

ANÁLISIS HISTÓRICO DE LA CLASIFICACIÓN DE LOS COLEOPTERA SCARABAEOIDEA O LAMELLICORNIA

Bert KOHLMANN¹ y Miguel Angel MORÓN²

¹ Universidad EARTH, Apdo. Postal 4442-1000, San José, COSTA RICA

² Departamento de Entomología, Instituto de Ecología, A.C. (SEP-CONACYT) Apdo. Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, MÉXICO

RESUMEN

Se presenta una revisión histórica del proceso de clasificación y el desarrollo de la sistemática de los Lamellicornia o Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera), dividida en tres periodos. El análisis comprende un estudio histórico-comparativo sobre el desarrollo del tipo y número de caracteres, así como el número y características de los géneros y agrupamientos en taxones supragenéricos. El primer periodo abarca 14 autores en diferentes fechas, iniciando en 1735 con Linné y terminando en 1856 con Lacordaire. En este periodo se abordan trabajos anteriores a la publicación del "Origen de las Especies", por lo cual las ideas evolucionistas darwinianas no tuvieron influencia sobre la sistemática del grupo. En el segundo periodo se presenta una comparación de las propuestas de clasificación de los Coleoptera Scarabaeoidea, publicadas entre 1869 y 1955 por 17 autores de trabajos faunísticos y taxonómicos regionales o en catálogos mundiales. Se destacan los principales caracteres morfológicos utilizados para la separación supragenérica y las innovaciones introducidas por cada uno de ellos, señalando en su caso, la posible influencia de las teorías de Darwin. Se concluye que el esquema general de clasificación durante este periodo no cambió substancialmente con respecto al de Burmeister o Lacordaire, y que las ideas evolucionistas tuvieron poca repercusión en estas clasificaciones, las cuales son más complejas que las del primer periodo, sobre todo por la adición de más de 11,000 especies nuevas obtenidas durante 80 años de exploraciones mundiales. En el tercer periodo se resumen y analizan las propuestas de clasificación publicadas entre 1957 y 2001 por 28 autores de monografías, estudios faunísticos y claves regionales, artículos sobre morfología comparativa, y trabajos expresamente enfocados al esclarecimiento de las relaciones filéticas y los procesos evolutivos de los Scarabaeoidea en conjunto, o por grupos supragenéricos particulares de esta superfamilia. En la mayor parte de estos estudios es evidente la influencia de las teorías sobre la evolución orgánica, y se observa como progresivamente se busca que las clasificaciones reflejen las relaciones entre sus elementos, principalmente a través de enfoques feneticistas y cladistas.

Palabras Clave: Clasificación supragenérica, Scarabaeoidea, Lamellicornia, historia, análisis comparativo.

ABSTRACT

This study presents an historic analysis of the classification process of the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). The analysis is divided in three periods including 59 authors, beginning with Linné in 1735, and finishing in 2001 with Pretorius and Scholtz. The first period (1735-1856) was chosen, since it encompasses a time period prior to the publication of Darwin's "The Origin of Species", and is therefore a classification process arguably free of any Darwinian evolutionary influences. There was a very quick development, in a relatively short period of time (1735-1796), in the number and type of characters used for classification purposes. On some occasions, certain authors reverted to the pre-Linnean tradition of using ecological characters. Likewise, the hierarchic structure of classifications developed rapidly into systems that any modern taxonomist can relate to. Authors like Linné, Fabricius and Latreille, who worked for long periods of time developing classificatory systems, always revolutionized systematics in their very first study. Later on, they remained conservative and made improvements only to the details of systematics. By 1856, the classification of the scarab beetles looks very akin to any present-day system. It is obvious that classifications similar to

modern ones can be approximated without having to rely on Darwinian evolutionary principles. The second period (1869-1955) includes a comparative synthesis on the classification of the Coleoptera Lamellicornia based on faunistic and taxonomic works dealing with species from Central America, Europe, India and Indochina, as well as classic world wide checklists, that are representatives of the taxonomical criteria of 17 authors; the possible influence of Darwin's theories is discussed for each classification. Apparently, the main structure of the classification of scarab beetles during this time does not show substantial changes in relation with the proposals of Burmeister or Lacordaire. A large number of new morphological characters were added to the traditional ones, but the family level characters and their use were nearly the same as in the middle of the XIX century. Male genital capsules, internal organs and structures of the immature stages were cited for the first time as useful taxonomic characters, but as accessories of the traditional adult characters. Relations between the groups were eventually exposed as dendrograms by Sharp and Muir (1912), Paulian (1948) and Crowson (1955), but without clear references to evolutionary theories. These classifications were more complex than the preceding ones, because of the addition of nearly 11,000 new species discovered along 80 years of world exploration. The third period (1957-2001) resumes and analyzes the classification proposals undertaken by 28 authors, based on monographs, faunal studies, keys for regional fauna, papers on comparative morphology, and studies specifically devoted to the understanding of phyletic relationships and evolutionary processes in Scarabaeoidea, for the whole group or for suprageneric groupings of this superfamily. One can detect the patent influence of organic evolution theories on these studies, as well as a progressive reflection of relationships in the proposed classifications, mainly through the use of cladistic and pheneticist approaches. Lately, molecular approaches have also been recruited; but even with all this technology, the main problem remains that most studies do not consider all the diversity of the Scarabaeoidea in one single analysis. Mention must be made of Endrödi's study (1966), who is the first to consider the whole group in analytic and comparative style, proposing to subdivide the Lamellicornia into five families: Scarabaeidae, Melolonthidae, Trogidae, Passalidae and Lucanidae. This proposal has been supported by Martínez (1970-1990), Machatschke (1972-1974), and Morón (1976-2002). So far, no one has refuted this proposal by doing an equivalent or more modern analysis of his grouping. Medvedev (1976) and Iablokoff-Khnzorian (1977) have also made comparative studies, which, like Endrödi's proposal, have not been accepted by English speaking authors. Paulian's (1948-1988) and Balthasar's (1963) proposals were based mainly on the action of elevating subfamilies to the family status, so they do not really represent a new proposal. Using different points of view Lawrence and Newton (1982, 1995) and Scholtz (1990-1995) have supported Crowson's (1955-1981) proposals of 6-10 families of Scarabaeoidea. Historical, economic and sociopolitical factors have been influencing the development of the schools of systematics during the XX century. American authors have supported most of the time classificatory schemes that go against dividing the Scarabaeoidea, although lately they have started to adopt the 12 families scheme of Lawrence and Newton. On the other hand, European authors have tended to favor groupings with as many as 25 families, as proposed by Paulian and Balthasar. Although the studies undertaken by the South African school show a stronger methodological basis, the proposal of 15 families has not been accepted by Lawrence and Newton, although they have incorporated a great part of its structure. This last proposal shows still several problems to be solved in the family that includes the Scarabaeinae, Aphodiinae, Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae, and Cetoniinae; but it is shown by Jameson and Ratcliffe (2002) as the contemporary option to frame the study of the Scarabaeoidea.

