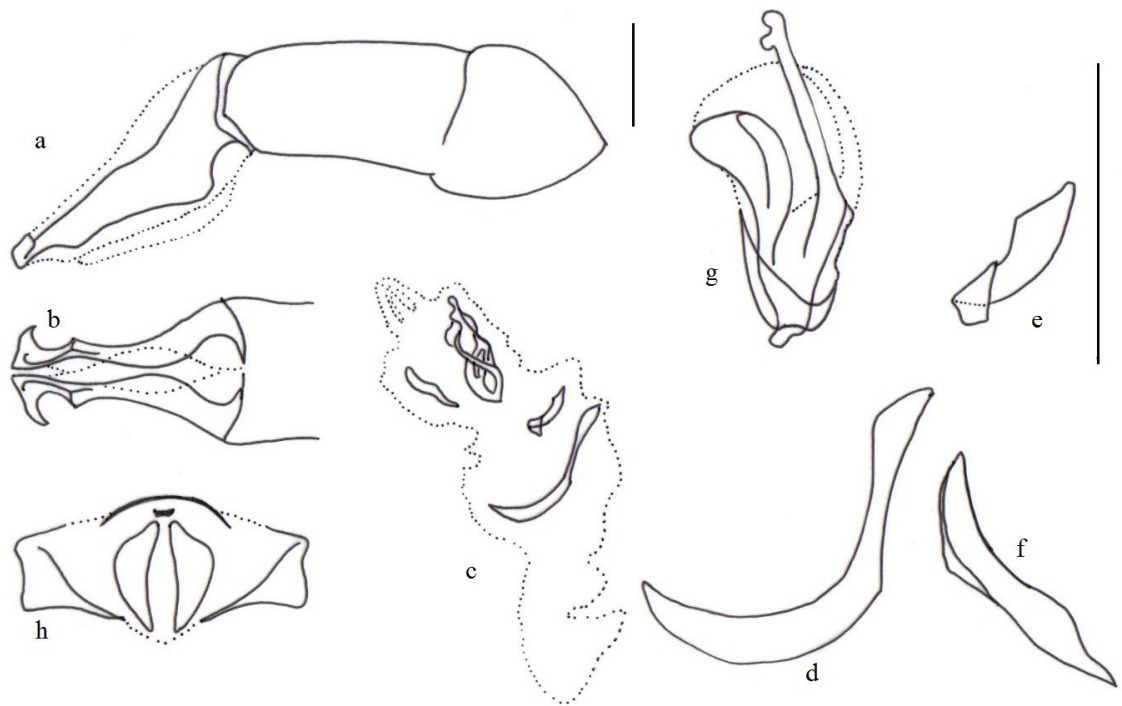


Figura 22. *Coprophanaeus conocephalus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 22a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, formando un ángulo de 45° entre los parámetros y la falobase, en el ápice sobresale un diente que se proyecta ventralmente; borde dorsal de los parámetros enteros disminuyendo su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice con dos proyecciones laterales. **Saco interno** (Fig. 22c): región sub-medial con presencia de un lóbulo cubierto de rásputas con forma de escamas; la región medial con rásputas ubicadas en toda la zona con forma de escamas de diferentes tamaños, esclerito medial con forma \perp más ancha en el centro con respecto a los extremos (Fig. 22d). **Esclerito basal** (Fig. 22e): esclerito cóncavo con dos esclerotizaciones más fuertes con forma rectangular. **Esclerito placa** (Fig. 22f): forma rectangular extremos superior ensanchado con terminación en punta y extremo inferior redondeado, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas en forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 22g): formado por tres piezas recubiertas con una lámina de rásputas en forma de escamas hasta 1/3 partes de la base hasta el ápice de la prolongación

más larga; la pieza interna con forma peltada y extremo redondo, hacia la base se une con las otras dos piezas, la piezas del medio más larga que la pieza central la cual se une en el ápice con la pieza externa la cual tiene forma de lámina irregular que recubre las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 22h): placas laterales sub-triangules alargadas; placas centrales con forma triangular girada las cuales están separadas formando un área rectangular; placa dorsal rectangular solo cubre un ángulo de las placas centrales.

Diagnosis:

Negro a excepción de coloración azul oscuro metálico en el pronoto y pigidio. Dientes del clípeo normal, longitud aproximadamente igual a la anchura de la base. Ojos con anchura de la porción superior de una cuarta a una quinta parte de la distancia interocular. Área frontal de la cabeza lisa, a lo sumo con perforación transversal tenue detrás de la carina (perforación más fuerte en las hembras). Área paraocular completamente escultrado, débilmente punturado más cerca de los ojos. Porción posterior del pronoto casi liso, punturación visible y luego escasa; fosa basal pronotal distinta. Ángulo anterior del metasterno rodeado por una tapa. Interstria elitral algunas veces débilmente convexo, rara vez más brillante longitudinalmente. Pigidio usualmente distinto en la base, algunas veces con surco basal estrecho. Longitud 15-20 mm. Macho: Largo del área frontal de la cabeza una y media veces mayor que la del clípeo. Dientes de la carina cefálica estrechos, la distancia entre los dientes laterales aproximadamente la mitad de la distancia interocular. Pronoto carente de fóvea encima de la fosa lateral, a veces con tubérculo prominente en la parte frontal de la fosa lateral. Prominencia pronotal de los machos grandes reducido, bituminados conectados por una cresta. Parámetros a veces con diente sub-apical indistinto (Edmonds y Zidek 2010).

2.3.4 *Coprohanaeus corythus* (Harold, 1863)

Material examinado

Costa Rica. Estación Quebrada Bonita, R. B. Carara, Prov. Punta. 50m. May 1994, J. C. Saborío, L N 194500-469850 # 2849. INBIO CRI 001 982522. IAvH 19659. 1m. Colombia

Sucre Toluviejo El Cañito Monte de los Navas. 40m. 9° 34' 39" N 75° 52' 40" W Trampa de caída con excremento humano No 6. Iv.2009. L. E. Franco. IAvH-E 108806. 1m. Colombia, Magdalena, Santa Marta, PNN Sierra Nevada, C. Minca, Cuenca Río Gaira, Hda. La Victoria, Sector Hondura, 11° 07' 47" N 74° 5' 42" W. 940m. Trampa Excremento Humano #180, 6-7.x.2004, Col. H. García & D. Ospino. IAvH-E 108779. 1m.

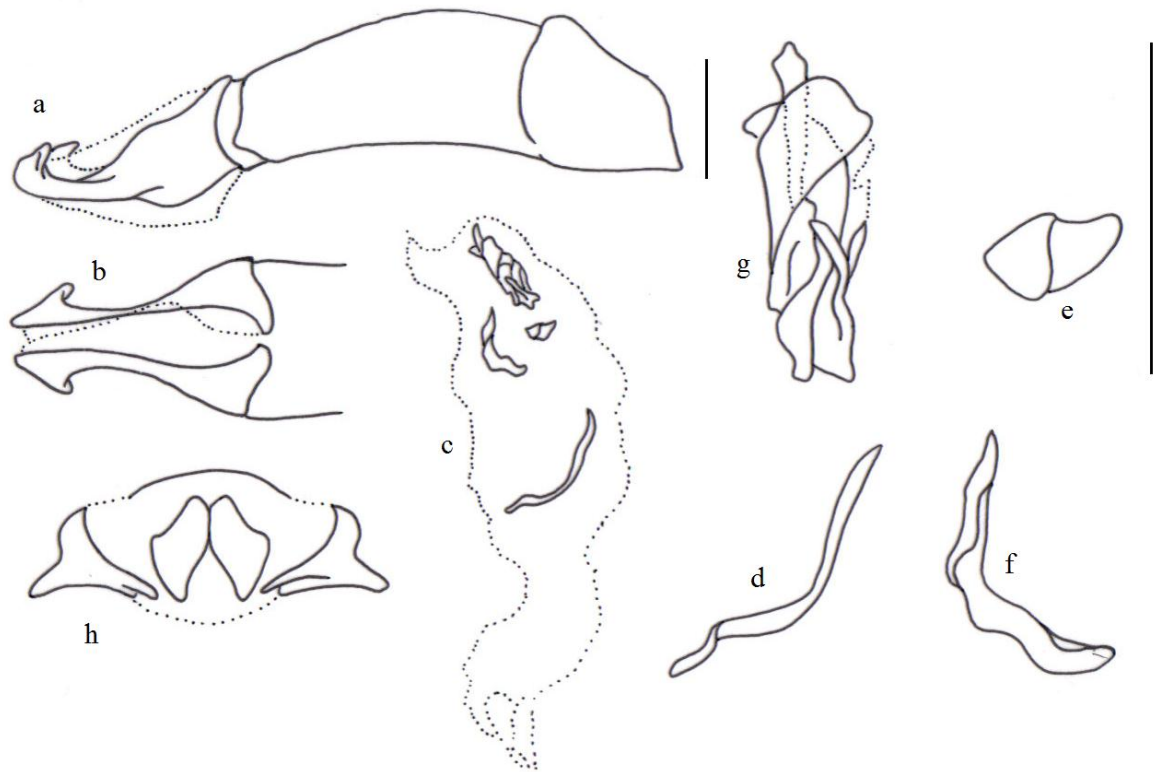


Figura 23. *Coprophanaeus corythus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 23a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en el ápice sobresale un diente que se proyecta ventralmente; borde dorsal de los parámetros disminuye su ancho gradualmente hasta los primeros 2/3 a partir de allí aumenta su ancho hasta el ápice donde se proyectan unos dientes con forma triangular; ápice con diente ventral triangular de bordes redondeados; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase

180°. **Saco interno** (Fig. 23c): en la región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, estas rásputas recubren toda la región medial, donde se encuentra un esclerito con forma cinta delgada formando dos ondulaciones una corta y la otra ensanchada (Fig. 23d). **Esclerito basal** (Fig. 23e): lámina fuertemente esclerotizada forma redonda con mango sub-rectangular cóncavo que se extiende sobre la zona inferior. **Esclerito placa** (Fig. 23f): forma rectangular, cóncava en la parte superior y hacia la inferior redondeada, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas con forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 23g): formado por tres piezas, la pieza externa más pequeña que las otras dos, con forma sub-rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, hacia la zona distal la lámina se ensancha cubriendo las otras dos piezas, todo el esclerito rodeado por una lámina de rásputas con forma de escamas, la pieza intermedia con forma ovalada muy ensanchada al ápice, la pieza externa rectangular alargada con el ápice en punta que sobresale de las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 23h): las placas laterales: con forma rectangular ángulo inferior redondeado, hacia las placas centrales termina en punta redondeada, placas centrales con forma ovalada hacia la mitad triangular y luego hacia el extremo inferior redondeado, en los últimos 2/3 se forma una área triangular entre las dos placas, la placa dorsal recubre el área superior de las placas centrales, poco esclerotizada, se internaliza entre ellas bordeándolas hasta los primeros 2/3.

Diagnosis:

Coloración verde o verde amarillento metálico. Clípeo fuerte y abruptamente angulado lateralmente con diente medial. Superficie posterior (ventral) de la protibia completamente granulorugosa. Capucha del ángulo anterior del metasterno sencillo, no se bifurcan. Superficie anterior del metasterno glabro por encima del margen anterior del disco metasternal, lo contrario poco o débilmente perforado. Disco metasternal finamente punturado, carente de grandes perforaciones a lo largo del margen anterior. Fosa pronotal basal distinta. Interestria elitral igualmente y débilmente convexa. Longitud de 16-26 mm (normalmente > 20 mm). Macho: base de la cabeza con cuerno y lados convergentes, superficie anterior en la mayoría débilmente cóncavas, ángulos laterales agudos tuberculados; proceso central notoriamente inferior a la base, a veces débilmente inclinadas

posteriormente, uniformemente curvado posterior y nunca tuberculados o angulado en la superficie posterior. Prominencia pronotal bilobado, con lóbulos agudos laterales, flanqueados por concavidades superficiales; anchura menor que la distancia entre los márgenes exteriores de los ojos (Edmonds y Zidek 2010).

2.3.5 *Coprophanaeus dardanus* (McLeay, 1819)

Material examinado

Brasil. R.J. Rio de Janeiro. Parque velage XI-(99). F.Z.V.de Mello. IAvH.E 19684. 1m.

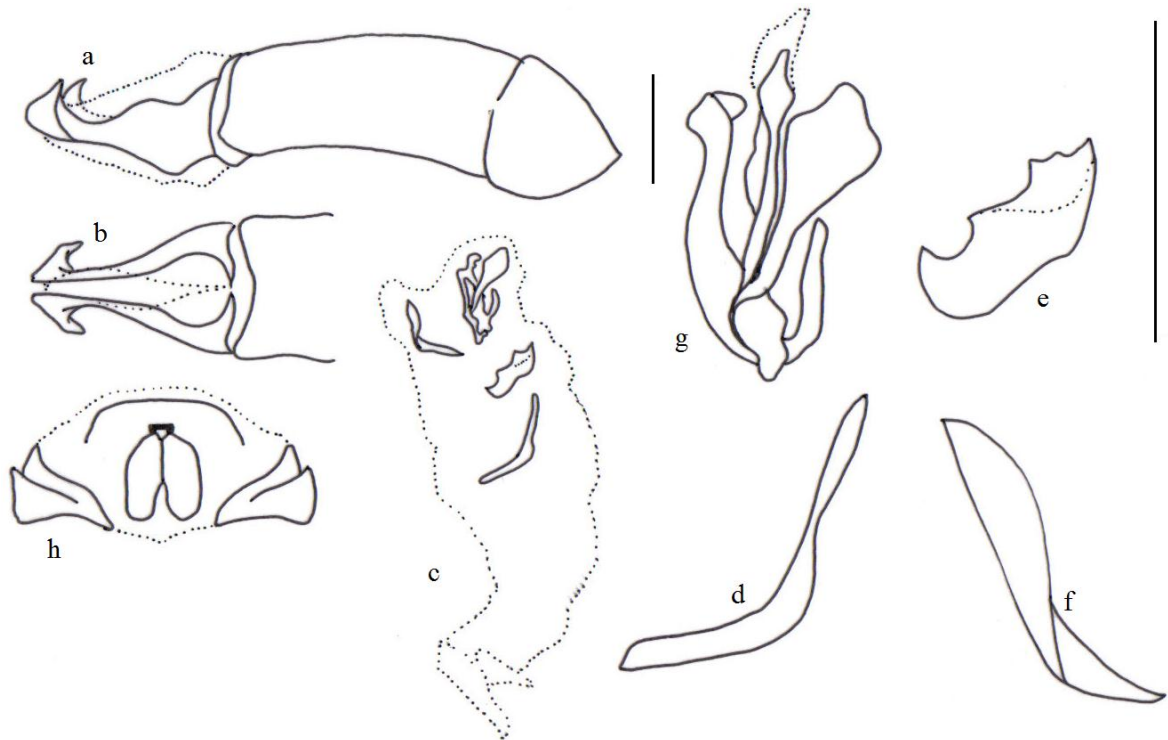


Figura 24. *Coprophanaeus dardanus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 24a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en el ápice sobresale un diente que se proyecta ventralmente; borde dorsal de los parámetros disminuye su ancho gradualmente hasta los primeros 2/3 a partir de allí aumenta su ancho hasta el

ápice donde se proyectan unos dientes con forma triangular; ápice con diente ventral triangular de bordes redondeados; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase 180°. **Saco interno** (Fig. 24c): en la región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: esclerito con forma de media luna donde los extremos son más delgados que la zona central donde se ensancha con forma redonda (Fig. 24d). **Esclerito basal** (Fig. 24e): forma redonda con mango sub-rectangular cóncavo que sobresale de la zona superior. **Esclerito placa** (Fig. 24f): forma rectangular alargada, en el ápice se bifurca, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas en forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 24g): formado por tres piezas, la pieza externa más pequeña que las otras dos con forma rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, la pieza intermedia con forma ovalada muy ensanchada al ápice, recubre totalmente la pieza interna la cual presenta dos prolongaciones rectangulares con el ápice en punta una más ancha que la otra. **Segmento genital** (Fig. 24h): las placas laterales: con forma rectangular ángulo inferior redondeado, hacia las placas centrales termina en punta, placas centrales con forma ovalada hacia los últimos 2/3 se forma una área triangular entre las dos placas, la placa dorsal cubre el área superior de las placas centrales se internaliza entre ellas bordeándolas hasta los primeros 2/3.

Diagnosis:

Dorso oscuro, reflejos metálicos restringidos a pronoto y la cabeza. Margen clípeal claramente angulado adyacente a los dientes mediales. Longitud del clípeo aproximadamente igual a la del área frontal de la cabeza. Disco pronotal carente de surco mediolongitudinal, parte posterior lisa a muy levemente punturado. Capucha del ángulo anterior metasternal usualmente simple, algunas veces ligeramente horquillada; superficie anterior del metasterno liso por encima del margen anterior del disco. Estria elitral claramente no carinulada. Longitud 14-29mm. Macho: cuerno erecto en la cabeza, en forma de placa, ligeramente curvado posteriormente, ancho aproximado la distancia interocular, lados paralelos a levemente divergentes; ápice bidentado, dientes elongados, separados por una emarginación profunda y redonda. Prominencia pronotal, fuertemente bilobulado, lóbulos dirigidos anterolateralmente y flanqueada por profundas concavidades, ovaes,

margen lateral de cada concavidad con una tumosidad débil por encima de la fosa lateral; anchura de la prominencia ligeramente mayor que la distancia entre los márgenes exteriores de los ojos. Procesos apicales de los parámetros fuertes, en forma de gancho (Edmonds y Zidek 2010).

2.3.6 *Coprophanaeus ignecinctus* (Felshe, 1909)

Material examinado

Perú, Cusco: San Pedro, pitfall carrion 13° 03' 15" N 71° 32' 54" W Cloud forest, 1500m T. larsen, XI-1999. 1m.

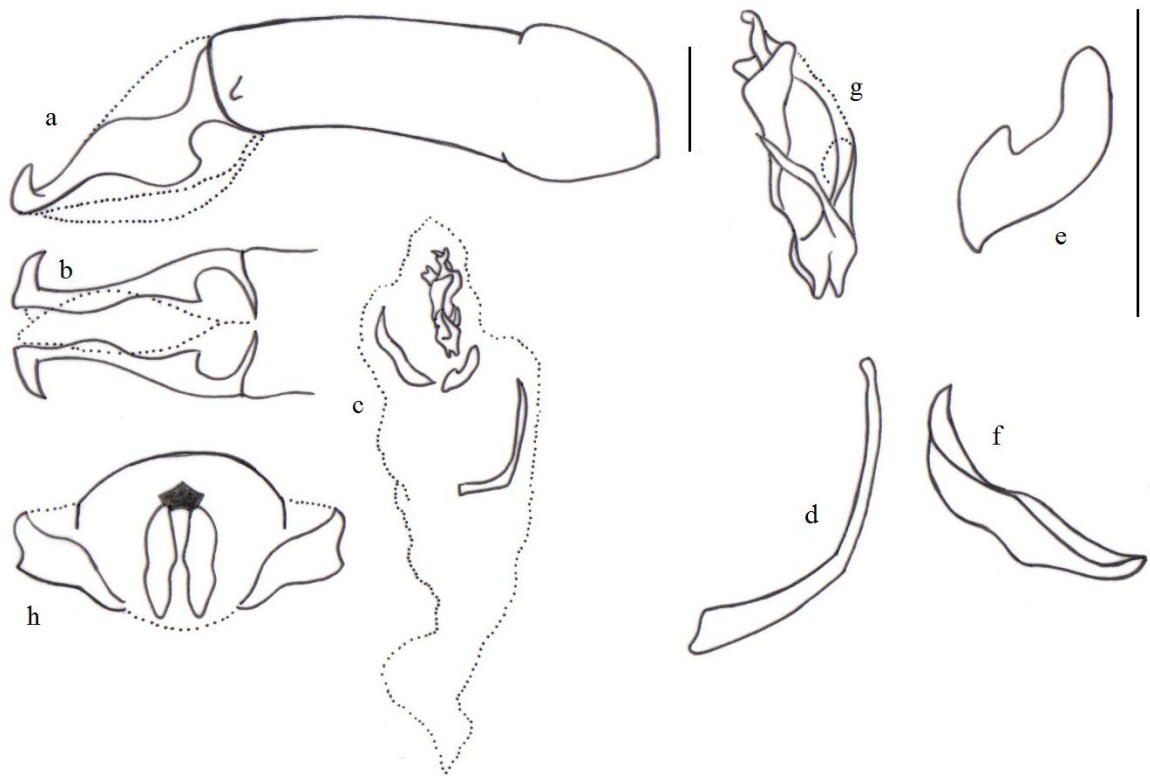


Figura 25. *Coprophanaeus ignecinctus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 25a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en el borde externo dorsal del ápice de los parámetros sobresale un diente que se curva lateralmente, borde dorsal de los parámetros disminuyen su ancho gradualmente hasta el ápice, hacia el ápice de los parámetros sobresale una proyección lateral; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 45°. **Saco interno** (Fig. 25c): región submedial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, región medial: esclerito en forma de media luna muy delgada con extremos redondeados (Fig. 25d), rodeado de sacos de rásputas con forma de escamas. **Esclerito basal** (Fig. 25e): rectangular con un extremo irregular, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 25f): forma rectangular con extremos terminados en punta, en los primeros 2/3 del esclerito rodeado de un saco de rásputas con forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 25g): rodeado de una lámina de rásputas con forma de escamas; esclerito conformado por tres piezas, una pieza con forma de chuchara alargada que rodea las otras dos, una pieza larga que sobresale en altura con terminación irregular de la cual se desprende una lámina esclerotizada recubriendo las 3/4 partes del esclerito, la otra pieza pequeña con respecto a las otras dos formando dos prolongaciones en forma de láminas cortas. **Segmento genital** (Fig. 25h): placas laterales: forma sub-triangular alargada con bordes sinuados, extremo inferior con forma redondeada y con escamas localizadas en el ángulo inferior externo; placas centrales: forma ovalada y bordes sinuados la parte inferior termina redondeada, la forma interna entre las dos placas de botella, desde el ápice disminuye gradualmente el ancho hasta el primer medio, luego aumenta el ancho hasta la base; placa dorsal: forma rectangular cubriendo las placas centrales.

Diagnosis:

Coloración metálica, rojo brillante (rara vez con reflejos verdes). Clípeo fuertemente y abruptamente angulado con diente medial lateral. Superficie posterior (ventral) de la protibia completamente granulorugosa. Ángulo anterior del metasterno profundamente bifurcado. Cara anterior del metasterno completa y densamente punturado. Disco metasternal finamente punturado, con grandes punturaciones a lo largo del margen anterior. Fosa basal pronotal distinta. Interstria elitral 2-5 elevado mediolongitudinalmente. Longitud 20-25 mm. Macho: lados de la base del cuerno de la cabeza por lo general

ligeramente convergentes, rara vez ligeramente divergentes; superficie anterior ligeramente cóncava, ángulos laterales agudos tuberculados, proceso central de la misma longitud que la base, casi en posición vertical y angular producida en la superficie posterior. Prominencia pronotal con ángulos laterales redondeados, flanqueado por concavidades ovaladas profundas; anchura igual a la distancia entre los márgenes exteriores de los ojos (Edmonds y Zidek 2010).

2.3.7 *Coprophanaeus spitzi* (Pessôa, 1934)

Material examinado

Brasil Mina Gerais Cordiburjo fazenda Potinha. Xii-1997. F. Vaz de Mello. 1m.

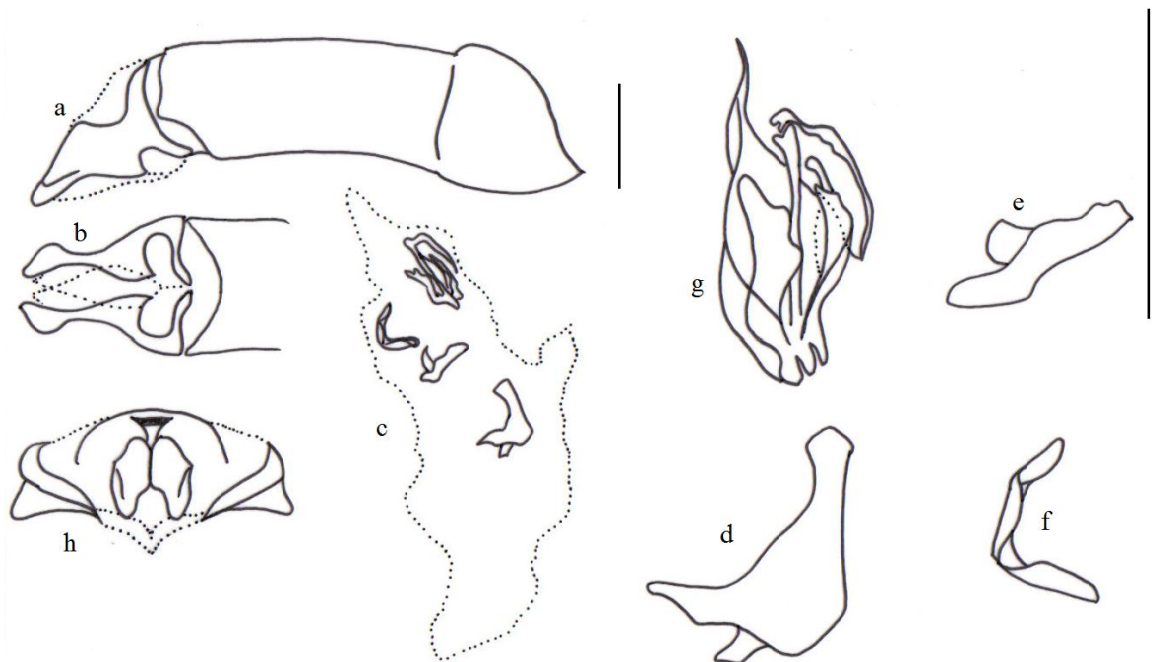


Figura 26. *Coprophanaeus spitzi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 26a, b): en vista lateral, parámetros simétricos formando un ángulo de 45° entre los parámetros y la falobase, parámetros más cortos que la falobase, hacia el ápice una

prolongación redondeada, borde dorsal de los parámetros entero, con reducción del ancho desde la base hasta el ápice, ápice de los parámetros con una proyección redondeada. **Saco interno** (Fig. 26c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas que se aglomeraran hasta la región medial, en esta región se encuentra en un esclerito en forma triangular pero en la base sobresalen tres prolongaciones formando un trípode (Fig. 26d). **Esclerito basal** (Fig. 26e): forma irregular, cóncavo, con un mango que se proyecta hacia la parte inferior. **Esclerito placa** (Fig. 26f): forma rectangular delgada con extremos superior redondeado e inferior en punta, recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 26g): esclerito formado por tres piezas, una pieza con forma ovalada que rodea las otras dos, la pieza intermedia está conformada por dos piezas que se unen en el ápice, la otra pieza más pequeña con respecto a las otras dos de forma triangular. **Segmento genital** (Fig. 26h): placas laterales: forma sub-triangular alargada con bordes de los ángulos exteriores redondeados; placas centrales: unidas hasta los $\frac{3}{4}$ primeros desde el ápice hasta la base, luego la luz que se forma hasta la base con forma irregular; placa dorsal: con forma de cáliz y se internaliza levemente entre las placas centrales.

Diagnosis:

Dorso con excepción de unas áreas negras irregulares, la cabeza y el pronoto verde metálico brillante o verde amarillento, élitros verde oscuro a casi negro. Margen del clípeo redondeado, no angulado lateralmente a los dientes mediales. Pronoto alargado con depresión triangular densamente poblado con gránulos gruesos que se extienden desde el margen posterior hasta la mitad del disco; área adyacente a la depresión que se extiende a lo largo margen posterior del pronoto poco ensanchado, liso, punturado, pero a veces sólo débilmente. Fosa pronotal basal borrado. Estrías elitrales claramente carinuladas, incluso en muestras con élitros oscuros. Longitud 18-24 mm. Machos: Base del cuerno de la cabeza ligeramente cóncava. Concavidad pronotal anteromedial poco profunda, bordeado posteriormente por carina débil transversal redondeada por tubérculo central; extremos de la carina transversal curvada hacia abajo (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.8 *Coprophanaeus solisi* Arnaud, 1997

Material examinado

Costa Rica. Las tablas. 1.4 Km SO del Cerro Gemelos, Prov. Punta. 1670m. 28 Julio – 7 Agosto 1995. E. Navarro. L S 330900 577400 # 5385. INBIO CRI002 249982. IAvH 19676. 1m.

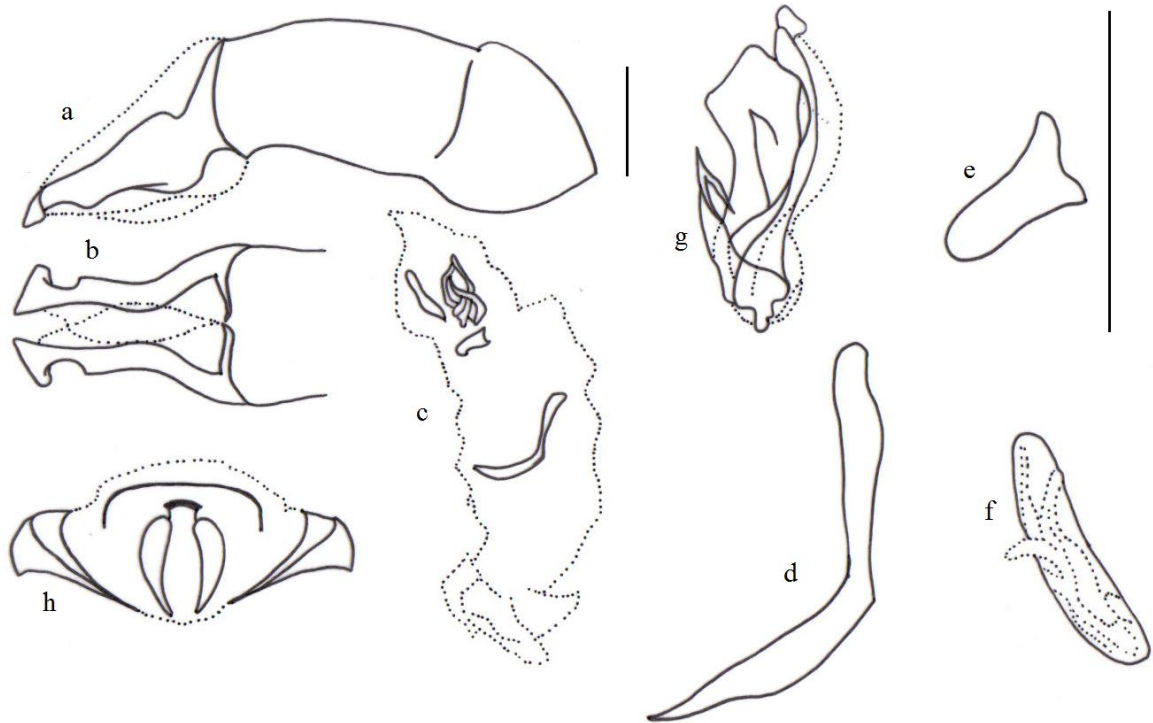


Figura 27. *Coprophanaeus solisi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 27a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal desde la base de los parámetros disminuyendo gradualmente su ancho hasta los primeros 2/3 en el siguiente tercio aumenta su ancho hasta la mitad y luego disminuye hasta el ápice; ápice romo; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 27c): en la región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: esclerito con forma de media luna y hacia el borde interno

una protuberancia, rodeado de ráspulas (Fig. 27d). **Esclerito basal** (Fig. 27e): Forma redondeada con borde sinuado más pequeño que el mango sub-rectangular que sobresale de la parte superior. **Esclerito placa** (Fig. 27f): Forma sub-triangular cóncavo. **Esclerito elongado** (Fig. 27g): Con tres prolongaciones dos de ellas hasta la misma altura y una de ellas setiforme la otra termina en punta mucho más esclerotizado con respecto a las otras dos prolongaciones, la base esta abrazada por una saliente fuertemente esclerotizada. **Segmento genital** (Fig. 27h): las placas laterales: con esclerotizaciones laterales de forma triangular que ocupa cerca de la mitad del segmento genital, las placas centrales: fuerte esclerotización forman una elipse, la placa dorsal: forma de T hacia la base se bifurca levemente.

Diagnosis:

Negro excepto pronoto y pigidio de color rojo a verde rojizo metálico. Dientes del clípeo normal, longitud aproximadamente igual a la anchura en la base. Longitud del área frontal de la cabeza aproximadamente igual a la del clípeo. Anchura de la parte superior del ojo de un cuarto a un quinto de la distancia interocular. Área frontal de la cabeza con punturación tenue detrás de la carina transversal. Área paraocular completamente esculpidos, con débil escultura cerca de los ojos. Área posteromedial del pronoto sólo débilmente punturado, llegando a ser suave cerca del margen posterior; fosa basal pronotal distinta. Ángulo anterior de metasterno con tapa redondeada. Interstria elitral convexo. Pigidio con surco basal ancho. Longitud 13-16 mm. Macho: carina cefálica con tuberculos pequeños, del mismo tamaño. Prominencia pronotal de macho grande en forma de taco, anchura mayor que la parte anteromedial del margen pronotal. Parámetros carecen de diente sub-apical (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.9 *Coprohanaeus gamezi* Arnaud, 2002

Material examinado

Colombia, Atlántico, Juan De Acosta, Tierra Arena, Bosque seco tropical, 10° 46'02" N, 75° 02' 34" W, 160-250m, Trampa de excremento humano, 22.xii.2009, col, J. Rangel &

O. Blanco. IAvH-E-112267. 1m. Colombia. Sucre, San Benito Abad, Santiago Apóstol, Sector la Calmanera, 9° 02'37" N 75° 54' 40" W, 30m, Palmar, Sabana Arbustiva, Trampa caída Excremento Humano #15, iv. 2009, Col. L.E.Franco. IAvH-E 108803. 1m. Colombia, Meta San Miguel, Finca Yamato 27/XII/97 400 msnm. Col. E. Keller, V. Vanegas. ICN-MHN CO 5473. IAvH-E 101011. 1m. Colombia, Sucre, San Marcos, La Florida, 08° 39'40" N 75° 08' 05" W. IAvH-E-101006. 1m.

