

Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte¹

Forty years of genital anatomy in Scarab Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) taxonomy: the state of the art¹

Mario Zunino

Universidad de Urbino, Depto. de Ciencias de la Tierra, de la Vida y del medio Ambiente (DiSTeVA)
Campus Científico “E. Mattei”, Loc. Crocicchia s/n, 16129 URBINO (PU) – Italia
e-mail: mario.zunino@uniurb.it

RESUMEN

Se presentan algunas de las principales etapas de la historia de los estudios sobre la anatomía de las piezas genitales en los escarabajos, especialmente en lo que se refiere al uso de los caracteres genitales en la taxonomía, sistemática y filogenia del grupo. Se discuten también algunos aspectos teóricos de la evolución de las estructuras genitales. Finalmente, se formulan algunas consideraciones críticas sobre las actuales perspectivas de las investigaciones en taxonomía y sistemática.

Palabras clave: Escarabajos, anatomía genital, historia, evolución, taxonomía.

ABSTRACT

Some relevant steps of the history of genital anatomy studies concerning Scarab Beetles are summarized. The use of genital characters in taxonomy, systematics, and phylogeny of the group is especially stressed. A few theoretical topics regarding the evolution of genital structures are also discussed. Finally, a few critical remarks about the current perspectives of taxonomic and systematic research are also provided.

Key words: Scarab Beetles, genital anatomy, history, evolution, taxonomy.



ANTECEDENTES

Los primeros estudios científicos de las piezas genitales de los insectos, son probablemente los de 1821, realizados por Audoin, sobre himenópteros (*vide* Jeannel, 1955). Siempre Audouin estudió las mismas estructuras también en los coleópteros, y Jacquelin du Val (1854–1857) publicó una de sus finas láminas (Fig. 1). Durante las siguientes décadas del siglo XIX, varios autores siguieron investigando la anatomía de las estructuras genitales de los insectos y publicando trabajos cada vez más refinados. Entre ellos cabe mencionar a Léon Dufour [ver por ejemplo Dufour, 1833 (Fig. 2); Id., 1844] con su extensa obra, a la que haremos referencia también para sus interpretaciones teóricas, y a Karl Verhoeff (p. e., Verhoeff 1893).

Especialmente dedicados a las genitalias femeninas, son los iluminantes estudios de Berlese (1909), Verhoeff (1917), y el detallado trabajo de Verhoeff (1895) sobre Coccinellidae, aunque existen algunos antecedentes notables.

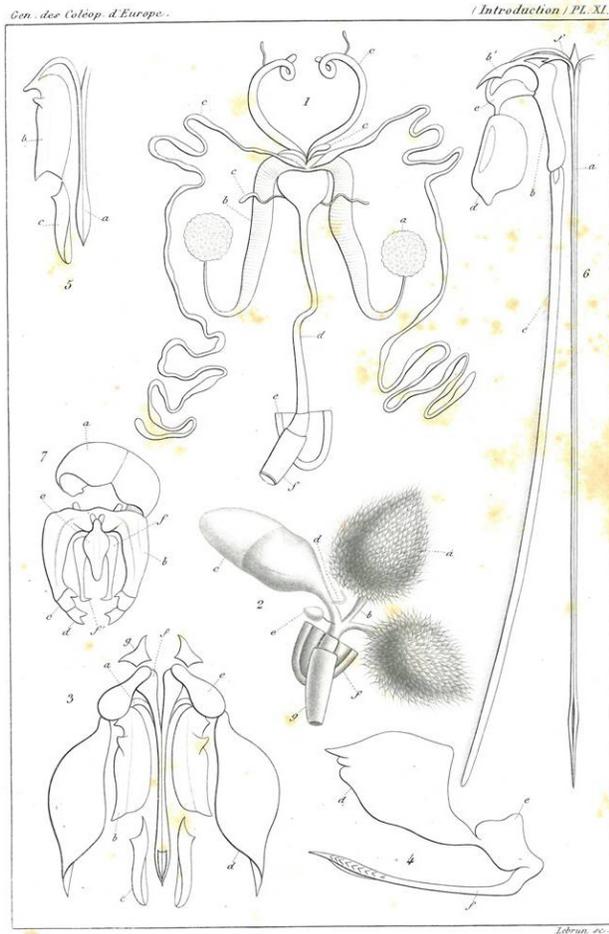
No consideramos irrelevante, por otra parte, resaltar que el enfoque de los trabajos que acabamos de mencionar, está dirigido esencialmente hacia la anatomía comparada, mucho más que la taxonomía y la sistemática: el interés primordial de los autores, es el análisis fino de las estructuras genitales y su comparación, en el marco de los esquemas sistemáticos existentes y, más o menos aceptados *a priori*. En el libro de Sharp & Muir (1912), es en donde encontramos por una parte un extenso ensayo sobre anatomía comparada de la genitalia masculina en los coleópteros, pero también varias consideraciones críticas sobre su repercusión en la taxonomía. Los autores dedican 27 páginas y 6 láminas (Fig. 3) a los Scarabaeoidea, reseñando 13 especies de Lucanidae, 7 de Trogidae (ahí considerados por primera vez como taxon de nivel Familia), 10 Passalidae, cerca de cien Scarabaeidae.

Las interrogantes de orden evolutivo que se plantea Sharp (1920) al estudiar las estructuras genitales de ambos sexos en *Conotrachelus brevisetis*, son de gran interés y adelantan una

¹ El tema ha sido objeto de una conferencia magistral dictada el 19 de septiembre de 2011, en el marco del homenaje al Dr. Gonzalo Halffter Salas organizado en Guadalajara, Jalisco, México, en ocasión del XIII Simposio de Zoología. A los Drs. Georgina Adriana Quiroz Rocha y José Luis Navarrete Heredia, de la Universidad de Guadalajara, mi sentido agradecimiento por su amable invitación a participar activamente en el evento. Una versión preliminar abreviada de este ensayo, ha sido publicada en las Memorias del Simposio (Zunino, 2011).

visión muy moderna del tema, también desde un punto de vista teórico. De hecho, Sharp escribe:

«Much mystery at present surrounds the male genitalia, which is a sign of our ignorance ... The first idea that suggest itself is that there will be found to be a correlation between male and female peculiarities, ... Unfortunately we know but little of the female structures in Coleoptera».



Organisation interne des Insectes.