Key Words: Suprageneric classification, Scarabaeoidea, Lamellicornia, History, Comparative analysis.

INTRODUCCIÓN

"Todos los conocimientos que nosotros poseemos dependen de los métodos por los cuales distinguimos lo semejante de lo distinto. Entre mayor es el número de diferencias que permiten estos métodos, más aumenta nuestro conocimiento de las cosas. Entre más numerosos son los objetos que nos interesan, es más difícil crear semejante método, pero este se convierte en más necesario." (Linné, *Genera Plantarum*, 1737).

Llevar a cabo la clasificación de individuos y objetos es una actividad propia del espíritu humano. Para lograr este propósito se establecen grupos que reúnen a los

individuos u objetos que presentan características comunes y se nombra de manera particular a cada grupo. Los procesos de clasificación, muchas veces realizados de manera implícita, permiten sintetizar la información y de esta forma tener una visión global del conjunto. Además, esta actividad nos permite enriquecer la información que se tiene sobre objetos o individuos. La pertenencia de una entidad a un grupo permite precisar sus características, predecir su comportamiento y saber cómo tratarlo.

El proceso de clasificación se dio inicialmente como una actividad sistemática en biología; pero se ha extendido a muchas otras actividades. Con respecto a la lógica de la clasificación, Gilmour (1937) ha llegado a dos conclusiones: a) los grupos naturales son aquellos acerca de los cuales se puede hacer un mayor número de proposiciones generales, las cuales son más importantes, que las que se pueden hacer para otros agrupamientos con los mismos objetos; y b) estos agrupamientos generales reflejen influencias de causalidad relevante. Por otro lado, Mayr (1969:68) define a la clasificación de la siguiente forma: "Una clasificación es un sistema de comunicación, y el mejor sistema es aquel que combina el mayor contenido de información y la recupera con mayor facilidad." Estas dos conclusiones son más o menos aceptadas por la mayoría de los taxónomos.

Es justamente dentro de este marco de referencia, que el presente trabajo intenta analizar este proceso, utilizando como ejemplo concreto el desarrollo de las diferentes posiciones y conceptos que atañen al proceso de clasificación de los Scarabaeoidea; un grupo de escarabajos muy estudiado a lo largo de la historia de la entomología.

Los escarabeidos han sido siempre un grupo de coleópteros que ha llamado poderosamente la atención. Ya desde la antigüedad, los egipcios adoraban al escarabajo pelotero, perteneciente al género *Scarabaeus*, ya que veían en él la personificación de Khépri, el Dios del Sol-Escarabajo (Cambefort 1994). Posteriormente, en los inicios de la taxonomía fue un grupo muy trabajado y consentido por la mayoría de los grandes taxónomos. Es así como el conocimiento de este grupo presenta una larga tradición. Sin embargo, los esquemas de la sistemática del grupo han variado mucho en el transcurso del tiempo. Esto hace particularmente interesante estudiar este proceso para determinar tendencias en el proceso de clasificación.

En la primera parte de este análisis se comienza con el estudio de las clasificaciones a partir de Linné (1735), hasta terminar con Lacordaire (1856). La idea es analizar el desarrollo histórico de la clasificación de los Scarabaeoidea a la luz de la revolución lineana y antes de que se pudiera dejar sentir en la sistemática el impacto evolucionista, al ser publicado "El Origen de las Especies" por Darwin (1859). La publicación de dicha obra seguramente propició reacciones encontradas entre los coleccionistas y naturalistas interesados en la clasificación de los escarabajos. Aunque es frecuente que en sus obras no expongan sus puntos de vista al respecto, el planteamiento de sus esquemas de clasificación puede ayudarnos a interpretar su posición ante dicha corriente filosófica.

En la segunda parte de este trabajo se comentan las propuestas de clasificación de algunos de los autores más conocidos o influyentes durante el período aquí denominado como "darwiniano", al cuál le hemos fijado como límite el año de 1955, cuando empezó a difundirse ampliamente el conocimiento de la estructura y el mecanismo de replicación

del ADN, hecho que podemos considerar determinante para el desarrollo de una filosofía evolucionista moderna o contemporánea, sustentada en las ideas básicas de Darwin, la genética mendeliana, los modelos matemáticos y la biología molecular.

En la tercera parte se describen y comentan las propuestas de clasificación contemporáneas, incluyendo un buen número de artículos expresamente enfocados al esclarecimiento de las relaciones filéticas y los procesos evolutivos de los Scarabaeoidea, que postulan hipótesis basadas en el análisis de especies o grupos más o menos representativos de los numerosos elementos que conforman la superfamilia. En este período son ineludibles los componentes de la filosofía sobre la evolución orgánica, y proliferan los tratamientos sistemáticos con enfoques feneticistas y cladistas.

Poder realizar las comparaciones de los sistemas de clasificación de tantos y tan diversos autores es un trabajo bastante difícil, sobre todo porque muchas de las clasificaciones fueron establecidas sin que los autores precisaran cuál fue el sistema que siguieron. Ante esta dificultad, se optó por comparar a los autores con los que los antecedieron y los que los sucedieron, y de esta forma establecer diferencias, semejanzas y posibles influencias; en otras palabras, el análisis es eminentemente cronológico. Para esto se analizaron el tipo de caracteres utilizados; si representaban nuevos aportes o eran repeticiones; a qué nivel se emplearon; cuántos, cuáles y cómo se formaron los grupos; se definió si existía alguna filosofía subyacente para la elección de los caracteres o el establecimiento de grupos.

La literatura no parece ser muy abundante en este tipo de análisis. En lo personal conocemos uno presentado por Nelson y Platnick (1981) en su libro "Systematics and Biogeography". En ese estudio, el sistema seguido es el de comparar si grupos establecidos en una clasificación se mantienen, se dividen o desaparecen. Ellos proponen desarrollar cladogramas a partir de las clasificaciones dadas, lo cual no siempre es posible debido a insuficiencia de información. Este procedimiento se siguió también en este estudio hasta donde fue posible. Finalmente, se sintetizan y analizan los cambios más relevantes propuestos para los esquemas de clasificación de los Scarabaeoidea.