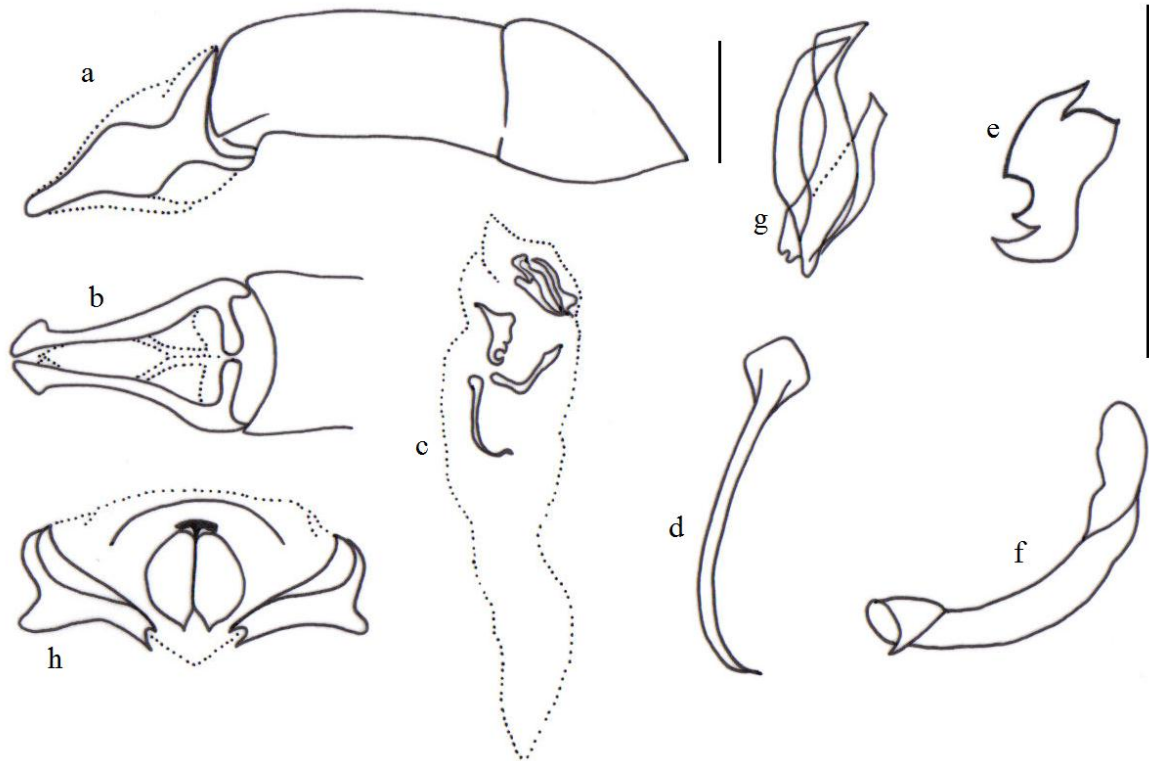


Figura 28. *Coprophanaeus gamezi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 28a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, ángulo de 90° entre los parámetros y la falobase, borde dorsal de los parámetros enteros disminuyendo su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice ventral redondeado. **Saco interno** (Fig. 28c): región sub-medial con presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas; la región medial con rásputas ubicadas en toda la

zona con forma de escamas de diferentes tamaños, esclerito con forma de media luna donde los extremos son más delgados y redondos (Fig. 28d). **Esclerito basal** (Fig. 28e): esclerito sub-triangular cóncavo con ángulo dorsal redondeado y borde sinuado. **Esclerito placa** (Fig. 28f): forma rectangular alargada con extremos redondeados, todo el esclerito está rodeado de una lámina de ráspulas en forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 28g): formado por tres piezas recubiertas con una lámina de ráspulas en forma de escamas hasta 2/3 partes de la base hasta el ápice de la prolongación más larga; la pieza interna con forma peltada hacia la base se une con las otras dos piezas, las otras dos piezas se unen en lo ápices una de ellas la externa con forma de lámina con forma irregular que recubre las otras dos piezas, la pieza intermedia con forma rectangular con los extremos en punta. **Segmento genital** (Fig. 28h): placas laterales sub-trianguulares; placas centrales con forma semicircular que se unen desde el ápice hasta los primeros $\frac{3}{4}$ posteriormente se separan formando un área triangular; placa dorsal rectangular cubriendo completamente los bordes superiores de las placas centrales se internaliza dentro de ellas recubriendo los bordes internos hasta los primeros $\frac{3}{4}$.

Diagnosis:

Coloración verde oscuro metalizado, azul o verde amarillo, confinado a las áreas posteriores de la cabeza pronoto y márgenes; élitros negros o con reflejos de igual tono del pronoto. Margen clipeal claramente angulado lateral con diente medial. Porción posteriomedial del pronoto granulada, granulos coalescente como crestas transversales, escamosas. Surco paralelo carinados posterior al margen del pronoto esculturado; carina usualmente con punturaciones densas a crenuladas. Fosa pronotal posterior y sus alrededores densa y finamente granulada. Longitud 18-28 mm. Macho: Punta del cuerno de la cabeza casi alcanzando el nivel de la carina protorácica; superficie anterior de la base generalmente puntiforme; longitud de proceso central igual a la de la base. Prominencia del pronoto redondeado con un fuerte desarrollo; proceso medial flanqueado a cada lado por tubérculo pequeño, agudo. Longitud de los parámetros a la mitad de falobase (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.10 *Coprophanaeus morenoi* Arnaud, 1982

Material examinado

Colombia. Valle Cuenca Media Rio Calima, Camp. Rio azul Bosque Carroña 500-900m R. Aldana, leg. VIII 1995. IAvH 19674. 1m. Colombia Valle Río Azul 900m Ex. Hum. Bmh-T R. Aldana Jul/94. IAvH 19665. 1m. Colombia Valle Río Azul 900m Ex. Hum. Bmh-T R. Aldana Jul/94. IAvH 19666. 1m.

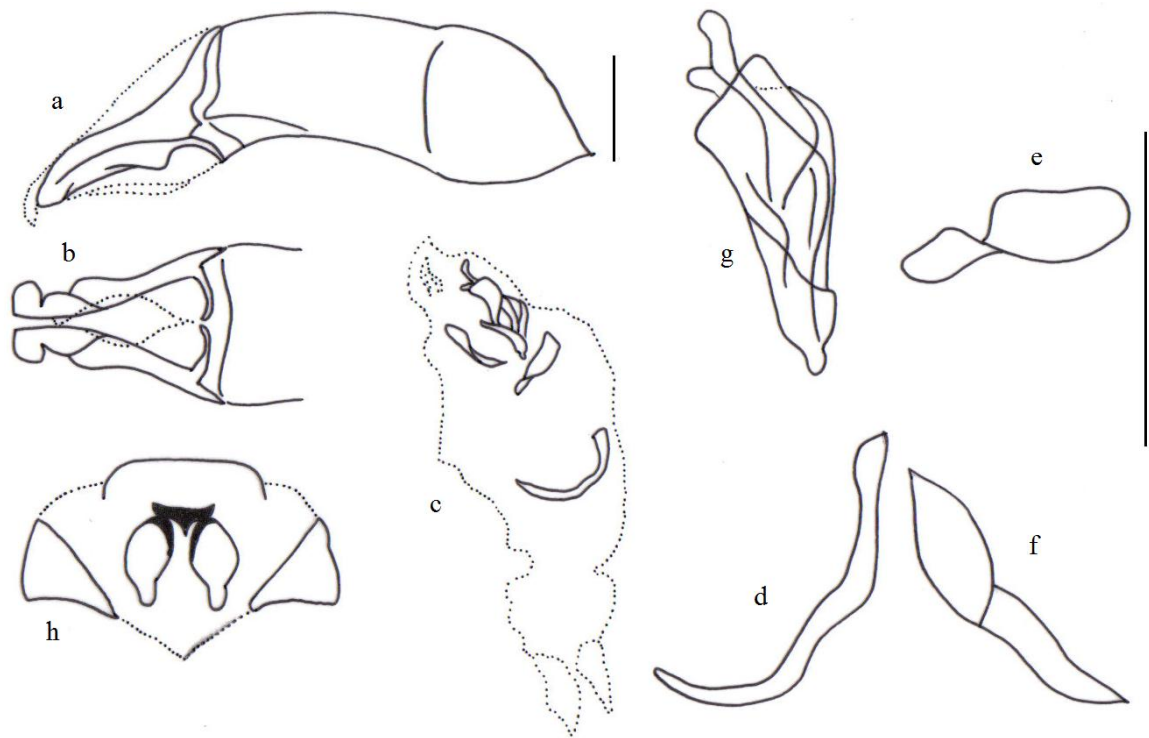


Figura 29. *Coprophanaeus morenoi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 29a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en el ápice sobresale una pequeña proyección que se proyecta ventralmente; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 45°; borde dorsal de los parámetros disminuye su ancho hasta cerca el ápice, allí se ensancha un poco con unas pequeñas proyecciones las cuales

disminuyen su ancho hacia el ápice formando una muesca, a partir del borde superior de la muesca se proyectan unos dientes formando el ápice con dos proyecciones laterales. **Saco interno** (Fig. 29c): en la región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito con forma de media luna muy delgada con extremos inferior y superior irregulares (Fig. 29d). **Esclerito basal** (Fig. 29e): esclerito sobre un lóbulo, con forma sub-triangular hacia el extremo superior y hacia el inferior redondeado. **Esclerito placa** (Fig. 29f): esclerito con forma de media luna, extremo superior rectangular cóncavo el otro extremo terminado en punta. **Esclerito elongado** (Fig. 29g): formado por tres piezas rodeadas de una lámina con rásputas en forma de escamas, la pieza externa recubre las otras dos piezas esta sobresale un poco en altura, extremo irregular, la pieza del medio delgada y fusionada a la externa en el extremo superior y un poco más baja que la pieza externa, y la pieza interna con forma ovalada y bordes sinuados. **Segmento genital** (Fig. 29h): las placas laterales: con forma sub-rectangular con ángulo inferior redondeado y fuertemente esclerotizado hacia el costado lateral y basal de la placa; placa central con forma de botella invertida, sobre las placas centrales se evidencia pequeñas setas y rásputas en forma de escamas, se forma una área triangular entre las dos placas hacia las primeras $\frac{3}{4}$ partes, luego se forma un área rectangular hasta la base; la placa dorsal: forma rectangular cubriendo las placas centrales desde allí cada extremo se internaliza bordeando las $\frac{2}{3}$ partes de las placas centrales.

Diagnosis:

Completamente negro, raramente con coloración metalizada cerca del margen pronotal anterior. Dientes del clípeo normal, longitud aproximadamente igual a la anchura en la base. Anchura de la parte superior del ojo ligeramente mayor que un cuarto de la distancia interocular. Área frontal de la cabeza lisa, a lo sumo con punturación tenue detrás de carina transversal. Parte posterior del área paraocular lisa. Parte posteromedial del pronoto lisa; fosas pronotales basales borradas. Ángulo anterior del metasterno elevado. Interstria elitral plana. Pigidio con surco basal ancho. Longitud 15-23 mm. Macho: Prominencia pronotal bimorfica, en forma de liston o cuadrilobado con lóbulos unidos por carina gruesa; prominencia flanqueada por grandes concavidades; superficie debajo del pronoto con carina

lisa, desprovista de punturación. Parámetros con diente sub-apical ancho (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.11 *Coprophanaeus parvulus* (Olsoufieff, 1924)

Material examinado

Colombia, Amazonas, Municipio Leticia, reserva forestal del río Calderón, Estación biológica El Zafire, 03°59'15"S 69°54'10"W, 164m, Bosque de tierra firme, 9-11.xii.2007, Trampa de excremento humano #07, L.E. Franco & S. Flórez Leg. IAvH 114525. 1m.

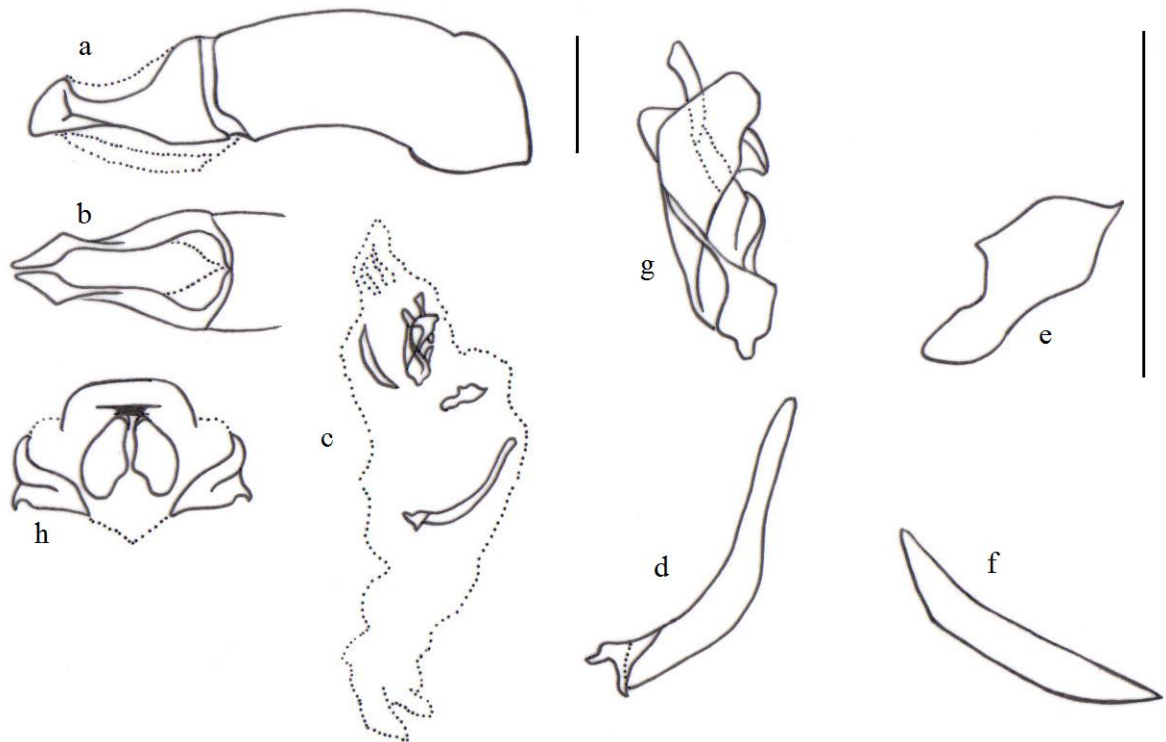


Figura 30. *Coprophanaeus parvulus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 30a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice redondeado con una proyección diagonal redondeada, borde dorsal de los parámetros

disminuyendo su ancho levemente hasta los primeros 2/3, luego aumenta el ancho y hacia el ápice vuelve a disminuir; ápice redondeado en punta; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 30c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito con forma de media luna donde los extremos son más delgados que la zona central donde se ensancha con forma redonda (Fig. 30d). **Esclerito basal** (Fig. 30e): forma rectangular con bordes sinuados y mango pequeño cuadrado. **Esclerito placa** (Fig. 30f): esclerito con forma lineal cinco veces más largo que ancho, con los extremos redondos, lámina de rásputas con forma de escamas rodeando la parte superior del esclerito. **Esclerito elongado** (Fig. 30g): formado por tres piezas, la pieza externa más pequeña que las otras dos con forma rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, la pieza intermedia con forma redonda al ápice, disminuyendo el ancho gradualmente hasta la base, la pieza interna ensanchada formando una lámina la cual en la base disminuye su ancho. **Segmento genital** (Fig. 30h): placas laterales: sub-rectangulares con bordes laterales terminados en una saliente con punta curvada; placas centrales: con forma oblonga donde los extremos de la base terminan en una punta redondeada, el área que se forma de la mitad hacia la base es semicircular; placas dorsales: forma lineal cubre completamente las placas centrales y se internaliza en ellas bordeándolas hasta la mitad.

Diagnosis:

Dorso negro con verde y reflejos rojos verdosos a lo largo de la margen del pronoto. Superficie posterior (ventral) de la protibia lisa excepto por una fila de punturaciones gruesas paralelas longitudinal a la carina. Tapa del ángulo anterior del metasterno profundamente bifurcada, fosa redondeada. Superficie anterior del metasterno glabras por encima del margen anterior del disco metasternal, de lo contrario poco y débilmente punturado. Fosa pronotal basal borrado. Longitud 13-17 mm. Macho: Cuerno en la cabeza pequeño, lados de la base convergente, proceso central recto de longitud igual a la de la base. Prominencia pronotal redondos, con forma de tubérculos separados por una depresión longitudinal. Procesos apicales de los parámetros en forma de dientes, estrechamente unidas dorsal y lateralmente visible (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.12 *Coprophanaeus pecki* Howden & Young, 1981

Material examinado

Costa Rica. Est. Bijagual, 600m. N de Bijagualito, Prov. San J. 500m. JUN 1995. J. C. Saborio. L N 191800 476800 # 5270. INBIO CRI 0092 206114. IAvH 19683. 1m. Costa Rica. Est. Bijagual, 600m. N de Bijagualito, Prov. San J. 500m. JUL 1995. J. C. Saborio. L N 191800 476800 # 5271. INBIO CRI 0092 206849. IAvH 19682. 1m.

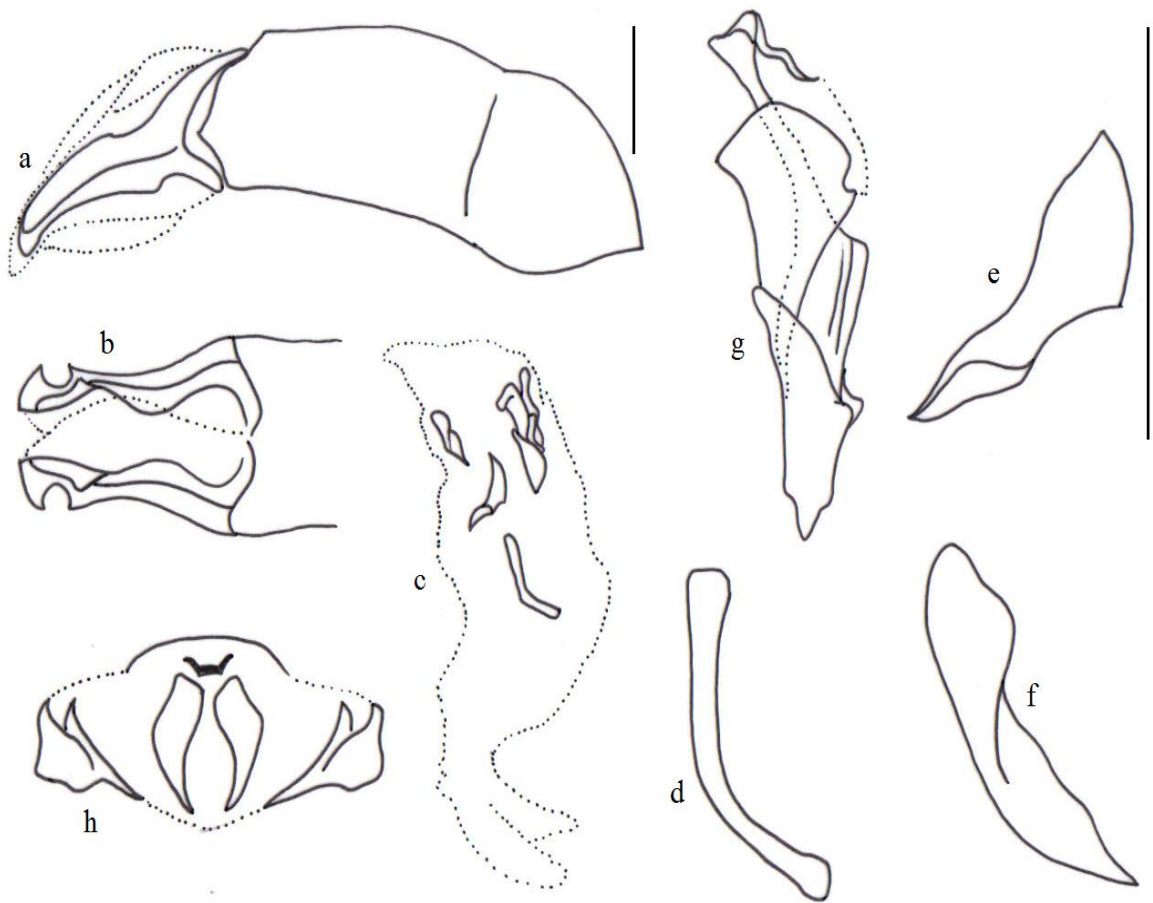


Figura 31. *Coprophanaeus pecki* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 31a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en el ápice sobresale una proyección en forma de aleta que se proyecta ventralmente; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 45°, hacia el borde externo forma de los parámetros redondeada; borde dorsal de los parámetros disminuye su ancho hasta la primera mitad luego aumenta el ancho formando una triángulo tridimensional y hacia el ápice forma un rombo que termina en una proyección membranosa en forma de aleta. **Saco interno** (Fig. 31c): en la región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: esclerito con forma de media luna delgada con extremos inferior y superior irregulares (Fig. 31d). **Esclerito basal** (Fig. 31e): esclerito rodeado de una lámina con rásputas en forma de escamas con forma de cuchara con mango subrectangular cóncavo sobre lóbulo. **Esclerito placa** (Fig. 31f): lámina esclerotizada con forma de media luna ensanchada y cóncava con extremos terminados en punta rodeado por un saco de rásputas con forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 31g): formado por tres piezas rodeadas de una lámina con rásputas en forma de escamas, la pieza externa recubre las otras dos piezas esta sobresale un poco en altura, extremo irregular, la pieza del medio delgada y un poco más baja que la pieza externa, y la pieza interna con forma ovalada y bordes sinuados. **Segmento genital** (Fig. 31h): las placas laterales: con forma subtriangular con ángulo inferior redondeado sobre el costado lateral de la placa con escamas pequeñas; placa central con forma ovalada hacia los últimos 2/3 se forma una área triangular entre las dos placas, la placa dorsal: forma rectangular encima de las placas centrales desde allí cada extremo se internaliza bordeando las placas centrales 2/3 de ellas.

Diagnosis:

Completamente negro, sin color metálico en algún lugar. Área frontal de la cabeza, a lo sumo con punturación tenue detrás de la carina transversal. Dientes del clípeo normal, longitud aproximadamente igual a la anchura en la base. Anchura de la parte dorsal del ojo sobre 1/4 o menos de la distancia interocular (a veces mayor que un cuarto en hembras grandes). Parte posterior del área paraocular lisa. Área posteromedial del pronoto lisa, desprovista de punturaciones; fosa pronotal basal borrado o sólo muy débilmente indicado. Ángulo anterior del metasterno elevado. Interstria elitral plana. Pigidio con ranura basal

ancha. Longitud 22 - 26 mm. Macho: longitud del área frontal de la cabeza del macho supera el doble del clípeo. Pronoto con carina transversal medial desarrollado como dos lóbulos muy juntos redondeados; carina se extiende lateralmente a fóvea del óvalo adyacente a la fosa lateral; superficie debajo del pronoto con carina lisa, desprovista de escultura. Parámetros con diente sub-apical ancho (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.12 *Coprophanaeus telamon* (Erichson, 1847)

Material examinado

Colombia. Guania, Caño Bocon, Santa Rosa, 100m. A. Lopera. Rebalse T3. 3° 40' 46" N 68° 02' 26" OE.4-13/XI/96 60b. 1m.

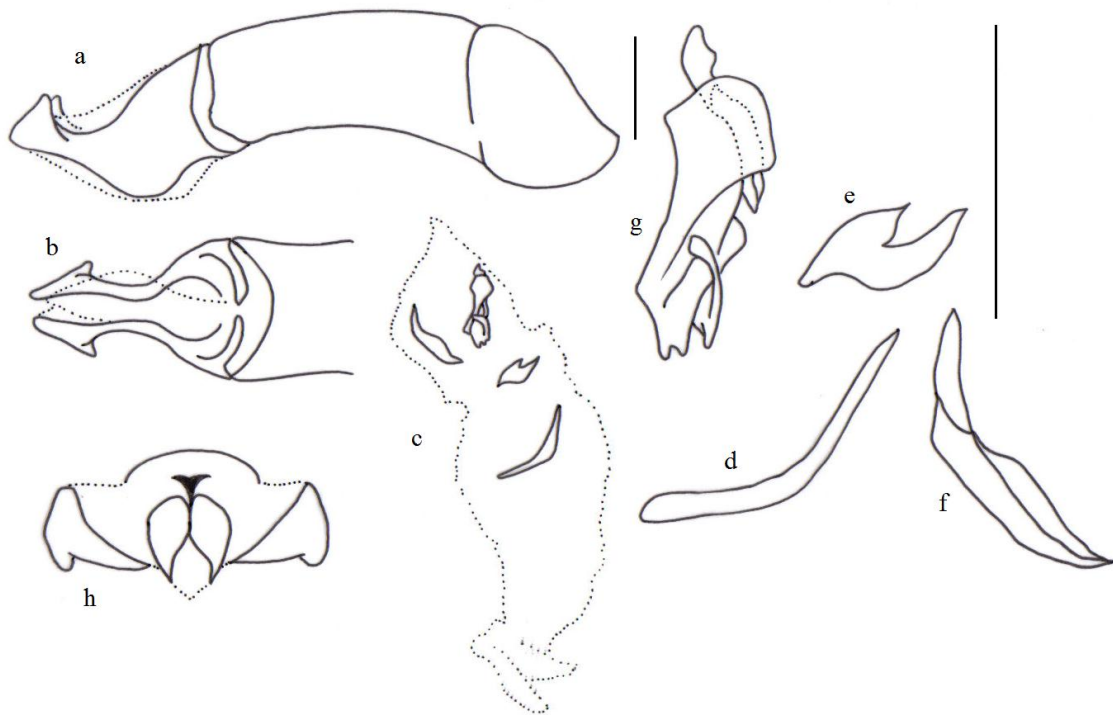


Figura 32. *Coprophanaeus telamon* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 32a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, formando un ángulo de 45° entre los parámetros y la falobase, en el ápice de los parámetros sobresale un diente que se proyecta ventralmente, borde dorsal de los parámetros enteros con una reducción en el ancho los primeros 2/3 desde la base hasta el ápice, posteriormente se mantiene el ancho hasta que cerca al ápice se ensancha por la proyección de los dientes ventrales. **Saco interno** (Fig. 32c): región sub-medial con presencia de un lóbulo cubierto de escamas; la región medial con rásputas ubicadas en toda la zona con forma de escamas de diferentes tamaños, esclerito con forma de media luna donde los extremos son más delgados que la zona central donde se ensancha con forma redonda (Fig. 32d). **Esclerito basal** (Fig. 32e): forma redonda de donde sale un mango cuadrado cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 32f): forma de media luna alargada con extremos redondeados, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas en forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 32g): formado por tres piezas, la pieza externa más pequeña que las otras dos con forma rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, la pieza intermedia con forma ovalada muy ensanchada al ápice, recubre totalmente la pieza interna la cual presenta dos prolongaciones rectangulares con el ápice en punta una más ancha que la otra. **Segmento genital** (Fig. 32h): placas laterales con forma sub-triangular alargada; las placas centrales con forma elíptica separadas, formando un espacio estrecho hacia el ápice y ensanchada en la base; la placa dorsal une las placas centrales, esclerotización que no alcanza a cubrir las placas centrales que se internaliza dentro de ellas bordeando el primer tercio del ápice a la base.

Diagnosis:

Especies de color negro, muy estrechamente relacionadas pero distinguibles por la forma de sus parámetros. Carina torácica extendido anterolateralmente, con reducción en la base. En hembras el pronoto con una banda de color metálico a lo largo de la cresta marginal anterior. Carina cefálica similar a *C. ignecinctus*. Cresta torácica estrecha en el ápice, débilmente bilobulado. Declive pronotal anterior débilmente convexa (Arnaud, 2002).

2.3.14 *Coprophanaeus telamon nevinsoni* Arnaud y Gámez, 2002

Material examinado

Colombia, Magdalena, Santa Marta, PNN Sierra Nevada, C. Minca, Cuenca Río Gaira, Hda. La Victoria, Sector Hondura, 11° 07' 47" N 74° 5' 42" W. 940m. Trampa Excremento Humano T 59, 29-30.vi.2004, H. García & D. Ospino. IAvH 64623. 1m. Colombia Caldas Norcasia Vda. San Roque Reserva Natural Río Manso 05° 39' 40" N 74° 46' 98" W. 160-220m Bosque Trampa excremento humano #77 6-8.viii.2004 E. González, L. Arango & A. Montes. IAvH-E 72330. 1m.

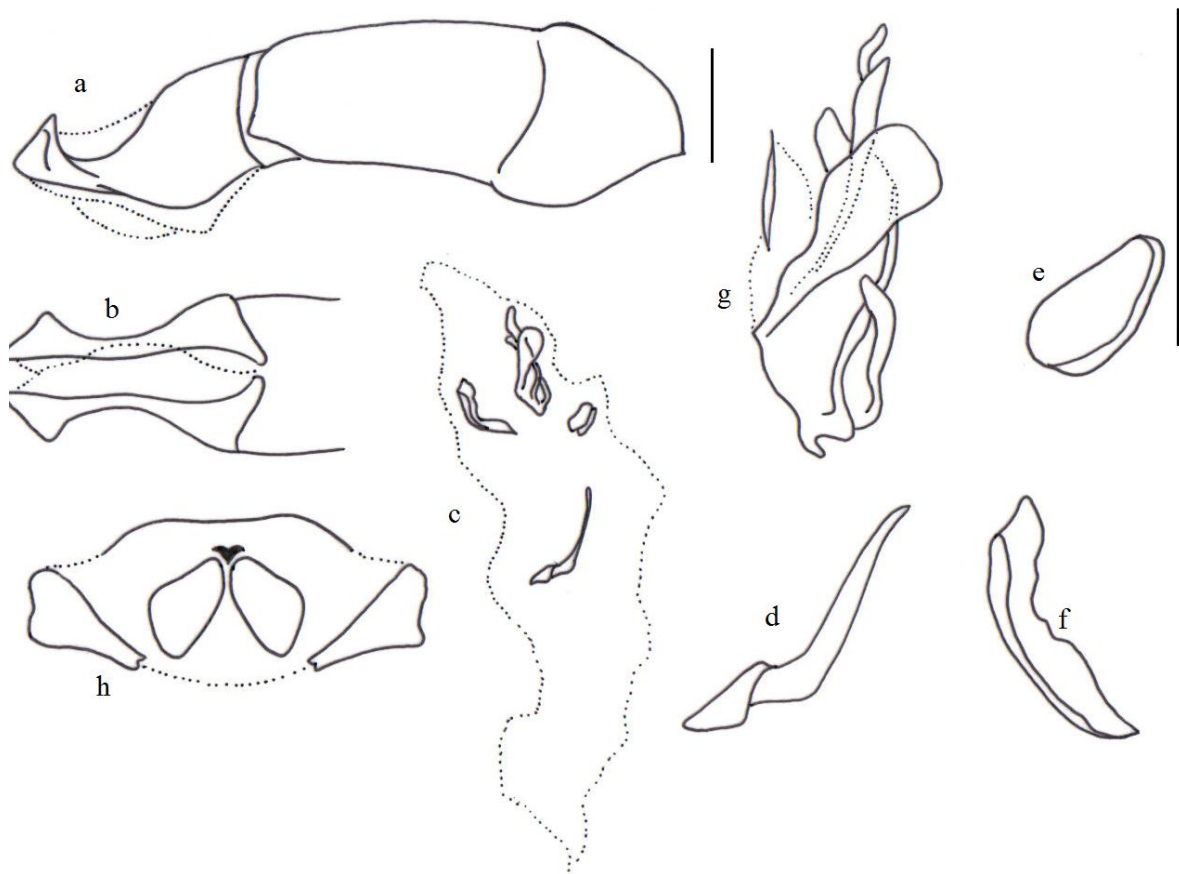


Figura 33. *Coprophanaeus telamon nevinsoni* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 33a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; en el ápice sobresale un diente que se proyecta ventralmente; borde dorsal de los parámetros disminuye su ancho gradualmente hasta los primeros 2/3 a partir de allí aumenta su ancho hasta el ápice donde se proyectan unos dientes con forma triangular; ápice con diente ventral triangular de bordes redondeados; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase 180°. **Saco interno** (Fig. 33c): en la región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas que se extiende a la región medial donde se agrandan y generan mayor espacio entre ellas, en esta última región se encuentra un esclerito con forma de media luna con extremo superior redondeado, y el extremo basal más ensanchado con respecto al superior (Fig. 33d). **Esclerito basal** (Fig. 33e): lámina plegada con forma ovalada, fuertemente esclerotizado. **Esclerito placa** (Fig. 33f): forma rectangular con la parte basal sesgado y la superior recta, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas en forma de escamas. **Esclerito elongado** (Fig. 33g): formado por tres piezas, la pieza externa más pequeña que las otras dos con forma rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, la pieza intermedia con forma ovalada muy ensanchada al ápice, recubre totalmente la pieza interna la cual presenta dos prolongaciones rectangulares con el ápice en punta una más ancha que la otra. **Segmento genital** (Fig. 33h): las placas laterales: con forma rectangular, ángulo inferior recto, las placas centrales con forma triangular hasta la mitad de la placa la otra mitad redondeada, las dos placas centrales forman un área triangular alargada, sobre las dos placas centrales setas cortas delimitando dos formas ariñonadas; la placa dorsal poco esclerotizada con forma de media luna.