Insp. Histoire de la Harpe, 112.

Figura 1. Genitalia masculina (1) y femenina (2) de *Lytta vesicatoria* (Coleoptera: Meloidae). Según Audouin, en Jacquelin Duval, 1856.

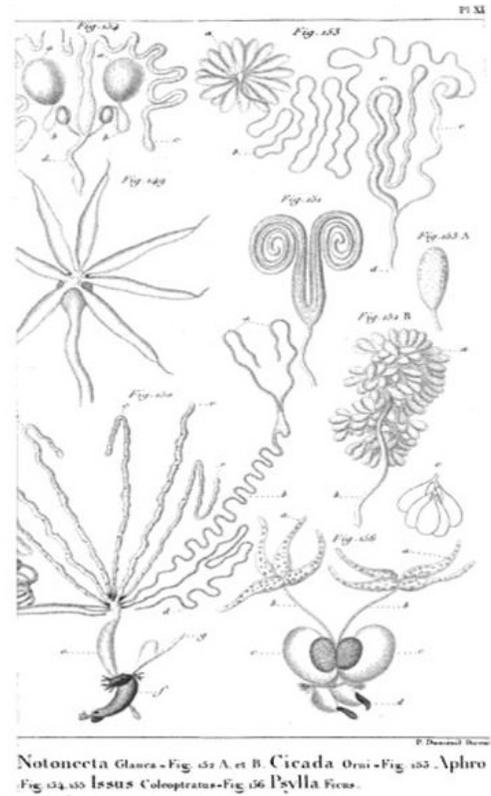


Figura 2. La genitalia masculina y femenina de en una de las láminas anatómicas de Léon Dufour (1833: Recherches anatomiques et physiologiques sur les hémiptères).

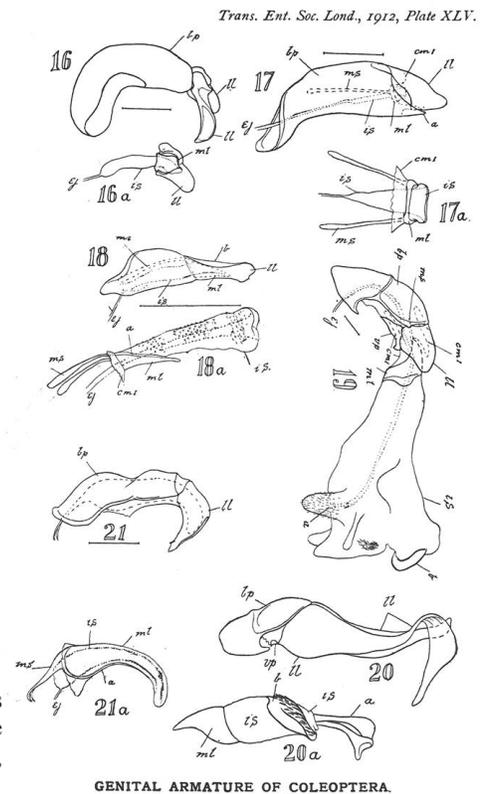


Figura 3. Anatomía de las genitalias masculinas en varios géneros de Scarabaeoidea (Sharp & Muir, 1912).

GENITAL ARMATURE OF COLEOPTERA.

La genitalia en la taxonomía moderna de los Scarabaeoidea

En la literatura escarabeológica del siglo XX encontramos con cierta frecuencia figuras esquemáticas del edeago de varias especies, sin embargo, siempre se consideran únicamente las estructuras externas, es decir, falobase y parámetros. El primer autor que al describir una especie nueva, publicó -por otra parte, sin comentarios- una imagen del saco interno del edeago, fue probablemente Pereira en 1953. Nótese en la imagen (Fig. 4) la posición del saco interno del edeago totalmente extrovertido, al ápice de los parámetros correspondiente a la de la cópula y al esquema adoptado por Sharp & Muir (1912).

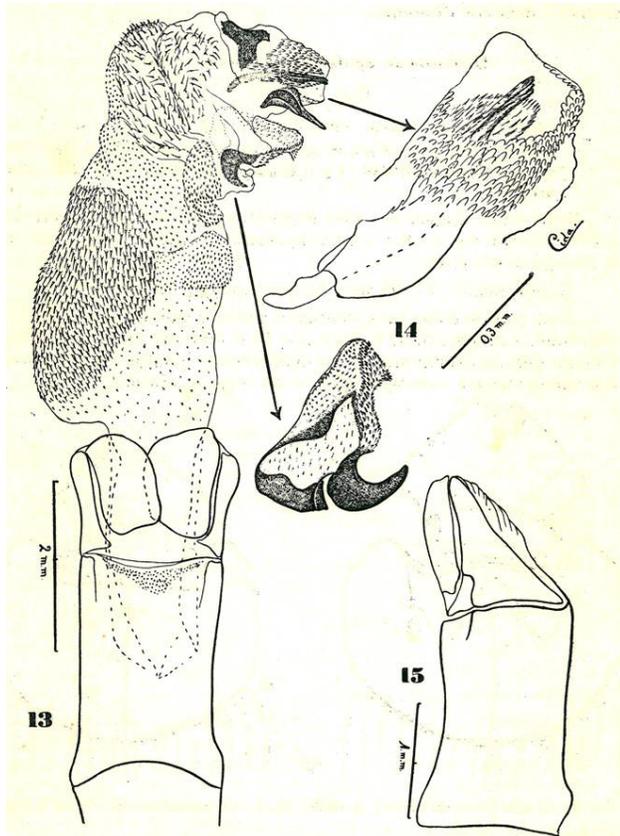


Figura 4. Edeago del Dichotomiina neotropical *Dichotomius bucki* Pereira con el saco interno extendido y detalles de las piezas esclerosadas (Pereira, 1953).

El primer estudio comparativo detallado de las piezas del saco interno, utilizado para resolver un problema de sistemática - a nivel de "grupo de especies", es el de 1969 de Binaghi et al. (Fig. 5) sobre algunas especies euro mediterráneas del género *Onthophagus* que integraban el llamado "grupo *ovatus*". En el mismo trabajo, establecen por primera vez la nomenclatura de varias piezas del saco interno (lamela copuladora, etc.). Según refieren, la genitalia

femenina no sería informativa para la sistemática del propio grupo. En términos generales, podemos notar que el enfoque de los autores, no rebasa el nivel de la sistemática α , siendo su objetivo el de separar especies en el marco de un conjunto muy homogéneo del punto de vista de su morfología externa, pero por otra parte, sin plantearse el problema de su homogeneidad filogenética.