PRIMER PERÍODO (1735-1856)

Carl Linné, 1735. Aunque en taxonomía se considera a la décima edición del *Systema Naturae* (1758) como el punto de partida del sistema de clasificación binomial, comenzaremos analizando a la primera edición (1735) como punto de inicio de nuestro análisis histórico (Fig. 1). Es interesante hacer notar que según Linné un sistema natural de clasificación estaba dominado por jerarquías dentro de un reino, a saber: clase, orden, género y especie. Dentro de esta jerarquía él considera a la clase y al orden como agrupamientos menos naturales que el género (Jahn, Loether & Senglaub 1982; Mayr 1982). La impresión que se tiene es que estas categorías fueron incluidas más por razones prácticas, que por razones de teoría (Mayr 1982). La falta de interés en estas categorías queda evidenciada, porque los taxa que reconoce Linné, son más heterogéneos que los reconocidos por Aristóteles, dos mil años antes (Mayr 1982).

Por otro lado, el género y la especie representaban las categorías más naturales (Jahn,

Loether & Senglaub 1982), sobre todo el género, ya que éste poseía una esencia definible. El género podía ser dividido en especies con la ayuda de diferencias (Mayr 1982). Para Linné, el mundo era la creación de Dios, y la clasificación representaba el plan de la creación (Mayr 1969). Bajo este concepto, un sistema "natural" se refería a los términos de la filosofía tomística-aristotélica, es decir había que evidenciar la "esencia" de las cosas (Cain 1958). De esta forma el género estaba imbuido de una esencia otorgada por Dios, y por lo tanto existía y era natural, además de ser la unidad de la diversidad. El deber de un taxónomo era describir la existencia del género. De acuerdo al axioma lineano: "No es el carácter quien hace al género, sino el género quien hace al carácter." Para esto hay que definir su esencia, es decir encontrar el "carácter" que lo define. De ahí la tendencia de Linné y otros autores de usar tan sólo un carácter esencialista, y no utilizar conjuntos de características. Entre sus más notables críticos al respecto se encontraba el botánico francés Adanson, quien proponía utilizar la mayor cantidad de caracteres posibles.

Podemos observar también que el género lineano no tenía el mismo sentido que el género actual: la categoría colectiva de jerarquía inferior, un conjunto de especies que poseen ciertas características comunes. Esta idea se la debemos realmente a Tournefort (Stafleu 1971), botánico francés del siglo XVII.

En su estudio, Linné establece a la Clase V, la de los insectos, y como primer orden aparecen los coleópteros (Fig. 2), además de los angiópteros, hemípteros y ápteros. Dentro de la lista de los insectos se encuentra *Scarabæus* (Fig. 2). La palabra *Scarabæus* tiene un origen oscuro y se pierde en los tiempos antiguos. Cambefort (1994) ha realizado el siguiente análisis de su etimología: en griego existen dos palabras para nombrar a los escarabeidos, *karabos* (cangrejo, langosta) designa normalmente a los ciervos volantes, y *kantharos* (escarabeido) a los escarabajos sagrados. Estos términos fueron aplicados en esos dos sentidos por Aristóteles. Posteriormente, Hesiquio utiliza la palabra *skaraibon* para designar a varias especies de escarabeidos. A su vez, estas palabras griegas presentan similitudes consonánticas con la palabra sumeria *kharub* (pequeña bestia, hormiga, larva) y con la palabra egipcia *kheprer* o *khepri* (escarabeido).

Al género *Scarabæus* lo define Linné de la siguiente forma:

COLEOPTERA

Alas con dos élitros duros.

§. Antenas truncas

SCARABÆUS. Antena en forma de maza foliada.

Sin cuernos

Es importante mencionar que Linné ya reconocía aquí al carácter más determinante en la clasificación del grupo de los escarabeidos, ya que lo define con base a una antena en forma de maza foliada, que es justamente la antena lamelada, que posteriormente originará el término "lamelicornio". En esta primera clasificación de los insectos Linné establece a un grupo de escarabajos que presentan en común el tener las antenas truncas; forman este grupo los siguientes géneros: *Scarabæus*, *Dermestes*, *Cassida*,

Coccinella, Gyrimus, Necydalis y Attelabus.

Es interesante hacer notar que en esta primera edición de su *Systema Naturae*, Linné describe también al género *Lucanus* de la siguiente forma:

LUCANUS. Dos cuernos. ramificados, duros, móviles.
Antenas. capituladas, foliáceas.

A este taxón lo incluye en un grupo caracterizado por presentar la "Facies externa fácilmente distinguible" y formado por los siguientes géneros: *Blatta*, *Dytiscus*, *Meloë*, *Forficula*, *Notopeda*, *Mordella*, *Curculio* y *Baceros*. Curiosamente, por algún motivo, Linné no vuelve a considerar a *Lucanus* en sus siguientes ediciones como un género válido, ni siquiera en su décima edición; es más, en esa edición (1758), Linné cita a los lucánidos como especies del género *Scarabaeus* de la siguiente manera: *Scarabaeus cervus* [hoy *Lucanus cervus*], *Scarabaeus cylindricus* [hoy *Sinodendron cylindricum*], *Scarabaeus parallelipedus* [hoy *Dorcus parallelipedus*], etc. No es sino hasta que Scopoli, al estudiar los insectos del sur de Austria, lo vuelve a mencionar como un género; de ahí que tomando como punto de referencia la décima edición del *Systema Naturae* para reconocer la validez de las autorías de los diferentes taxones, sea Scopoli el autor reconocido del género *Lucanus* y no Linné. Posterior a esta publicación de Scopoli (1763), Linné (1787) vuelve a incluir a *Lucanus* dentro de su lista de géneros.

El origen del nombre *Lucanus* es muy interesante y complejo (Cameron 1980). El nombre *Lucanus* significa "proveniente de Lucania", región situada en el empeine de Italia. Fue ahí donde por primera vez los soldados romanos vieron a los elefantes, durante la batalla de Heraclea (280 a.C), en las guerras que sostenía Roma contra Pirro, rey de Epiros. Los soldados romanos llamaron a los elefantes "vacas de Lucania". Esta expresión se volvió popular en la lengua vernácula de los soldados. El primer registro de la aplicación de este nombre a un escarabajo se debe a Nigidius Figulus, un enciclopedista romano del siglo I a.C, quién haciendo una metáfora entre el escarabajo y el elefante se refiere al escarabajo como "Lucani", indicando que los escarabajos se colgaban alrededor del cuello de los niños como amuleto. Posteriormente, esta metáfora se perdió, y durante el Renacimiento se estableció otra nueva, en donde se comparaba al insecto con un ciervo, de ahí el nombre de "ciervo volante" en español, "cervo volante" en italiano, "cerf volant" en francés, "Hirschkäfer" en alemán, "stag-beetle" en inglés, "vliegende hert" en holandés, "scarabelaphus" en latín del Renacimiento, y finalmente *Lucanus cervus* en la taxonomía lineana.