Diagnosis:

Coloración, tamaño y apariencia general similar a *C. telamon telamon* y *C. telamon corythus*. Carina cefálica reducida por debajo de los ángulos laterales como en *C. telamon corythus*. Carina torácica ensanchado y bilobulado apicalmente, base reducido pero en menor medida que en *C. telamón telamon*. Longitud 22-28mm (Arnaud, 2002).

2.3.15 *Coprophanaeus telamon telamon* (Erichson)

Material examinado

Costa Rica. Est. Quebrada Bonita. Prov. Punta. 50m. SET 1994, R. M. Guzmán, L N 194500-469850 # 3214. INBIO CRI 002 020663. IAvH 19658. 1m. Colombia. Guaviare RN Nukak Maku río Inírida Caño Cocuy Cerro Moyano Sta. Martha 02° 10' 35" N 71° 16' 58" W. 250m. Tierra firme trampa excremento humano Carroña ii. 1996. F. Escobar. IAvH 19642. 1m. Colombia. Caquetá Puerto Solano PNN La serranía de Chiribiquete río Sararamano 0° 9' 26" N 72° 37' 45" W. 250m Bosque de Tierra Firme, Trampa interceptación de vuelo 9.iv.2000. E González. Leg M.117 IAvH 12231. 1m.

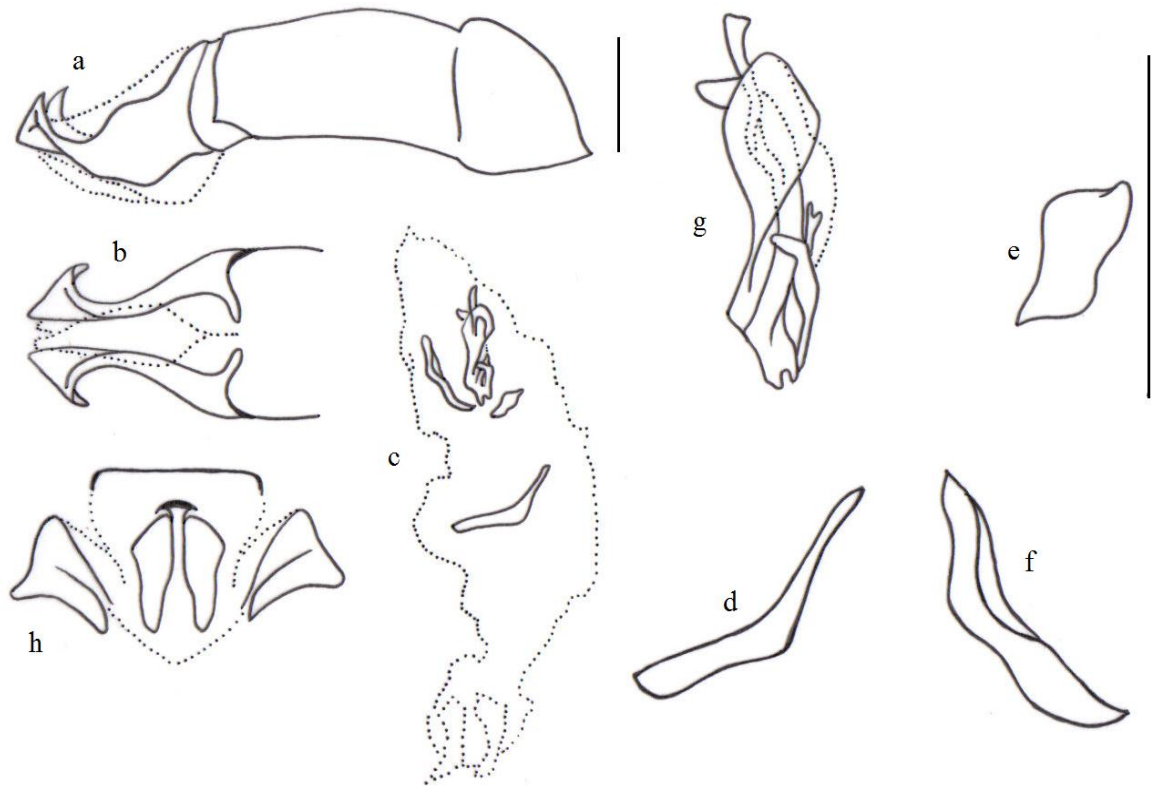


Figura 34. *Coprophanaeus telamon telamon* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 34a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, formando un ángulo de 180° entre los parámetros y la falobase, en el ápice de los parámetros sobresale un diente que se proyecta ventralmente, borde dorsal de los parámetros enteros con una reducción en el ancho los primeros 3/4 desde la base hasta el ápice, posteriormente hacia el ápice se ensancha por la proyección de los dientes ventrales. **Saco interno** (Fig. 34c): región sub-medial con presencia de un lóbulo cubierto de escamas; la región medial con rásputas ubicadas en toda la zona con forma de escamas de diferentes tamaños, esclerito con forma de media luna donde los extremos son más delgados que la zona central donde se ensancha con forma redonda (Fig. 34d). **Esclerito basal** (Fig. 34e): esclerito de forma irregular sobre lóbulo cubierto de rásputas con forma de escamas. **Esclerito placa** (Fig. 34f): forma rectangular alargada con extremos redondeados, cóncavo, todo el esclerito está rodeado de una lámina de rásputas en forma de escama. **Esclerito elongado** (Fig. 34g): formado por tres piezas, la pieza externa más pequeña que las otras dos con forma rectangular donde el ancho disminuye gradualmente del ápice a la base, la pieza intermedia con forma ovalada muy ensanchada al ápice, recubre totalmente la pieza interna la cual presenta dos prolongaciones rectangulares con el ápice en punta una más ancha que la otra. **Segmento genital** (Fig. 34h): placas laterales con forma sub-triangular, hacia el ángulo externo inferior rásputas en forma de escamas y setas cortas; las placas centrales con forma elíptica las cuales no son cubiertas por las placas laterales, formando un espacio entre ambas estrecho hacia el ápice y ensanchada en la base, sobre las placas centrales setas cortas y rásputas en forma de escamas; la placa dorsal une las placas centrales los primeros 2/3.

Diagnosis:

Machos y hembras con carina cefálica ensanchándose gradualmente debajo de los ángulos laterales. Longitud 21-27mm (Arnaud, 2002)

2.3.16 *Coprophanaeus ensifer* (Germar, 1821)

Material examinado

Brasil, Minas Gerais Cordibugo, Fazenda Portinhar. Diciembre 1997. Col Vaz de Mello.
Colección Claudia A. Medina. 1m.

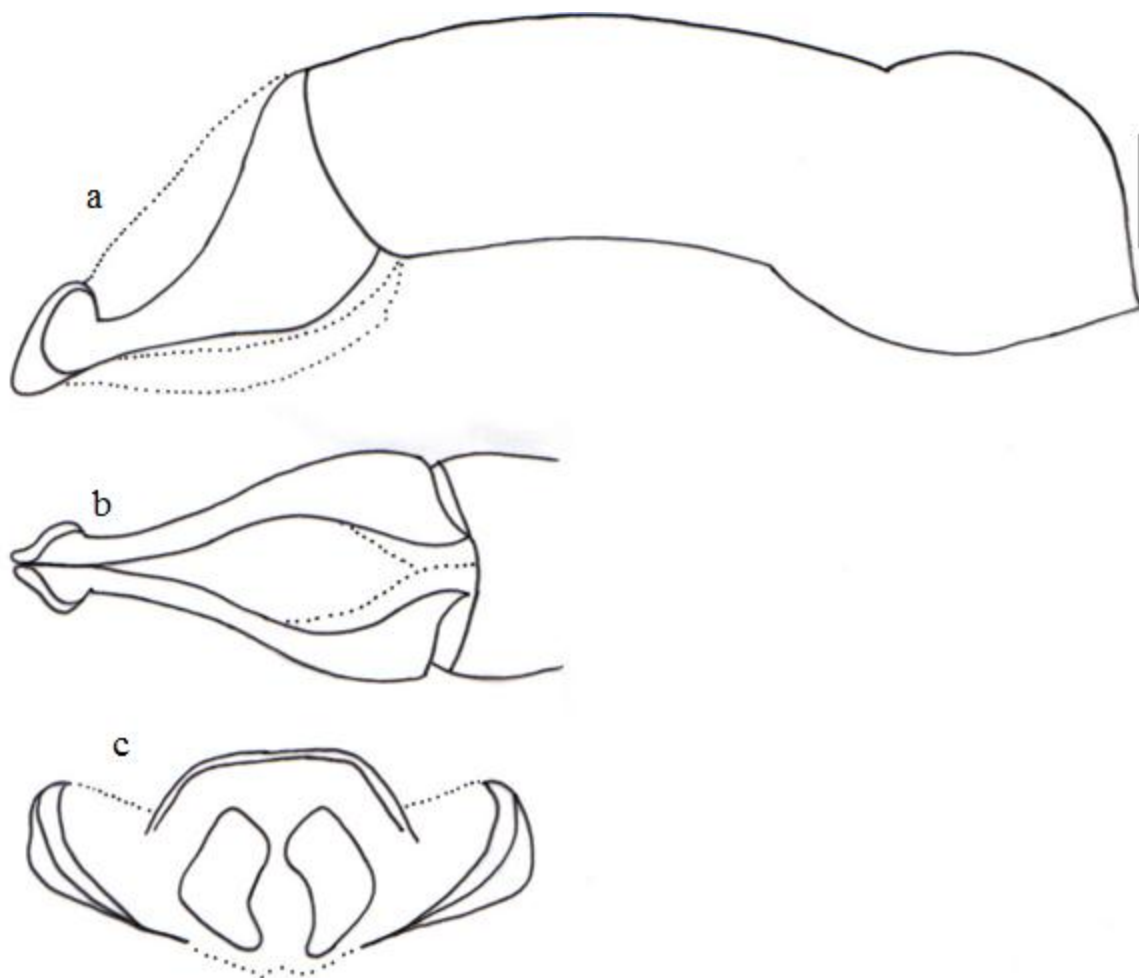


Figura 35. *Coprophanaeus ensifer* morfología órgano genital masculino. a. Eedeago, b. Parámetros, c. Segmento genital.

Edeago (Fig. 35a, b): en vista lateral, parámetros simétricos más cortos que la falobase, formando un ángulo de 45° entre los parámetros y la falobase, ápice de los parámetros con forma redonda; borde dorsal de los parámetros enteros disminuyendo su ancho gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice ventral rectangular. **Segmento genital** (Fig. 35c): placas laterales sub-rectangulares; placas centrales con forma de corazón, entre las placas centrales se forma un área irregular; placa dorsal de forma trapezoidal, se limita a un espacio esclerotizado levemente sobre las placas centrales.

El saco interno y sus escleritos no se encontraban en el único ejemplar que teníamos por lo tanto solo se describió e ilustró edeago y segmento genital.

Diagnosis:

Pronoto fuertemente granulado posteromedialmente. Cresta posterolateral del pronoto corto, no se extiende a la fosa lateral del pronoto. Escudo metasternal completo, grueso y punturado; porción anterior del metasterno completo finamente granulado. Margen carinado, estrías entre 2 y 4 fuertemente ondulado de tal manera que la anchura de la estría es más de un medio (por lo general mucho menos) que en los puntos más anchos; márgenes carinadas fuertemente tuberculados en los estrechamientos. Interestrías completamente cubiertas por gránulos grandes y redondos. Dorso usualmente de color verde o verde azulado, rara vez azul. Longitud 30-56 mm. Macho: concavidad pronotal con proceso espiniforme inclinado dorsalmente a cada lado por debajo de la prominencia. Prominencia dorsal ancha, mucho mayor que larga. Proceso apical de los parámetros redondeado (Edmonds y Zidek, 2010).

2.3.17 *Coprophanaeus lancifer* (Linné, 1767)

Material examinado

Alejandro Lopera. Sin datos. 1m.

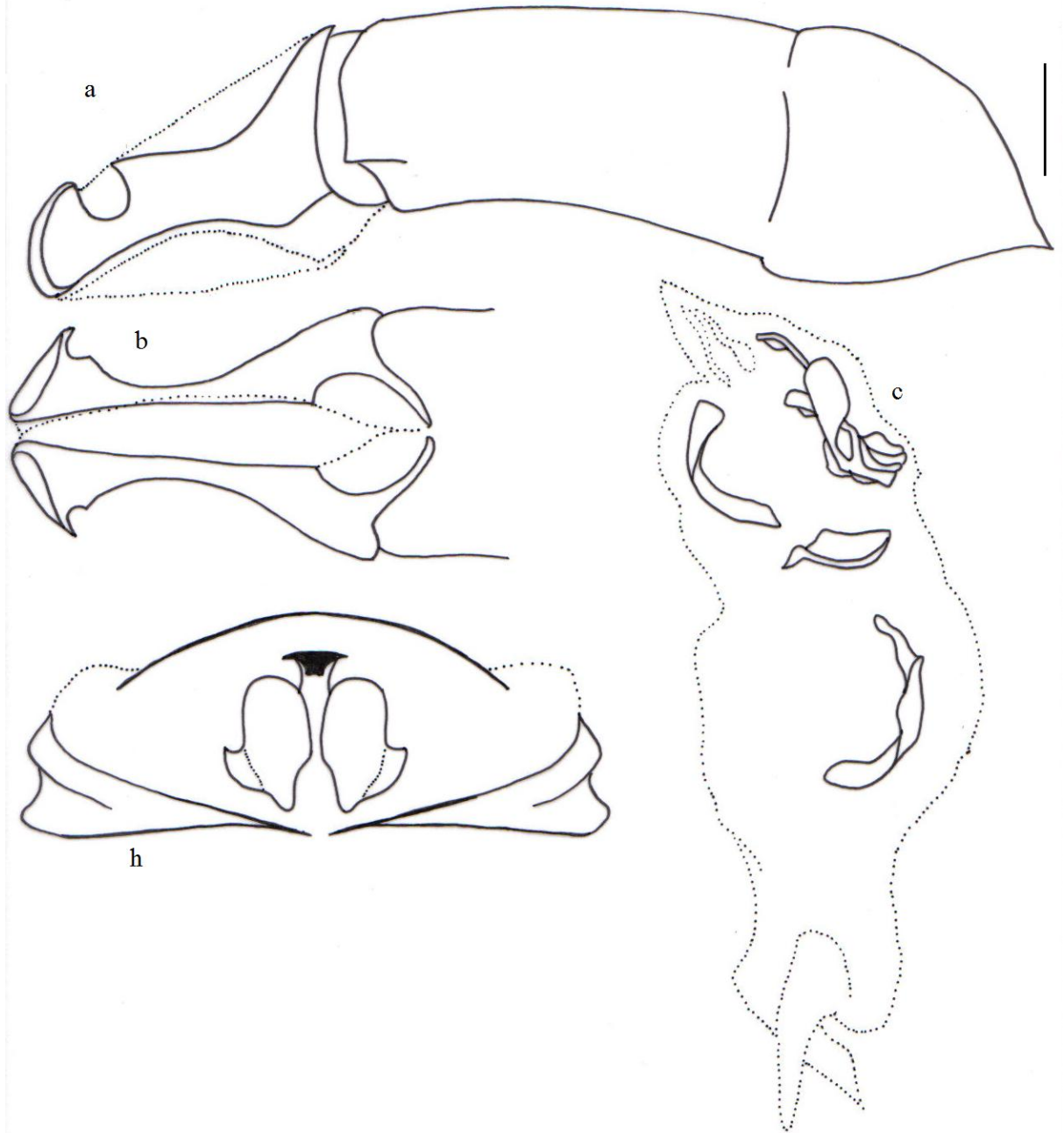


Figura 36. *Coprophanaeus lancifer* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

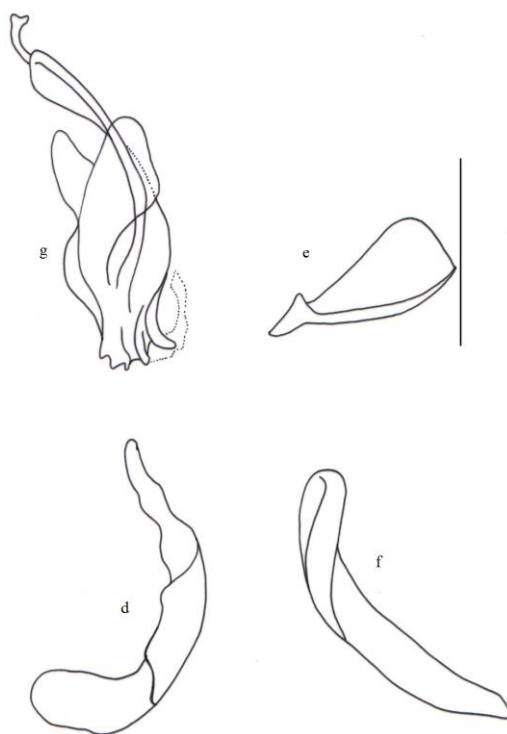


Figura 36. (Continuación)

Edeago (Fig. 36a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase, ápice de los parámetros con un diente que se proyecta ventralmente; borde dorsal de los parámetros disminuyen su ancho gradualmente hasta la mitad después aumenta el ancho hacia el ápice el cual termina con unas prolongaciones laterales; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 45° . **Saco interno** (Fig. 36c): región sub-medial: con lóbulo rodeado de ráspulas en forma de escamas muy juntas y en algunas zonas separadas; en la región medial esclerito con forma de media luna en el extremo basal redondeado, desde el centro hasta el ápice su ancho disminuye terminando en punta; el esclerito está rodeado por paquetes de ráspulas en forma de escamas (Fig. 36d). **Esclerito basal** (Fig. 36e): forma sub-rectangular cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 36f): esclerito cubierto por una lámina de ráspulas, con forma de media luna alargada. **Esclerito elongado** (Fig. 36g): rodeado de una lámina de ráspulas con forma de escamas; esclerito conformado por tres piezas, una pieza con forma de chuchara alargada que rodea las otras dos, una pieza larga que sobresale en altura con

terminación irregular de la cual se desprende una lámina esclerotizada recubriendo las $\frac{3}{4}$ partes del esclerito, la otra pieza pequeña con respecto a las otras dos formando dos prolongaciones en forma de láminas cortas. **Segmento genital** (Fig. 36h): placas laterales: forma sub-triangular con bordes sinuados, extremo inferior con forma redondeada, extremo superior con setas cortas y escamas pequeñas; placas centrales: forma ovalada la parte inferior termina en punta, la forma interna entre las dos placas es rectangular, hacia la base aumenta levemente el ancho; placa dorsal: forma rectangular encima de las placas centrales desde allí cada extremo se internaliza bordeando las placas centrales $\frac{2}{3}$ de ellas.

Diagnosis:

Pronoto fuertemente granular posteromedial. Cresta pronotal posterolateral corta, no se extiende a la fosa lateral del pronoto. Disco metasternal liso centralmente, puntiforme periféricamente; porción anterior de metasterno completamente liso, brillante medialmente, finamente granulado lateralmente. Dos tercios basales de las estrías élitales 2-4 moderadamente ondulada. Interstria granulorugose, granulación, confinado a un tercio apical de interstria 2-6. Por lo general de color azul oscuro, raramente verde o verde azulado. Longitud 28-50 mm. Macho: Concavidad pronotal flanqueada a cada lado por debajo de la prominencia central por una carina fuerte, oblicua. Prominencia dorsal ancha, el ancho por lo general mucho mayor que la longitud. Proceso ápical de los parámetros agudos (Edmonds y Zidek, 2010).

2.4 Género *Phanaeus*

Con dos subgéneros y 13 grupos de especies establecidas por Edmonds (1994) se mantienen sin cambios en la revisión de Edmonds y Zídek (2012) igualmente Arnaud (2002) presenta la misma clasificación; sin embargo con la revisión de Edmonds y Zídek (2012) se definen 54 especies; estas propuestas están basadas principalmente en caracteres morfológicos externos.

Los caracteres que definen a *Phanaeus* a nivel morfológico (Edmonds, 1994) son: Margen anterior del clípeo no emarginada; carenas laterales del clípeo presentes; proceso clipeal transverso; lóbulos postoculares deprimidos oblicuamente, encajando en emarginaciones del borde anterior del pronoto; carena occipital completa. Tibias frontales con tres o cuatro dientes redondeados separados por espacios anchos; tarsos frontales presentes solo en hembras. Interestrías elitrales de textura y forma variadas; estrías usualmente simples; ala posterior sin muescas (excepto en *P. bispinus*) (Vitolo, 2000).

Con pocas excepciones, estos escarabajos son preferencialmente coprófagos, usando excrementos húmedos de grandes herbívoros y omnívoros. El comportamiento de nidificación de *Phanaeus* se caracteriza principalmente por la formación de galerías y más que rodaje, su comportamiento es de empujar las bolas de excremento (Price y May, 2005)

Se revisaron 45 ejemplares machos, estos ejemplares han sido recolectados en diferentes estudios y han sido revisados por especialistas como Fernando Vaz-de-Mello, Patrick Arnaud y W.D. Edmonds en algunos casos.

2.4.1 *Phanaeus palaeno* Blanchard 1846

Material examinado

Brasil. Minas Gerais, Cordisburgo Fazenda Portinha XII 2000. F. Z. Vaz de mello. UPTC. 1m. Brasil. Minas Gerais, Cordisburgo Fazenda Portinha XII 2000. F. Z. Vaz de mello. UPTC. 1m. Brasil. Minas Gerais, Cordisburgo Fazenda Portinha XII 2000. F. Z. Vaz de mello. UPTC. 1m. Brasil. Cordisburgo Futendo. Diciembre 2000. Donación F.Z.Vaz de mello. Colección Claudia A. Medina. UPTC. 1m UPTC sin datos 1m.

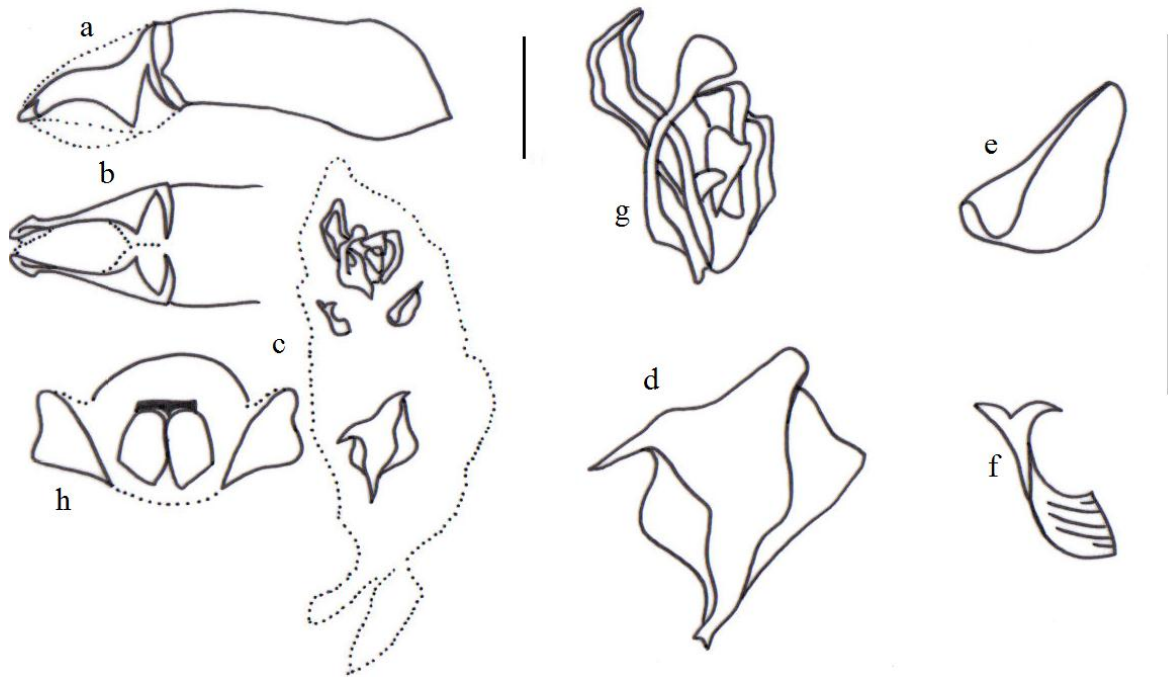


Figura 37. *Phanaeus palaeno* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 37a, b): en vista lateral; parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuye gradualmente desde la base hasta el ápice; ápice termina en forma redondeada; ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180° . **Saco interno** (Fig. 37c): región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de escamas; región medial: esclerito con forma de media luna, cóncavo, borde sinuado con dos prolongaciones en la parte inferior, rodeado de rásputas (Fig. 37d). **Esclerito basal** (Fig. 37e): forma de óvalo, hacia el ápice sobresale una prolongación que termina en punta. **Esclerito placa** (Fig. 37f): el esclerito se reduce a una lámina esclerotizada con forma de media luna con los bordes de los extremos bifurcados. **Esclerito elongado** (Fig. 37g): con tres piezas, se unen en una base irregular, una pieza con dos prolongaciones largas una se ensancha en el ápice con forma arosetada la otra proyección setiforme, otra pieza corta con el ápice redondeado, y la otra pieza en U invertida. **Segmento genital** (Fig. 37h): bordes esclerotizados del segmento genital, confluentes, cubriendo gran parte del área central;

placas laterales: sub-trianguulares con ángulo en la base que se acercan entre sí, con punturaciones sobre toda la placa; placas centrales: forma sub-rectangular con bifurcación hacia la base; placa dorsal: forma de T hacia el ápice recubre las placas centrales y al internalizarse la bifurca.

Diagnosis:

Dorso usualmente verde brillante a verde-amarillo, a menudo reflejos cobrizos o color oro en la cabeza, parte anterior del pronoto; raramente azul - verde o azul oscuro; élitros ya sea de color uniforme, o con marcas laterales de color amarillo- marrón con verde, o pocas veces completamente amarillo- marrón con reflejos verdes. Área Paraocular. La superficie superior generalmente con una elevación junto a los ojos, aplanado lateralmente. Caracteres sexuales secundarios. Macho: pronoto de individuos grandes superficialmente cóncava dorsalmente, cada ángulo posterolateral hacia arriba como punta ancha, procesos agudos visto lateralmente, dirigidos hacia delante; proceso cuadrado bajo en los individuos pequeños reducido a un par anterior convergentes, crestas bajas y redondeadas que se extienden desde el margen anterior cerca del disco medio. Hembra: pronoto con carina anteromedial en forma de U, con un pequeño tubérculo; carina seguido de una concavidad interrumpido por un tubérculo truncado o redondo, flanqueado a cada lado por una concavidad alargada que se extiende al margen anterior del pronoto detrás del ojo. En hembras pequeñas, carina y características adyacentes menos pronunciadas o prácticamente borrado.

2.4.2 *Phanaeus beltianus* Bates, 1887

Material examinado

Costa Rica. Estación Biológica la Selva. Julio 1997. Trampa pifball. Ex humano. col y. Noriega. 1m.

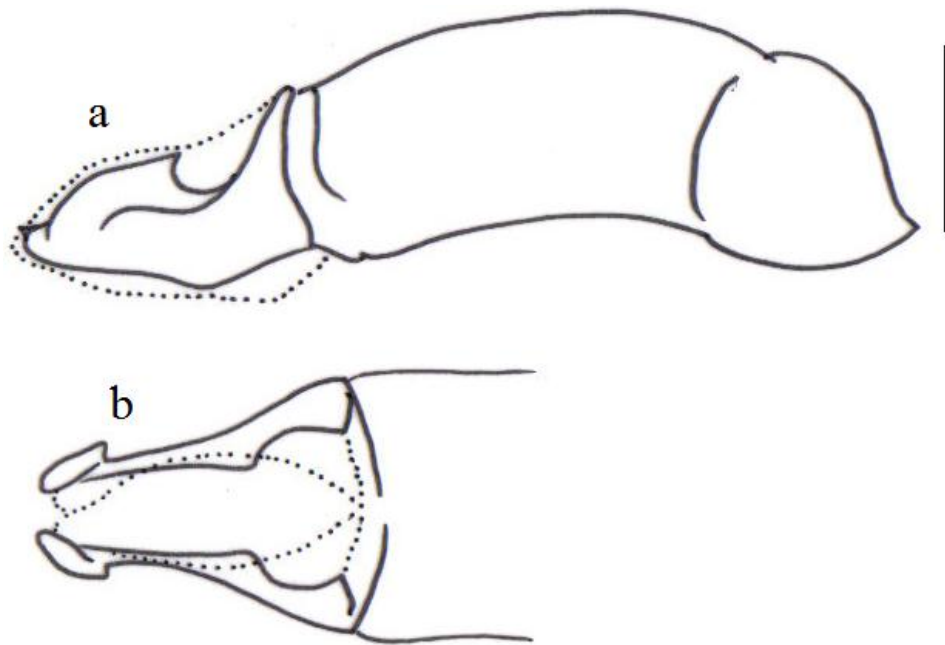


Figura 38. *Phanaeus beltianus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros.

Edeago (Fig. 38a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice con punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 170°. **Saco interno:** región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: sacos con rásputas en forma de escamas recubriendo la región medial. **Esclerito basal:** ubicado en la base de un lóbulo con forma semitriangular. **Esclerito placa:** esclerito recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de media luna con una protuberancia en el extremo superior. **Esclerito elongado:** formado por tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas.

El segmento genital no se encontraban en el único ejemplar que teníamos por lo tanto solo se describió e ilustró edeago y el saco interno a pesar de que los escleritos estaban muy clarificados.

Diagnosis:

Parte posterior de la cabeza y pronoto ligeramente amarillo-verde brillante con fuertes reflejos rojo cobrizo, élitros rojo cobrizo, a veces con fuertes reflejos verdosos. Disco del pronoto del macho completamente negro excepto por los ángulos posterolaterales. Vientre, patas y la porción ventral de un segmento del abdomen con fuertes reflejos amarillo-verdosos. Margen lateral del pronoto inclinado hacia el interior entre los ángulos anterolateral y lateral. Fosa basal prominente en hembras, borrado en machos. Disco de la hembra no punturado medio-longitudinalmente. Macho: en los individuos grandes, finamente granulorugoso, más gruesa rugosa cerca de disco, punturado por debajo de los ángulos posterolaterales. Disco grueso granulorugoso excepto posteromedialmente donde abruptamente es más suave y tiene asperezas. Área basal lisa parcialmente separado del resto del disco por una carina recta, transversal. Individuos pequeños como anteriormente excepto por la reducción del disco, circular, área cóncava cerca del margen anterior, escultura de los lados que se extienden en el disco como planos, gránulos reemplazado por punción cerca del margen posterior (Edmonds, 1994).

2.4.3 *Phanaeus bispinus* Bates, 1868

Material examinado

Colombia, Vichada, Cumaribo, Selva de Mataven, 04°33'32"N, 68°11'51"W, 270m., Bosque de tierra firme, trampa de caída con excremento humano T1, 22-24-mar-2007, L.E. Franco IAvH-E 95090. 1m. Colombia Meta Rio Duda PNN Tinigua CIEM 02°40'N 74°10'W 350m. i. 1995 M. Álvarez. Leg IAvH-E- 16098. 1m. Colombia, Vichada, Cumaribo, PNN El Tuparro, Cgto, Santa Rita, 05°18'27"N, 67°57'00"W, 220m , Bosque, Trampa de caída, Excremento humano, ii. 1997, Col. F. Escobar. IAvH-E 86443. 1m. Colombia Caquetá Puerto Solano PNN la Serranía de Chiribiquete Rio Cuñare 0°32'4"N,

72°37'57.5"W 250m Bosque Tierra Firme Trampa excremento humano 19-21. Xi.2000 E,
González & M. Ospina M.246 IAvH-E- 13367. 1m.