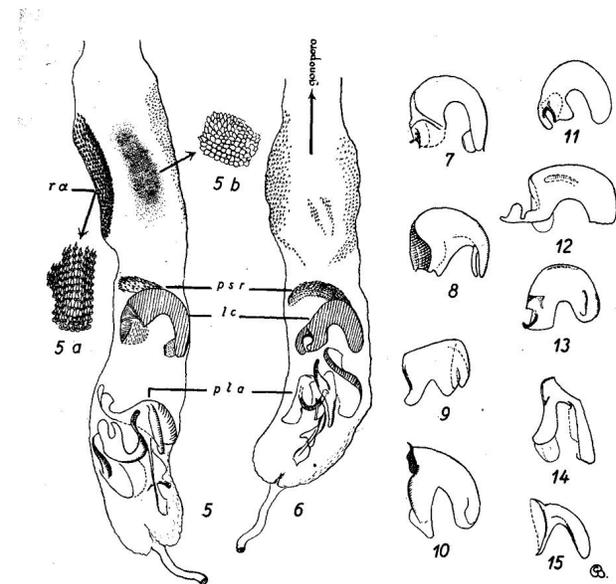


Figura 5. Saco interno del edeago de *Onthophagus ovatus* y *O. grossepunctatus*, y lamelas copuladoras de las 9 especies del grupo (Binaghi et al., 1969).

El tema de la genitalia femenina y su importancia taxonómica fue retomado por Zunino en 1971, en otro grupo de Onthophagini, el subgénero (actualmente género) *Euonthophagus* Balthasar (Fig.6). El propio "grupo *ovatus*" formó el objeto de una serie de trabajos (Martín Piera y Zunino, 1983, 1985, 1986) en donde los caracteres de la genitalia de ambos sexos permitieron un análisis sistemático y filogenético (y de ahí, biogeográfico), cuyos resultados permitieron reconocer la naturaleza polifilética del "grupo *ovatus*", describir un nuevo subgénero (*Amphionthophagus*), y finalmente, separar el "grupo *latigena*" de un "grupo *ovatus*" realmente monofilético.

En el transcurso de los últimos cuatro decenios, ha habido un cierto auge por utilizar los caracteres genitales, sobre todo masculinos, en los estudios de la sistemática y de la filogenia de varios grupos de Scarabaeoidea. Entre los muchos ejemplos, en la impresionante monografía de los *Phyllophaga* de México (Morón, 1986) se discuten los caracteres de las estructuras genitales de ambos sexos a distintos niveles taxonómicos, sin embargo, en los análisis filogenéticos se considera un número relativamente bajo de caracteres genitales. Esta propensión, parece ser la más frecuente en los estudios contemporáneos, en donde es patente la tendencia a evitar cualquier ponderación diferencial de los caracteres morfo-anatómicos, tanto *a priori* como *a posteriori*. Sin

embargo, cabe subrayar que en la literatura contemporánea encontramos también excepciones a tal tendencia, algunas de ellas de relevancia mayor. Nos limitaremos a unos pocos ejemplos. En 2002 Coca Abia & Martín Piera, al revisar el género de Melolonthinae *Amadotrogus* Reitt., se fundamentan extensamente en el estudio de las genitales, tanto para redefinir el grupo, como para analizar su filogenia; para ello, utilizan 20 caracteres morfoanatómicos, de los cuales diez son de la genitalia masculina y uno de la femenina. Pocos años después, Coca Abia & Robbins (2006) describen un nuevo género de Melolonthinae neotropical, *Catrachia*, y lo someten a un detallado análisis filogenético fundamentado en 26 caracteres morfoanatómicos, de los cuales seis son de la genitalia masculina y cuatro de la femenina. Palestrini (1992) en el marco de una extensa revisión del subgénero indoafricano *Proagoderus* Lansb. (género *Onthophagus* Latr.), reconoce en su ámbito nueve grupos de especies y analiza sus relaciones filéticas aplicando criterios hennigianos a las características de las genitales masculinas y femeninas de las 105 especies estudiadas. En 2003 Barbero *et al.* revisan el género de Onthophagini *Phalops* Er., también indoafricano, con 37 especies, y fundamentan su análisis cladístico en 71 caracteres, siempre morfoanatómicos, de los cuales 19 de la genitalia masculina y 6 de la femenina. Los ejemplos podrían multiplicarse, sobre todo con los trabajos de autores contemporáneos, entre otros, A. L. Davis, D. d'Hotman, C. Medina, F. Molano, K. T. Philips, C. H. Scholtz, F. Z. Vaz-de-Mello, sin embargo, al análisis exhaustivo de la literatura dedicaremos futuras investigaciones.

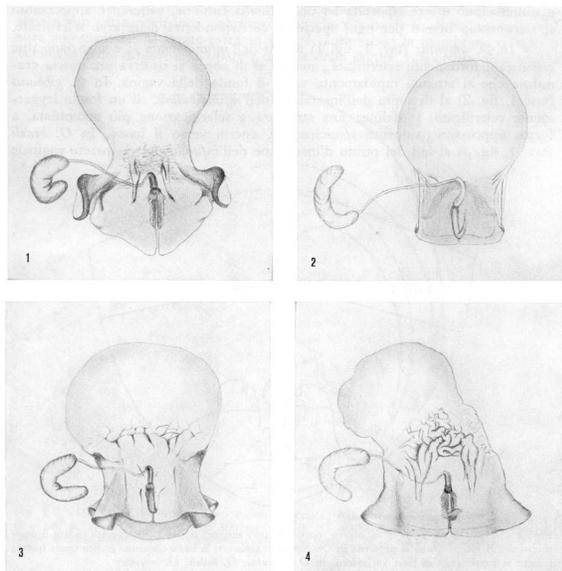


Figura. 6. Genitalia femenina de cuatro especies paleárticas de *Euonthophagus* Balth.(Zunino, 1971).

El género *Copris* : un ejemplo de evolución de los estudios de la genitalia en los escarabajos.