Finalmente mencionamos que Linné incluye dentro de los coleópteros a las cucarachas y las tijeretas con base en que su primer par de alas se encuentra endurecido. Resulta interesante mencionar que los estafilínidos y las tijeretas formaban un mismo género debido a sus élitros recortados: *Forficula*. Es bien sabido que el sistema de Linné para animales era bastante primitivo (Papavero, Pujol-Luz y Llorente-Bousquets 2001), y que fue su discípulo Fabricius quien retomó muy especialmente al grupo de los insectos para continuar y dar un ordenamiento más natural a éstos (Jahn 2000).

Carl Linné, 1758. Linné ya había cosechado honores y reconocimientos para estas fechas gracias a su sistema de clasificación; en la carátula del *Systema Naturae* de su décima edición (a diferencia de la primera) ostenta títulos como el de Caballero de la Estrella Polar, médico real y profesor de medicina y botánica de la Universidad de Upsala (Fig. 3). Esta edición se considera particularmente importante porque es aquí donde establece el sistema de clasificación binomial. Sin embargo, Linné no parece haber dado mucha importancia a este hecho (Mayr 1982). Ya para esta fecha el número de géneros conocidos había aumentado, y el género *Scarabaeus* abre la lista de los coleópteros de la siguiente forma:

COLEOPTERA

Los élitros cubren a las alas.

· Antenas en forma de maza.

SCARABAEUS. Antenas con la maza hendida. Tibias anteriores frecuentemente dentadas.

Linné complementa en esta edición el carácter original de antenas lameladas con la observación de que las tibiae anteriores son dentadas. Así mismo, establece una agrupación de géneros que presentan antenas en forma de maza. En este grupo, además de nombrar a *Scarabaeus*, incluye a los géneros *Dermestes*, *Hister*, *Attelabus*, *Curculio*, *Silpha* y *Coccinella* (Fig. 4). Es posible que este arreglo de Linné apuntara hacia la existencia de una categoría jerárquica intermedia de tipo práctico, como pudiera ser el nivel de familia, el cual fuera adoptado en 1761 por Buffon (Mayr 1982). Aunque Linné nunca aceptó este nivel, esto pudiera representar algún tipo de compromiso. Otra posibilidad es que Linné quisiera haber indicado un cierto grado de relación natural entre estos organismos. Es interesante que, de acuerdo con la filogenia de los coleópteros propuesta por Crowson (1981), se considere a los Histeridae, Silphidae y Dermestidae, como grupos relativamente cercanos a los Scarabaeoidea. En esta décima edición Linné enlista y describe algunas de las primeras especies asignadas al género *Scarabaeus* empleando el sistema binominal (Fig. 5).

Johann Anton Scopoli, 1763. El italiano Scopoli, quien fuera médico de su real, católica y apostólica majestad de Austria, realiza un estudio de los insectos del sur de Austria. Siguiendo el sistema de Linné identifica para la región de Carniola la presencia de dos géneros de escarabeidos: *Lucanus* y *Scarabaeus*. El estudio de Scopoli (Fig. 6) es de gran importancia para la sistemática de este grupo ya que es el primer autor que divide al único género de Linné en dos, proponiendo a *Lucanus* como taxón nuevo, anticipando así el establecimiento de la futura familia Lucanidae. La clasificación propuesta es la siguiente:

ORDEN I

COLEOPTERA

Cuatro Alas: Superiores duras

LUCANUS

Antenas con el ápice dentado, cuatro de ellos unidos hacia un lado en forma de peine.

Las maxilas se proyectan.

SCARABAEUS

Antenas con los artejos mayores hendidos y en forma de maza.

Scopoli separa a *Lucanus* con base en su estructura antenal, indicando que la antena presenta en su ápice cuatro dientes, unidos lateralmente en forma de peines. Prácticamente, Scopoli está anticipando el término de Pectinicornia que sería utilizado posteriormente por los autores franceses. Este carácter lo contraponen al de la maza antenal de gran tamaño y hendida, implicando el carácter de láminas antenales en *Scarabaeus* que posteriormente llevará a la postulación del término de Lamellicornia para este grupo de escarabajos. Menciona también como característica adicional de *Lucanus* una maxila que se extiende o se proyecta. Aquí vemos que ya se comienzan a usar varios caracteres en vez de uno, a diferencia de Linné, para definir la esencia de un organismo.

Es muy interesante la división informal en tipos de vida que realiza Scopoli en este estudio, ya que no otorga niveles jerárquicos a las subdivisiones que realiza del género *Scarabaeus*. Así entonces, establece tres categorías: *Anthophylli*, que comprende a *Cetonia*, *Trichius* y *Hoplia*, indicando que promueven la fructificación de las plantas; los *Phyllophagi*, que comprende a *Melolontha* y *Oryctes*, señalando que tienen formas de alimentación parecidas a las larvas de mariposas; y como última categoría, los *Stercorei*, que corresponde a *Scarabaeus*, *Geotrupes*, *Copris* y *Aphodius*, mencionando que nutren a las raíces de las plantas. Esto representaría un tipo de clasificación ecológica sobrepuesta a la de caracteres lineanos. Este esquema de clasificación tendría influencia posteriormente sobre Latreille, quien acepta la idea de las formas de vida, e incluso propone otras nuevas; y también influirá en la clasificación de Burmeister. Este sistema de clasificación ecológica había sido ya usado con anterioridad y había llegado a ser muy popular. Un caso muy representativo es el de Aldrovandi en su *Ornithologia* (1599), donde se clasifican a los pájaros en aquéllos que cantan bien, los que se bañan en tierra, los que viven en agua, los que tienen picos duros, etc. Este tipo de sistema se continuó utilizando a la par del lineano y se resistía a ser desplazado, de hecho siguió siendo importante hasta mediados del siglo XIX, con la sistemática de escarabeidos de Burmeister.

Al mismo tiempo que Scopoli realiza esta subdivisión "ecológica" de *Scarabaeus*, establece también conjuntos de especies dentro de este género con base al número de dientes presentes en las tibias anteriores, y no con base a la presencia de cuernos como lo hiciera Linné (1758); teniendo así, grupos con uno, dos, tres y más dientes. Aquí Scopoli continúa con la tendencia de Linné de querer subdividir a un género en unidades más pequeñas. Así mismo, Scopoli incluye comentarios en su estudio sobre la biología y ecología de las especies.

Johann Christian Fabricius, 1775. Entomólogo y profesor de la Real Sociedad Noruega, Fabricius, introduce muchos cambios en su análisis de los insectos (Fig. 7). En primer lugar, sustituye la definición de Coleoptera (alas en forma de estuche) propuesta por Linné, por la de Eleuterata (Fig. 8), haciendo referencia a las maxilas desnudas y libres de los escarabajos. De la misma manera, cambia los nombres de otros grupos, como por ejemplo el de los Lepidoptera (alas con escamas), por Glossata, haciendo referencia a una lengua en espiral. Observamos que Fabricius trata de cambiar los caracteres

esenciales lineanos, por aquéllos que él considera más naturales, en este caso los relacionados con las piezas bucales, ya que él pensaba que la actividad más importante en un organismo era la alimentación.