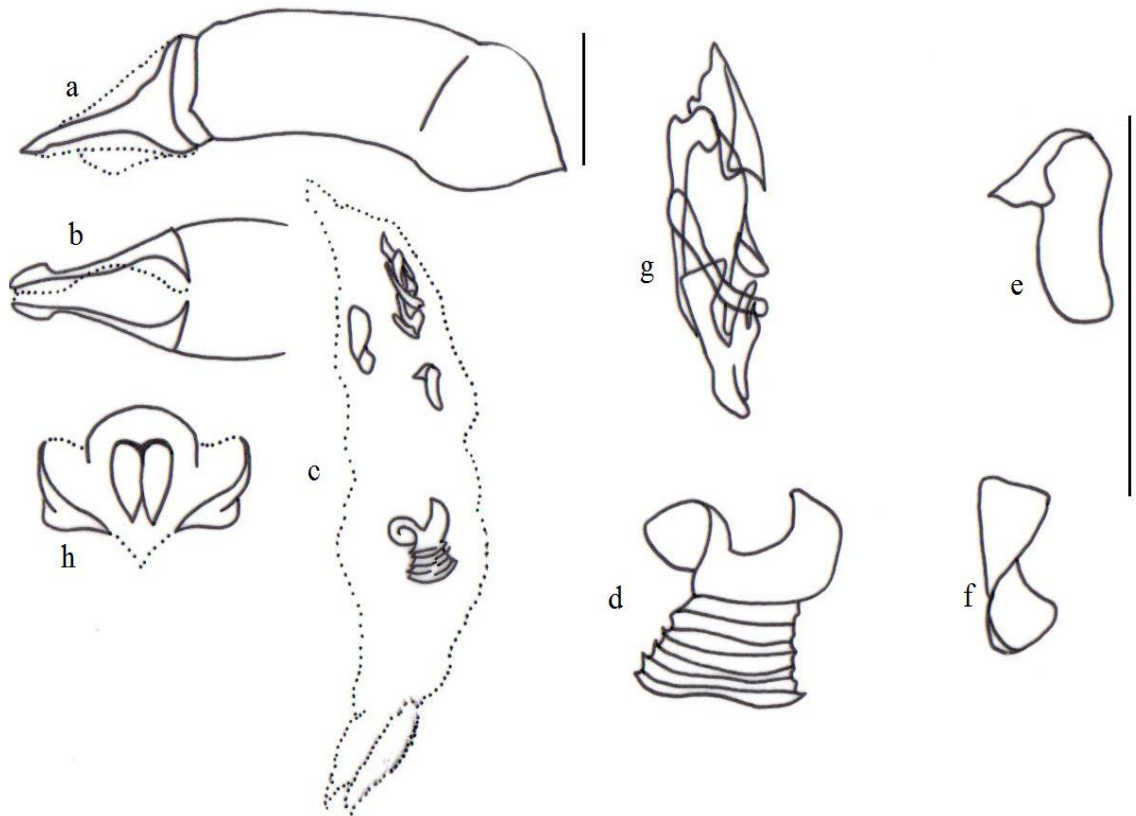


Figura 39. *Phanaeus bispinus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 39a, b): en vista lateral, parámetros casi iguales en longitud a la falobase; ápice con punta redondeada y una ligera proyección dorsal, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice hacia el último 1/3 parámetros con forma ovalada alargada; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 170°. **Saco interno** (Fig. 39c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: sacos con rásputas en forma de escamas recubriendo el esclerito, este es cóncavo con forma semicuadrada con una

bifurcación en el extremo superior y sobre todo el esclerito esclerotizaciones más fuertes formando líneas paralelas (Fig. 39d). **Esclerito basal** (Fig. 39e): ubicado en la base de un lóbulo con forma semitriangular y ángulos redondeados hacia la base el esclerito se pliega formando una área externa convexa. **Esclerito placa** (Fig. 39f): esclerito recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de media luna con una protuberancia en el extremo superior. **Esclerito elongado** (Fig. 39g): formado por tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 39h): placas laterales: bordean los costados laterales del segmento, ángulos externos redondeados, forma general cuadrada; placas centrales: con forma de arriñonada, unidas totalmente, con presencia sobre la placa de setas formando una zona en forma de una malla; placas dorsales: se internaliza individualmente entre las placas centrales desde el borde superior hasta el inferior.

Diagnosis:

Dorso de color verde oliva a marrón-oliva, con una línea verde brillante a lo largo de cresta circumnotal y los márgenes laterales de los élitros. Pigidio por lo general moderadamente verde brillante, a veces casi negro, vientre ligeramente brillante, verde oscuro. Cabeza. Clípeo de ambos sexos débilmente bidentados medialmente, uniformemente redondeadas lateralmente; longitud a lo largo de la línea media igual o menor que la del área frontal entre los ojos, detrás del proceso clípeal. Escultura pronotal. Suave, no esculturada, a lo sumo borrado en gran parte, perforaciones visibles sólo en aumento (40x), aparecen sin problemas, incluso bajo aumento moderado (20x). Metasterno. Prominencia anterior comprimido lateralmente; visto de lado, redondeado, deprimido longitudinalmente. Estrías elitrales finas, carinadas (30x), cada uno con 15-20 perforaciones visibles a simple vista; interestrias débilmente convexas, lisas salvo por unas punturaciones débiles (30x). Tibia anterior tridentada en ambos sexos, ligeramente más estrecho en las hembras; primeros dos dientes carinados longitudinalmente, tercer diente (basal) a veces con carina débil.

Machos: Cuerno cefálico de los individuos más grandes delgados, sub-erectos, ligeramente inclinado posteriormente; ápice (visto de frente) ligeramente expandido lateralmente, comprimido anteroposterior, la de individuos más pequeños con carina y elevación fuertemente bituberculada. Pronoto de las machos grandes con una concavidad anteromedial desde la zona media del borde posterior de la cual surgen muy juntos unos cuernos largos y delgados dirigidos hacia delante, el de los individuos más pequeños, más o menos uniformemente convexo, con dos tubérculos prominentes agudos cerca margen anterior (Edmonds, 1994).

2.4.4 *Phanaeus chalcomelas* (Perty, 1830)

Material examinado

Colombia. Meta Rio Duda PNN Tinigua CIEM 2° 40' N 74° 10' W 350m. Trampa excremento humano i.1996 I. Jiménez Leg. IAvH-E 19819. 1m. Colombia Guaviare, S.J del Guaviare, Finca Eli, 2° 46' 2" N 72° 38' 29.9"W 200msnm M.C. santos. 01/2008 Ex. Mono Col A. Lopera. 1m. Colombia Guaviare RN Nukak Maku rio Inírida Caño Cocuy Cerro Moyano Sta. Marta 02° 10' 35" N 71° 10' 58"W 250m Tierra Firme Trampa excremento humano ii.1996. F. escobar. IAvH 19850. 1m. Colombia Caquetá Puerto Solano PNN La serranía de Chiribiquete rio Sararamano 0° 10' 47" N 72° 37' 24"W 250m Bosque de Tierra Firme Trampa interceptación al vuelo 4.iv.2000 E. González Leg M89. IAvH-E 12006. 1m. Colombia. Meta Rio Duda PNN Tinigua CIEM 2° 40' N 74° 10' W 350m. Trampa excremento humano i.1996 I. Jiménez Leg. IAvH-E 19804. 1m. Colombia Guaviare RN Nukak Maku rio Inírida Caño Cocuy Cerro Moyano Sta. Marta 02° 10' 35" N 71° 10' 58"W 250m Banqueta (Arenal) Trampa excremento humano ii.1996. F. escobar. IAvH 19853. 1m.

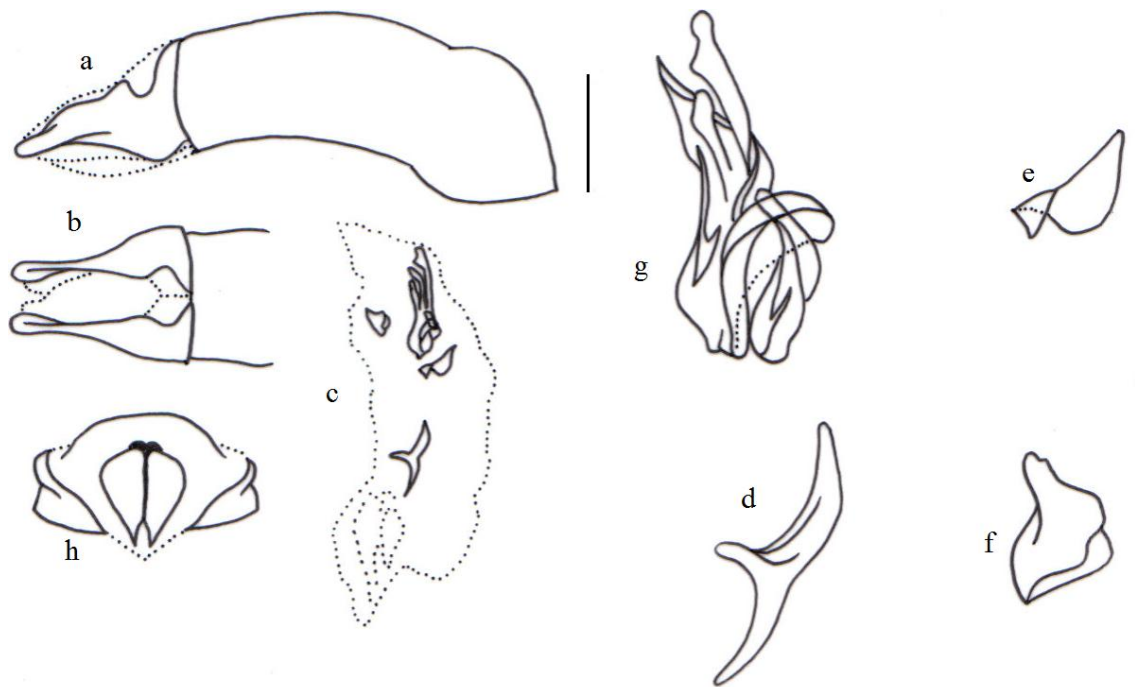


Figura 40. *Phanaeus chalconelae* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 40a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice con punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180° . **Saco interno** (Fig. 40c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito con forma de media luna con una proyección larga en el área medial, rodeado de un saco de rásputas en forma de espigas que se organiza en forma de trenzas (Fig. 40d). **Esclerito basal** (Fig. 40e): forma redondeada pequeña ubicada en la base de lóbulo el cual se extiende sobre este como un mango de forma irregular poco esclerotizado. **Esclerito placa** (Fig. 40f): esclerito cubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma triangular invertida. **Esclerito elongado** (Fig. 40g): tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y

va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección sub-rectangular más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 40h): placas laterales: bordean los costados laterales con ángulos externos redondeados; placas centrales: con forma de corazón juntas los primeros $\frac{3}{4}$ desde el ápice hasta la base, área que se forma entre las placas el último $\frac{1}{4}$ de forma rectangular porque aun las placas están muy cercanas; placas dorsales: rectangular delgada y no recubre completamente las placas centrales se internalizan en hasta la mitad desde el ápice hasta la base.

Diagnosis:

Dorso color verde oliva opaco a marrón oliva con reflejos verdes, a veces marrón cobrizo, rara vez con fuertes reflejos verdes en el pronoto. Coloración pronotal interrumpida por rugosidades negras, que producen moteado o apariencia de salpicadura; la extensión de manchas varía muy poco y cubre la mayor parte del disco. Pigidio verde; vientre con reflejos brillantes, patas con reflejos verdes oscuros, la pleura y esterno abdominal. Cabeza. Cresta distinta a la paraocular. Escultura del pronoto fina, similares a rugosidades generalmente bastante densos, cubriendo la mayor parte del disco (muy escaso o ausente en especímenes machos de la Guayana), hacia los lados, ángulos anterolaterales con pocas, rugosidades, densamente punteadas; hendiduras anchas y poco profundas, cada uno en el centro un micropunto discreto. Fosa pronotal basal presente, puntiforme. Metasterno. Prominencia anterior cubierta por una proyección elevada que visto desde abajo, tiene forma de una punta de flecha o en V; a lado de la protuberancia, visto lateralmente, como crestas distintas. Macho: Cuerno cefálico basal en individuos grandes (visto desde el frente) ampliado en gran medida lateralmente; apicalmente estrecho, como embudo; expansión basal de cuerno progresivamente menos pronunciado en machos pequeños; cuernos reducidos a un pequeño tubérculo, cónico. Disco del pronoto de individuos grandes uniformemente aplanado, los lados más o menos rectas, ángulos posterolaterales (visto desde arriba) que se proyectan más allá del margen lateral del pronoto de tal manera que el disco se ve casi triangular, en machos pequeños, los ángulos posterolaterales se reducen a pequeños tubérculos alargados cerca del centro del disco, área aplanada restringido a el área entre y en frente de estos tubérculos. Pronoto con concavidad leve, oval anteromedial,

rodeado por cuatro tubérculos; tubérculo anterior grande, con dientes en machos grandes, y en individuos más pequeños, tubérculos y concavidad prácticamente borrada (Edmonds, 1994).

2.4.5 *Phanaeus cambeforti* Arnaud, 1982

Material examinado

Colombia. Yopal Guarataro 400-600m 27-31.III.1996. Bosque Seco. T3. Bosque Seco T3. A. Lopera Excremento Humano. Col A. Lopera. 1m. Colombia. Guaviare. S.J. del Guaviare, Finca Eli 2° 21' 45.2" N 72° 08' 29.9"W 200msnm. M.C Santos. 01/2008 Ex. Moao. Col A. Lopera. 1m. Colombia Vaupés R.N. Mosiro-Itajura (Caparú) Terrazas 14'S 69° 31' W 100m 1gr T. Exc Humano 29.xi.1995 A. Lopera. Leg. IAvH 19775. 1m.

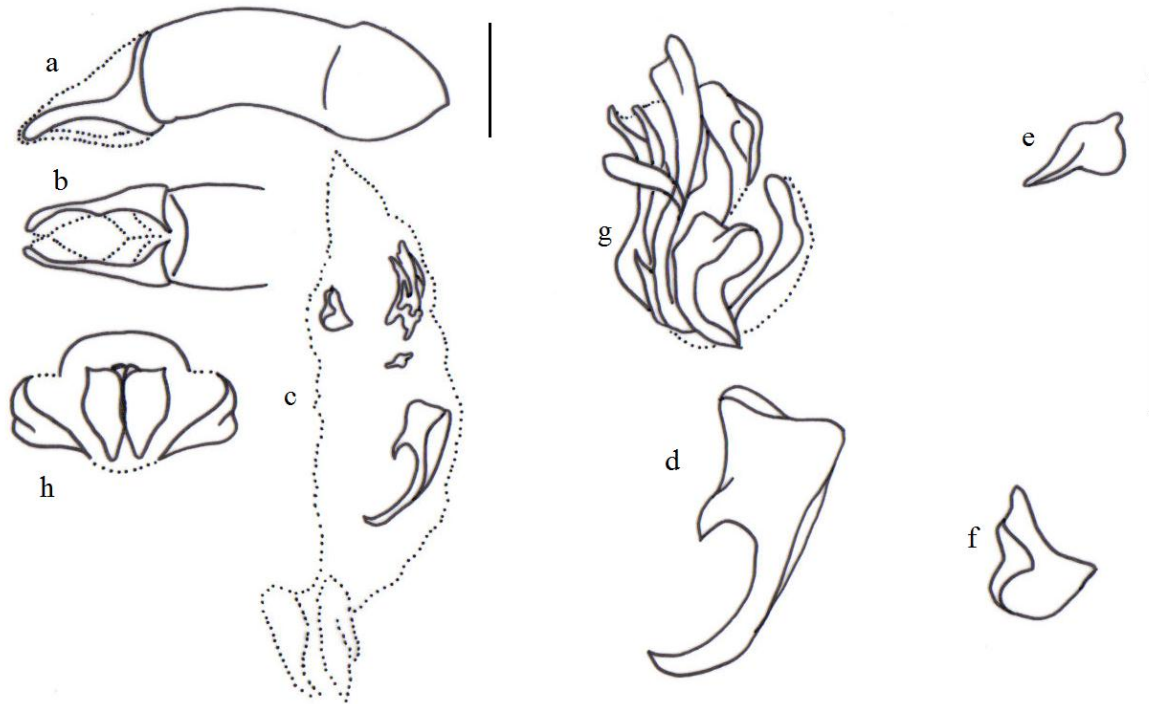


Figura 41. *Phanaeus cambeforti* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 41a, b): en vista lateral, parámetros casi iguales en longitud que la falobase; ápice con una ligera punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 41c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: sacos con rásputas en forma de espinas pequeñas recubriendo el esclerito con forma de media luna con una protuberancia en la zona media en forma de diente, hacia el extremo superior un ensanchamiento conspicuo del esclerito y el inferior termina en punta delgada (Fig. 41d). **Esclerito basal** (Fig. 41e): ubicado en la base de un lóbulo con forma irregular y muy reducida. **Esclerito placa** (Fig. 41f): esclerito recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de Y que va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base de manera gradual, cóncavo. **Esclerito elongado** (Fig. 41g): formado por tres piezas y una pieza anexa en la cual una parte rodea en un costado las otras piezas como lámina de rásputas en forma de escamas y hacia el otro costado las rodea como lámina esclerotizada, las otras tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección sub-rectangular más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 41h): placas laterales: bordean los costados laterales del segmento, ángulos externos redondeados; placas centrales: con forma de corazón, la placas se unen hasta la mitad, la luz que se genera entre ambas placas con forma triangular alargada; placas dorsales: rectangular, se internaliza entre las placas centrales hasta la mitad de ellas.

Diagnosis:

Dorso color oliva opaco, marrón a verde oliva con manchas en el pronoto producido por rugosidades negras (más extensa en hembras). Pigidio verde oscuro o marrón oliva, con vientre oscuro y reflejos brillantes verdes. Cabeza. Sin cresta paraocular. Escultura pronoto. Disco escasamente pobladas (en machos) a densamente (en hembras) de rugosidades negras, similares a ampollas; toda la superficie del pronoto con perforaciones grandes y

poco profundas (mejor visto desde un ángulo bajo), cada uno con punción central, brillante, lo que puede ser difícil de detectar (40x). Fosas pronotales basales generalmente ausente; si están presentes, pequeñas y borrado parcialmente. Metasterno. Con prominencia anterior acuminado, no cubierta por una protuberancia. Machos: Cuerno cefálico (visto de frente) se estrecha gradualmente desde la base hasta el ápice; pronoto como en *chalconelas* (Edmonds, 1994).

2.4.6 *Phanaeus dejeani* Harold, 1868

Material examinado

Brazil Espírito Santo Parque Estadual de Pedra azul. I-2000 Lopez-Andioran. F.V.d. Mello 1500m. 1m.

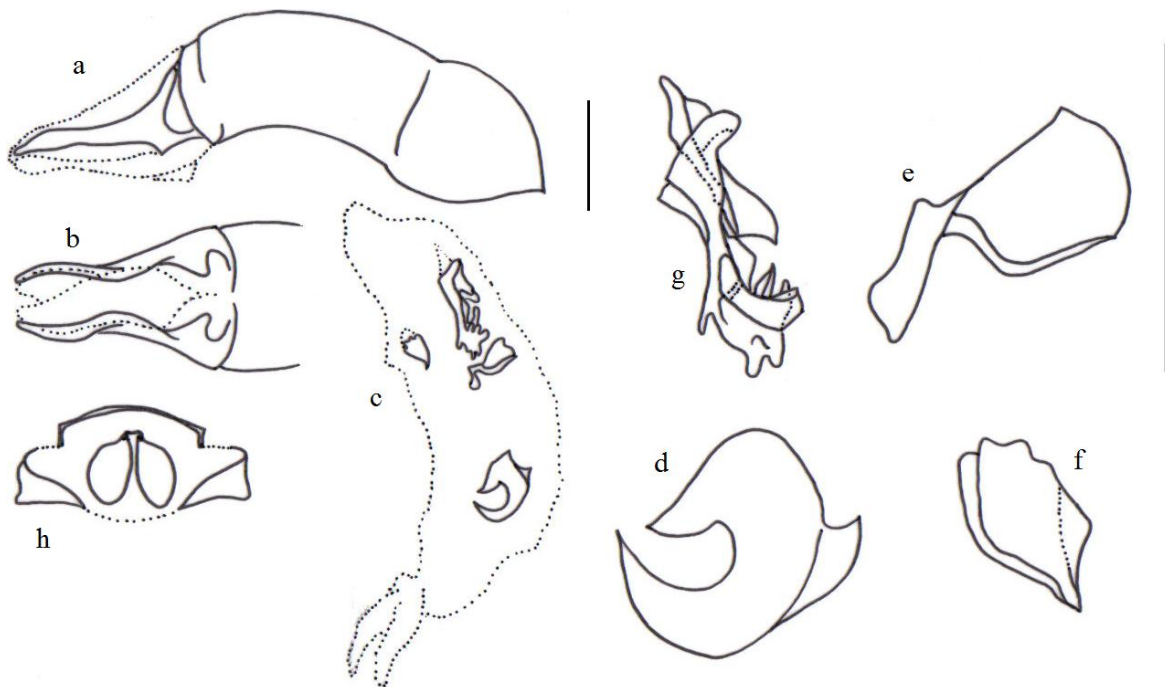


Figura 42. *Phanaeus dejeani* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 42a, b): en vista lateral, parámetros casi iguales en longitud a la falobase; ápice con una ligera punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 170°. **Saco interno** (Fig. 42c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: sacos con rásputas en forma de escamas y otras rásputas con forma de espinas que recubren el esclerito, esclerito con forma e invertida y hacia el centro una prolongación en forma de aleta (Fig. 42d). **Esclerito basal** (Fig. 42e): ubicado en la base de un lóbulo; forma redondeada pequeña con respecto al mango con bordes sinuados y con forma triangular, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 42f): esclerito recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de media luna con una protuberancia en el extremo superior. **Esclerito elongado** (Fig. 42g): formado por tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 42h): placas laterales: bordean solo la parte basal del segmento, ángulos externos redondeados; placas centrales: con forma ovalada, las cuales no se unen en ningún momento; placas dorsales: se internaliza hasta la mitad de las placas centrales, la placa dorsal no recubre las placas centrales.

Diagnosis:

Pronoto, la parte posterior de la cabeza de color amarillo verdoso brillante, a menudo con reflejos rojizos o rosados; típicas de las espinas del pronoto de los machos, carina anteromedial del pronoto de las hembras con dos manchas ovaladas negras detrás de él sin brillo. Élitros brillantes, azul (rara vez azul-verde) mate. Pigidio y vientre de color verde o amarillo-verde. Fosa pronotal basal ausente; ángulo anterolateral dentada. Metasterno. Prominencia anterior (visto de perfil) redondeado, (visto desde abajo) comprimido lateralmente y longitudinalmente con una quilla. Frente de las tibias tridentado, en un cuarto lugar (basal) un diente a veces débilmente indicado, tercer diente por lo general al

menos débilmente longitudinalmente carinados, a menudo fuertemente. Machos: En los individuos grandes, cuerno cefálico, visto lateralmente, fuertemente cónico apicalmente, erecta a excepción del tercio distal, que está ligeramente inclinado posteriormente; ápice, visto anteriormente, ligeramente ensanchado, truncado, claramente comprimido en sentido anteroposterior (Edmonds, 1994).

2.4.7 *Phanaeus demon excelsus* Bates, 1887

Material examinado

Costa Rica 3km NO de Nacaome, P.N.Barra Honda, Prov. Guana, Costa Rica. 100m. AGO 1995. M. Reyes, Foso L N 239000 386000 #5308. 1m.

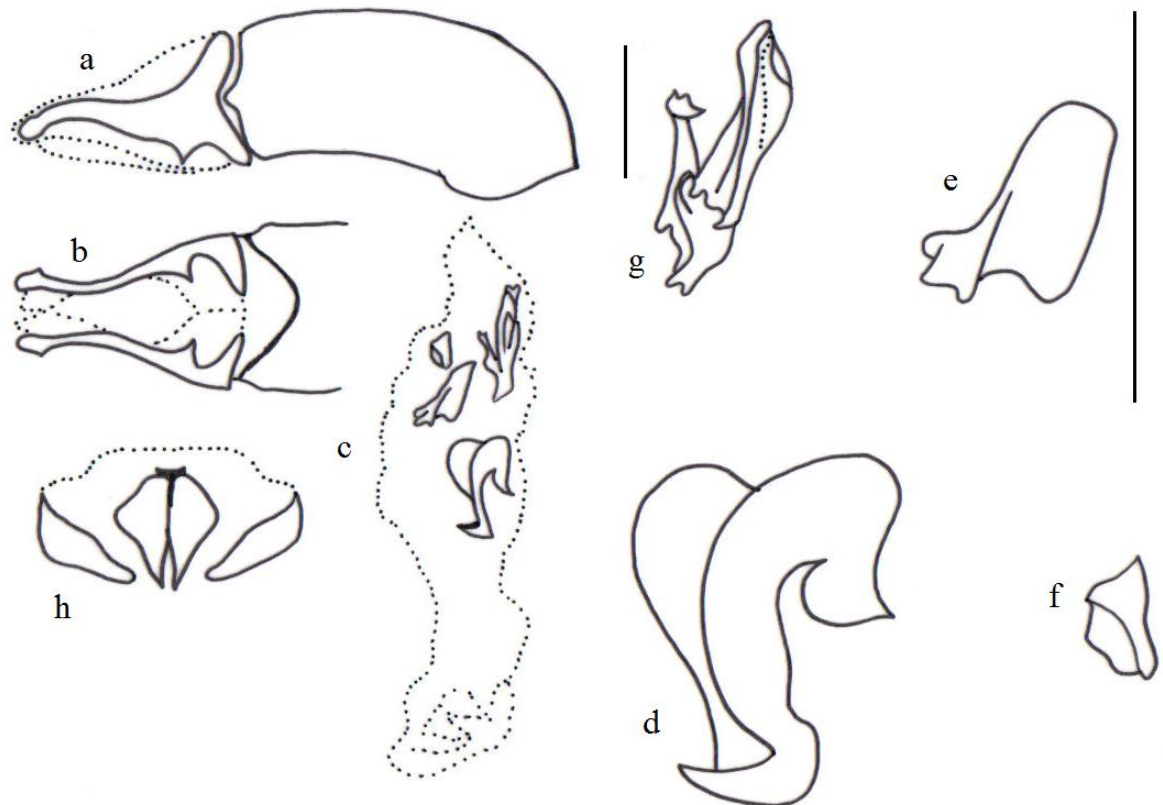


Figura 43. *Phanaeus demon excelsus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 43a, b): en vista lateral, parámetros más largos que la falobase; ápice con punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 43c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: sacos con rásputas en forma de escamas que recubren el esclerito, esclerito con forma \underline{e} invertida y hacia el centro una prolongación formando una especie de aleta (Fig. 43d). **Esclerito basal** (Fig. 43e): ubicado en la base de un lóbulo; forma irregular hacia el extremo superior forma redondeada y la inferior con tres cortas proyecciones. **Esclerito placa** (Fig. 43f): esclerito recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de media luna con una protuberancia en el extremo superior. **Esclerito elongado** (Fig. 43g): formado por tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 43h): placas laterales: bordean los costados laterales y la parte basal del segmento, ángulos externos redondeados; placas centrales: con forma acorazonada, las cuales no se unen en ningún momento; placas dorsales: se internaliza y bordean completamente las placas centrales, la placa dorsal no recubre las placas centrales con forma rectangular.

Diagnosis:

Se caracteriza por el creciente ápice del proceso pronotal. Apice débilmente convexo, porción basal media débilmente convexa, con la escultura de vermiculita gruesa; tubérculos anteriores ampliamente separados y dentiformes (Arnaud, 2002).

2.4.8 *Phanaeus hermes* Harold, 1868

Material examinado

Colombia. Bucaramanga. Santa S. 5-11-1974. Col. O. Bernal. 1m. Colombia Cesar Valledupar Ecoparque los Besotes 500m 10° 34' 30.9" N 73° 18' 38"W. T. excremento

humano #6 6-7.xii.2002 Col. F.Forero leg. IAvH-E 108612. 1m. Colombia Magdalena Santa Marta PNN Sierra Nevada de Santa Marta C. Tigrera Cuenca río Gaira sector La Bocatoma RN La tigrera 11° 09' 04" N 74° 09' 15" W 310msnm. Trampa excremento humano T22 3-4.vii.2004 H. García & D. Ospino, Leg. IAvH 64655. 1m. Colombia Tolima Mariquita alrededores Bosque Municipal de Mariquita 65m Rastrojo Trampa excremento humano 4.v.2004 V. Fuentes Leg. IAvH-E 54497. 1m. Colombia Magdalena PNN Tayrona Neguanje 11° 17' 41" N 74° 06' 15" W 155m. Bosque seco trampa excremento humano ix.1996 F. Escobar. Leg. IAvH-E 19860. 1m. Colombia Bolívar SFF Los Colorados 9° 51' 33" N 73° 06' 38" W 300m Bosque seco. Trampa excremento humano viii.1996 F. Escobar. IAvH-E 19694

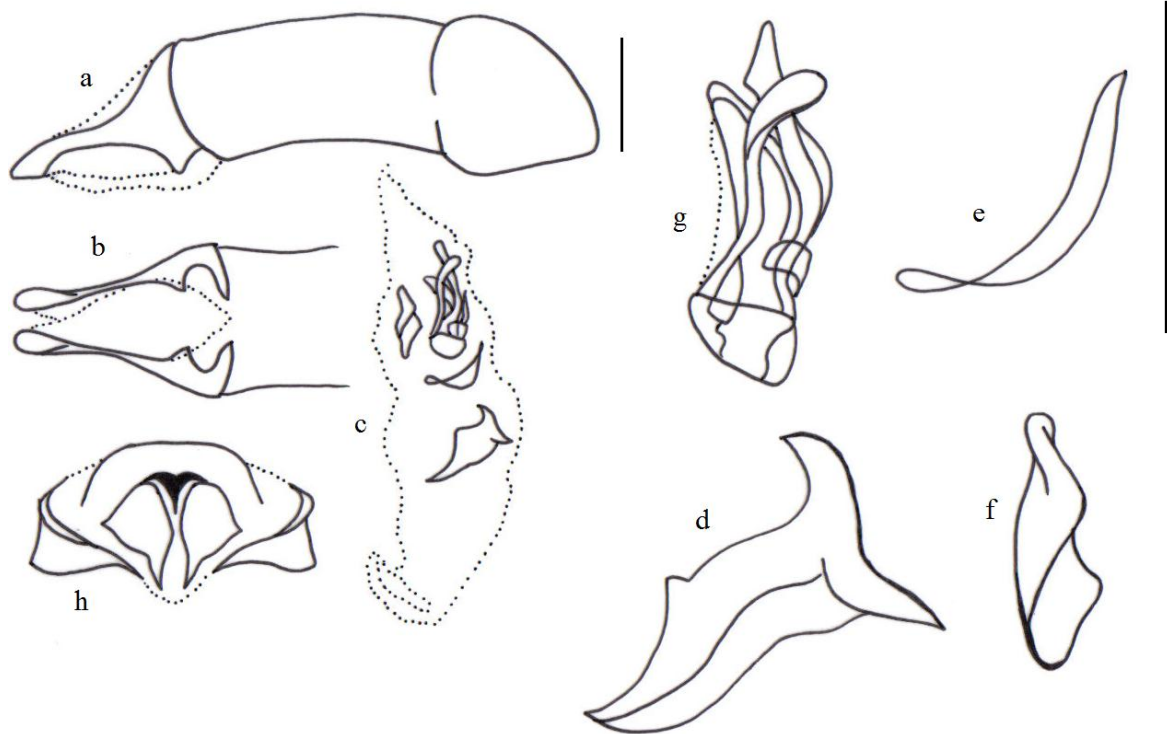


Figura 44. *Phanaeus hermes* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 44a, b): en vista lateral, parámetros casi iguales en longitud que la falobase; ápice con punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho

gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 170°. **Saco interno** (Fig. 44c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito con forma de dos láminas plegadas y en el extremo superior un ensanchamiento en forma de aleta, el esclerito rodeado de un saco de rásputas con forma de espinas (Fig. 44d). **Esclerito basal** (Fig. 44e): situado en un lóbulo pequeño, con forma irregular disminuyendo su ancho desde el ápice hacia la base, cóncavo, ensanchado ventralmente. **Esclerito placa** (Fig. 44f): esclerito rodeado completamente por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de rombo. **Esclerito elongado** (Fig. 44g): formado por tres piezas, todas las piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga más esclerotizada hacia el ápice del cual se desprende una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice recto. Todo el esclerito está rodeado de un saco con forma de hoja de rásputas en forma de escamas. **Segmento genital** (Fig. 44h): placas laterales: bordean los costados laterales con ángulos externos redondeados; placas centrales: forma de corazón las dos placas se unen hasta $\frac{1}{4}$ desde el ápice, terminando en una punta fina, la luz que se forma entre ambas placas con forma de pino; placas dorsales: rectangular delgada se internalizan entre estas dos hasta $\frac{1}{4}$ desde el ápice hasta la base.

Diagnosis:

Dorso débilmente brillante a marrón cobrizo, por lo general con reflejos verdes o amarillo-verde en la cabeza, pronoto y élitros de los márgenes; pronoto de la hembra con punto negro central que puede cubrir la mayor parte del disco, las hembras por lo general más oscuras que los machos. Pigidio color como el dorso. Vientre oscuro con reflejos verdes en las patas. Escultura pronotal. En los machos grandes, granular excepto el área triangular fuertemente punteada adyacente al borde posterior, por debajo de zonas puntiformes ángulos posterolaterales; granulación más fuerte, en el disco, cada vez más débil, similar a escamas lateralmente, donde hay formación de crestas. En las hembras y machos pequeños, superficie anterior de un medio a dos tercios granulado, gránulos cada vez como escamas

anterolateralmente, en las hembras, coalescente dorsalmente para formar rugosidades distintas; tercio basal a un medio fuertemente punteada, más débilmente posteromedialmente. Estrías elitrales punteadas, con punturaciones pequeñas pero claramente visibles a simple vista. Interestrias casi planas, finamente perforado (10x), sin brillo. Machos: Margen anterior del clípeo débilmente bidentado, a menudo redondeado; proceso clípeal (visto de frente) con una cresta redondeada; carina cefálica de las hembras en la mayoría sólo débilmente tridentado. Disco pronotal de machos grandes aplanado dorsalmente, ángulos posteriores curvados lateralmente y hacia arriba bruscamente, ángulos anteriores con tubérculo cónico; pronoto de la hembra uniformemente convexa, con carina transversal inclinada cerca del margen anterior, a veces débilmente dentada medialmente y seguido por una concavidad débil; porción anterolateral del pronoto aplanado uniformemente cubierto por gránulos con forma de escama; fosas basales del pronoto presentes. Estrías elitrales punteada (Edmonds, 1994).

2.4.9 *Phanaeus kirbyi* Vigors, 1825

Material examinado

Brazil codiuburgo Fta pontier Dic. 2000. UPTC. 1m.