En la década de los '60 del siglo XX se publicaron extensas monografías sistemáticas: Ferreira (1961) para la Región Afrotropical, Matthews (1961) para las Américas, Balthasar (1963) para las Regiones Paleártica y Oriental. El estudio de los caracteres genitales en estos trabajos, se limita a la representación esquemática de las falotecas de algunas especies, como complemento de su descripción y comparación con especies consideradas cercanas, sin ningún comentario. En la revisión de las especies americanas del género *Copris*, los caracteres de las genitales son explícitamente descartados: Matthews (1961) escribe (pág. 6):

«An attempt was made to investigate cryptic characters for use in classification by examining one species of both sexes in minute detail, dissecting it to its minimum component parts and examining all interior as well as exterior surfaces. ... male genitalia and female spermathecum [sic] was investigated. The results was disappointingly negative; although some characters, such as the male genital capsule, reflected species differences to a slight extent ...»,

aseverando que (ibid., pág. 13)

«On the whole, the male genitalia in this genus are not of any use, at least as far as their gross aspect is concerned. The possibility that the internal sac may bear taxonomic characters was not examined».

En 1983 Marchisio, en su memoria de tesis¹, describió en detalle los aparatos genitales de ambos sexos en 83 especies de *Copris* y en muestras de especies de 10 géneros considerados afines en la literatura y comprobó su importancia en la taxonomía del género, tanto a nivel específico, como supraespecífico, así como la relevancia de las características del “segmento genital” (noveno urito, invaginado) de los machos en la sistemática intergenérica. Con el trabajo de Marchisio se inspiraron, más o menos explícitamente, dos investigadores franceses (T. Nguyeng-Phung e Y. Cambefort), quienes publicaron entre 1986 y 1996 once trabajos, básicamente de sistemática, sobre los *Copris* de la Región Afrotropical. Sin embargo, en esta serie de trabajos la información acerca de los caracteres genitales –aunque limitada a sólo a los machos– contiene varios elementos de confusión, también en la nomenclatura anatómica y, viene disminuyendo paulatinamente, hasta que en el análisis filogenético que la concluye, sobre los 83 caracteres considerados, todos morfológicos, solamente cuatro se refieren a las genitales (Cambefort & Nguyen-Phung, 1996). En 2009 Ochi *et al.*, al describir dos nuevas especies y un nuevo subgénero de *Copris*, publican las figuras de los perfiles de los edeagos de las especies que lo integran,

¹ Una gran parte de los resultados ahí obtenidos, han sido retomados y vueltos a elaborar en un extenso trabajo sobre el género (Marchisio y Zunino, en prensa).

notando (pág. 208): *Male genitalia; phallobase often short and parameres mostly robust, sometimes slender, often fairly high in lateral view; dorsal ornaments, e.g., dorsal lobes or dorsal membranes showing character states of specific differentiation; baso – lateral portions often strongly constricted on the ventral side; lateral portions sometimes with transverse wrinkles; basal sinus often strong or distinct; ventral side with sub-membranaceous area distinct, mostly elongate oval in outline, and the length of this area stable and very useful for identifying species within this subgenus.* En el trabajo no aparece ninguna referencia a las publicaciones de Nguyen–Phung ni de Cambefort que reseñamos arriba.

Por otra parte, siempre en los *Copris*, López Guerrero *et al.* (2009) retoman el enfoque de Marchisio para resolver algunos problemas de sistemática específica y supraespecífica de un grupo americano (Figs. 7–12), confirmando al mismo tiempo su condición monofilética y su estructura específica.

Los ejemplos de la evolución de estudio de las estructuras de las genitales y su relevancia en la taxonomía y la filogenia de los Scarabaeoidea, podrían multiplicarse, involucrando a prácticamente todos los grandes grupos sistemáticos que integran la superfamilia: la tendencia a menospreciar los caracteres de las genitales o inclusive, a pasarlos por alto, está hoy muy difundida, debido posiblemente a dos clases de factores, que se discuten en los apartados que siguen.

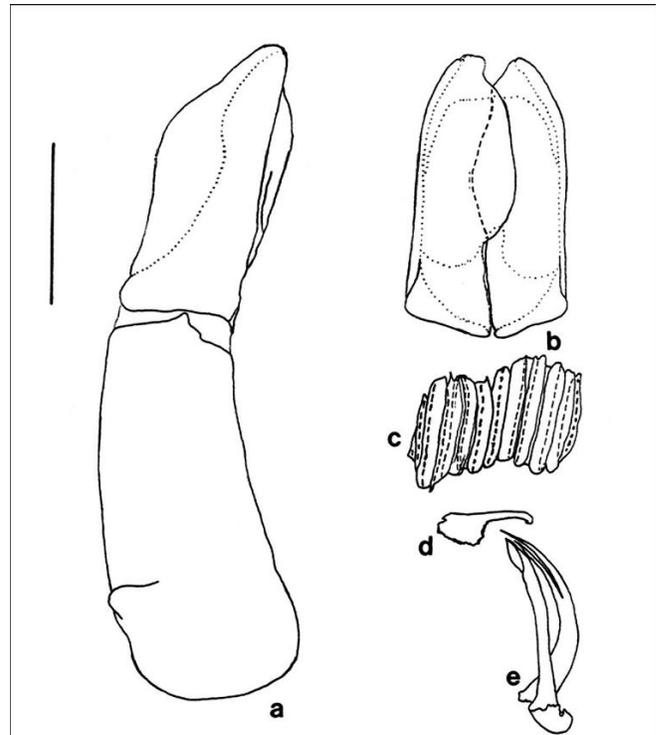


Figura 8. Genitalia masculina de *Copris sierrensis* Matthews (López G., M. Zunino, G. Halffter, 2009, retomado de Marchisio, 1983).