Este mismo esquema es utilizado para establecer un buen número de géneros nuevos a partir del *Scarabaeus* original de Linné, e inclusive para adaptar géneros propuestos por otros autores, como es el caso del *Lucanus* de Scopoli, donde elimina la forma de las antenas como carácter y busca un sustituto a nivel de las piezas bucales. Los caracteres que utiliza en este sentido se refieren a maxilas, palpos y labios (Fig. 8). Fabricius continúa así el proceso de multiplicación de géneros iniciado por Scopoli, y trata de cambiar por completo la sistemática propuesta por Linné para los insectos. La clasificación de Fabricius es la siguiente:

I. ELEUTERATA

·Antenas con la maza lamelada.

LUCANUS. Dos mechones de sedas, bajo los palpos labiales.

SCARABAEUS. Cuatro palpos filiformes. Labio dilatado: palpos alargados hacia el ápice.

TROX. Cuatro palpos en forma de cabeza. Maxila hendida.

MELOLONTHA. Maxila corta y córnea, ápice multidentado.

TRICHIUS. Cuatro palpos filiformes. Maxila hendida.

CETONIA. Ápice maxilar con sedas. Labio coriáceo y dilatado, palpos cubiertos.

Como observamos, esta división en géneros apunta a la futura formación de familias y subfamilias en los escarabeiformes. Por otro lado, Fabricius acuña el término de antenas lameladas (*clava lamellata*), que es el que se usa todavía hasta nuestros días. En Fabricius, el orden de los géneros indica su relación (Tuxen 1973), por lo que la secuencia en que los presenta nos da una idea de cómo se imaginaba él las relaciones dentro del grupo. En este análisis, Fabricius reconoce que los *Lucanus* se encuentran en una posición extrema en relación con el resto de los escarabeidos.

Carl Degeer, 1783. El barón sueco Degeer, Caballero de la Orden de Vasa, Comendador de la Cruz y Caballero de la Estrella Boreal, realiza un estudio sobre los géneros y especies de insectos propuestos por Linné (Fig. 9). En su análisis lleva a cabo una serie de adiciones y modificaciones particulares a los dos géneros de escarabeidos aceptados por Linné hasta ese momento (*Systema Naturae*, edición XII), los *Scarabaeus* y los *Lucanus*. Aún no incorpora los géneros que hubiera propuesto Fabricius en 1775 para este grupo. El análisis reza de la siguiente forma:

SCARABAEUS. Scarabé.

Antenas en forma de maza, cabezuela hendida. Tibias dentadas o espinosas.

Fam. 1. *terrestres*, bordes bucales con maxilas, tórax abdominal corto.

Fam. 2. *arborei*, bordes bucales con maxilas, tórax abdominal largo.

Fam. 3. *florales*, bordes bucales desdentados.

LUCANUS. Cerf-volant.

Antena en forma de maza, la cabezuela se transforma lateralmente en un peine hendido.

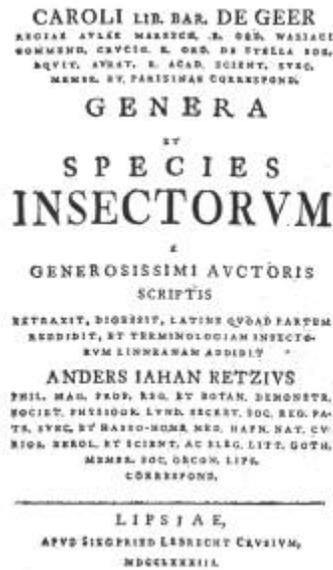
Maxila dentada, se proyecta, sin tapar a los labios. Lígula hirsuta. Las tibias son dentadas o espinosas.

En este análisis se pueden apreciar varias innovaciones (Fig. 10). En primer lugar, tenemos el uso de un gran número de caracteres, lo que está en directa contraposición con el sistema esencialista lineano. A primera vista uno pensaría que el sistema tendría en este aspecto una influencia de Fabricius, quien usa sólo características de las piezas bucales; sin embargo, esto no es del todo cierto, ya que Degeer hace uso de una gran variedad de caracteres distintos, tal y como recomendara Adanson, utilizando más bien los caracteres propuestos por Scopoli. Además, Degeer divide a los *Scarabaeus* en tres grupos que llamó familias, más o menos equivalentes a los grupos de Scopoli, pero que a diferencia de éste, los define con base en características morfológicas y no ecológicas.

Degeer da un reconocimiento jerárquico a esta división, aunque, el uso de este término no es equivalente al término moderno de familia. Además, propone un carácter, que sería posteriormente utilizado por Burmeister (1832-1855), para dividir a los escarabeidos en Thalerophaga y Saprophaga (no *sensu* MacLeay), con base en la presencia o ausencia de un abdomen que se extienda más allá de la caja elitral (*arborei vs. terrestres*). En todo caso, es muy evidente la influencia de Scopoli sobre este autor. Es muy notorio también que su estudio simplemente haga una enumeración de géneros sin dar mayor indicación sobre las relaciones que puedan guardar entre ellos. Es así como no agrupa a los dos géneros de escarabeidos usando los caracteres de las antenas como hicieron Linné y Fabricius antes que él.

Antoine Guillaume Olivier, 1789. Este naturalista y académico francés escribió los ocho volúmenes dedicados a los insectos en la sección de Historia Natural de la Encyclopédie Méthodique publicada entre 1789 y 1812. En el cuarto de estos volúmenes presentó una síntesis de la clasificación de los insectos incluidos en el Orden VI, "Coléoptères", cuya primera sección correspondiente a "los que presentan cinco artejos en todos los tarsos" inicia con "69. Lucane", donde menciona a *Lucanus* según Linné, Fabricius y Degeer, y a *Platicerus*, según Geoffroy, incluyendo una breve descripción sobre la estructura de las antenas en forma de maza, las cuatro "antennules" (palpos maxilares y labiales) formadas por cuatro y tres artejos respectivamente, las mandíbulas alargadas y dentadas, y las patas anteriores dentadas. Con un tratamiento similar enlistó:

- "70. Léthres", citando a *Lethrus* según Fabricius y Scopoli y a *Lucanus* según Pallas (sin hacer mención de las mandíbulas, pero con detalle de las características de los palpos);
- "71. Scarabé", con referencia a *Scarabaeus* según Linné, Geoffroy y Fabricius, y a *Copris* según Bouffier y Geoffroy (sin referencia a las mandíbulas, pero con detalles de los palpos);
- "72. Trox", considerando a *Trox* según Fabricius, *Scarabaeus* según Linné y Geoffroy, y "Scarabé" según Geoffroy (en este caso agregó que la cabeza está escondida en el tórax, pero no hizo alusión a las mandíbulas);
- "73. Hanneton", incluyendo a *Melolontha* según Fabricius, *Scarabaeus* según Linné y Geoffroy, y "Scarabé" según Geoffroy (indicando que las patas anteriores tienen dos pequeños denticulos, y sin mención de las mandíbulas);
- "74. Cetoine", incluyendo a *Cetonia* según Fabricius, *Scarabaeus* según Linné y Geoffroy, *Trichius* según Fabricius y "Scarabé" según Geoffroy. (Agregó que las mandíbulas son pequeñas, poco aparentes, y que existe una pieza triangular más o menos definida en la base exterior de los élitros, a la cuál ahora conocemos como mesepimeron).