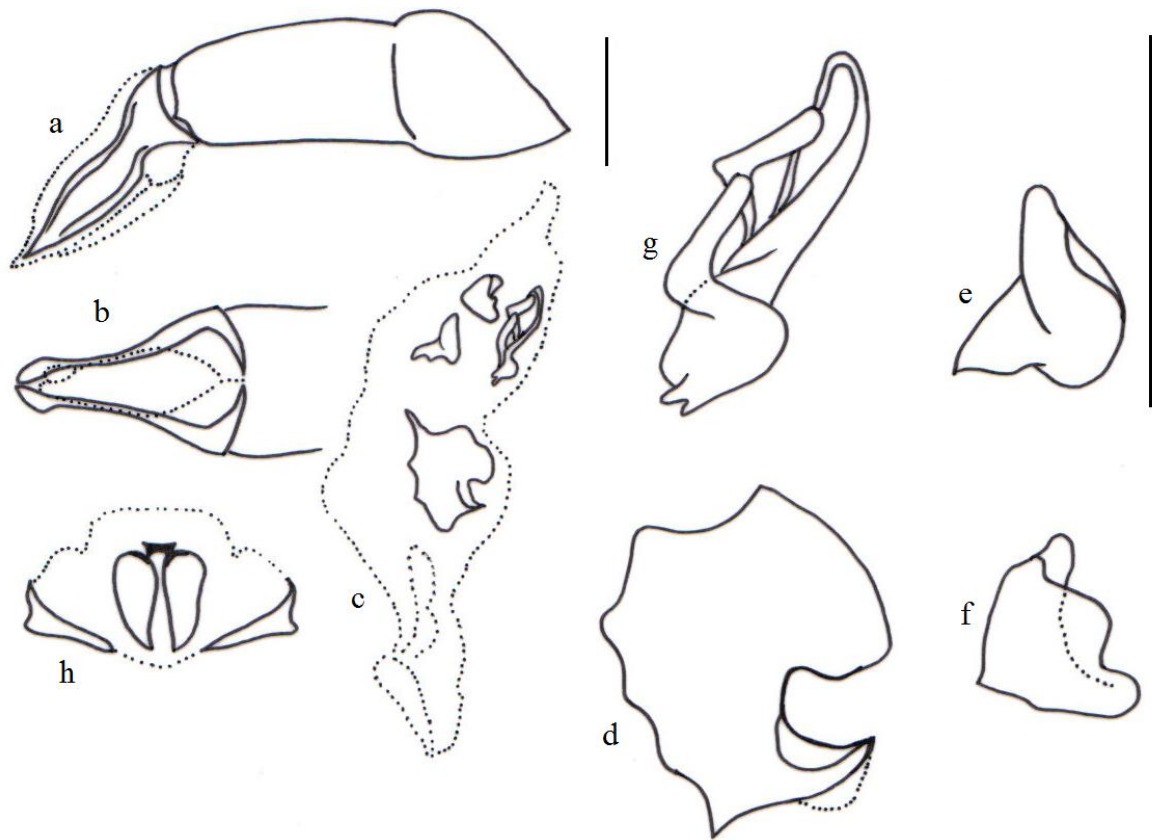


Figura 45. *Phanaeus kirbyi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 45a, b): en vista lateral, parámetros casi iguales en longitud a la falobase; ápice con forma ovalada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice hacia el último 1/3 parámetros con forma ovalada; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 45° . **Saco interno** (Fig. 45c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de rásputas en forma de escamas, en la región medial: sacos con rásputas en forma de escamas recubriendo el esclerito, este es cóncavo con forma irregular hacia la parte superior se proyecta una protuberancia en forma de gancho (Fig. 45d). **Esclerito basal** (Fig. 45e): ubicado en la base de un lóbulo con forma de U invertida mucho más ancha en la zona central. **Esclerito placa** (Fig. 45f): esclerito recubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito

con forma de media luna con una protuberancia en el extremo superior y extremo inferior en punta. **Esclerito elongado** (Fig. 45g): formado por tres piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 45h): placas laterales: bordean los costados laterales del segmento, sobre las placas una setas largas ocupando casi la mitad de la placa, ángulos externos redondeados; placas centrales: con forma ovalada las cuales no se unen en ningún punto, sobre las placas presencias de rásputas con forma de escamas; placas dorsales: con forma rectangular y no se internaliza entre las placas centrales.

Diagnosis:

Dorso verde, azul.verde a amarillo-verde brillante; raramente oscuro. Vientre verde brillante o azul-verde, de lo contrario marrón oscuro. Área paraocular: la superficie superior plana, no punturado en la región adyacente a los ojos. Pronoto: porción anterior de la cresta circumnotal fuertemente elevada, casi vertical, margen posterior de la cresta muy juntos, denticulos pequeños o medianos separados por una muesca poco profunda, redondeado; denticulos y muescas sólo en raras ocasiones borradas. Machos: Pronoto de los individuos grandes de forma desigual aplanados, ángulos posterolaterales (visto desde arriba) ampliamente redondeado, los márgenes exteriores estrechos hacia arriba; estos ángulos reducidos a tumosidades pequeñas y angulares en machos pequeños (Edmonds, 1994).

2.4.10 *Phanaeus meleagris* Blanchard, 1846

Material examinado

Colombia. Arauca , Tame, Brisas del Cravo 06° 31' 10" N 71° 40' 56" W 1000m Ecotono F. Alvarado 15-19/11/08 F.H. 1m. Peru, Cusco Mandor lower cloud forest/chacra/riverbed, 1050m pitfall human dung 13° 22' 00" S 70° 53' 52.6" W T. Larsen VI-2000. 1m.

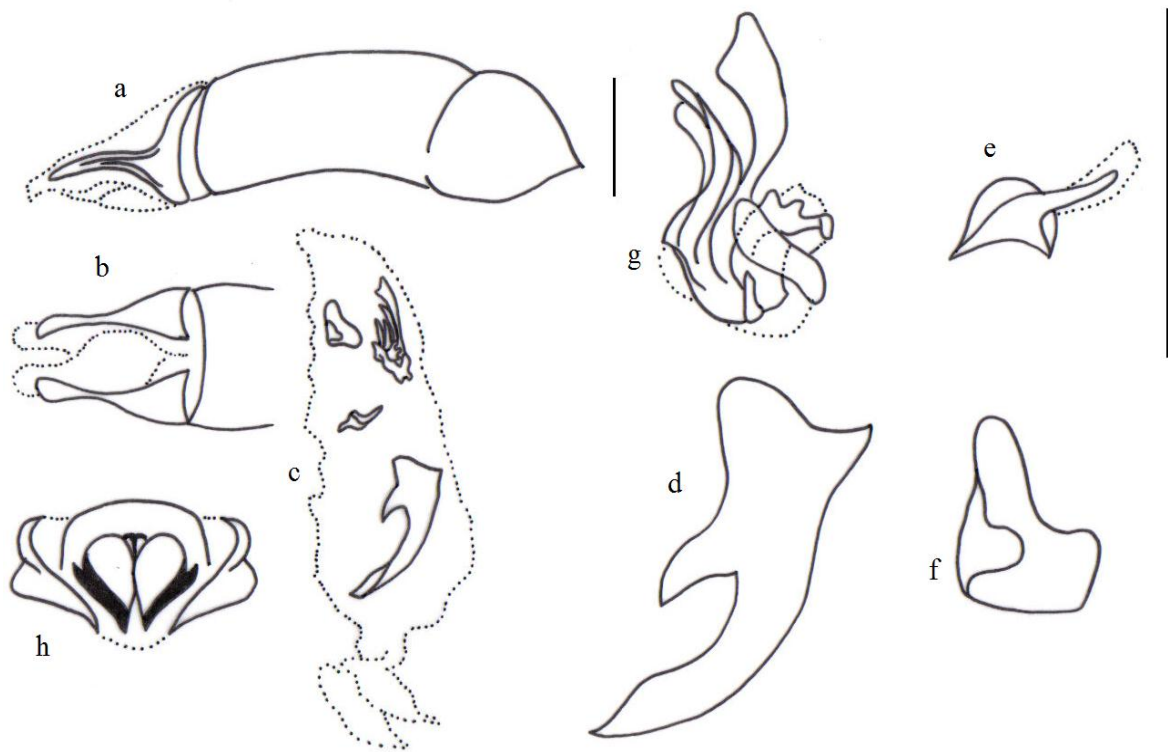


Figura 46. *Phanaeus meleagris* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 46a): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice con una ligera punta redondeada, con una proyección membranosa hacia el ápice formando una especie de aleta, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 46c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: saco de rásputas con forma de tres cinturones en U, el cinturón inferior con una organización de las escamas en forma de tiras, esclerito con forma de media luna con una gran protuberancia hacia el borde externo y en la parte superior, fuertemente esclerotizado, ocupa gran parte de la región medial (Fig. 46d). **Esclerito basal** (Fig. 46e): situado en un lóbulo pequeño, con forma semi-redonda con un mango superior poco esclerotizado. **Esclerito placa** (Fig. 46f): esclerito rodeado completamente por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito cóncavo con forma ovalada, una

proyección hacia el centro del esclerito. **Esclerito elongado** (Fig. 46g): formado por tres piezas, y una pieza externa pero muy junta a las otras piezas esta fusionada a la lámina de ráspulas en forma de escamas, el esclerito con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga en el ápice se une a una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice redondo y flexionado lateralmente. **Segmento genital** (Fig. 46h): placas laterales: recubren desde el borde externo hasta las placas centrales el segmento genital, con ángulos externos redondeados, todo el borde lateral hasta cubrir las placas centrales un cinturón de setas pequeñas; placas centrales: con forma de manzana las dos placas unidas hasta un 2/3 desde el ápice hasta la base; placas dorsales: no recubren totalmente las placas centrales y se internalizan hasta la mitad de ellas.

Diagnosis:

Dorso color oliva, marrón a verde oliva mate, con manchas en el pronoto producido por rugosidades negras (más extensa en hembras). Pigidio verde oscuro o marrón oliva; vientre oscuro, color verde brillante o marrón oliva; con reflejos brillantes. Escultura pronotal. Disco con rugosidades poco densas (en los machos) más densas (en las hembras); rugosidades negras, toda la superficie del pronoto, con punturaciones superficiales grandes (visto mejor desde ángulos bajos); cada uno con punturación central. Fosa basal usualmente ausente, si está presente pequeña y parcialmente borrado. Metasterno. Prominencia anterior acuminada, no limitado por una protuberancia. Macho: cuerno cefálico disminuyendo gradualmente desde la base hasta el ápice; pronoto como en *chalconelas* (Edmonds, 1994).

2.4.11 *Phanaeus wagneri* Harold, 1863

Material examinado

Costa Rica. Estación Palo Verde, Prov, Guana, 10m set 4993, R. U. Chavarría, L N 259000_388400 # 2458. IAvH 19729. 1m.

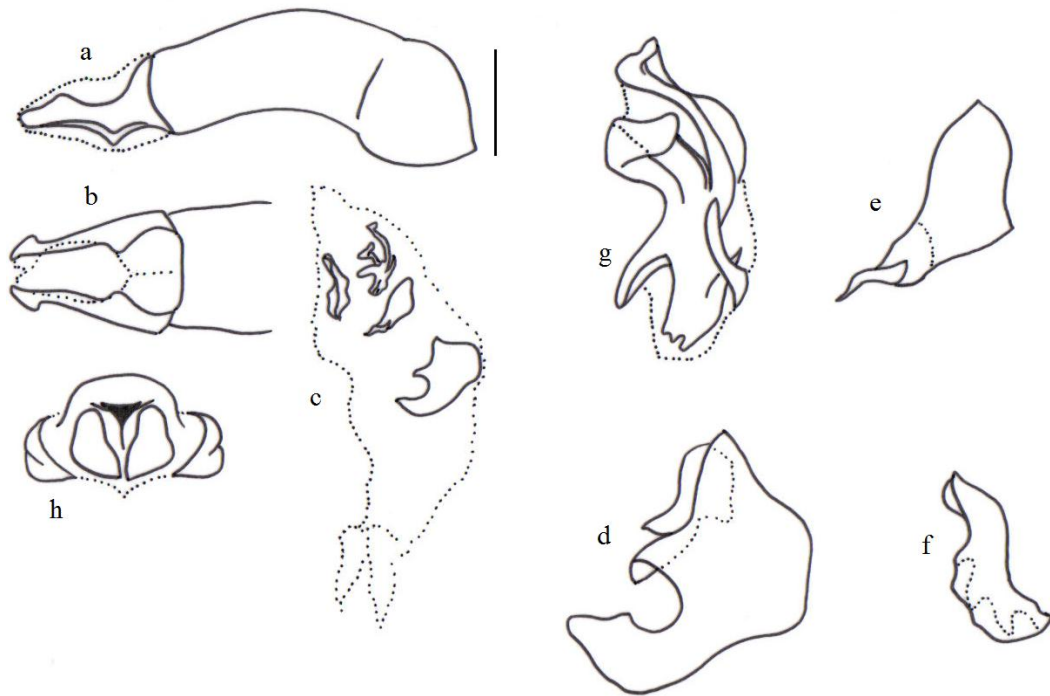


Figura 47. *Phanaeus wagneri* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 47a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice con punta ovalada, con una ligera proyección lateral, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180° . Saco interno (Fig. 47c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: saco de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de media luna con una gran protuberancia hacia el borde central y en la parte superior se ensancha en forma de aleta (Fig. 47d). **Esclerito basal** (Fig. 47e): situado en un lóbulo pequeño, con forma semi-redonda con un mango superior poco esclerotizado. **Esclerito placa** (Fig. 47f): esclerito rodeado completamente por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma de media luna y una proyección hacia el centro. **Esclerito elongado** (Fig. 47g): formado por tres piezas, y una pieza externa pero muy junta a las otras piezas esta fusionada a la lámina de rásputas en forma de escamas, el esclerito con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa

con una proyección larga en el ápice se une a una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice redondo y flexionado lateralmente. **Segmento genital** (Fig. 47h): placas laterales: recubren desde el borde externo hasta las placas centrales el segmento genital, con ángulos externos redondeados; placas centrales: con forma ovalada, las dos placas no se unen en ningún punto, la luz que se forma entre ambas placas centrales con forma de reloj de arena; placas dorsales: con forma semicircular y no se internalizan en las placas centrales.

Diagnosis:

Color variable, tres clases de la siguiente manera: (a) dorso negro mate con excepción de rojo brillante con reflejos amarillo-rojo (raramente amarillo-verde) en el pronoto y la parte posterior de la cabeza, coloración del pronoto generalmente se limita a los lados y en la línea estrecha a lo largo margen posterior, pero a veces se extiende hasta el disco; élitros con a lo sumo azul débil brillante (X 20); pigidio débilmente resplandeciente rojo, rojo-verde, amarillo o verde; vientre con luces de colores fuertes como el pigidio, (b) dorso azul oscuro uniforme o color del pronoto rojo sólo por rugosidades negro; verde, opaca a débilmente brillantes, vientre con reflejos azul fuerte (o verde), (c) dorso opaco, por lo general negro, élitros, las zonas de color del pronoto negro-marrón o marrón caoba, rara vez verde aceituna; pronoto de color rosado débil, amarillo y rojo, superficies de color verde amarillo o cobrizo, al menos a lo largo del margen anterolateral y posterior; pigidio débilmente brillante de color rosa a rojo o rojo-verde, vientre, sobre todo fémures, con fuertes reflejos rosados. Cabeza. Cresta paraocular ausente o sólo débilmente indicado. Escultura pronoto. Rugosidad densa en el disco y, a menudo también en los flancos; pinchazos superficiales que cubren la mayor parte de la superficie, salvo que se borró por rugosidades, pero a menudo muy difícil de ver incluso en un ángulo bajo, cada punturación pequeña, micropunto central, brillante, que persiste incluso si la punción asociado esta borrado. Fosa pronotal presente, a veces puntiforme, rara vez borrado. Metasterno. Acuminado con prominencia anterior, no limitado por la protuberancia. Machos: Cuerno cefálico de individuos grandes (visto desde el frente) sobresaliente basalmente y

estrechándose apicalmente; protuberancia basal no reducido bruscamente a fin de producir prominencias angulares; cuerno reducido a tubérculo cónico en individuos más pequeños. Pronoto como se describe para *P. cambeforti* (Edmonds, 1994).

2.4.12 *Phanaeus meleagris minus* Erichson, 1847

Material examinado

Colombia. Antioquia, Amalfi, Cañón del río Porce, 1221m, 6° 45' 42.43" N 75° 5' 28.31" W Bosque primario, BP32, ix.2006, Col. A. Bedoya. IAvH-E 108774. 1m.
Colombia Caquetá san Vicente del Caguan PNN Picachos IP Guayabal Alto del río Pato Fca. Andalucía 2° 47' 51" N 74° 51' 18" W 1250m Trampa excremento humano xi-xii.1997 F. Escobar. IAvH 22403. 1m.

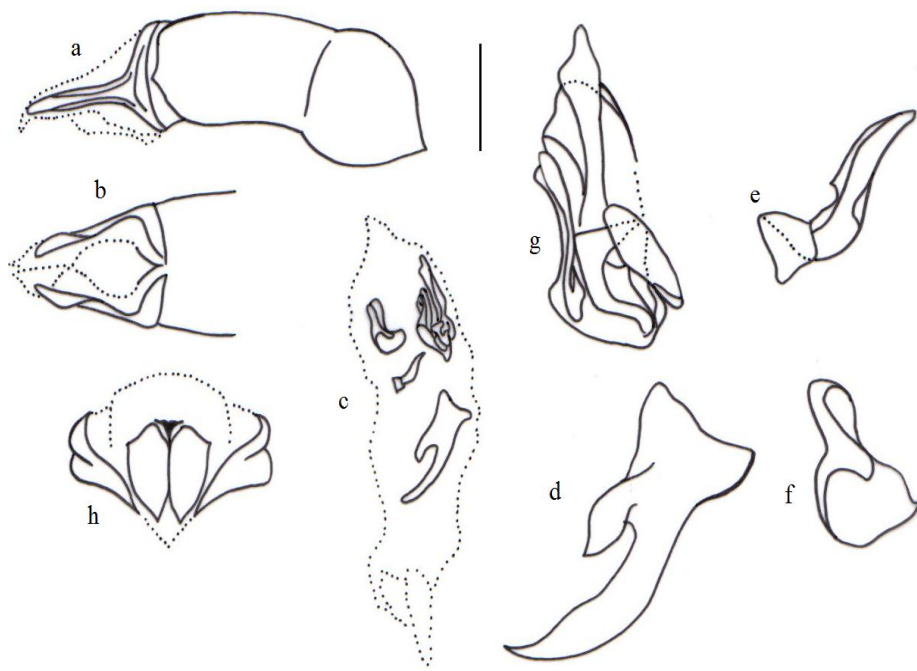


Figura 48. *Phanaeus meleagris minus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 48a, b): en vista lateral, parámetros casi iguales en longitud que la falobase; ápice con punta redondeada, con una proyección membranosa hacia el ápice formando una especie de aleta, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 48c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: saco de rásputas con forma de tres cinturones en J, el cinturón inferior con una organización de las escamas en forma de tiras, esclerito con forma de media luna con una gran protuberancia hacia el borde externo y en la parte superior, fuertemente esclerotizado, ocupa gran parte de la región medial (Fig. 48d). **Esclerito basal** (Fig. 48e): situado en un lóbulo pequeño, con forma semi-redonda con un mango superior de forma triangular poco esclerotizado. **Esclerito placa** (Fig. 48f): esclerito rodeado completamente por una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito cóncavo con forma ovalada, una proyección hacia el centro del esclerito. **Esclerito elongado** (Fig. 48g): formado por tres piezas, y una pieza externa pero muy junta a las otras piezas esta fusionada a la lámina de rásputas en forma de escamas, el esclerito con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga en el ápice se une a una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice redondo y flexionado lateralmente. **Segmento genital** (Fig. 48h): placas laterales: recubren desde el borde externo hasta las placas centrales el segmento genital, con ángulos externos redondeados, todo el borde lateral hasta cubrir las placas centrales un cinturón de setas pequeñas; placas centrales: con forma de manzana las dos placas unidas hasta un 1/5 desde el ápice hasta la base, terminando en una forma irregular; placas dorsales: no recubren totalmente las placas centrales y se internalizan hasta la mitad de ellas.

Diagnosis:

Superficie dorsal café-oliva con reflejos rojizos. Elitros con estrías bien definidas con concavidades negras. Tamaño medio ligeramente más grande que en las subespecies

nominales. Machos: Disco pronotal cubierto de grandes y dispersas gránulos negros. Hembras pronoto con arrugas vermiculita similares pero más dispersos que las subespecies nominales (Arnaud, 2002).

2.4.13 *Phanaeus haroldi* Kirsch, 1870

Material examinado

Colombia. Caquetá San Vicente del Caguan PNN Picachos IP Guayabal Alto del río Pato Fca. Andalucía 2° 47' 51" N 74° 51' 18" W 1250m Bosque trampa de excremento humano xi-xii. 1997 F. Escobar. Leg. IAvH 22407. 1m. Colombia Meta Villavicencio vía Puerto Colombia Fca. El Naranjal 04° 02' 91" N 75° 78' 15" W 150m. iii. 1998 A. Camacho. IAvH 19856. 1m. Colombia. Llanos Remolino Meta. 200msnm 1-2/IV/96. Col. A Lopera, S. Amézquita E.H. 1m. Colombia. Meta, Acacias, Finca Santana, 03° 59' 54" N 73° 36' 49" W 550-600msnm B. Galería. A. Lopera 07- 11/04/2009 Exc. Hum. A. Lopera. 1m. Sin datos. 1m.



Figura 49. *Phanaeus haroldi* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 49a, b): en vista lateral, parámetros más largos que la falobase; ápice con punta redondeada, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice en punta roma; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 45°. **Saco interno** (Fig. 49c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito con forma de U invertida que ocupa toda el área

medial y se extiende hacia la apical, en uno de los extremos se extiende un saco formando una estructura en U la cual es una lámina esclerotizada con unas zonas más fuertemente esclerotizadas formando unos escleritos pequeños con forma de espinas (Fig. 49d). **Esclerito basal** (Fig. 49e): forma redondeada pequeña con respecto al mango con bordes sinuados y mango con forma triangular, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 49f): esclerito rodeado completamente por una lámina de rásputas con forma de escamas que se extiende un poco más de este, esclerito con forma irregular con unas esclerotizaciones fuerte con forma de Y. **Esclerito elongado** (Fig. 49g): formado por tres piezas, todas las piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga más esclerotizada hacia el ápice del cual se desprende una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice recto. **Segmento genital** (Fig. 49h): placas laterales: bordean los costados laterales y el borde basal del segmento genital, ángulos externos redondeados; placas centrales: la primera mitad desde el ápice hasta la base cuadrada con setas pequeñas sobre el esclerito, la siguiente mitad con forma triangular alargada e invertida, la luz que se forma entre ambas placas con forma de botella; placas dorsales: rectangular delgada y no recubre completamente las placas centrales se internalizan en estas hasta $\frac{1}{4}$ desde el ápice hasta la base.

Diagnosis:

Pronoto, parte posterior de la cabeza débilmente a moderadamente color verde oscuro brillante; espinas del pronoto de ambos sexos negros. Élitros opacos, de color verde oscuro o más a menudo casi negro con brillos verdosos o azulado débil. Pigidio oscuro, débilmente verde brillante; vientre con reflejos verdes o azul-verde. Fosas pronotales basales visibles. Ángulo anterolateral con proyección lateral de un diente, posterior al área circumnotal fuertemente sinuosa; porción anterior (detrás de las zonas paraoculares), recto y perpendicular al eje longitudinal del cuerpo. Punción (30x) muy espaciadas y con frecuencia sólo visible posterolateralmente en machos; una distribución más uniforme en hembras. Metasterno. Prominencia anterior (visto de perfil) redondeado, a veces casi

lobuladas, (visto desde abajo) comprimido lateralmente, quillada longitudinalmente. Frente de las tibias cuadridentadas; cuarto diente basal a veces poco desarrollado; tres primeros dientes carinados longitudinalmente. Machos: En los individuos grandes, cuerno cefálico delgado, erguido, curvando posteriormente; reducido a tubérculo pequeño y triangular en individuos pequeños. En individuos de gran tamaño, porción triangular del disco pronotal cóncavo; ángulos posterolaterales apicalmente convergentes, espinas largas y con salientes anterodorsales, en los individuos más pequeños, disco convexo, espinas reducido a par de denticulos agudos, lateralmente comprimidas cerca del margen anterior (Edmonds, 1994).

2.4.14 *Phanaeus prasinus* Harold, 1868

Material examinado

Colombia. Caldas Norcasia Vda. San Roque reserva Natural Río Manso 05° 39' 40" N 74° 46' 98" W 160-220m. Bosque Trampa excremento humano #90 6-8.viii.2004. E. González, L. Arango & A. Montes. IAvH-E 72318. 1m. Colombia. Caldas Norcasia Vda. San Roque reserva Natural Río Manso 05° 39' 40" N 74° 46' 98" W 160-220m. Bosque Trampa excremento humano #90 6-8.viii.2004. E. González, L. Arango & A. Montes. IAvH-E 72318. 1m. Venezuela, Bolívar, Embalse Gurri, Isla Danto, 200m Bosque Semideciduo, Junio-Julio 1999 A Lopera. 1m. Colombia. Caldas Norcasia Vda. San Roque reserva Natural Río Manso 05° 39' 40" N 74° 46' 98" W 160-220m. Bosque Trampa excremento humano #62.viii.2004. E. González, L. Arango & A. Montes. IAvH-E 72329. 1m. Venezuela, Bolívar, Embalse Gurri, Isla Danto, 200m Bosque Semideciduo, Junio-Julio 1999 A Lopera. 1m.

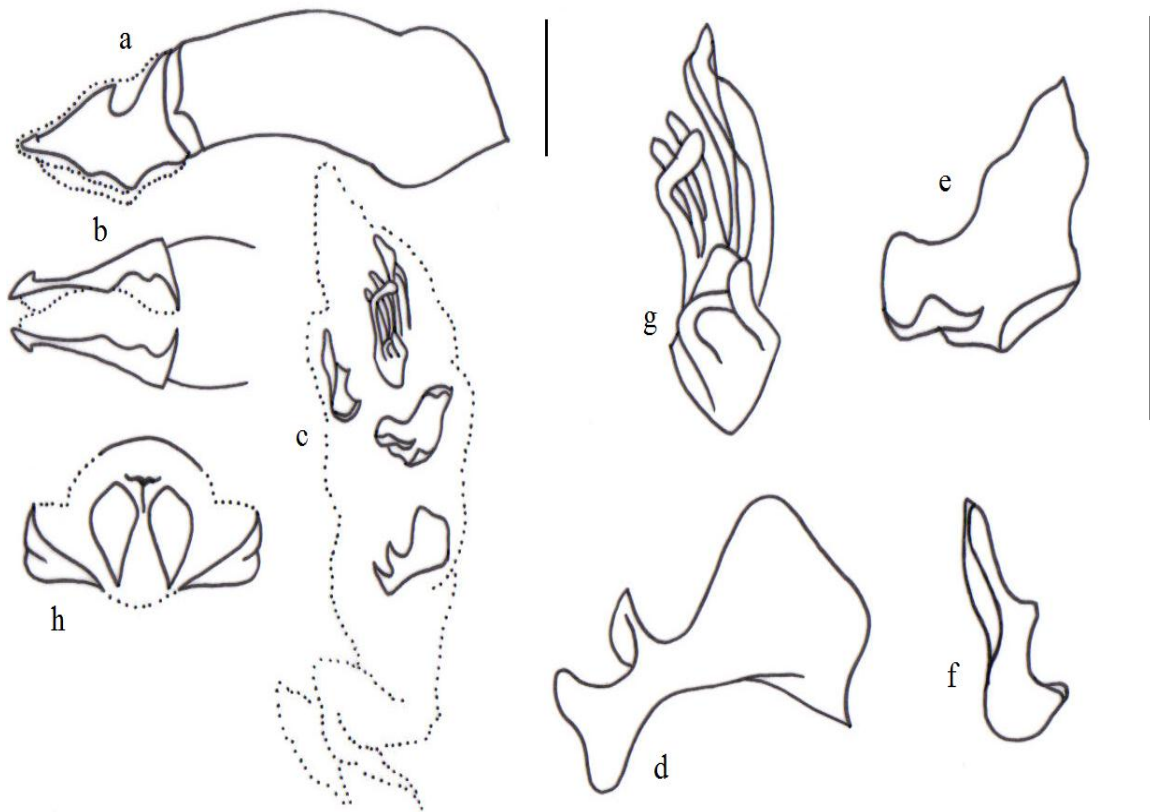


Figura 50. *Phanaeus prasinus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 50a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice con una proyección ventral, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice con una pequeña proyección; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 180°. **Saco interno** (Fig. 50c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito rodeado con un saco de rásputas con forma de espigas, esclerito en forma de media luna, con un ensanchamiento apical en donde se enrolla, hacia el borde interno una prolongación conspicua, cóncavo (Fig. 50d). **Esclerito basal** (Fig. 50e): situado en un lóbulo pequeño, esclerito con forma ovalada, cóncavo. **Esclerito placa** (Fig. 50f): esclerito rodeado de una lámina de rásputas con forma de escamas, esclerito con forma triangular con una proyección hacia el centro. **Esclerito**

elongado (Fig. 50g): formado por tres piezas, todas las piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga más esclerotizada hacia el ápice del cual se desprende una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice recto. **Segmento genital** (Fig. 50h): placas laterales: bordean los costados laterales con ángulos externos redondeados; la placa hacia el ángulo externo tanto la zona basal y lateral con presencia de setas cortas; placas centrales: forma arriñonada las dos placas completamente separadas, la luz que se forma entre ambas placas con forma de reloj de arena; placas dorsales: con forma de T y se internaliza 1/3 desde el ápice hasta la base.

Diagnosis:

Dorso color negro brillante u oscuro, verde claro o azul-verde raras veces con reflejos cobrizos, disco del pronoto de las hembras verdes con puntos negros centrales que prácticamente cubre el disco. Pigidio color como el dorso. Vientre negro u oscuro con reflejos verdes en las patas. Escultura pronotal. Como se describió para *P. hermes* excepto que en las hembras son de color negro, con perforaciones menos pronunciadas. Estrías elitrales punteadas (X10), punturaciones apenas visibles a simple vista. Interestrias débilmente convexas, finamente punteadas, las superficies uniformemente brillantes o por lo menos brillantes longitudinalmente. Machos: Margen anterior del clípeo débilmente bidentado, a menudo redondeado; proceso clípeal (visto de frente) con una cresta redondeada; carina cefálica de la mayoría de las hembras sólo débilmente tridentado. Disco pronotal de los machos grandes aplanado dorsalmente, ángulos posteriores curvados lateralmente y hacia arriba bruscamente, en los ángulos anteriores cada tubérculo con base cónica; pronoto de hembra uniformemente convexa, con carina transversal inclinada cerca del margen anterior, a veces débilmente dentada medialmente y seguido por una concavidad débil; porción anterolateral del pronoto aplanado uniformemente cubierto por gránulos con forma de escama; fosa basal del pronoto presente. Estrías elitrales punteadas (Edmonds, 1994).

2.4.15 *Phanaeus pyrois* Bates, 1887

Material examinado

Colombia. Nariño LaEspriella 50m Ex.Hum. bp T. F Escobar abril/95. IAvH-E 19739. 1m.
Colombia Chocó Pandó. Estación ambiental de Pandó 5° 42' 43" N 76° 37' 59" W 43m.
Trampa de excremento de cerdo. 20.x.2006. Andrade, J. & O. Rocha. IAvH-E 101303. 1m.
Costa Rica. Rancho Quemado, Pen de Osa, A. C. Osa. Prov. Punta. 200m. 4-25. May 1994,
A. L. Marín, L S 292500_511000 #2904. INBIO CRI001 987040. Col. A. Lopera. 1m.
Colombia. Centro forestal, Bajo calima. TR1. 21-IV-95 col. A Lopera. 1m. Colombia Sucre
Colosó estación primatológica Montes de María. 230m. 9° 32' 46" N 75° 20' 40" W.
Trampa de caída con excremento humano No 21.iv.2009. L. E. Franco. IAvH-E 108801.
1m.