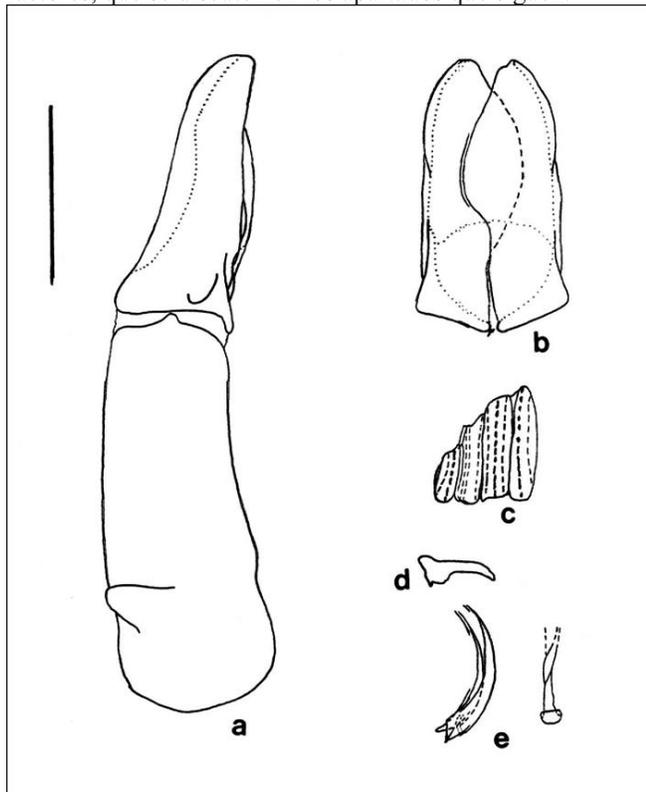
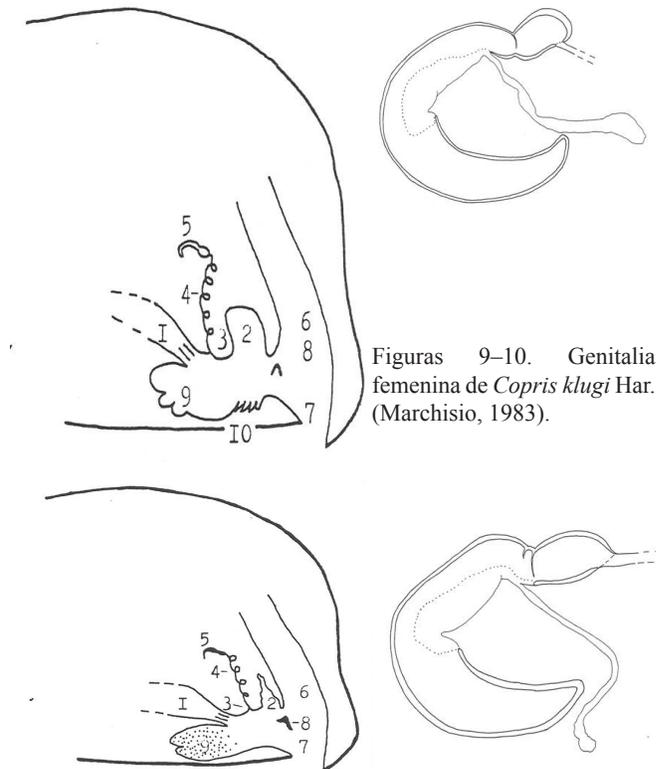


Fig. 7. Genitalia masculina de *Copris klugi* Harold. (López G., M. Zunino, G. Halffter, 2009, retomado de Marchisio, 1983).



Figuras 9–10. Genitalia femenina de *Copris klugi* Har. (Marchisio, 1983).

Figuras 11–12 Genitalia femenina de *Copris sierrensis* Matthews (Marchisio, 1983).

Una digresión teórica y metodológica

La premisa a toda hipótesis sobre nuestro tema, es algo que muchos entre los taxónomos conocemos desde hace tiempo y que hoy, también los evolucionistas no taxónomos admiten: la evolución de la genitalia masculina está caracterizada por una rápida divergencia. Sin embargo, como consideración preliminar, podemos resaltar que en los escarabajos el mismo patrón de evolución involucra también la genitalia femenina – aunque a menudo sus caracteres no son tan llamativos y tan fáciles de detectar, como los masculinos.

En términos generales, el enfoque taxonómico que considera a los caracteres de las estructuras genitales más informativos que los demás caracteres morfológicos, resulta de un proceso previo de generalización empírica, es decir, del principio según el cual un conjunto de un gran número de pruebas fuertes (profundas) y compartidas corrobora la veracidad de una aseveración. Hacia unos razonamientos similares lleva el proceso de inducción, al tratar de establecer una regla general a partir de sendos casos particulares. En la actualidad, ambos métodos están muy cuestionados, a favor del método hipotético – deductivo, fundamentado en la formulación de hipótesis que permitan la predicción de consecuencias ó eventos, deducibles a partir de las hipótesis previas, y en la subsecuente comprobación ó refutación de las predicciones. De acuerdo con este método, la refutación de las predicciones involucra la refutación de la hipótesis, mientras su comprobación no prueba la hipótesis, si bien la corrobora y permite mantenerla, al menos provisoriamente.

Hasta los autores más críticos ante el uso taxonómico de los caracteres genitales en los insectos admiten como regla general que las genitalias – al menos, las masculinas - están sometidas a procesos de rápida divergencia (ver Arnqvist, 1997, 1998; para Scarabaeidae, House & Simmons, 2003) , aplicando así un criterio, que corresponde al de la generalización empírica – inducción. Sin embargo, en un enfoque evolucionista las interpretaciones de tal regla empírica en términos de procesos subyacentes, son bastante conflictivas, así como lo son las propuestas para contrastar cada una de ellas. De hecho, la discusión acerca de los mecanismos de evolución de las genitalias, nunca se ha apagado, sin embargo, durante los últimos dos decenios, varios evolucionistas “no taxónomos”, científicos cuya actividad principal, no es la taxonomía, han retomado el tema y han propuesto distintas líneas de investigación para rebasar definitivamente el nivel de la generalización empírica y tratar de corroborar ó refutar las hipótesis que en la actualidad tratan de explicar la evolución de las estructuras genitales. Tales hipótesis se resumen como sigue (ver Arnqvist 1997; 1998):

Hipótesis “llave – cerradura”, o del ajuste morfológico entre la genitalia masculina y la femenina. Formulada por primera vez por Dufour (1844) en términos pre – evolucionistas, en su versión evolucionista (Arnqvist, 1997 y literatura ahí reseñada): considera que la genitalia masculina está seleccionada para corresponder estrictamente con la morfología genital femenina. Si la correspondencia

morfológica es escasa, el apareamiento y/o la inseminación se hacen más difíciles, poco probables o hasta imposibles. De ahí, tal hipótesis predice que los caracteres genitales estén sometidos a selección sexual, que se manifestaría en la relación entre la morfología genital del macho y el número de cópulas / inseminaciones exitosas.