9

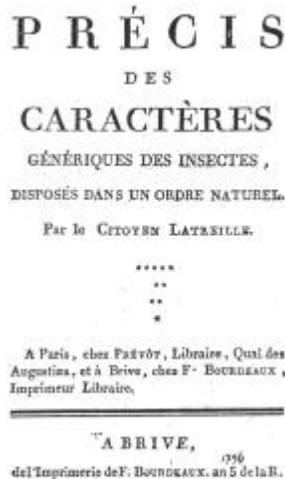
- 45. *PTINVS. Fröster.*
Ant. filiformes. Thorax gibbus, clypeo angulis binis sub sterno continatis, caput excipiens. Corpus cylindricum fultus convexum.
- 47. *SCARABAEVS. Scopoli.*
Ant. clavatae, capitulo filili. Tibiae dentatae vel spinosae.
Fam. 1. *irregulares*, ore maxilloso, abdomine thorace breviori.
2. *arseni*, ore maxilloso, abdomine thorace longiore.
3. *stercorales*, ore edentato.
- 48. *LUCANVS. Cressoni.*
Ant. clavatae, altero latere capitula pectinata. Filii. Maxillae porrectae, a labiis non occultatae, dentatae. Longae hirsutae. Tibiae dentatae vel spinosae.
- 49. *HIERUS. Eschsch.*
Ant. frustae, clava ovali articulo compaliti. Caput thoraci intrusum. Maxillae pierumque porrectae, foecipatae. Tibiae laevae, compressae, spinulosae.
- 50. *ATTELABVS. Arndt.*
Ant. filiformes longitudine thoracis. Maxillae porrectae, exsertae, dentatae. Crurii ovales. Thorax antice truncatus postice rotundatus, angustior. Tibiae spinulosae.
- 51. *GYRINVS. Thaisan.*
Ant. crassae, rigidae, capite breviores. Oculi 4. Frons postiores 4. natantia.

pl. H v.

10



11



12

Figuras 9-12

Otras obras clásicas del siglo XVIII. 9) Carátula de la obra de Degeer, 1783, sobre los géneros y especies de insectos. 10) Página 52 de la misma obra, donde describe las características de los géneros *Scarabaeus* y *Lucanus*. 11) Carátula de la doceava edición del *Systema Naturae* de Linné, impresa en Nürnberg en 1774, con una alegoría donde un *Dynastes hercules* camina a los pies de un niño que juega con un árbol para hacer caer los escarabajos de mayo *Melolontha melolontha*. 12) Carátula de la obra de Latreille 1796, sobre los caracteres genéricos de los insectos, de acuerdo con un orden natural.

Su tratamiento de los coleópteros continuó con los "Escarbot" (= *Hister*), "Dermeste" (= *Dermestes*), "Nicrophore" (= *Nicrophorus*), y "Bouclier" (= *Silpha*), ya que la estructura de sus antenas también tiene forma de maza y sus tarsos son pentámeros. Es interesante el énfasis de Olivier en la estructura de los palpos labiales y maxilares, que sus predecesores y contemporáneos apenas mencionaron. También es importante su observación del mesepimeron en los "Cetone", que hasta 1815 Leach reconsidera como una característica de sus "Cetoniidae", y desde entonces se mantiene como un carácter clásico de los actuales Cetoniinae. En el primero de los seis volúmenes de su "Entomologie ou histoire naturelle des insectes..." (1789-1808) Olivier describió el género *Hexodon* (Dynastinae endémicos de Madagascar) nombre que ha permanecido con validez hasta nuestros días.

Carl Linné, 1787. En su última edición (la XIII, publicada póstumamente, ya que muere en 1778), Linné presenta una clasificación de los escarabeidos bastante más elaborada, en la que se nota una evidente influencia de Fabricius, que a continuación se reproduce:

COLEOPTERA.- Élitros cubriendo a las alas.

La maza antenal se ensancha hacia afuera.

Maza lamelada:

Lucanus - dos mechones de sedas bajo los palpos labiales.

Scarabaeus - tibias anteriores dentadas.

Scarabaeus Antena con una maza, maza lamelada.

Cuatro palpos. Mandíbula córnea y semidesdentada. Tibias anteriores frecuentemente dentadas.

+ palpos filiformes.

& mandíbula arqueada

a) claramente sin dientes, *Scarabaei* Fabricii

A) Tórax con cuernos

É) con escutelo (agrupa a especies de los actuales Dynastini y Oryctini)

ÉÉ) sin escutelo (agrupa a especies de los actuales Coprini)

B) Tórax sin cuernos, cabeza con cuernos

É) con escutelo (agrupa a especies de los actuales Goliathini, Phileurini y Oryctini)

ÉÉ) sin escutelo (agrupa a especies de los actuales Coprini y Onthophagini)

C) Tórax y cabeza sin cuernos

É) con escutelo (agrupa a los actuales Geotrupini)

ÉÉ) sin escutelo (agrupa a los actuales Scarabaeini)

b) Mandíbula arqueada y dentada en la parte inferior, abdomen desnudo en el ápice, trunco en forma oblicua. Melolonthae (agrupa especies de los actuales Melolonthini y Hoplini)

&& Mandíbula recta

a) aguda Cetoniae (agrupa especies de los actuales Goliathini y Cetoniini)

b) obtusa Trichius (agrupa especies de los actuales Trichiinae y Valginae)

+ + palpos con cabezuelas

Trox (agrupa especies de los actuales Trogidae)

+ + + palpos cilíndricos, maza antenal cubierta

Lathrus (agrupa especies de los actuales Lethrini)

Lucanus Antenas con maza, maza comprimida lateralmente y dilatándose en forma de

peine. La maxila se proyecta, dentición en forma de espinas. Dos mechones de sedas debajo de los palpos labiales.