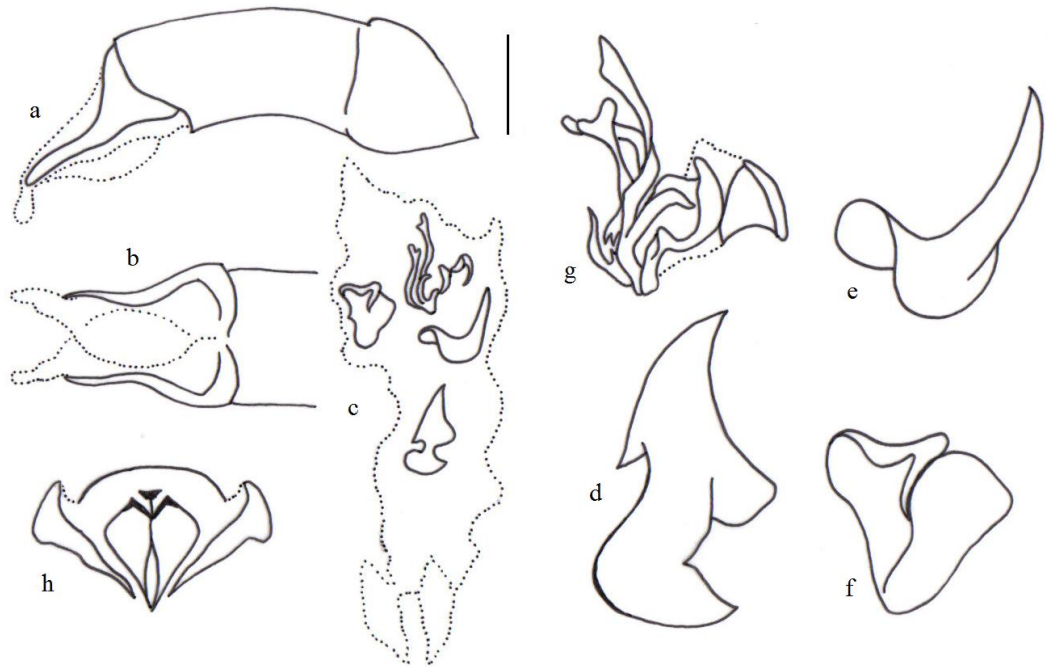


Figura 51. *Phanaeus pyrois* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 51a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; ápice con una proyección lateral membranosa y conspicua, borde dorsal de los parámetros disminuyendo su ancho gradualmente hasta el ápice; ápice con proyección latero-ventral membranosa con presencia de rásputas en forma de escamas; ángulo que se forma entre la falobase y los parámetros de 170°. **Saco interno** (Fig. 51c): región sub-medial: presencia de un lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: saco de rásputas organizadas en forma de trenzas con forma de espinas, esclerito cóncavo con forma alargada el extremo superior redondeado y en el inferior sobresale una aleta con forma triangular, hacia el centro dos proyecciones redondeadas (Fig. 51. d). **Esclerito basal** (Fig. 51e): situado en un lóbulo pequeño, con forma redondeada de la parte superior sobresale un mango rectangular. **Esclerito placa** (Fig. 51f): esclerito cubierto por una lámina de rásputas con forma de escamas solo en la parte inferior, esclerito con forma acorazonada con una protuberancia en el extremo superior central. **Esclerito elongado** (Fig. 51g): formado por tres piezas, anexo a ellas se encuentra una lámina de rásputas en forma de escamas, todas las piezas con forma de láminas que se juntan en la base de manera independiente, la pieza externa con una proyección larga más esclerotizada hacia el ápice del cual se desprende una lámina esclerotizada de forma irregular, la pieza intermedia con una proyección más corta que la externa y la pieza interna disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, ápice recto. **Segmento genital** (Fig. 51h): placas laterales: bordean los costados laterales con ángulos externos redondeados; la placa hacia el ángulo externo tanto la zona basal y lateral con presencia de setas cortas; placas centrales: forma hasta la mitad de las placas redondeadas desde el ápice a la base y luego de forma triangular, las dos placas completamente separadas, la luz que se forma entre ambas placas inicialmente disminuye su ancho y posteriormente aumenta y luego vuelve a disminuir; placas dorsales: se limita a un zona poco esclerotizada y sin forma.

Diagnosis:

Por lo general, de la siguiente manera: dos tercios posteriores del clípeo, áreas paraocular, si no todos, al menos los lados y ángulos anterolaterales del pronoto de color rojo brillante metálico; todas las zonas no coloreadas opacas o débilmente brillantes negros; élitros

totalmente negro mate con a lo sumo muy débil brillo azulado (por lo general sólo visible con una lupa con luz intensa); pigidio en la zona medial rojo brillante, verde alrededor de los márgenes. Con las siguientes variaciones: (a) determinados especímenes del occidente de Panamá, Costa Rica y Colombia, todos los especímenes examinados desde Ecuador ("funereus") casi enteramente negro, áreas de color muy discreto, restringida a los márgenes, pigidio, pronoto y con frecuencia sólo visible con una lupa (x 10), (b) determinados especímenes del centro de Costa Rica (Turrialba) completamente azul oscuro metalizado o débilmente verde brillante; élitros claramente más apagado que el pronoto (la mayoría de las muestras presentan coloración habitual Turrialba descrito anteriormente), y (c) cualquier área dorsal de color, independientemente de su tamaño o ubicación rojo o rojo-amarillo-verde. Vientre negro o negro y marrón, por lo general con reflejos verdosos distintos, débiles o azulados en las piernas. Escultura del pronoto. A simple vista para ambos sexos apariencia lisa a un aumento (x 20). Ancho de las estrías elitrales aparente van aumentan, por lo general débilmente convexas, interestrias deprimidas, en algunos especímenes (especialmente los individuos grandes) interestrias prácticamente planas. Interestrias por lo general uniformes (x 80) sin diferencias en los reflejos entre las áreas medianas, aquellas adyacentes a las estrías. En algunos ejemplares a simple vista porciones medianas de las interestrias 1-4 parecen un poco más brillantes de forma que su aparente convexidad se acentúa, cualquier variabilidad en la reflectividad visible a simple vista, desaparece cuando las ampliaciones son mayores (15 + x), interestrias aparecen uniformemente deprimidas. Todas las interestrias lisas excepto las laterales, que tienen punturaciones dispersas, pinchazos basales pequeños. Machos: Margen anterior del clípeo fuertemente bidentado medialmente; proceso clípeal (visto de frente) transversal; pronoto generalmente aparece completamente liso a simple vista, la escultura (X 10-30) restringido a la perforaciones simples, excepto en el disco de los machos, que puede llevar granulaciones y similares formaciones; cuerno cefálico del macho fuertemente curvado posteriormente sobre pronoto, espesada basalmente, fuertemente cónica hasta el ápice; reducido a carina bituberculada débilmente en individuos más pequeños; pronoto de los machos más grandes plano por encima, disco asumiendo una forma triangular con ángulos prominentes, posterolaterales agudas; aplanadas, disco triangular de machos pequeños

proporcionalmente más reducidos, situados delante, con ángulos posterolaterales del tubérculo débil (Edmonds, 1994).

2.5 *Diabroctis cadmus* Harold, 1868

Material examinado

Colombia. Sucre, San Marcos, La florida. 8° 39' 40''N 75° 08'05''W 38m. IAVH-E 101003. 1m. Colombia. Magdalena, PNN Tayrona. Neguanje. 155m. 11° 17' 41''N 74° 06' 15''W. Bosque seco. F2 Vaz-de-Mello df 2007. 1m. Colombia. Bolívar. Finca Pizano, Zambrano, Bolívar. 100m Col. A. Lopera IX-95. 1m.

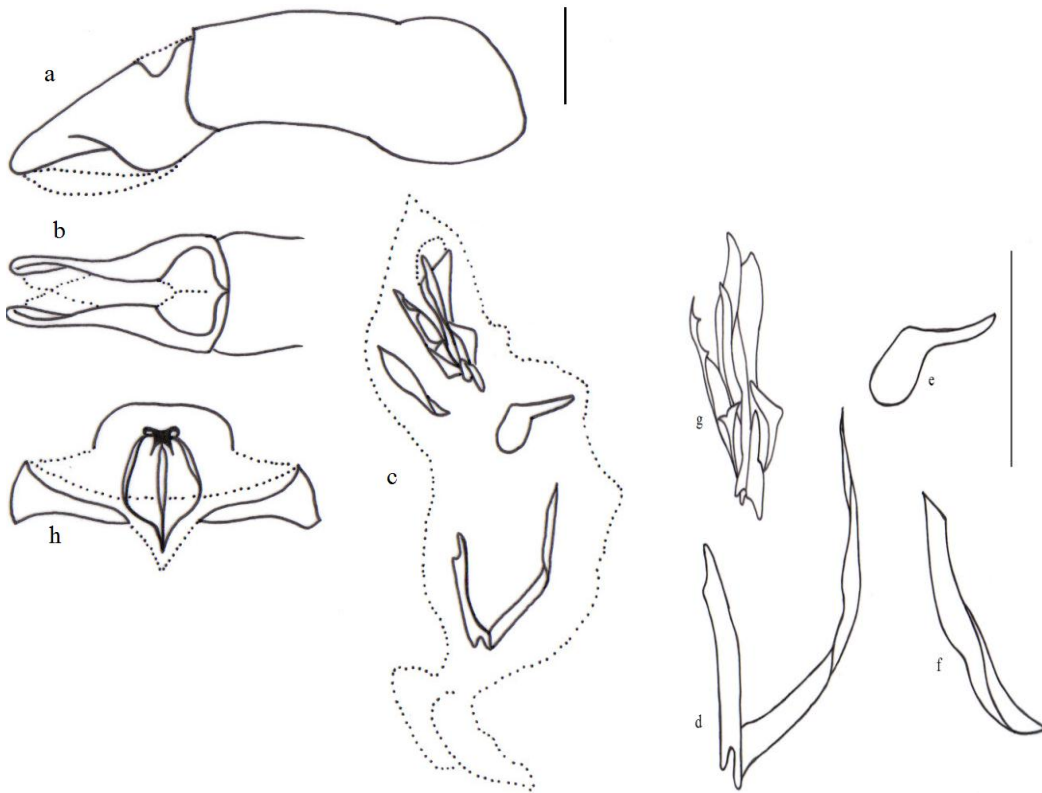


Figura 52. *Diabroctis cadmus* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 52a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente en su ancho hasta el ápice; ápice redondeado, ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 52c): en la región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de pequeñas escamas, en la región medial: esclerito en forma de U con presencia de ráspulas (Fig. 52d). **Esclerito basal** (Fig. 52e): forma redondeada con borde sinuado unida a un mango sub-rectangular. **Esclerito placa** (Fig. 52f): forma de media luna con un extremo de borde sinuado y setiforme. **Esclerito elongado** (Fig. 52g): base esclerotizada rodeada de ráspulas, un tercio hacia el ápice se bifurca, una de ellas sobresale en altura con respecto a la otra con cuatro prolongaciones y la otra con cinco prolongaciones. **Segmento genital** (Fig. 52h): las placas laterales de forma triangular, las placas centrales de forma elipsoidal y la placa dorsal: hacia el ápice forma triangular y en la base hay una bifurcación en el último tercio

Diagnosis:

Cabeza de la hembra en vista dorsal con dos carinas transversas bien marcadas; la posterior se extiende entre los ojos y usualmente presenta tres tubérculos. En los machos esta carina es seguida de cuernos y otras protuberancias entre los ojos. Borde externo de la tibia posterior con una fuerte cresta oblicua. Especies de gran tamaño y usualmente de color verde metálico *Diabroctis*. (Medina y Lopera, 2000)

2.6 *Gromphas aureginosa* Perty, 1830

Material examinado

Brasil. AC. Cruzeiro do sul Fazenda Morada Nova 07° 37' 57"S 72° 43' 43"W 25-26/XI/1996. Motta C. S. et alii col. Luz mista mercurio Luz negra BL e BLB Lençol. IAvH 54584. 1m. Alejandro Lopera excremento de vaca. No datos. 1m

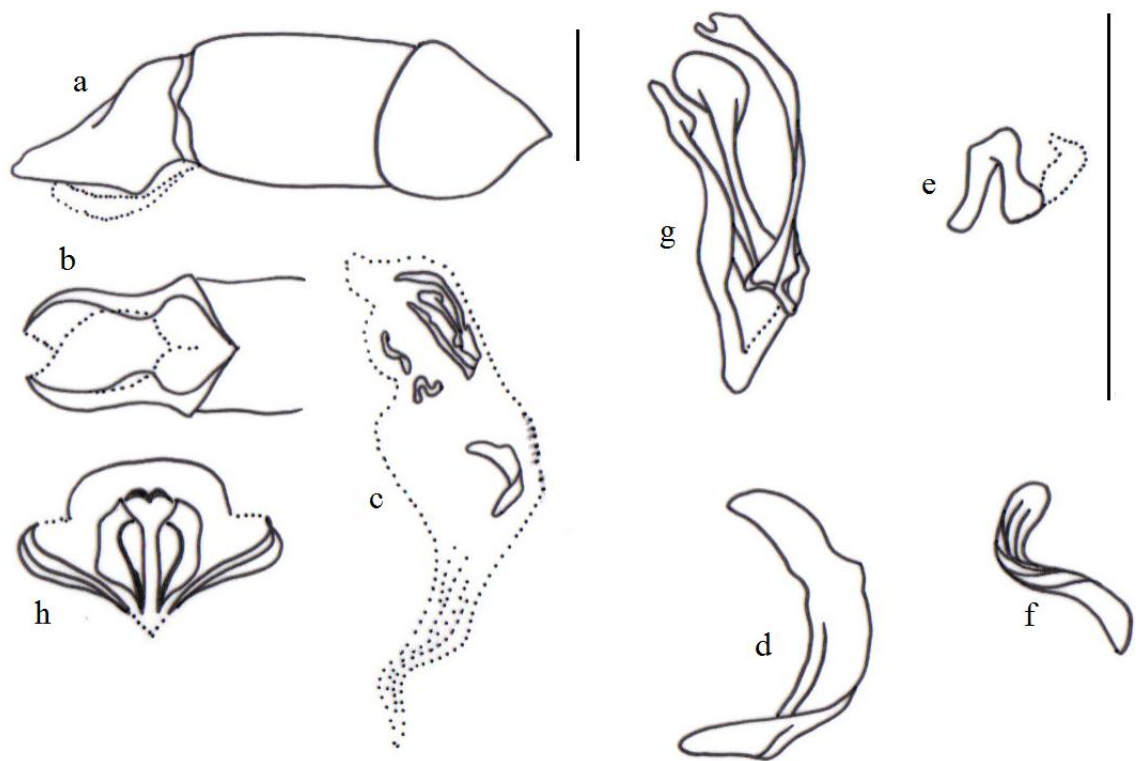


Figura 53. *Gromphas aureginosa* morfología órgano genital masculino. a. Edeago, b. Parámetros, c. Saco interno, d. Esclerito medial, e. Esclerito basal, f. Esclerito placa, g. Esclerito elongado, h. Segmento genital.

Edeago (Fig. 53a, b): en vista lateral, parámetros más cortos que la falobase; borde dorsal de los parámetros disminuyendo gradualmente en su ancho hasta el ápice; ápice agudo, ángulo que se forma entre los parámetros y la falobase de 180°. **Saco interno** (Fig. 53c): en la región sub-medial: presencia de lóbulo cubierto de escamas, en la región medial: esclerito en forma de media luna cóncavo en el extremo inferior con presencia de rásputas (Fig. 53d). **Esclerito basal** (Fig. 53e): forma de U invertida con borde. **Esclerito placa** (Fig. 53f): forma de media luna con un extremo de borde sinuado. **Esclerito elongado** (Fig. 53g): base esclerotizada rodeada de rásputas, tres piezas, la pieza basal con forma de V siendo la base de las otras dos piezas. **Segmento genital** (Fig. 53h): las placas laterales de forma triangular, las placas centrales de forma en media luna y la placa dorsal: hacia el ápice forma de m la cual se internaliza entre las placas centrales las cuales forman un área arriñodana.

Capítulo 3. Relaciones filogenéticas

Los trabajos de filogenia en Scarabaeinae se han basado principalmente entre géneros en tribus consideradas monofiléticas (Scarabaeini, Eucraniini, Phanaeini, Onthophagini) o relaciones entre especies del mismo género (Vaz de Mello, 2007). Ocampo y Hawks (2006) presentaron un análisis molecular, confirmando la relación filogenética entre Eucraniini y Phanaeini (propuesta por Zunino en 1983 y 1985), este análisis también apoya la hipótesis del surgimiento múltiple de rodaje.

Para los géneros y especies de la tribu Phanaeini se propone a partir de la genitalia masculina 35 caracteres. Es importante resaltar que este es un análisis exploratorio que da una idea general acerca de como pueden ser las relaciones filogenéticas de la tribu Phanaeni a partir de los caracteres de la genitalia masculina, sin embargo se necesita de otros caracteres informativos y más especies para tener una mejor hipótesis de las relaciones de los miembros de la tribu.

En el análisis filogenético del género *Coprophanaeus* se encontraron cuatro arboles igualmente parsimoniosos (longitud de 336 pasos, índice de consistencia IC=46, índice de retención IR= 35) Fig. 54. Una característica general de estas topologías es que unos pocos nodos están sustentados por sinapomorfias, mientras que los nodos terminales, están definidos por caracteres homoplásicos.

El árbol seleccionado muestra que el nodo formado por *C. abas* y *C. gamezi* están apoyados sobre dos sinapomorfias (forma de las placas centrales y ángulo inferior de las placas laterales redondeado del segmento genital). Al igual el nodo que define *C. conocephalus* y *C. solisi* se soportan por una sinapomorfia (las placas centrales del segmento genital están completamente separadas). El grupo externo *S. leander* está fuera del grupo como se espera. Sin embargo el cladograma muestra poca resolución en la mayoría de las especies del género.

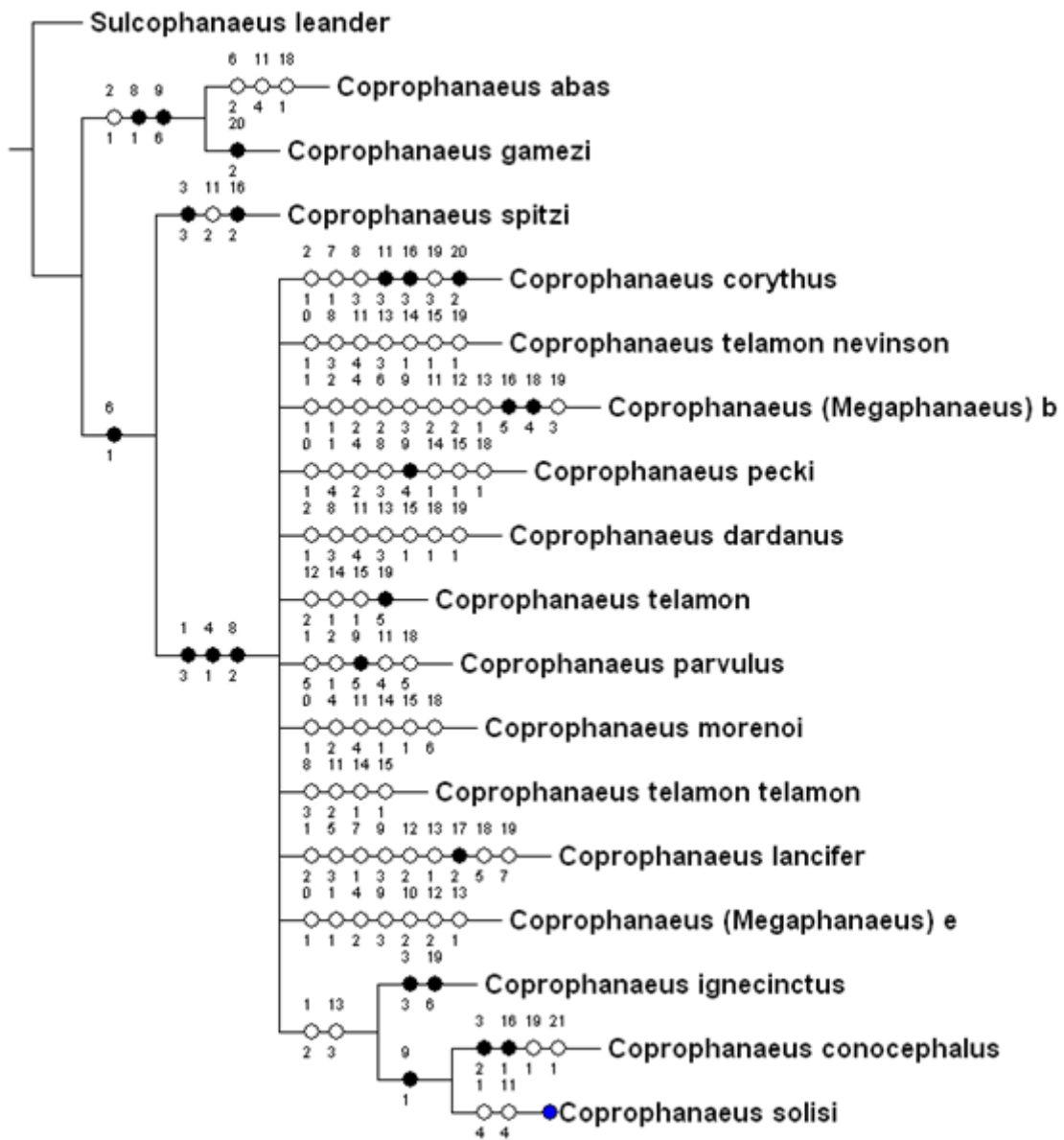


Figura 54. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de *Coprophanaeus*. Longitud de 133 pasos, Índice de consistencia: 46 e Índice de retención: 35

El análisis para *Oxysternon* muestra una mayor resolución de las relaciones filogenéticas de las especies del género, se encontró un total de dos árboles más parsimoniosos con una longitud de 39 pasos, índice de consistencia de 90 e índice de retención de 100, este cladograma es bastante consistente (Fig. 55.), cabe resaltar que todas las especies

estudiadas se encuentran en el subgénero *Oxysternon* definido por Edmonds & Zidek (2004). Las subespecies *O. festivum viridanum* y *O. festivum festivum* se soportan por una sinapomorfia (Forma del esclerito elongado), estas dos sub-especies junto a la especie *O. festivum* también se soportan bajo la sinapomorfia forma rectangular del esclerito placa. Tres sinapomorfias soportan al grupo a excepción de *O. palaemon* ápice de los parámetros estrechos, bordes esclerotizados del segmento genital confluentes cubriendo la parte central y la forma del esclerito placa.

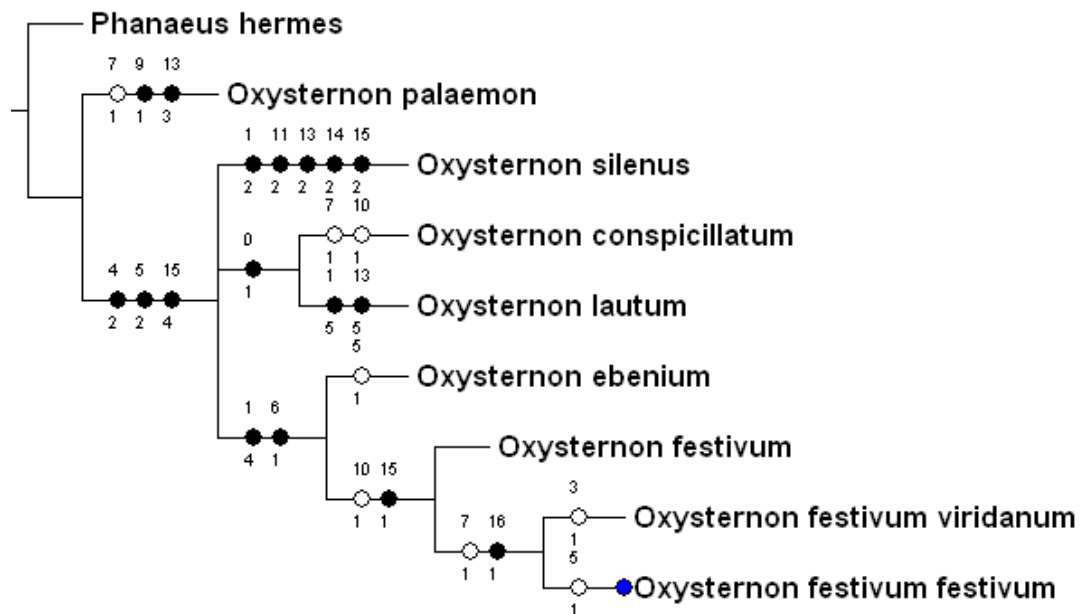


Figura 55. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de *Oxysternon*. Longitud de 39 pasos, Índice de consistencia: 90 e Índice de retención: 100.

El análisis del género *Phanaeus* mostró 15 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 119 pasos, índice de consistencia de 48, índice de retención de 46, el cladograma no presenta una buena resolución de las relaciones filogenéticas del grupo, se observan cuatro nodos (Fig. 56.), uno para *P. meleagris* y *P. meleagris mimas* los cuales junto a *P. pyrois* se sustentan en dos sinapomorfias (ángulo de 180° entre los parámetros y la falobase, y forma sub-rectangular del ápice de los parámetros en vista ventral). Estas tres especies junto a *P. cambeforti* forman un nuevo nodo cabe resaltar que de acuerdo a

Edmonds y Zidek, 2012 estas cuatro especies se encuentran dentro del subgénero *Notiophanaeus*.

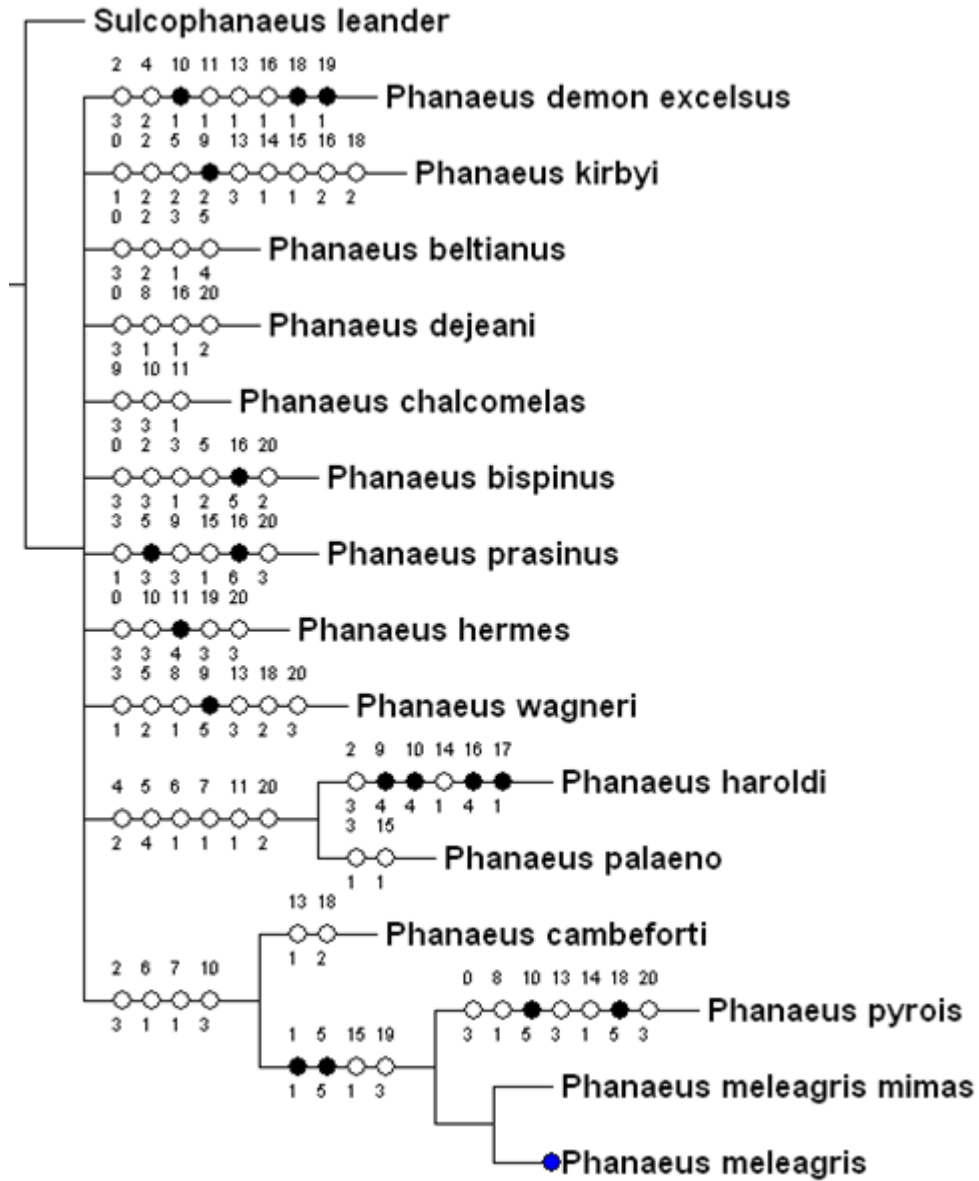


Figura 56. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de *Phanaeus*. Longitud de 119 pasos, Índice de consistencia: 48 e Índice de retención: 46.

Se observaron 48 árboles consenso igualmente parsimoniosos para *Sulcophanaeus*, el árbol seleccionado tiene 57 pasos de longitud, índice de consistencia de 75 e índice de retención

topologías observadas es que unos pocos nodos están sustentados por sinapomorfias. El árbol muestra que a excepción de dos especies (*O. silenus* y *O. palaemon*) el género *Oxysternon* se encuentra apoyado por una sinapomorfia; presencia de ráspulas en forma de setas largas, *Sulcophanaeus* por su parte aunque no forma un grupo consistente la gran mayoría de especies se agrupan formando un nodo junto con *O. silenus* y *O. palaemon* apoyados bajo una sinapomorfia, forma redondeado del ápice de los parámetros. Mientras que *S. faunus* está fuera del grupo donde se encuentran el resto de especies, al igual que las tres especies de la tribu Eucraniini (*Anomiopsodes heteroclyta*, *Ennerabdus lobocephalus*, *Eucranium* sp.).

En el caso de *Coprophanaeus* la mayoría de las especies se encuentran bajo dos nodos pero estos no están apoyados por sinapomorfias; en uno de los nodos se encuentran dos especies de *Phanaeus*, *P. pyrois* y *P. wagneri*. En *Phanaeus* seis especies se encuentran fuera del nodo donde se encuentra la mayoría de especies del grupo y tres de ellas se encuentra fuera del nodo principal del grupo.

Solo dos sinapomorfias pueden definir a la tribu Phanaeini forma del ápice redondeado y ráspulas en forma de V invertida en el extremo superior de saco interno. Cabe resaltar que la especie *S. faunus* se encuentra fuera de los grupos de la tribu; la genitalia de esta especie se caracteriza por la forma particular de su edeago, el esclerito medial ocupa casi toda la región medial con un diente conspicuo y hacia la base se ensancha formando dos aletas, en toda la tribu el esclerito placa se ubica en un lóbulo pequeño presente en la zona apical del saco interno sin embargo en esta especie el esclerito no se ubica sobre este.

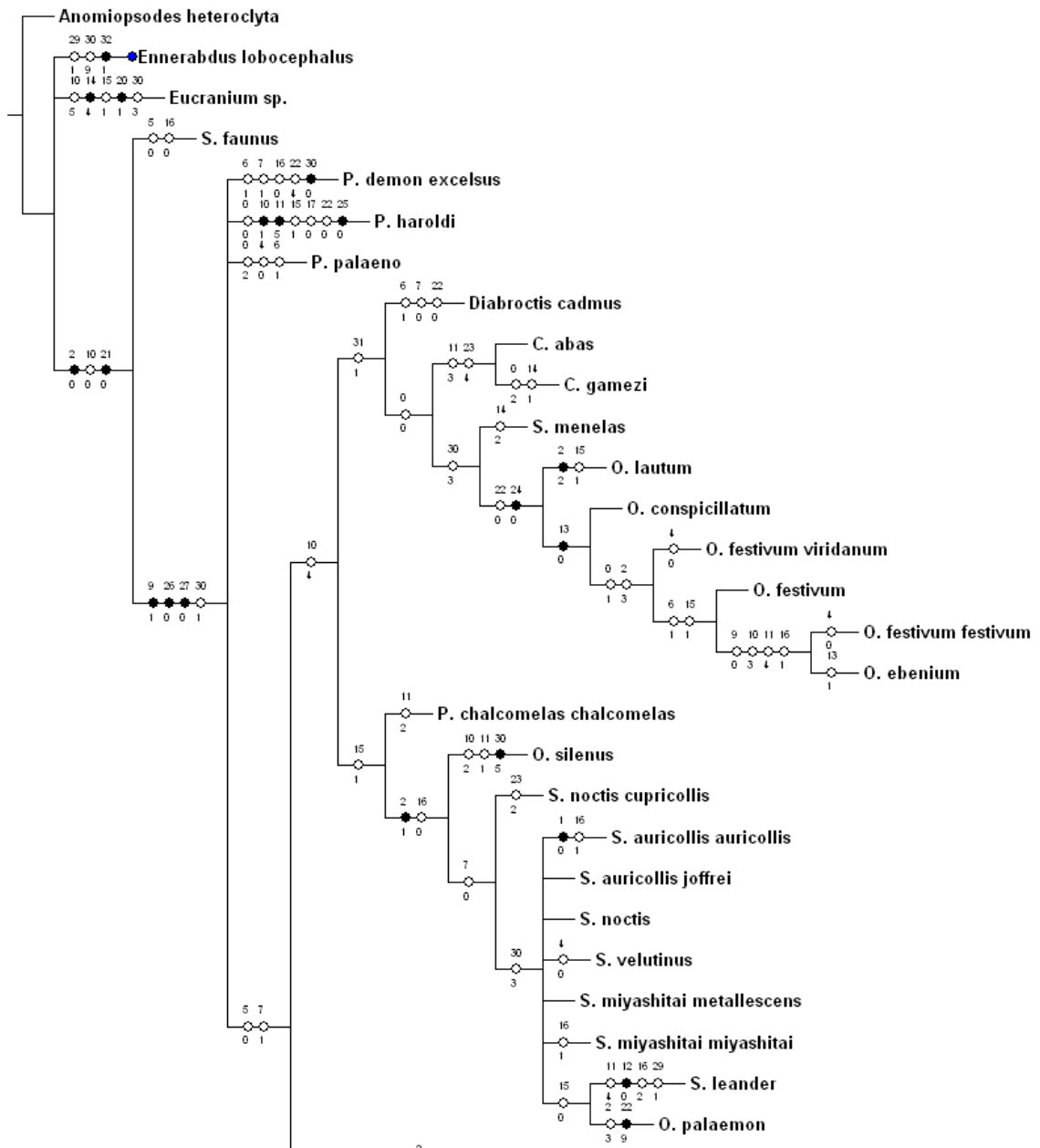


Figura 58. Cladograma de las relaciones filogenéticas de las especies de la tribu Phanaeini. Longitud de 212 pasos, Índice de consistencia: 35 e Índice de retención: 61.