Hipótesis del pleiotropismo (ver Arnqvist, 1997). La morfología de la genitalia – masculina – no estaría directamente relacionada con ningún componente del éxito reproductivo, es decir, el fenotipo genital no estaría sometido a ninguna forma de selección sexual. Los caracteres genitales estarían genéticamente asociados con otros caracteres morfológicos (y quizás, también bioquímicos y/o etológicos), que sí estarían involucrados en el éxito reproductivo.

Hipótesis de la selección sexual (ver Eberhardt, 1985, 1996; Arnqvist 1997). La variación de los caracteres de la fracción realmente copuladora de la genitalia – siempre masculina – estaría relacionada con la “elección críptica” por la hembra, ó con la capacidad del macho de controlar, y hasta forzar, a la hembra a utilizar sus espermatozoides, o finalmente, a competir con los espermatozoides de otros machos.

La primera hipótesis, tal y como la reportamos, en su versión moderna, no está corroborada en lo que se refiere al ajuste morfológico entre genitalia masculina y femenina: al contrario, al menos en lo que se refiere a los Scarabaeoidea, los resultados de un acervo de investigaciones, acumulados durante las últimas cuatro décadas, la refutan tajantemente.

La hipótesis del pleiotropismo, tiene un alto contenido de incertidumbre intrínseca, suponiendo la asociación genética de los caracteres genitales con “otros caracteres”. Entre otras, tiene la desventaja de que resulta sumamente problemático intentar probarla ó refutarla, siendo los caracteres que pueden jugar algún papel en el éxito reproductivo, verisimilmente muy numerosos, pero a menudo escasamente detectables, aunque fuera *a posteriori*.

Además, considero que tanto la hipótesis del pleiotropismo, como la de la selección sexual, sufren de un prejuicio de abolengo sociológico, del que quizás tampoco sus propugnadores se han percatado: son hipótesis algo “androcéntricas”². De hecho, lo que solamente evalúan, es el éxito reproductivo de los machos. Además, postulan que:

a) las hembras copulan con diferentes machos, y los machos con diferentes hembras – lo cual no es cierto para muchas especies y grupos, inclusive de Scarabaeoidea

b) los machos, independientemente de toda reacción de la hembra, logran inseminarla. La selección sexual “críptica”, actuaría entre la – las – inseminaciones y la fecundación *sensu stricto*.

² Del griego ανήρ, genitivo ανδρός, varón, hombre macho.

Desde el punto de vista metodológico Arnqvist (1997), tras resaltar una vez más que:

Species specificity and rapid evolution of genitalia is one of the most striking patterns of morphological divergence in animals, and at the same time one of the least understood,

sugiere que

Thorough intra-specific studies are badly needed, since such studies are necessary for a conclusive discrimination between the different main hypotheses for genitalic evolution.

Un estudio reciente, sobre variación intraespecífica de las piezas esclerosadas del saco interno del edeago y su significado ante la fecundación de las hembras, ha sido llevado a cabo en *Onthophagus taurus* en condiciones de laboratorio por House & Simmons (2003), quienes utilizan una sofisticada metodología morfométrica (Fig. 13). Los autores concluyen que:

“we have found that significant variance in fertilization success for male O. taurus is attributable to differences in male genital morphology. This adds to the growing number of empirical studies that have reported evidence for sexual selection as a pervasive force, shaping the evolution of genitalia. An investigation into the anatomy of the female genitalia and the correspondence between female and male genitalia during copula may provide insight into the mechanics and effects of male genitalia stimulation”.

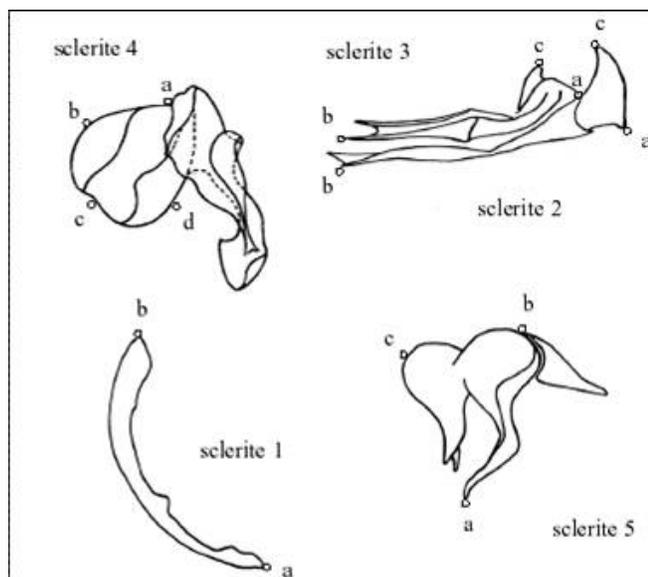


Figura 13. Morfometría de piezas esclerosadas del edeago de *Onthophagus taurus* (House & Simmons, 2011). Nótese la nomenclatura, que no corresponde a la introducida por primera vez por Binaghi et al., 1969, y adoptada también por Zunino (1979) para la misma especie, indicada como especie tipo del subgénero *Onthophagus sensu stricto*.

Poco después Pizzo *et al.* (2006) han enfocado el tema utilizando entre otras, también metodologías morfométricas, tanto en *O. taurus* como en su especie hermana *O. illyricus* Scopoli, aplicándolas a varias estructuras, entre las cuales el edeago y la esclerotización de soporte de la pared ventral de la vagina. Del estudio morfométrico y molecular de un extenso material, procedente de un área crítica, de solapamiento de ambas especies, los autores sugieren que su separación se debe a un evento de especiación alopátrida.

Los dos ejemplos que acabamos de reseñar, de hecho, tienen un significado bastante diferente. Sin ser popperianos intransigentes, podemos resaltar que una prueba más a favor de una hipótesis, no la demuestra, mientras una en contra, la refuta. El mecanismo que House & Simmons aseguran puede darse si, y solamente si, las parejas no son estables – algo que acabamos de criticar. Hay muchos ejemplos, especialmente en las especies o grupos que, como *Copris* y otros, exhiben un comportamiento de cuidado prolongado a la cría, y hasta de socialidad, en donde la pareja permanece estable al menos durante un ciclo reproductor. Y sin embargo, al menos hasta donde sabemos, los patrones de divergencia interespecífica no son significativamente distintos a los que se conocen en los grupos en donde no existe estabilidad de pareja. El estudio interespecífico de Pizzo *et al.*, por otra parte, respalda entre otras, la idea de que también *the shape of female genitalia showed a high interspecific discriminator power* – a diferencia de lo que ocurre con la morfología externa. Sin embargo, tal estudio no contribuye ni a corroborar, ni a refutar ambas hipótesis, la del pleiotropismo y la de la selección sexual críptica, pues en *Onthophagus taurus* –ni hasta donde sabemos, en *Onthophagus* en general, las parejas nunca son estables.