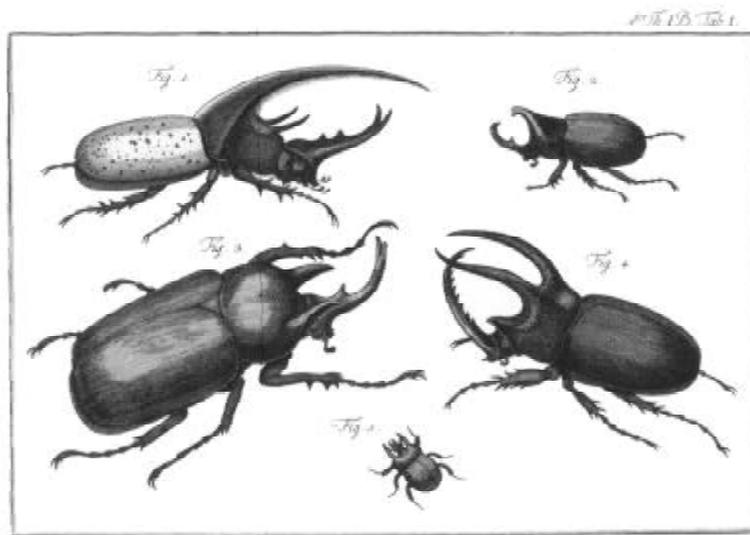
En esta clasificación Linné insiste en reconocer sólo dos géneros, *Scarabaeus* y *Lucanus*. A los taxones de Fabricius los considera como subdivisiones del *Scarabaeus* lineano, y no les confiere un reconocimiento jerárquico. Básicamente serían una especie de "subgéneros", que en la actualidad representan familias y subfamilias. Por algún motivo que desconocemos (¿error del impresor?), la edición XIII de Linné reporta a *Lethrus* (descrito por Scopoli en 1777) como *Lathrus*.

Es interesante por un lado que Linné no acepte dar un reconocimiento jerárquico a los taxones de Fabricius, y por el otro pareciera estar llegando a un compromiso, dejando al margen la sacrosanta esencia del género y aceptando la necesidad práctica de subdividir al género en unidades menores. Inclusive, subdivide al "subgénero" *Scarabaeus sensu* Fabricius en unidades aún menores que no nombra, pero que representan tribus actuales en la gran mayoría de los casos. En general, la posición de Linné en cuanto a los escarabeidos es bastante conservadora y trata de evitar la multiplicación de géneros. Esto quizás se deba en gran parte a que Linné era eminentemente un botánico, por lo cual no se sentía probablemente con tanta confianza al tratar taxones animales.

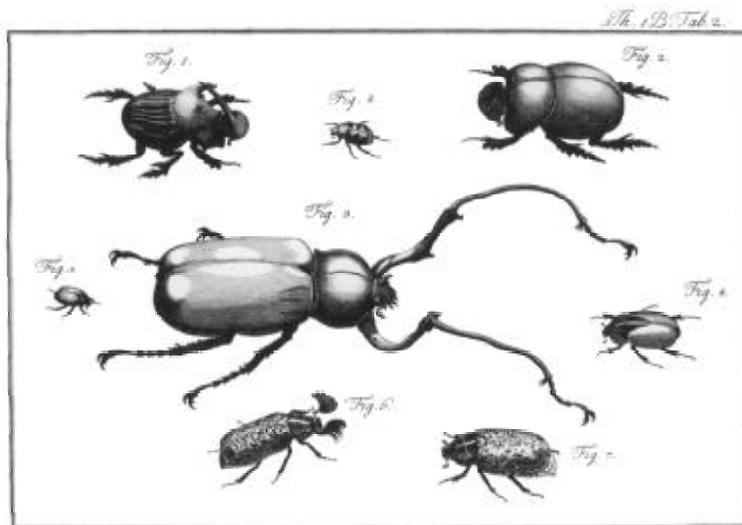
Linné separó netamente la "denominación" de la "descripción". Para él la "descripción" tenía que ser "absoluta", o por lo menos, autosuficiente y permitir el reconocimiento sin necesidad de ninguna comparación. Su concepto de "descripción" correspondería mas bien al de "definición" (Zunino, com. pers.).

Igualmente observamos que en esta edición Linné hace uso de una gran diversidad de caracteres, como lo son: las piezas bucales, el tórax, el escutelo, etc. Pareciera estar abandonando el concepto rígido de usar "el carácter" para definir al género. Sin embargo, no acepta el carácter de Scopoli sobre antenas pectinadas para definir a *Lucanus* y toma más bien las características bucales propuestas por Fabricius. A pesar de todo, uno de sus grandes aciertos fue el de desarrollar un sistema de clasificación sencilla, utilizando caracteres morfológicos y no ecológicos como era popular; así como el establecer un sistema binomial para nombrar a los organismos, y no una retahíla de palabras que describieran a un organismo, como proponía Buffon. En las últimas ediciones del *Systema Naturae* se comienza a incluir ilustraciones de las especies de escarabajos, como es el caso de la edición XII (Figs.11-13).

Johann Christian Fabricius, 1792. En esta edición de Fabricius, continúa simplemente manteniendo su sistema y aumentando la lista de géneros dentro de los escarabeidos. En relación con el trabajo anterior (1775), incluye dos nuevos géneros, *Passalus* y *Synodendron*, además de incluir *Hexodon*, que fuera descrito por Olivier y *Lethrus* de Scopoli. A continuación presentamos el cuadro de clasificación del año 1792, donde notamos que en el caso de *Lethrus* incluye un carácter de las antenas, dejando a un lado la rigidez de su sistema anterior que sólo utilizaba piezas bucales.



13



14

Figuras 13-14

Primeras ilustraciones de Scarabaeoidea. 13) Tabla 1 de la doceava edición del Systema Nature de Linné, con dibujos de los machos de cinco especies de *Scarabaeus*: (1) *S. hercules*, (2) *S. gideon*, (3) *S. actaeon*, (4) *S. atlas*, y (5) *S. typhoeus*. 14) Tabla 2 de la misma edición con dibujos de ocho especies de *Scarabaeus*: (1) *S. carnifex*, (2) *S. molossus*, (3) *S. longimanus*, (4) *S. syriacus*, (5) *S. horticola*, (6-7) *S. fullo* (macho y hembra) y (8) *S. fasciatus*.

ELEUTERATA

Maxila desnuda. libre

**Antenas con la maza lamelada.

LUCANUS. Dos mechones de sedas debajo de los palpos labiales.

PASSALUS. Palpos filiformes. Maxila córnea, arqueada, dentada, aguda. Labio sinuado.

SCARABAEUS. Palpos filiformes. Labio dilatado: palpos alargados en su ápice.

TROX. Cuatro palpos en forma de cabezuela. Maxila hendida. Labio córneo, dilatado.

HEXODON. Palpos delanteros debajo de las mazas antenales. Maxila córnea tridentada: dientes hendidos. El labio se dilata ampliamente.

MELOLONTHA. Maxila corta, córnea, ápice multidentado.