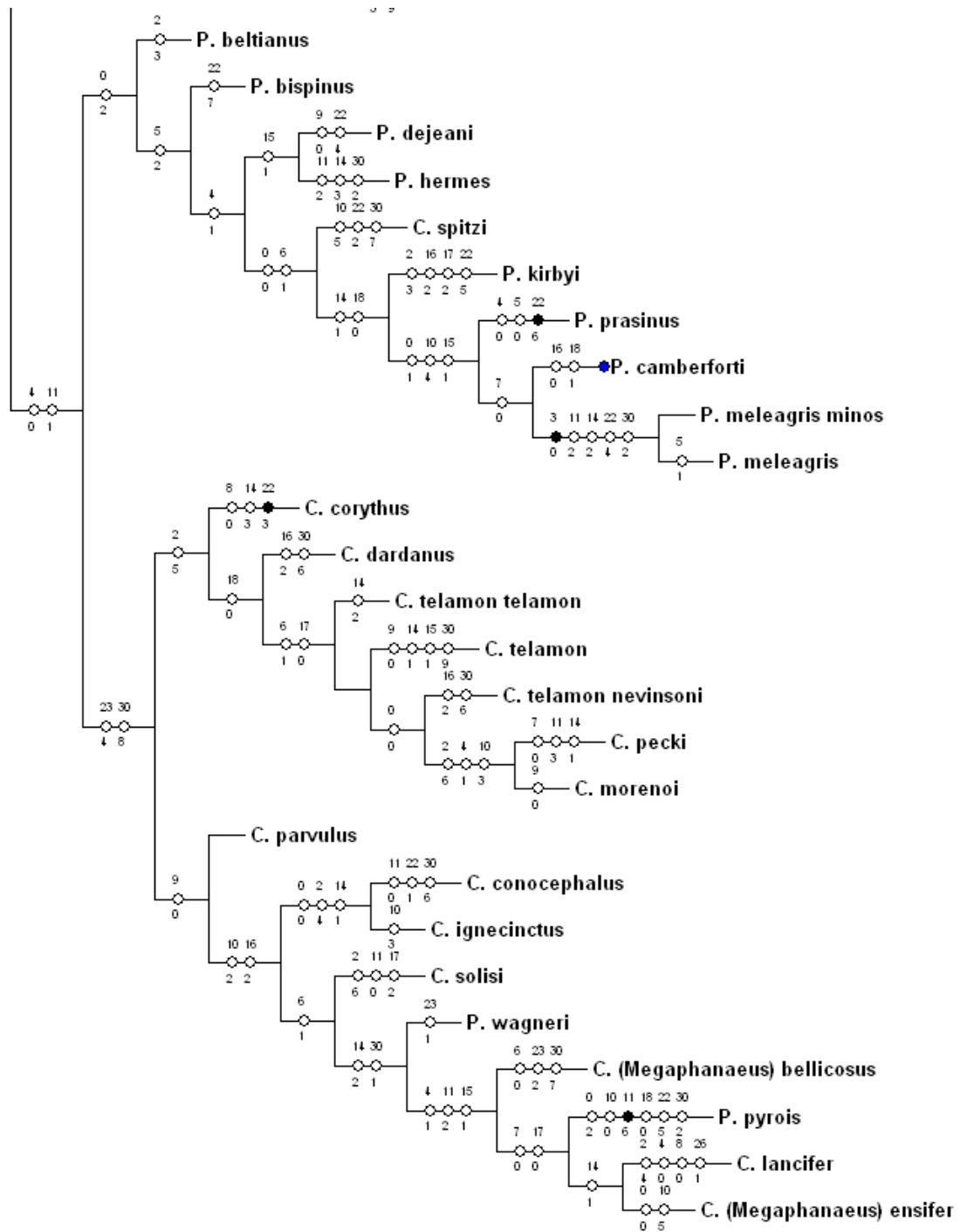


Figura 58. (Continuación)

4. DISCUSIÓN

El uso de caracteres de la genitalia masculina en la taxonomía de los diferentes grupos de escarabajos coprófagos 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 su evolución parece estar sometida a mecanismos de control distintos a los que actúan sobre los caracteres adaptativos, resulta un análisis de las afinidades supra específicas mucho más confiable que el convencional basado únicamente en la morfología externa (Zunino y Halffter, 1988), sin embargo algunos autores admiten que el uso de caracteres taxonómicos genitales en insectos están sometidos a procesos de rápida divergencia (Zunino, 2012; House y Simmons, 2003).

El uso de los caracteres de la genitalia masculina en la delimitación de los géneros de la tribu Phanaeini ha sido muy escaso, por ejemplo en la revisión del género *Coprophanaeus* realizada por Edmonds y Zidek (2010) se presenta la fotografía del edeago para cada especie del grupo, sin embargo no se hace descripción de esta estructura, otro trabajo que evalúa la descripción de la genitalia masculina y femenina es el realizado por Price (2005) sobre el grupo Vindex del género *Phanaeus*. En otros grupos la morfología interna del órgano genital masculino ha servido para separar y definir grupos naturales de especies como el género africano *Epirinus* (Medina y Scholtz, 2005) y *Deltochilum* (González *et al.*, 2009).

Edeago. En la subfamilia Scarabaeinae el ángulo entre la falobase y los parámetros es de más de 110° alcanzando los 180° en grupos como Coprini, Onitini y Eucraniini (Medina *et al.*, 2013). En el resto de las tribus la falobase forman un ángulo entre 90° y 110°, en el caso de la tribu Phanaeini en la mayoría de las especies el ángulo que se forma es de 180°, solo en algunos casos como *O. conspicillatum*, *O. lautum*, *C. spitzzi*, *C. ignecinctus*, *P. kirbyi*, *S. menelas* entre otros, el ángulo es de 45°, la mayoría de especies de *Phanaeus*

tienen un ángulo 170° y solo en *C. gamezi* el ángulo entre los parámetros y la falobase es de 90° .

La tribu Phanaeini presenta parámetros simétricos, sin embargo por ejemplo los deltochilines de África y Australia poseen parámetros asimétricos aunque los del nuevo mundo presentan parámetros simétricos, algunos *Deltochilum* (González *et al.*, 2009), y las especies del género *Scybalocanthon* (Molano y Medina, 2010) también presentan los parámetros asimétricos.

La variación en la forma de los parámetros es amplia en los diferentes grupos de Scarabaeinae, este carácter es de suma importancia taxonómica y marca las diferencias en los tipos de edeagos; en *Canthon* por ejemplo se definen cuatro tipos de formas de los parámetros: triangular, rectangular, forma de bota con un diente curvado en posición ventral y cara ventral sinuada (Medina *et al.*, 2003); para el caso de la tribu Phanaeini se observan parámetros con forma triangulares y rectangulares, además algunas especies presentan variaciones como: proyecciones dorsales o ventrales como en *O. festivum festivum*, *O. festivum viridanum*, *S. velutinus*, cuando las proyecciones son conspicuas y puntiagudas se define como un diente, este es el caso de *C. conocephalus*, *C. corythus*, *C. telamon nevinsoni*, *C. dardanus*, *C. telamon*, *C. ignecinctus*, *C. parvulus*, *C. solisi* y *C. lancifer*.

Los parámetros pueden ser más cortos, iguales o más largos con respecto a la falobase; toda esta variación también se encontró en la tribu Phanaeini, en *Oxyterson* y *Sulcophanaeus* los parámetros con respecto a la falobase son más cortos, mientras que en algunas especies de *Phanaeus* y *Coprophanaeus* los parámetros son más largos o iguales que la falobase, como caracteres llamativos se encuentra una proyección membranosa en el ápice de los parámetros con ráspulas en forma de escamas en *P. pyrois*.

En general los edeagos en Scarabaeinae son glabros pero en especies como *Byrrhidium* Harold, 1869 hay presencia de setas, en Phanaeini se observa la presencia de una sola seta en el ápice de los parámetros en *S. auricollis auricollis*. En otras especies de Scarabaeinae

se presenta una fila de setas largas al lado de los parámetros (Medina *et al.*, 2013). Otro carácter que presenta mucha variación en la forma, es el ápice de los parámetros que para Phanaeini se define tres: redondeado, que en algunos caso como *P. dejeani* y *P. palaeno* se estrecha aunque la punta es redondeada, triangular o sub-triangular, y rectangular, la variación de estas formas la presenta *P. kirbyi* y *P. beltianus* en los que el ápice se aplana formando una especie de aleta.

Segmento genital. Estas placas varían en posición, orientación, forma y grado de esclerotización (Medina *et al.*, 2013), varios autores ha tomado características del segmento para la definición de especies y en filogenia (Philips *et al.*, 2004 y 2002).

En las especies de la tribu Phanaeini, el segmento genital presenta bordes esclerotizados confluentes que pueden estar cubriendo parcial o totalmente las placas centrales, en general el ángulo externo de las placas laterales es de 90° y redondeado; haciendo que el segmento tenga una forma semi-cuadrada, sin embargo especies como *C. corythus* y *C. lancifer* presentan unas prolongaciones en el ángulo de los bordes laterales en forma de gancho, la variación en las placas laterales se presenta en el grado de espesor, por ejemplo en *Arachnodes splendidus* (Fairmaire, 1889) las placas laterales son delgadas y son mucho más gruesas en *Gyronotus fimetarius* Kolbe, 1894 (Medina *et al.*, 2013).

Las placas centrales o placas mediales varían dentro de la subfamilia, la placa central puede variar en el grado de esclerotización, formar dos proyecciones o estar divididas en dos placas quitinizadas que se unen o también pueden estar completamente separadas, para las especies de la tribu se observó mucha variación de este carácter debido a que estas pueden tener forma semicircular, arriñonada, acorazonada, semicuadrada, triangular o una mezcla de estas formas, por ejemplo en los subgéneros de *Deltochilum*: *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* las placas centrales se dividen en dos generando una bifurcación que forman a su vez unas áreas entre las dos placas (González *et al.*, 2009), estas áreas entre las placas centrales en Phanaeini tienen formas triangulares, ovaladas, rectangulares hasta forma de botella y ello depende de la forma de las placas centrales.

Otra placa que se define adicional a las propuestas por Medina *et al.* (2013) es la placa dorsal pues en los segmentos genitales de las especies de la tribu Phanaeini se observa mucha variación en forma, en su disposición espacial con respecto a las placas centrales y además estas placas se internalizan recubriéndolas, en la tribu la placa dorsal puede adoptar formas trapezoidales, semicirculares o rectangulares.

Generalmente el segmento genital no presenta estructuras accesorias como setas, espinas o demás piezas u ornamentaciones sobre las placas, para los subgéneros *Calhyboma* y *Telhyboma* de *Deltochilum* no se reportan estructuras accesorias en el segmento genital (González *et al.*, 2009), igualmente en *Scybalocanthon* (Molano y Medina, 2010) ni en *Canthon* (Medina *et al.*, 2003) mientras tanto en la tribu *Phanaeini* algunas especies presentan setas en las placas centrales y laterales, se encuentran setas en las placas centrales en especies como *C. telamon nevinsoni*, *C. pecki*, *C. telamon*, *C. morenoi*, *C. telamon telamon*, *P. kirbyi* y *P. haroldi* y setas en las placas laterales se encuentran en *P. kirbyi*, *P. pyrois*, *P. prasinus*, *P. meleagris mimos*, *P. meleagris*, *P. palaeno*, *C. telamón nevinsoni*, *C. pecki*, *C. dardanus*, *C. telamon*, *C. morenoi*, *C. telamon telamon*. Ornamentaciones de las placas laterales se muestran en *S. leander* en donde se observa un cinturón quitinizado de bordes sinuados.

Saco interno del edeago. De acuerdo a lo propuesto por Medina *et al.* (2013) el saco interno se ha dividido en cuatro regiones: basal, sub-medial, medial y apical, el área basal es la zona contigua a las temonas y generalmente desprovista de estructuras esclerotizadas.

En el área sub-medial área contigua a la basal hay presencia de sacos de rásputas, en el caso de la tribu Phanaeini estos sacos adoptan diversas formas, al igual que los tamaños y formas de las rásputas definidas así por Zunino (1972) o cepillos del saco interno (Medina *et al.*, 2003), por ejemplo en *O. festivum*, *O. festivum viridanum*, *O. festivum festivum*, *O. conspicillatum*, *O. lautum* y *O. ebenium* se observan setas largas, mientras que en *P. haroldi* se presentan unas esclerotizaciones en forma de láminas alrededor del esclerito. En

la gran mayoría de las especies de la tribu Phanaeini estas rásputas cubren toda el área sub-medial al igual que en las especies *Byrrhidium convexum* Scholtz y Howden, 1987, *Ennearabdus lobocephalus* Harold, 1868 (Medina *et al.*, 2013)

Por otra parte todas las especies de la tribu presentan en esa región un lóbulo corto cubierto de rásputas en forma de escamas o espinas, este lóbulo ha sido observado también en especies de *Scybalocanthon* (Molano y Medina, 2010) en otros Deltochilini como en *Canthon bicolor* (Medina *et al.*, 2003), *Canthon auricollis* Redtenbacher, 1867 y las especies de *Deltochilum* siendo este lóbulo un poco más largo en este grupo (González *et al.*, 2009).

En la región medial estructuras esclerotizadas pueden estar presentes o no, en las especies con presencia de escleritos el número de ellos es variable de uno a tres y la forma dependen de cada especie, en la tribu Phanaeini en todas las especies se encuentra un solo esclerito con variación en la forma de acuerdo a la especie, mientras que en la tribu Deltochilini nunca se presenta este esclerito a excepción del género *Deltochilum* (Medina *et al.*, 2013). En otros géneros como *Onthophagus* (Binaghi *et al.* 1969), *Dichotomius* (López-Guerrero, 2005) y en las tribus Eucraniini y Onitini siempre está presente el esclerito medial. La forma más común de este esclerito en la tribu Phanaeini es de media luna; para el género *Sulcophanaeus* este esclerito en forma de media luna presenta una proyección central y en algunos casos se ensancha en los extremos, en *Oxysternon* la forma en general es de U invertida al igual que en *Diabroctis cadmus*, en *Coprophanaeus* y *Phanaeus* la forma del esclerito varía desde formas de media luna, U invertida, forma en espiral, en forma de J hasta forma de trípode.

En la zona apical se encuentra un grupo de escleritos, la mayoría de las especies tienen tres escleritos: el basal que está ubicado en la base de los otros dos escleritos, el esclerito elongado que generalmente es el más grande y con largas proyecciones y el esclerito placa con diversidad de formas pero generalmente es ancho y plano. En las especies de la tribu

Phanaeini en el ápice del saco interno se presenta una agrupación de rásputas formando una V invertida.

Esclerito basal. A este esclerito se le nombra esclerito circular por la forma que adoptaba en diferentes especies de *Canthon* y en la mayoría de los Deltophilini donde se desarrolló la terminología para las descripciones de este tipo de escleritos, por ejemplo se llama anillo a la parte circular de los escleritos y “mango” cuando la parte circular es acompañado por una extensión ampliada quitinosa (Medina *et al.*, 2003), sin embargo revisando en la subfamilia Scarabaeinae se encontró variación en la forma de este esclerito; en las tribus Onitcelini, Onthophagini, Eucraniini, Coprini y Phanaeini el esclerito basal en estos grupos no tiene forma de anillo (Medina *et al.*, 2013). En Phanaeini el esclerito basal está sobre un lóbulo corto, solo en *C. lancifer* el esclerito no se ubica sobre este, la disposición sobre el lóbulo hace que el esclerito sea cóncavo en la mayoría de los casos; las formas que puede adoptar el esclerito es variado, la más común es redondeado con un mango en el extremo superior que varía de forma triangular, cuadrada a rectangular, en otros casos la forma es de media luna o semicircular, en *Sulcophanaeus* el esclerito está rodeado de rásputas en forma de escamas mientras en *Coprophanaeus* los escleritos basales no están rodeados por ningún tipo de rásputas.

Esclerito placa. La presencia de este esclerito es constante en Scarabaeinae con un amplio rango de variación (Medina *et al.*, 2013), esta estructura es plana con algunos pliegues o puntas de acuerdo a la especie, o en algunos casos son de estructuras simples como en *Coptorhina excavata*, dentro de los escleritos con estructura simple se encuentran los miembros de Phanaeini en el que las formas más comunes son de media luna, acorazonada o rectangular, además el esclerito habitualmente presenta una proyección en el borde dorsal central y en el caso de *S. leander* debajo del esclerito se encuentra un paquete de espinas largas conspicuas. Generalmente el esclerito placa está protegido dorsalmente por una lámina de rásputas en forma de escamas en este grupo. En otros casos el esclerito placa está formado por placas alargadas superpuestas como es el caso de *Onthophagini*. Evaluando la forma que adopta el esclerito placa en algunos géneros se observan patrones, sin embargo

en algunas especies aisladas taxonómica o a nivel biogeográfico, también muestran igual forma de esclerito placa como el caso de *Gyronotus*, *Scybalophagus* y en algunas especies de *Scybalocanthon* (Medina *et al.*, 2013).

Esclerito elongado. Este esclerito está presente en la mayoría de las tribus de Scarabaeinae, está formado por diferentes placas esclerotizadas superpuestas, que pueden estar fusionadas en una estructura sólida o en otros casos estas placas no se encuentran fusionadas. Para las especies de Phanaeini el esclerito elongado está compuesto por tres piezas que no se fusionan las cuales varían de forma y tamaño de acuerdo a la especie, siendo unas más elaboradas o con más ornamentaciones, estas tres piezas se caracterizan por ser independientes, uniéndose en la base o en algunos casos hay proyecciones que se unen hacia los ápices. El esclerito hacia la base generalmente está recubierto por unas láminas de rásputas con forma de escamas. Aunque no hay un patrón básico entre los diferentes géneros, en los géneros en ocasiones se observa un patrón en las estructuras que conforman el esclerito. Para las especies de *Canthon*, Medina *et al.* (2003) encontró una gran variación y no un patrón constante entre los escleritos observados, todo lo contrario ocurre entre las especies del género *Epirinus*.

Algunas diferencias y similitudes en la genitalia masculina entre especies y subespecies.

La genitalia masculina en el caso de las especies y subespecies de *O. festivum*, *O. festivum viridanum* y *O. festivum festivum* del género *Oxysternon* definidas por Edmonds y Zidek (2004) y Arnaud (2002), muestran diferencias entre las subespecies, por ejemplo en *O. festivum* la placa dorsal del segmento genital tiene forma de U invertida la cual se internaliza entre las placas centrales recubriendo el borde interno de estas placas, en *O. festivum viridanum* la placa dorsal es de forma rectangular y no se internaliza en las placas centrales y en *O. festivum festivum* la placa dorsal es rectangular con los extremos inferiores redondeados formando un arco y tampoco se internaliza en las placas centrales.

En *C. pecki* al igual que en *C. morenoi* el esclerito medial es muy reducido, casi desaparece, el esclerito tiene forma de media luna, en *C. pecki* además se observa un lóbulo adicional en el área del esclerito placa.

Mientras tanto la genitalia masculina de *S. auricollis auricollis* y *S. auricollis joffrei* hay diferencias en la presenta de una seta en el ápice de los parameros y forma del esclerito placa, por caracteres morfológicos tanto Edmonds (2000) y Arnaud (2002) definen estas dos subespecies dentro del grupo *auricollis*.

La genitalia de las especies *C. telamon*, *C. telamon telamon*, *C. corythus* y *C. telamon nevinsoni* presentan diferencias a nivel del segmento genital en *C. corythus* por ejemplo el ángulo externo de las placas laterales tienen un diente redondeado, *C. telamon* se forma una protuberancia redondeada en el ángulo externo de estas placas, en las otras dos especies el ángulo externo es recto, en *C. corythus* la placa dorsal es poco esclerotizada, mientras que en las otras especies se forma una especie de T, adicionalmente se presentan setas cortas en las placas centrales del segmento genital de *C. telamon nevinsoni* estas no se presentan en *C. telamon* y *C. telamon telamon*. El esclerito basal varia de forma en todas las especies mencionadas.

Con respecto a las especies *P. meleagris* y la subespecie *P. meleagris mimos* la variación mas evidente se presenta en la forma de las placas centrales en *P. meleagris* es acorazonada mientras que *P. meleagris mimos* es romboidal además de un ligero cambio de forma en el esclerito basal.

Por último es interesante mostrar variaciones a nivel de ejemplares de diferentes zonas geográficas, por ejemplo se observo variacion en la forma del esclerito medial entre individuos de *S. faunus* los cuales eran de Colombia el otro de Bolivia. Igualmente se observó variación entre individuos del Perú y del Vaupés (Colombia) de la especies *O. conspicillatum* en este caso la variación se presenta en la forma del esclerito placa y una ligera variación en el esclerito medial.

Relaciones filogenéticas de la tribu Phanaeini

Estudios de las relaciones filogenéticas en la subfamilia Scarabaeinae han sido controvertidos, modelos de filogenia molecular propuestos por ejemplo muestran inconsistencias con respecto a las filogenias a partir de caracteres morfológicos. Un estudio filogenético molecular muestra que la tribu Phanaeini es monofiletica y además relaciona a la tribu Eucraniini como grupo hermano, en este estudio se usó secuencias de genes nucleares (28S) y dos mitocondriales (*cox1*, *rrnL*), con estos resultados se proporcionan nuevas hipótesis de la evolución de los escarabajos coprófagos (Monaghan *et al.*, 2007).

Sin embargo es Tarasov y Solodovnikov (2011); quienes tras las discrepancias en las filogenias propuestas para la subfamilia Scarabaeinae evaluarón todas las hipótesis filogenéticas actuales y se utilizó adicionalmente un grado de plausibilidad biogeográfica como criterio de evaluación adicional. De los 91 caracteres morfológicos que se usaron en los análisis, los rasgos que pertenecen a los escleritos del saco interno y el edeago tenían una fuerte señal filogenética a pesar del problema metodológico en la codificación de estos caracteres para los análisis.

Pocos estudios filogenéticos se han realizado para los géneros de la tribu Phanaeni, en particular Price (2009), trabajó el género *Phanaeus* mediante el análisis de la mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (530 pb), subunidad grande RNA ribosomal (28S, región D2) y 67 caracteres morfológicos de 28 especies de *Phanaeus*. Estos análisis sugieren que los subgéneros *Phanaeus* s.str. y *Notiophanaeus* deben ser cada uno elevado a la condición plena de género.

Pocos autores hacen uso de los caracteres de la genitalia masculina en Scarabaeidae para establecer relaciones filogenéticas, Philips *et al.*, (2002) utilizó el segmento genital para establecer la filogenia de los grupos Eucraniini y Medina y Scholz (2005) para el análisis del género *Epirinus*.

Muy pocos estudios filogenéticos han abordado la genitalia de las especies de la tribu Phanaeini, estudios aislados han mostrado estos caracteres para algunas especies en

particular, (Price, 2005) trabajó el género *Phanaeus* encontrando que las diferencias en la genitalia no fueron consistentes de un individuo a individuo. Sin embargo, esto no descarta los caracteres de la genitalia para análisis filogenéticos al considerar una gama más amplia de especies.

El análisis cladístico aquí presentado para el caso de *Oxysternon* apoya contundentemente las relaciones entre las especies del género, de acuerdo a la topología del árbol propuesto el índice de consistencia y retención están dentro de los valores adecuados; sin embargo para los otros árboles los índices son muy bajos y no se presentan árboles con buena resolución de las relaciones de los grupos estudiados. En este trabajo se observan varias autapomorfias que servirán para definir cada especie.

Cabe resaltar importancia de profundizar en la búsqueda y selección de caracteres apropiados para análisis cladísticos teniendo en cuenta además de la genitalia los caracteres morfológicos y moleculares y así ampliar nuestro conocimiento taxonómico y filogenético del grupo.

5. CONCLUSIONES

Muy pocos estudios se han realizado sobre la genitalia masculina en las especies de la tribu Phanaeini, a pesar del carácter descriptivo del presente trabajo este ha mostrado las variaciones en la morfología de los componentes de la genitalia masculina, edeago, saco interno, segmento genital y los escleritos, generando nuevos caracteres morfológicos internos (35) necesarios para una mejor comprensión de las relaciones filogenéticas tanto de la tribu como en la subfamilia Scarabaiena.

Cabe resaltar que el análisis filogenético aquí presentado es exploratorio, el cual da una idea general de las posibles relaciones entre los miembros de la tribu. Sin embargo, es importante profundizar en la búsqueda y selección de caracteres apropiados para los análisis cladísticos, además de la adición de más especies para tener mejores hipótesis de las relaciones filogenéticas, se deben tener en cuenta caracteres no explorados en este trabajo como forma, ubicación y agrupación de las rásulas. Finalmente, para los análisis cladísticos también se deben considerar caracteres de la morfología externa, estudios moleculares, así como aspectos de la biología de las especies.

6. BIBLIOGRAFÍA

Amézquita, J.M, Forsyth, A, Lopera, A. & Camacho, A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia colombiana. *Acta Zoológica Mexicana*. 76:113-126.

Anichtchenko, A.V. 2004. Utilización de la estructura de saco interno del edeago en carábidos (Insecta, Coleóptera, Carabidae) para la taxonomía. <http://paganel-net.xm.com/utilizacion.htm>

Arias, J.A, Delgado, P, González, F.A, Vaz-de-Mello, F. Z. 2011. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para el departamento de Chocó (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana*. 27(3): 875-878.

Arnaud, P. 2002. *Les Coléoptères du Monde 28. Phanaeini*. Hillside Books, Canterbury, U.K.

Barbero, E., Palestrini, C. & Zunino, M. 1991. Filogenesi, biogeografía e sistematica generica dei Sisyphini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Aui XVI Congreso nazionale italiano di Entomologia*. Bari – Martina Franca 837-844.

Barbero E., Palestrini C. & Roggero A. 1998 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* 13:87-96.

Barraza, J, Montes, F.J, Martínez H.N & Cuauhtémoc, D. 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*. V.36 N.2, pp. 285-291

Binaghi G., Dellacasa G. & Poggi R. 1969. 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 48(IB):29-46.

Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, West Indies and South America. Part 2. Bulletin of the United States National Museum 185: 189-341.

Bustos- Gomez, F. & Lopera, A. 2003. 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 vol. 3, SEA, Zaragoza, 30, Septiembre-2003. pp.: 59–65.

Cambefort, Y. 1991. From saprophagy to coprophagy, pp. 22-35. In: Hanski, I. y Cambefort, Y. (eds.). Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, Princeton, Nj. 481 pp.

Cordoba-Aguilar, A. 2000. Evolución y diversidad de la morfología de los genitales masculinos en insectos. *Folia entomológica mexicana*. 110:95-111.

D'Hotman D. & Scholtz C.H. 1990a. Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea. Entomology memoir Department of Agricultural Development 77:1-51.

D'Hotman D. & Scholtz, C.H. 1990b. Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Elytron* 4:3-39.

Doube, B.M. 1991. Dung beetles of southern Africa, p. 133-155. En: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.). Dung beetle ecology. Princeton University, New Jersey.

- Duraez, R, Martins, W. & Vaz De - Mello, F. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural Forest - Cerrado Ecotone in Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Entomology* 5: 721 – 731.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press. Pp 244.
- Edmonds, W.D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 49:731-874.
- Edmonds, W.D. 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a new world genus of Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 443:1-105.
- Edmonds, W.D. 2000. Revision of the neotropical dung beetle genus *Sulcophanaeus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana*, 6:1-60.
- Edmonds, W.D. 2008. A new species of *Coproghanaeus* Olsoufieff (Coleoptera: Scarabaeidae) from Bolivia. *Zootaxa*, 1723:42-46.
- Edmonds, W.D. & J. Zidek. 2004. Revision of the neotropical dung beetle genus *Oxysternon* (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Folia Heyrovskyana*, 11:1-58.
- Edmonds, W.D. & Zidek, J. 2010. A taxonomic review of the Neotropical genus *Coproghanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, 129, 1–111.

Edmonds, W.D. & Zidek, J. 2012. Taxonomy of *Phanaeus* revisited: Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*. Paper 784.

Escobar, F & Chacon, P. 2000. 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*. 48(4):961-975.

Escobar, F & Halffter, G. 1999. Análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje mediante el uso de grupos indicadores: El caso de los escarabajos estercoleros. En: Vaz de Mello F, Oliverira J, Louzada J, Salvador J, Escobar F. editores. IV Reunión Latinoamericana de Scarabaeidología. Memorias. Londrina Embropa Documentos, Viçosa. pp 135-141.

Escobar, F. 2003. Feeding habits and distributional records of 11 species of Neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterist Bulletin* 57(2):131-132.

Favila, M & Halffter, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool Mex* 72:1-25.

Franz, H. 1929. Morphologische und Phylogenetische Studien an *Carabus* L. und nächstverwandten Gattungen. *Z. wiss. Zool.*, Bd.135: 163-213.

Frolov, A.V. & Scholtz, H.C. 2004. Revision of the southern African genus *Macroderes* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*. 40 (3-4): 373-393.

Fuentes, P & Camero, E. 2006. Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia. *Entomotropica*. Vol 21, No 3. Pp 133-143.

Garcia, R. & Pardo, L. 2004. Escarabajos Scarabaeinae Saprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en un bosque húmedo premontano de los Andes Occidentales Colombianos. *Ecología Aplicada* 3 (1,2): 59-63.

Génier, F. 1996 A revision of the Neotropical genus *Ontherus* *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 170:1-169.

Gillet, J.N. 1911. *Coleopterorum Catalogus*, pars 38: Scarabaeidae: Coprinae I. Junk, Berlin. 100 pp.

Goloboff, P.A. 1999. NONA (No Name), ver. 2.0 [software]. Published by the author, Tucuman, Argentina.

González, F.A., F. Molano y C.A. Medina. 2009. Los subgéneros *Calhyboma* Kolbe 1893, *Hybomidium* Shipp 1897 y *Telhyboma* Kolbe 1893 de *Deltochilum* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 35:253-274.

Halffter, G. 1959. Etología y Paleontología de Scarabaeinae (Coleóptera: Scarabaeidae). *Ciencia* 29: 164-178.

Halffter, G. & E.G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomologica Mexicana*, 12-14:1-312.

Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beteles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82:195-238.

Halffter, G. & M.E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27:15-21.

Hamel-Leigue, A.C., S.K. Herzog, D.J. Mann, T.H. Larsen, B.D. Gill, W.D. Edmonds, & S. Spector. 2009. Distribución e historia natural de escarabajos coprófagos de la tribu Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Bolivia. *Kempffiana* 5: 43-95.

Hanski, I & Cambefort, Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey. 418p.

House, C.M & Simmons, L.W. 2003. 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*. 270:447–455.

Howden, H.F & Young, O.P. 1981. Panamian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute*. 18(1):1-204.

Jeannel, R. 1955. L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères. Ed. Muséum, Paris. 16: 1-155.

Klemperer, H. 1983. Brood ball construction by the non-brooding Coprini *Sulcophanaeus carnifex* and *Dichotomius torulosus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.* 8: 61-68.

Kohlmann, B. 2000. New species and distribution records of Mesoamerican *Ateuchus*. *Revista de Biología Tropical* 48(1):235-246.

Kolbe, H. 1905. Über die Lebensweise und die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier. *Zoologische Jahrbüchern supplement* 8: 475-593.

- Larsen, T.H., Williams, N. & C. Kremen. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8:538-547.
- López-Guerrero, Y. 1999. Morphological comparison of the male genitalia of *Eurysternus* Dalman and *Sisyphus* Latreille (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 53(3):201-207.
- López-Guerrero I. 2005 Los *Dichotomius* de la fauna de México. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 36:195-209.
- Matthews, E.G. 1974. A revisión of the Scarabaeine dung beetles of Australia II. Tribe Scarabaeini. *Australian Journal of Zoology. Supplementary Series*. Melbourne 24:1-211.
- Martínez, N. J., García, H., Pulido, A., Ospino, D. & Narváez, J.C. 2009. Fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en la vertiente Noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology* 38 (6): 708- 715.
- Medina, C. & Lopera, A. 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22(2):299-315.
- Medina, C. Lopera-Toro, A., Vítolo A. & Gill, B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2(2):131-144.
- Medina, C.A. Scholtz, C.H. & Gill, B.D. 2003. Morphological variation and systematics of *Canthon* and related genera of new world Canthonini dung beetles. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. Berlin 50(1):23-68.

- Medina, C.A. y Scholtz, C.H. 2005. Systematics of the southern African genus *Epirinus* Reiche (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonini): descriptions of new species and phylogeny. *Insect Systematics and Evolution* 36:145–160.
- Medina, C.A., Molano, F. & Scholtz, C.H. 2013. Morphology and terminology of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) male genital. *Zootaxa* 3626 (4): 455–476.
- Molano, F. & Medina, C.A. 2010. Especie nueva de *Scybalocanthon* (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonini) y descripción de la variación del órgano genital masculino. *Rev Mex Biodivers* 81:689–699.
- Monaghan, M., Inward, D., Hunt, T. & Vogler, A. 2007. A molecular phylogenetic analysis of the Scarabaeinae (dung beetles). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45, 674 -692.
- Montreuil, O. 1998. Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et di Dichotomiini (Coleoptera: Scarabaeidae). Scénario biogéographique. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 34(2):135-148.
- Morelli, E. Vainer, P. & Canziani, C. 1997. Nidificación, ciclo de vida y estados preimaginales de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte, 1840) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron* . 10:11-22.
- Nealis, V. G. 1977. Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology* 5: 138-147.
- Nguyen-Phung, T & Y. Cambefort. 1986a. Revision des especes afro-tropicales du genre *Copris*.I. Le groupe integer *Nouvelle Revue d'Entomologie*. Paris (NS)3(4):401-416.

Nguyen-Phung, T. & Y. Cambefort. 1986b. Révision des espèces afrotropicales du genre *Copris* Müller, 1764. III. Le groupe *inhalatus* Quedenfeldt (Coleoptera, Scarabaeidae). Revue Française d'Entomologie (N.S.) 8(3): 100-106.

Nguyen-Phung, T. & Y. Cambefort. 1987. 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 23(1): 67-75.

Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T.H. Larsen, S. Amezcuita, & M.E. Favila. 2008. Review: Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. Biological Conservation, 141:1461-1474.