Sin detenernos en analizar más ejemplos, consideramos posible formular una hipótesis alternativa: la de la coevolución de las estructuras genitales de ambos sexos, de la forma siguiente:

-Las genitales de ambos sexos, forman parte del “SMRS” (Sistema Específico de Reconocimiento Sexual); su evolución se desarrolla bajo selección recíproca, y ésta actúa en todas las etapas de la cópula a través de secuencias específicas de estimulación mutua. Por ende, el proceso de divergencia de las estructuras copuladoras, más acentuado cuanto mayor es el papel que cada estructura juega en la dinámica de la cópula, corresponde a un fenómeno de coevolución.

Consideramos que, sin ser novedosa, en la hipótesis de la coevolución confluyen ideas, como las de Hennig (1966) sobre filogenia, las de Ghiselin (1974, 1986) sobre la naturaleza individual de la especie, las de Paterson (1985) sobre el concepto cohesivo de especie, las de Croizat (1962) sobre la evolución como fenómeno en que la forma, el tiempo, y el espacio, son factores inseparables. También, algunas ideas sobre las que el firmante – *parva si magnis componere licet* – ha estado reflexionando a partir de 1983 y 1987 (ver también

Zunino & Zullini, 2003, 2004 y trabajos ahí reseñados) y sigue reflexionando.

Cabe subrayar, que la hipótesis de la coevolución no implica ningún ajuste morfológico, como la del mecanismo “llave–cerradura”, si bien, implica una congruencia fisiológica, de la que los caracteres morfológicos son los que más fácilmente podemos detectar.

La hipótesis de la coevolución –en el presente sentido– enmarca en una visión amplia de la selección sexual; por otra parte, resalta que no hay contradicción entre la hipótesis “llave y cerradura” (reelaborada en el marco de la teoría general de la evolución y del concepto no –relacional de especie y especiación), y la hipótesis de la selección sexual, siempre y cuando admitamos que esta proceda de verdaderas interacciones entre ambos sexos, a lo largo de todo el proceso de cópula, inseminación, y finalmente, fecundación. La misma hipótesis puede explicar tanto la especiación en alopatria permanente, como la divergencia de las estructuras genitales, sin el vínculo de la poligamia / poliandria, y la homogeneidad de los patrones morfológicos de las genitales en los grupos supraespecíficos monofiléticos.

Desde el punto de vista metodológico, permite contrastar –en el sentido de someter a intentos de refutación– tanto los análisis intraespecíficos, como los comparativos a distintos niveles supraespecíficos.

Un futuro posible

Una de las tareas más urgentes, en vistas de la prosecución de la línea de investigación a la que nos apegamos, es un estudio comparativo y posiblemente exhaustivo de la literatura, con motivo de fundamentar las posibles homologías de las distintas piezas de las genitales de los Scarabaeoidea, y de ahí, unificar su nomenclatura, algo que a pesar de algunos intentos bastante recientes –muy importantes el de Dupuis (2005) para las genitales femeninas, y el de Medina & Molano (enviado) para las masculinas– todavía no se ha logrado. Por otra parte, no podemos pasar por alto el hecho de que el futuro de los estudios que proponemos, es bastante problemático, debido también a motivos, que no son estrictamente científicos. Nuestra labor se fundamenta forzosamente en el estudio de extensos materiales de colección: de hecho, los caracteres morfoanatómicos de las estructuras esclerosadas son prácticamente los únicos que podemos examinar. Su estudio involucra el uso de técnicas relativamente poco sofisticadas, sin embargo, la revisión sistemática y el análisis filogenético de un grupo taxonómico de consistencia medio –baja, entre 10 y 30 especies, suele requerir una inversión de tiempo y de energía muy importante, también debido a la necesidad, ética además de científica, de revisar una literatura a menudo abundante, no siempre fácil de conseguir y con frecuencia escrita en varios idiomas y hasta en diferentes alfabetos. Lamentablemente, en la actualidad la relación esfuerzo/resultado de este tipo de investigación, es muy modesta al menos en términos académicos: la globalización de la ciencia, y los sistemas actuales de evaluación de los

investigadores –con todas sus consecuencias– están cada vez más vinculados al “factor de impacto”, cuyo real significado consideramos cuestionable bajo muchos puntos de vista, desde el dogmatismo de cierta “ortodoxia” científica y el predominio de unos pocos grupos editoriales, hasta la pérdida del contexto histórico de un trabajo de investigación. Y, para retomar un aforismo que debemos a Francisco Xavier Alegre (Veracruz, 12 noviembre 1729–Bologna, 16 agosto 1788), *un texto sin contexto se convierte en un pretexto*.

Este ensayo está dedicado a Gonzalo Halffiter Salas, científico mexicano de envergadura mundial, maestro y amigo desde hace más de treinta años, con admiración y afecto profundos.