Nixon, K.C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. Cladistics 15: 407-414.

Nixon, K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.

Noriega, J.A. 2002. Aportes a la biología del escarabajo suramericano *Sulcophanaeus leander* (Coleoptera: Scarabaeidae) Acta Zoológica Mexicana 87:67-82.

Noriega, J.A., Solis, C., Escobar, F. & Realpe, E. 2007. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta. Revista Biota colombiana 8 (1): 77-86.

Ocampo, F.D. & Hawks, D.C. 2006. Molecular phylogenetics and evolution of the food relocation behavior of the dung beetle tribe Eucraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Invertebrate Systematics 20: 557-570.

Olsoufieff, G. 1924. Les Phanaeides (Col.: Lamel.), Famille Scarabaeidae- Tr. Coprini. Insecta 13:4-172

Peck, S. & A. Forsyth. 1982. Composition, structure, and comparative behavior in a guild of Ecuatorian rain forest dung beetles (Coleoptera; Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:1624-1634.

Pereira, F. 1953. *Dichotomius* da seção *speciosus*. Papeis avulsos do Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, S. Paulo, XI (18): 289–299.

Pessoa, S.B. 1934. Contribuição para o conhecimento das espécies brasileiras do gênero *Phanaeus* (Col. Scarabaeidae). *Annaes da Faculdade da Medicina de São Paulo* 10:279-314.

Philips, T.K, Scholtz, C.H. & Ocampo, F.C. 2002. A phylogenetic analysis of the Eucraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insects Systematics and Evolution* 33: 241-252.

Philips, T.K., Edmonds, W.D. & Scholtz, C.H. 2004. A phylogenetic analysis of the New World tribe Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): hypotheses on relationships and origins. *Insect Systematics and Evolution*, 35:43-63.

Price, D.L. 2005. Descriptions of the male and female genitalia of *Phanaeus* (Macleay) (Scarabaeidae: Scarabaeinae): The vindex species group. *The Coleopterists Bulletin*, 59(2):197-203.

Price, D.L. & May, M.L. 2005. Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 25(1): 211-238.

Price, D.L. 2009. Phylogeny and biogeography of the dung beetle genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology* 34, 137-150.

- Pulido, A., Medina, C.A. & Riveros, R. 2007. Nuevos registro de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región andina de Colombia. Parte 1. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas 31(119):305-310.
- Reid, C.A.M. 2000. A complex of cryptic species in the genus *Coptodactyla* Burmeister. Memoirs of the Queensland Museum 46(1):231-251.
- Scudder, G.G. E. 1959. The female genitalia of the Heteroptera: Morphology and bearing on classification. Trans. R. Entomol. Soc. London 1, 11:405-467.
- Sharp, D. & F.A.G. Muir. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. Transactions of Entomological Society of London 3:477-642.
- Spector, S. & S. Ayzama. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. Biotropica, 35:394-404.
- Spector, S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. Coleopterists Bulletin 60:71-83.
- Tapia, A. 2005. Preferencia por fecas de tapir amazónico (*Tapirus terrestris*) de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosque secundario amazónico. Tapir Conservation 14 (17): 24- 28.
- Tarasov, S.I & Solodovnikov, A.Y. 2011. Phylogenetic analyses reveal reliable morphological markers to classify mega-diversity in Onthophagini dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Cladistics 27:1-39.

Vaz de Mello, F. 2007. Revisión taxonómica y análisis filogenético de la tribu Ateuchini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). D. Sc. Thesis, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Mexico.

Vidaurre, T., Noriega J. A. & Ledezma, M. J. 2008. First report on the distribution of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) in Bolivia. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 24 (3): 217-220.

Vítolo, A. 2000. 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*, 24 (93): 591-603.

Vítolo, A. 2004. Escarabajos estercoleros de la tribu Phanaeini de Colombia (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae) p. 277-318. En: F. Fernandez, M.G. Andrade, G.D. Amat (eds.) *Insectos de Colombia*. Vol 3 Facultad de ciencias Universidad Nacional de Colombia Bogotá.

Werner, M & Simmons, W.L. 2008. The evolution of male genitalia: functional integration of genital sclerites in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93:257-266.

Zunino, M. 2012. Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte. *Dugesiana* 18(2).

Zunino, M. 1972. Revisione delle specie paleartiche del genere *Onthophagus*. I.II. sottogenere *Euonthophagus* *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 1:1-28.

Zunino, M. 1983. Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Revista Peruana de Entomología*. 26(1): 21-23.

Zunino, M. 1985. Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomológica Mexicana*, 64:101-115.

Zunino, M. 1987. La evolución de los aparatos copuladores: Comentarios A W.G. Eberhard, "Sexual selection and animal genitalia". *Elytron*, 1(87): 105-107.

Zunino M. & Halffter G. 1988. Análisis taxonómico ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* Museo Regionale di Scienze Naturale Torino Monografía, 9:1-211.

Zunino, M. & Monteresino, E. 1990. Ideas preliminares sobre la evolución de los aparatos copuladores en Rutelinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) y la filogenia del grupo. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 48 (89):3-13.

7. ANEXOS

ANEXO A. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género *Sulcophanaeus*.

EDEAGO

1. Ángulo entre los parámetros y la falobase: (0). 45°; (1). 180°
2. Parte ventral del edeago entre los parámetros: (0). membranoso; (1). quitinizado
3. Seta en el ápice del parámetro: (0). Presencia (1). Ausencia
4. En vista lateral forma del ápice de los parámetros: (0). Redondeado (1). Agudo
5. Proyecciones laterales en los ápices de los parámetros agudos: (0) Presencia (1). Ausencia
6. Ápice de los parámetros estrechos (casi juntos). (0) Presencia (1). Ausencia
7. Parte ventral del edeago entre los parámetros, membranoso: (0). se sobrepone las dos membranas completamente. (1) se sobrepone las dos membranas solo hasta la mitad.

SEGMENTO GENITAL

8. Bordes esclerotizados del segmento genital, confluentes: (0). Cubriendo gran parte del área central; (1). No cubren el área central
9. Entre las placas centrales se forma un área triangular alargada: (0). Presente (1). Ausente
10. Placas centrales forman área campaniforme que se estrecha hacia el borde superior (0). Presente (1). Ausente
11. Placa dorsal cubriendo las placas centrales en la parte superior: (0). Completamente (1). Solo una parte
12. Placa dorsal recubre el borde interno de las placas centrales: (0). Completamente (1). Solo una parte (2). No la recubre
13. Placas laterales con un cinturón más quitinizado de bordes sinuados (0). Presente (1). Ausente

SACO INTERNO

14. Esclerito medial en forma de media luna: (0). Con un diente en la parte superior y zona ensanchada en la inferior. (1). Con una proyección en el centro, la terminación de la base es más delgada con respecto a la del ápice. (2). Con un diente en la parte superior y a partir

del primer tercio se ensancha hacia la base. (3). La parte inferior y superior del esclerito de forma redonda. (4) con proyección en el centro y en la parte superior en forma de pelos

ESCLERITO BASAL

15. Esclerito basal sobre lóbulo: (0). Presente (1). Ausente

16. Esclerito basal rodeado de una bolsa de rásputas: (0). Presente (1). Ausente

17. Forma del esclerito basal: (0). Redondeado con mango subrectangular (1). Subtriangular (2). Subrectangular con un extremo redondeado (3). En forma de bota

18. Forma del mango de los escleritos redondeados: (0). Subtriangular (1). Cóncavo (2) Irregular

ESCLERITO PLACA

19. Paquete de espinas en la parte inferior del esclerito placa: (0). Ausente; (1). Presente

20. Forma del esclerito placa: (0). Subrectangular más ancha hacia la parte superior, (1). Ovalada (2) Alargada y cóncavo un poco más ancho hacia la parte superior, (3). Subrectangular, profundamente cóncavo y de bordes sinuados, (4). Forma de media luna con una protuberancia al borde interno superior.

21. Esclerito placa con forma ovalada: (0). Cóncavo hacia la parte inferior; (1). La parte superior termina en punta; (2). Con un borde más esclerotizado.

22. Esclerito placa con protuberancia en la cara interna superior: (0). Presente; (1). Ausente

ESCLERITO ELONGADO

23. Forma del esclerito elongado: (0). Una pieza en forma de arco el cual envuelve las otras dos una en forma de embudo alargado y la otra en forma de abanico. (1). Con una proyección alargada de forma cóncava y la otra pieza más corta y ensanchada hacia el ápice. (2). Base irregular con dos piezas, una con dos proyecciones una de ellas más larga que la otra y la otra pieza con una proyección setiforme. (3). Con tres proyecciones dos a la misma altura una más ancha con respecto a la otra y la más baja ancha. (4). Con cuatro proyecciones una con borde sinuado, otra en forma de arco, las otras dos proyecciones con forma de lámina irregular que recubre las otras dos proyecciones. (5). Con cuatro proyecciones dos a la misma altura las otras más pequeñas

ANEXO B. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género *Oxysternon*.

EDEAGO

1. Ángulo entre los parámetros y la falobase: (0). 45°; (1). 180°
2. En vista lateral forma del ápice de los parámetros: (0). Redondeado; (1). Agudo; (2). Ovalado; (3) aplanado; (4) ovalado con una proyección
3. Proyecciones laterales en los ápices de los parámetros: (0) Presencia (1). Ausencia
4. Ápice de los parámetros muy estrechos (casi juntos). (0) Presencia (1). Ausencia

SEGMENTO GENITAL

5. Bordes esclerotizados del segmento genital, confluentes: (0). Cubriendo gran parte del área central; (1). No cubren el área central
6. Espacio entre las placas centrales: (0). Presente (1). Ausente
7. Placas centrales forman área: (0). Parte superior ancha se angosta a la mitad y en la parte inferior con forma de botella (1). Alargada (LOS QUE TIENEN ESPACIO)
8. Placa dorsal cubriendo las placas centrales en la parte superior: (0). Completamente (1). Solo una parte
9. Placa dorsal recubre el borde interno de las placas centrales: (0). Completamente o solo una parte (1). No la recubre
10. Ráspulas en la membrana adyacente a las placas laterales: (0). Presente (1). Ausencia
11. Extremo inferior lateral con forma semicircular: (0). Presente (1). Ausente

SACO INTERNO

12. Esclerito medial en forma: (0). U invertida (1). Media luna, cóncava, con dos prolongaciones en la parte inferior (2). Subtriangular, en la base las prolongaciones bifurcadas alargadas. (3) Irregular, con concavidades hacia el borde ventral y dorsal.
13. Ráspulas con forma de setas largas: (0). Presente (1). Ausente

ESCLERITO BASAL

14. Forma del esclerito basal: (0). Subrectangular con un extremo redondeado y el otro extremo con una protuberancia, cóncavo (1). Media luna con una protuberancia en la cara interna hacia el ápice se alarga y a la base redondeado (2). Forma de bota, hacia el ápice sobresale una prolongación con terminación en punta. (3). Con tres ondulaciones hacia un

extremo el esclerito se ensancha formando una lámina esclerotizada. (4). Forma redondeada con borde sinuado más pequeño que el mango subtriangular que sobresale de la parte superior (5). Esclerito reducido a una lámina esclerotizada de forma irregular (6). Ovalado, cóncavo y un extremo con bifurcación.

ESCLERITO PLACA

15. Forma del esclerito placa: (0). Ovalado con protuberancia hacia el borde interno superior (1). Con dos piezas y una lámina membranosa recubriéndola, una con forma delgada hacia la base forma redonda la otra pieza con forma bifurcada levemente termina de forma rectangular. (2). Se reduce a una lámina esclerotizada cuadrada (3). Compuesto por dos láminas fusionadas de forma subrectangular

ESCLERITO ELONGADO

16. Forma del esclerito elongado: (0). La pieza externa ancha en el ápice con dos picos, hacia la base se angosta, la pieza central con dos prolongaciones una con ápice en punta y la otra más corta con el ápice redondeado, la pieza central corto subrectangular. (1). La pieza externa con forma irregular en la base forma un pliegue tubular, de la pieza central salen tres proyecciones largas setiformes, la otra pieza con forma rectangular corta con respecto a las otras dos piezas. (2). Una pieza con dos prolongaciones largas una se ensancha en el ápice con forma arosetada, la otra proyección setiforme, la segunda pieza corta con el ápice redondeado, y la otra pieza en U invertida. (3). La pieza externa, lámina esclerotizada con forma irregular, la pieza central con dos proyecciones una arosetada la otra se ensancha hacia el ápice que termina con un borde recto y la otra pieza una proyección con ápice redondeado. (4). Pieza externa con forma rectangular más corta que las otras dos piezas, el ápice termina en punta, otra pieza cóncava con dos proyecciones hacia el ápice, la otra pieza delgada hacia la base se va ensanchando hacia la parte superior termina con forma ovalada.

ANEXO C. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género *Coprophanaeus*.

EDEAGO

1. Ángulo entre los parámetros y la falobase: (0). 45°; (1). 180°; (2). 90°
2. Forma del ápice de los parámetros en vista ventral: (0). Redondeado; (1). Proyección lateral; (2). Triangular; (3). Sub-rectangular; (4). Punta redondeada
3. Ápice de los parámetros estrechos (casi juntos). (0) Presencia (1). Ausencia
4. Parámetros con respecto a la falobase: (0). Más cortos; (1). Más largos; (2). Reducidos
5. Diente en los ápices de los parámetros: (0) Presencia (1). Ausencia
6. Proyección de los dientes del ápice: (0). Lateral; (1). Ventral; (2) Ventral-lateral
7. En vista lateral forma de los ápices que no tienen dientes: (0). Aleta que se proyecta dorsalmente; (1). Ovalada; (2). Redondeada

SEGMENTO GENITAL

8. Ángulo inferior de las placas laterales con borde redondeado: (0). Presente; (1). Ausente
9. Placas centrales: (0). Unidas completamente o casi; (1). No se unen; (2). Unidas solo una parte
10. Forma de las placas centrales: (0). Semicirculares; (1). Ariñonada; (2). Acorazonada; (3). Botella invertida; (4). Ariñonado con bordes sinuados; (5). Ovalada
11. Entre las placas centrales se forma un área: (0). Rectangular (1). Irregular; (2). Triangular (3). Triangular alargada; (4). Botella; (5). No se forma area
12. Forma de la placa dorsal: (0). Trapezoidal; (1). Copa; (2). Semicircular; (3). Rectangular
13. Placa dorsal cubriendo las placas centrales en la parte superior: (0). Completamente (1). Solo una parte
14. Placa dorsal recubre el borde interno de las placas centrales: (0). Completamente (1). Solo una parte (2). No la recubre
15. Setas en placas centrales: (0). Presencia; (1). Ausencia
16. Setas o escamas en placas laterales: (0). Presencia; (1). Ausencia

SACO INTERNO

17. Esclerito medial con forma: (0). Forma de J. (1). De Tripode. (2). Forma cinta delgada formando dos ondulaciones una corta y la otra ensanchada. (3). Media luna. (4). Media luna donde los extremos son ensanchados y cóncavo.

ESCLERITO BASAL

15. Esclerito basal sobre lóbulo: (0). Presente (1). Ausente

17. Forma del esclerito basal: (0). Redondeado con mango sub-rectangular (1). Sub-triangular cóncavo (2). Cuadrado un una ondulación medial (3). Media luna cóncava. (4). Rectangular. (5). Redondeado con mango subtriangular

ESCLERITO PLACA

20. Forma del esclerito placa: (0). Rectangular con extremos irregulares. (1). Forma de L. (2). Forma de media luna, cóncavo y extremos redondeados. (3). Rectangular en el extremos superior ensachado e inferior en punta. (4). Rectangular con extremos redondeados. (5). Rectangular con extremos en punta. (6). Media luna

ESCLERITO ELONGADO

23. Forma del esclerito elongado: (0). Tres piezas, la pieza interna con forma peltada y extremo redondo, hacia la base se une con las otras dos piezas, la piezas del medio más larga que la pieza central la cual se une en el ápice con la pieza externa la cual tiene forma de lámina irregular que recubre las otras dos piezas. (1). la pieza interna con forma peltada hacia la base se une con las otras dos piezas, las otras dos piezas se unen en lo ápices una de ellas la externa con forma de lámina con forma irregular que recubre las otras dos piezas, la pieza intermedia con forma rectangular con los extremos en punta.

24. Lámina de rásulas en forma de escamas: (0). Presencia (1). Ausencia

ANEXO D. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético del género *Phanaeus*.

EDEAGO

1. Ángulo entre los parámetros y la falobase: (0). 45°; (1). 180°; (2). 170°
2. Presencia de una proyección membranosa en el ápice de los parámetros: (0) Presencia (1). Ausencia
3. En vista lateral forma del ápice de los parámetros: (0). Redondeado; (1). Aplanada como aleta; (2). Punta redondeada
4. Proyecciones ventrales o dorsales en los ápices de los parámetros: (0) Presencia (1). Ausencia
5. Parámetros con respecto a la falobase: (0). Más cortos; (1). Más largos; (2). Iguales
6. Forma del ápice de los parámetros en vista ventral: (0). Redondeado; (1). Ovalada; (2). Sub-triangular; (3). Punta redondeada; (4). Sub-rectangular
7. Ápice de los parámetros estrechos (casi juntos). (0) Presencia (1). Ausencia

SEGMENTO GENITAL

8. Placas laterales del segmento genital, confluentes: (0). Cubriendo gran parte del área central; (1). No cubren el área central
9. Placas centrales: (0). Separadas (1). Unidas en algún punto
10. Entre las placas centrales se forma un área: (0). Triangular alargada (1). Triangular (2). No se forma área (3). Ovalada (4). Rectangular
11. Forma de las placas centrales: (0). Semicirculares; (1). Ariñonada; (2). Acorazonada; (3). Cuadrada la primera mitad y triangular invertida hacia la base; (4). Redondeada la primera mitad y triangular invertida hacia la base
12. Forma de la placa dorsal: (0). Rectangular; (1) Trapezoidal; (2) Copa; (3) Semicircular
13. Placa dorsal cubriendo las placas centrales en la parte superior: (0). Completamente (1). Solo una parte
14. Placa dorsal recubre el borde interno de las placas centrales: (0). Completamente (1). Solo una parte (2). No la recubre
15. Setas en placas centrales: (0). Presencia; (1). Ausencia
16. Setas o escamas en placas laterales: (0). Presencia; (1). Ausencia

SACO INTERNO

17. Esclerito medial en forma: (0). e invertida y hacia borde externo del centro una proyección en forma de aleta (1). Irregular cóncavo (2). Media luna con una proyección hacia el centro (3). U invertida (4). Semicuadrado con una bifurcación en el extremo superior (5). Batea

18. Esclerotizaciones en forma de láminas alrededor del esclerito: (0). Presente (1). Ausente

ESCLERITO BASAL

19. Forma del esclerito basal: (0). Semiredonda con tres proyecciones basales (1). Semiredonda (2). Redonda con mango superior cuadrado, cóncavo (3). Redondo con mango superior triangular (4). Redondo con mango superior rectangular

ESCLERITO PLACA

El esclerito se encuentra cubierto por una lámina de escamas dorsalmente

20. Forma del esclerito placa: (0). Triangular con una lámina anexa menos esclerotizada (1). Media luna con una protuberancia central en el extremo superior (2). Lámina con forma acorazonada y una protuberancia en el extremo superior

ESCLERITO ELONGADO

21. Forma del esclerito elongado: (0). la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas. (1). la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta con forma rectangular en el ápice. (2). Esclerito rodeado de una lámina de escamas que abrazan las tres piezas, una de ellas más larga, la pieza intermedia con dos proyecciones que se unen en el ápice y la más corta bifurcada en el ápice.

ANEXO E. Lista de caracteres de la genitalia masculina usada en el análisis filogenético de la tribu.

1. Ángulo entre los parameros y la falobase: (0). 45°; (1). 180°; (2) 170°
2. Seta en el ápice del parámero: (0). Presencia; (1). Ausencia
3. Forma del ápice de los parameros: (0). Redondeado; (1). Agudo; (2). Ovalado; (3). Aplanado; (4). Proyección lateral; (5). Triangular; (6). Sub-rectangular
4. Proyección membranosa en el ápice de los parameros: (0). Presencia; (1). Ausencia
5. Proyección dorsal o ventral del ápice de los parameros: (0). Presencia; (1). Ausencia
6. Parameros con respecto a la falobase: (0). Más cortos; (1). Más largos; (2). Iguales
7. Ápice de los parameros muy juntos o estrechos: (0). Presencia; (1). Ausencia
8. Placas laterales del segmento genital, confluentes: (0). Cubriendo gran parte del área central; (1). No cubren el área central
9. Angulo inferior de las placas laterales en forma de gancho: (0). Presencia; (1). Ausencia
10. Placas centrales: (0). Separadas; (1). Unidas en alguno punto
11. Entre las placas centrales se forma un área: (0). Triangular; (1). Ovalada; (2). Rectangular; (3). Botella; (4). No se forma área; (5). Irregular
12. Forma de las placas centrales: (0). Semicirculares; (1). Ariñonada; (2). Acorazonada; (3). Ovalada; (4). Campaniforme; (5). Cuadrada la primera mitad y triangular hacia la base (6). Redonda la primera mitad y triangular hacia la base; (7). Disminuyendo su ancho gradualmente hasta terminar en punta; (8). Con dos ondulaciones; (9). Subrectangular
13. Placas laterales con cinturón quitinizado de bordes sinuados: (0). Presencia; (1). Ausencia
14. Extremo inferior de las placas laterales con forma de gancho: (0). Presencia; (1). Ausencia
15. Forma de la placa dorsal: (0). Rectangular; (1). Trapezoidal; (2). Copa; (3). Semicircular; (4). Con dos ondulaciones
16. Placa dorsal cubriendo las placas centrales en la parte superior: (0). Completamente; (1). Sola una parte
17. Placa dorsal recubre el borde interno de las placas centrales: (0). Completamente (1). Solo una parte; (2). No la recubre

18. Setas en las placas centrales: (0). Presencia; (1). Ausencia
19. Lóbulo submedial: (0). Presencia; (1). Ausencia
20. Esclerito medial rodeado de ráspulas: (0). Presencia; (1). Ausencia
21. Ráspulas en forma de V invertida en el extremo superior del saco interno: (0). Presencia; (1). Ausencia
22. Forma del esclerito medial: (0). U invertida; (1). Forma de J; (2). Tripode; (3). Forma de cinta delgada con dos ondulaciones; (4). e invertida; (5). Irregular cóncavo; (6). Batea (7). Semicuadrado; (8). Media luna; (9). Subtriangular
23. Esclerito en forma de media luna: (0). Con un diente en la parte superior y zona ensanchada en la inferior; (1). Con una proyección en el centro; (2). Extremos inferior y superior redondeado; (3). Con extremos ensanchados y cóncavo; (4). Media luna sin modificaciones
24. Ráspulas en forma de setas largas: (0). Presencia; (1). Ausencia
25. Esclerotizaciones en forma de láminas alrededor del esclerito medial: (0). Presencia; (1). Ausencia
26. Esclerito basal sobre lóbulo: (0). Presencia; (1). Ausencia
27. Esclerito basal rodeado de un saco de ráspulas: (0). Presencia; (1). Ausencia
28. Forma del esclerito basal: (0). Subrectangular; (1). Media luna; (2). Forma de bota; (3). Con tres ondulaciones; (4). Redondeado; (5). Esclerito reducido; (6). Ovalado; (7). Redondo con mango triangular; (8). Redondo con mango rectangular; (9). Subtriangular (10). Cuadrado
29. Saco de espinas en la parte inferior del esclerito placa: (0). Presencia; (1). Ausencia
30. Forma del esclerito placa: (0). Triangular; (1). Media luna; (2). Acorazonada; (3). Ovalada; (4). Reducido a una lámina esclerotizado; (5). Conformado por dos piezas y una lámina membranosa; (6). Subrectangular; (7). Forma de L; (8). Rectangular extremo superior ensanchado e inferior en punta; (9). Rectangular con extremos redondeados; (10). Alargado y cóncavo
31. Esclerito en forma de media luna con una proyección en la cara interna superior: (0). Presencia; (1). Ausencia
32. Lámina de ráspulas en forma de escamas recubriendo el esclerito placa: (0). Presencia;

(1). Ausencia

33. Forma del esclerito elongado: (0). la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta que las otras dos piezas.

(1). la pieza externa con una proyección larga, hacia la parte inferior se unen con dos proyecciones más cortas, la pieza intermedia con una proyección más larga que la externa con ondulaciones y va disminuyendo su ancho desde el ápice hasta la base, la pieza interna con una proyección más corta con forma rectangular en el ápice. (2). Esclerito rodeado de una lámina de escamas que abrazan las tres piezas, una de ellas más larga, la pieza intermedia con dos proyecciones que se unen en el ápice y la más corta bifurcada en el ápice. (3). Tres piezas, la pieza interna con forma redondeada y extremo redondo, hacia la base se une con las otras dos piezas, la piezas del medio más larga que la pieza central la cual se une en el ápice con la pieza externa la cual tiene forma de lámina irregular que recubre las otras dos piezas. (4). la pieza interna con forma peltada hacia la base se une con las otras dos piezas, las otras dos piezas se unen en lo ápices una de ellas la externa con forma de lámina con forma irregular que recubre las otras dos piezas, la pieza intermedia con forma rectangular con los extremos en punta. (5). La pieza externa ancha en el ápice con dos picos, hacia la base se angosta, la pieza central con dos prolongaciones una con ápice en punta y la otra más corta con el ápice redondeado, la pieza central corto subrectangular. (6). La pieza externa con forma irregular en la base forma un pliegue tubular, de la pieza central salen tres proyecciones largas setiformes, la otra pieza con forma rectangular corta con respecto a las otras dos piezas. (7). Una pieza con dos prolongaciones largas una se ensancha en el ápice con forma arosetada, la otra proyección setiforme, la segunda pieza corta con el ápice redondeado, y la otra pieza en U invertida.

(8). La pieza externa, lámina esclerotizada con forma irregular, la pieza central con dos proyecciones una arosetada la otra se ensancha hacia el ápice que termina con un borde recto y la otra pieza una proyección con ápice redondeado. (9). Pieza externa con forma rectangular más corta que las otras dos piezas, el ápice termina en punta, otra pieza cóncava con dos proyecciones hacia el ápice, la otra pieza delgada hacia la base se va ensanchando

hacia la parte superior termina con forma ovalada. (10). Una pieza en forma de arco el cual envuelve las otras dos una en forma de embudo alargado y la otra en forma de abanico.

(11). Con una proyección alargada de forma cóncava y la otra pieza más corta y ensanchada

hacia el ápice. (12). Base irregular con dos piezas, una con dos proyecciones una de ellas

más larga que la otra y la otra pieza con una proyección setiforme. (13). Con tres

proyecciones dos a la misma altura una más ancha con respecto a la otra y la más baja

ancha. (14). Con cuatro proyecciones una con borde sinuado, otra en forma de arco, las

otras dos proyecciones con forma de lámina irregular que recubre las otras dos

proyecciones. (15). Con cuatro proyecciones dos a la misma altura las otras más pequeñas

(16). Dos láminas unidas en la base. (17). Tres piezas una con una base setiforme unidas a

las otras piezas hacia el ápice.

34. Esclerito elongado formado por tres piezas superpuestas: (0). Presencia; (1). Ausencia

ANEXO F. Matriz de datos de caracteres y taxa. Caracteres y estado en anexo E.

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Diabroctis cadmus</i>	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	4	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	-	1	1	0	0	7	0	1	1	0	0	0
<i>S. auricollis auricollis</i>	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	4	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	3	-	0	13	0
<i>S. auricollis joffrei</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	4	0	1	1	0	1		1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	10	-	0	12	0
<i>S. faunus</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	8	0	1	1	1	1	9	0	8	0	0	10	0
<i>S. leander</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	4	4	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0	8	0	1	1	0	0	9	1	6	-	0	14	0
<i>S. menelas</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	4	0	1	1	2	0	2	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	2	0	3	-	0	11	0
<i>S. noctis</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	3	-	0	13	0
<i>S. noctis cupricollis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0		0	3	-	0	13	0
<i>S. velutinus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	8	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	15	0
<i>S. miyashitai metallescens</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	3	-	0	13	0
<i>S. miyashitai miyashitai</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	4	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	3	-	0	13	0
<i>O. festivum</i>	1	1	3	1	1	0	1	1	1	1	4	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0				0	5	0	
<i>O. festivum viridanum</i>	1	1	3	1	0	0	0	1	1	1	4	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	3	-	0	5	0
<i>O. festivum festivum</i>	1	1	3	1	0	0	1	1	1	0	3	4	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	3	-	0	5	0
<i>O. conspicillatum</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	4	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0	4	0	3	-	0	9	0
<i>O. silenus</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	8		1	1	0	0	1	0	5	-	0	6	0
<i>O. palaemon</i>	1	1	3	1	1	0	1	0	1	1	4	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	9	-	1	1	0	0	2	0	4	-	0	7	0
<i>O. lautum</i>	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	4	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0	5	0	3	-	0	9	0
<i>O. ebenium</i>	1	1	3	1	1	0	1	1	1	0	3	4	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	0	0	6	0	3	-	0	9	0
<i>C. conocephalus</i>	0	1	4	1	0	1	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	-	1	1	0	0	8	0	6	-	0	3	0
<i>C. spitzi</i>	0	1	0	1	1	2	1	1	1	1	5	1	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	2	-	1	1	0	0	9	0	7	-	0	3	0
<i>C. corythus</i>	1	1	5	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	3	0	1	1	1	0	0	0	3	-	1	1	0	0	10	0	8	-	0	4	0
<i>C. telamon nevinsoni</i>	0	1	5	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	8	4	1	1	0	0	10	0	6	-	0	3	0
<i>C. bellicosus</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	2	2	1	1	2	1	0	1	1	0	0	0	8	2	1	1	0	0	1	0	7	-	0	3	0
<i>C. pecki</i>	0	1	6	1	1	0	1	0	1	1	3	3	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	8	4	1	1	0	0	8	0	8	-	0	3	0
<i>C. dardanus</i>	1	1	5	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0	0	0	0	8	4	1	1	0	0	8	0	6	-	0	3	0

<i>C. telamon</i>	1	1	5	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	8	4	1	1	0	0	10	0	9	-	0	3	0
<i>C. ignecinctus</i>	0	1	4	1	0	2	0	1	1	0	3	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	8	4	1	1	0	0	0	0	8	-	0	3	0
<i>C. parvulus</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	8	4	1	1	0	0	0	0	8	-	0	3	0
<i>C. abas</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	4	3	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	8	4	1	1	0	0	8	0	1		0	3	0
<i>C. morenoi</i>	0	1	6	1	1	0	1	1	1	0	3	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	8	4	1	1	0	0	7	0	8	-	0	3	0
<i>C. telamon telamon</i>	1	1	5	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	8	4	1	1	0	0	10	0	8	-	0	3	0
<i>C. gamezi</i>	2	1	0	1	1	0	0	1	1	1	4	3	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	8	4	1	1	0	0	7	0	1	1	0	4	0
<i>C. solisi</i>	1	1	6	1	0	0	1	1	1	0	2	0	1	1	0	0	2	2	1	0	0	0	8	4	1	1	0	0	8	0	8	-	0	3	0
<i>C. lancifer</i>	1	1	4	1	0	0	1	0	0	0	2	2	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	8	4	1	1	1	0	0	0	1	1	0	3	0
<i>C. ensifer</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	5	2	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0			1	1	0	0				0	3	0	
<i>P. demon excelsus</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	4	-	1	1	0	0	4	0	0	-	0	0	0
<i>P. kirbyi</i>	0	1	3	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	2	0	0	0	0	5	-	1	1	0	0	4	0	1	0	0	0	0
<i>P. beltianus</i>	2	1	3	1	0	0	0	1	1				1	1								0	0	0	-	1	1	0	0				0		0
<i>P. dejeani</i>	2	1	0	1	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0	4	-	1	1	0	0	8	0	1	0	0	1	0
<i>P. chalcomelas</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	4	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	1	0	0	0	0
<i>P. haroldi</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	5	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	-	1	0	0	0	7	0	1	0	0	1	0
<i>P. bispinus</i>	2	1	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	1	2	0	1	1	1	0	0	0	7	-	1	1	0	0	7	0	1	0	0	1	0
<i>P. pyrois</i>	2	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	6	1	1	2	1	2	0	0	0	0	0	5	-	1	1	0	0	8	0	2	-	0	2	0
<i>P. prasinus</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	6	-	1	1	0	0	8	0	1	0	0	2	0
<i>P. meleagris minos</i>	1	1	0	0	1	2	1	0	1	1	4	2	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	4	-	1	1	0	0	7	0	2	-	0	0	0
<i>P. meleagris</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	4	2	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	4	-	1	1	0	0	8	0	2	-	0	0	0
<i>P. hermes</i>	2	1	0	1	1	2	0	1	1	1	0	2	1	1	3	1	1	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	7	0	2	-	0	2	0
<i>P. wagneri</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	2	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	4	0	1	0	0	2	0
<i>P. camberforti</i>	1	1	0	1	1	2	1	0	1	1	4	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	4	0	1	0	0	0	0
<i>P. palaeno</i>	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	8	1	1	1	0	0	8	0	1	0	0	1	0
<i>Anomiopsodes heteroclyta</i>	1	1	5	1	1	1	0	0	1	0	3	7	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	-	1	1	1	1	0	0	8	-	0	16	1
<i>Ennerabdulus lobocephalus</i>	1	1	5	1	1	1	0	0	1	1	3	8	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	-	1	1	1	1	1	1	9	-	1	17	0
<i>Eucranium sp.</i>	1	1	5	1	1	1	0	0	1	1	5	9	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	7	-	1	1	1	1	1	0	3	-	0	16	1