LITERATURA CITADA

- Arnqvist, G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species Studies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 365–379.
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*, 393: 784–786.
- Barbero, E., C. Palestini & A. Roggero. 2003. Revision of the genus *Phalops* Erichson, 1848 (Coleoptera: Scarabaeidae: Onthophagini). *Monografie del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 38: 1–378.
- Balthasar, V. 1963. *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palearktischen und Orientalischen Region*. Bd I. Prag, Verl. Tschechosl. Akad. Wiss.
- Berlese, A., 1909. *Gli insetti*. S. E. I., Milan.
- Binaghi, G., G. Dellacasa & R. Poggi. 1969. Nuovi caratteri per la determinazione degli Onthophagus del gruppo ovatus (Coleoptera, Scarabaeidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 48: 29–46.
- Coca Abia M. M. & F. Martín Piera, 2002. Revision of the genus *Amadotrogus* Reitter, 1902 (n. stat.) (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.), 2002, 38 (4) : 351–362.
- Coca Abia M. M. & P. S. Robbins, 2006. Taxonomy and phylogeny of a new Central American beetle genus: *Catrachia* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)*, 54 (2): 519–529.
- Cambefort Y. & T. Nguyen - Phung, 1996. On the genus *Copris* Müller, 1764: Definition and phylogenetic survey of the Afrotropical species-groups (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of African Zoology*, 110 (4): 271–289.
- Croizat L., 1962. *Space, Time, Form: The biological synthesis*. Caracas, Edited by the author.
- Dufour L., 1833. Recherches anatomiques et physiologiques sur les hémiptères. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences – Institut de France, Sciences Mathématiques et Physiques*, 4: 129–462.
- Dufour L., 1844. Anatomie générale des Diptères. *Annales des Sciences Naturelles*, 1: 244–264.
- Dupuis F., 2005. L'abdomen et les genitalia des femelles

- des coléoptères Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera). *Zoosystema*, 27 (4): 733–823.
- Eberhard W. G., 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Eberhard W. G., 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ferreira M. C., 1961. Revisão das espécies etiópicas do Género *Copris* Geoffroy e Géneros afins. *Revista de Entomologia de Moçambique*, 4 (1): 81–334.
- Ghiselin M. T., 1974. A radical solution of the species problem. *Systematic Zoology*, 23: 536–544.
- Ghiselin M. T., 1986. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy*, 2: 127–143.
- Hennig W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Chicago, Illinois, Urbana.
- House C. M. & L. W. Simmons, 2003. Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus Taurus*: an example of sexually selected male genitalia. *Proceedings of the Royal Society of London*, B, 270: 447–455.
- Jacquelin du Val C., 1856. *Genera des Coléoptères d'Europe*. T. I. *Introduction*. Deyrolle, Paris.
- Jeannel R., 1955. L'édage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères. Ed. Muséum, Paris
- López Guerrero, I., M. Zunino & G. Halfpeter, 2009. Taxonomic Use of Genital Characters in Mexican *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae): The Case of *Copris klugi sierrensis* Matthews and the *C. armatus* species complex. *Coleopterists Bulletin* 63(2): 203–212.
- Marchisio R., 1983. *Il genere Copris Müller (Coleoptera, Scarabaeidae): tassonomia, note di filogenesi e considerazioni zoogeografiche*. Memoria de Tesis en Ciencias Biológicas, Universidad de Turín.
- † Marchisio R. & M. Zunino (en prensa). Il genere *Copris* Müller. Tassonomia, filogenesi e note di zoogeografia. *Memoirs on Biodiversity*, 2. World Biodiversity Association, Verona.
- Martín Piera F. & M. Zunino, 1983. Amphionthophagus, nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 1 (1): 59–76.
- Martín Piera F. & M. Zunino, 1985. Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du “groupe de l’*O. ovatus*”. I. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N. S.), 2 (3): 241–250.
- Martín Piera F. & M. Zunino, 1986. Analisi sistematica, filogenetica e biogeografica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979 (Coleoptera, Scarabaeidae: genere *Onthophagus*): il gruppo *ovatus*. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 4 (2): 413–467.
- Matthews E. G., 1961. A revision of the Genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Col., Scarab.). *Entomologica Americana*, 41 (n. s.): 1–139.
- Medina C.A. & F. Molano (enviado). Morphology and terminology of dung beetles (Scarabaeinae) male genitalia. *Zootaxa*.
- Morón M. A., 1986. *El género Phyllophaga en México: Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera)*. Publ. 19, Instituto de Ecología, México, DF.
- Ochi T., M. Kon & M. Bai, 2009. Three New Species of *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae) from China with Description of A New Subgenus. *Entomological Review of Japan*, 64 (2): 207–216.
- Paterson H. E. H., 1985. The recognition species concept. En E. S. Vrba (Coord.). *Species and speciation. Transvaal Museum Monographs*, 4: 21–29.
- Pereira F. S., 1953. *Dichotomius* da seção *speciosus*. *Papeis avulsos do Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, S. Paulo*, XI (18): 289–299.
- Palestrini C., 1992. Sistematica e zoogeografia del genere *Onthophagus* sottogenere *Proagoderus* Lansb. (Coleoptera Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 124 (2): 3–358.
- Pizzo A., A. Roggero, C. Palestrini, P. Cervella, M. Del Pero y A. Rolando, 2006. Genetic and morphological differentiation patterns between sister species: the case of *Onthophagus taurus* and *Onthophagus illyricus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89: 197–211.
- Sharp D., 1920. Studies on Rhynchophora. IX. The sexes of *Conotrachelus brevisetis* Champ. *Journal of the New York Entomological Society*, 28 (1): 74–79.
- Sharp D. & F. Muir. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1912: 477 – 642, Pts. XLIII - LXXVIII (Repr. Ed., 1969, Entomological Society of America, College Park, U.S.A.)
- Verhoeff K. 1893. Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und Copulationsorgane der Mannlichen Coleopteren. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 37: 113–170.
- Verhoeff K. 1895. Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über, die Hinterleibsmuskulatur von Coccinella, zugleich ein Versuch die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. *Archiv für Naturgeschichte*, 61(1): 1–17; 76–80.
- Verhoeff K. 1917. Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung derselben, zugleich ein zusammenfassender Rückblick und neuer Beitrag. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Leipzig*, 117 (1): 130–204.
- Zunino M. 1971. Importanza dell'apparato genitale femminile nella sistematica del genere *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 103(1–2): 26–31.

- Zunino M., 1979. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università, Torino*, 1979 (1): 1–18.
- Zunino M. 1983. Essai préliminaire sur l'évolution des armures genitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bulletin de la société Entomologique de France*, 88: 531–543.
- Zunino M. 1987. La evolución de los aparatos copuladores: comentarios a W. G. Eberhard "Sexual selection and animal genitalia. *Elytron*, 1: 105–107.
- Zunino M. 2011. Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos: el estado del arte. *Memorias XIII Simposio de Zoología*, Guadalajara, México: 16–21.
- Zunino M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. F. C. E., México, DF.
- Zunino M. & A. Zullini. 2004. *Biogeografía. La dimensione spaziale dell'evoluzione*. II ed.. C.E.A., Milan.

Recibido: 9 de diciembre 2011

Aceptado: 23 enero 2012