TRICHIUS. Cuatro palpos filiformes. Maxila hendida.

CETONIA. Maxila con sedas en el ápice. Labio coriáceo, dilatado, palpos ocultos.

SYNODENDRON. Palpos filiformes. Labio filiforme, córneo, palpos en el ápice.

LETHRUS. Mandíbula curva como hoz. Antenas con la maza trunca, cubierta.

Pierre André Latreille, 1796. En "el quinto año de la República," como reza la carátula del estudio (Fig. 12), Latreille revoluciona no solamente la sistemática de los escarabeidos, sino toda la taxonomía, al aplicar consistentemente la jerarquía de familia entre el género y el orden. Aunque este término había sido propuesto con anterioridad por Buffon (1761), es Latreille quien realmente establece su uso en forma definitiva. El trabajo de Latreille se aboca exclusivamente al estudio de los insectos. A continuación reproducimos parcialmente la clasificación y el tipo de descripciones que propuso para los escarabajos:

CLASE PRIMERA.

COLEÓPTEROS.

Familia Primera.

Antenas con maza pectinada, lamelas móviles: inserción bajo el clipeo. Todos los tarsos con cinco artejos.

Género I. LUCANE. *LUCANUS* Linn.

Fab. Oliv. *Platycerus* Geoff.

Mandíbulas muy grandes, sobre todo en uno de los dos sexos. Palpos maxilares muy largos. Separación externa de las maxilas hacia adelante y terminada en un mechón de sedas. Labio inferior compuesto de dos lengüetas. Mentón semi-circular. Primer artejo de las antenas muy largo.

Caracteres Habituales. Clipeo extendido como punta. Cabeza más ancha en su parte delantera. Tórax ligeramente convexo y redondeado a los costados. Patas anteriores dentadas. Tres ganchos en los tarsos.

II. PLATYCÈRE. *PLATYCERUS*

III. PASSALE. *PASSALUS*

IV. SYNODENDRON. *SYNODENDRON*

Familia Segunda.

Antenas con una maza lamelada, plegables: insertas bajo el clipeo. Labio inferior cubierto por el mentón. Todos los tarsos con cinco artejos.

V. CÉTOINE. *CETONIA*

VI. TRICHIE. *TRICHIUS*

VII. HANNETON. *MELOLONTHA*

VIII. HÉXODON. *HEXODON*

- IX. TROX. *TROX*
- X. LETHRUS. *LETHRUS*
- XI. GEOTRUPES. *GEOTRUPES*
- XII. SCARABÉ. *SCARABAEUS*
- XIII. BOUSIER. *COPRIS*

En este estudio se aprecian varias innovaciones. Anteriormente, habíamos mencionado que por primera vez se definen familias en forma sistemática, aunque no se les daba todavía un nombre propio, sino que simplemente se enumeraban. Para la familia primera Latreille retoma el carácter de Scopoli, el de la forma de las antenas pectinadas, e incluye uno más, el del número de los tarsos. Para la familia segunda usa el carácter lineano de la maza antenal hendida, además de añadir el de los tarsos y piezas bucales.

A nivel de los géneros aporta descripciones muy detalladas usando una gran variedad de caracteres; además, como novedad, incluye después de la descripción, lo que él llama caracteres habituales, que representarían una diagnosis específica corta, a la vez que facilitarían la identificación de ejemplares a primera vista. Muy importante en este trabajo es el reconocer la existencia de dos grandes grupos en los escarabeidos y asignarles el rango de familia. Esta división, muy adelantada para su momento, curiosamente la eliminaría Latreille en un trabajo posterior, agrupando a estas dos familias de nuevo bajo una sola.

Johann Christian Fabricius, 1801. En ésta última edición de su sistema de análisis de los coleópteros, notamos que Fabricius no se desvía un ápice del lineamiento propuesto por él en 1775, ni presenta influencia alguna del sistema de Latreille. De los 10 géneros que reconocía en el análisis anterior, aumenta la lista a 18, varios de ellos habiendo sido establecidos por otros autores, entre los que se encuentra Geoffroy. La clasificación reconocida por Fabricius hasta ese momento es la siguiente:

	** Antenas con maza lamelada.	
<i>LUCANUS</i>	<i>COPRIS</i>	<i>TRICHIUS</i>
<i>PASSALUS</i>	<i>ATEUCHUS</i>	<i>CETONIA</i>
<i>AESALUS</i>	<i>APHODIUS</i>	<i>SINODENDRON</i>
<i>SCARABAEUS</i>	<i>TROX</i>	<i>DORCATOMA</i>
<i>GEOTRUPES</i>	<i>HEXODON</i>	<i>PAUSSUS</i>
<i>ONITIS</i>	<i>MELOLONTHA</i>	<i>LETHRUS</i>

Fabricius continúa utilizando estrictamente los caracteres de piezas bucales para la definición de los géneros. Sin embargo, hace una excepción con *Paussus* y con *Lethrus*, ya que también los define con caracteres de las antenas. Pareciera estar llegando cada vez más a un compromiso con los caracteres y dejar su inflexible lineamiento anterior. Ya Tuxen (1973) había indicado que en Fabricius el orden de los géneros representaba su relación. Si esto es así, aquí evidentemente ciertas relaciones son erróneas, ya que coloca a *Lethrus* muy lejos de *Geotrupes*, y a *Sinodendron* y *Dorcatoma* retirados de los otros lucánidos.

Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet, Caballero de Lamarck, 1801. En su estudio de los animales invertebrados (Fig. 16), publicado en 1801, nueve años después de haber sido instaurada la república en Francia, Lamarck realiza la siguiente clasificación de los escarabeidos (solo se incluye la descripción detallada del primer género, para dar idea de los caracteres utilizados):

PRIMER ORDEN

INSECTOS COLEOPTEROS

SECCION PRIMERA

Cinco artejos en todos los tarsos

[A] Antenas con maza en forma de lamela o de hojas

I. Género

LUCANE. *LUCANUS*.

Antenas acodadas, el primer artejo es muy largo. Maza como un peine en un solo costado.

Mandíbulas alargadas, arqueadas y dentadas. Mandíbulas membranosas y pubescentes.

Labio superior inexistente.

Género PASSALE. *PASSALUS*

Género SCARABÉ. *SCARABAEUS*

Género BOUSIER. *COPRIS*

Género GÉOTRUPE. *GEOTRUPES*.

Género LÉTHRUS. *LETHRUS*

Género HEXODON. *HEXODON*

Género HANNETON. *MELOLONTHA*

Género CÉTOINE. *CETONIA*

Género GOLIATH. *GOLIATHUS*

Género TROX. *TROX*

El sistema lamarckiano realmente no aporta nada nuevo. El uso del número de tarsos ya había sido propuesto por Latreille en 1796. En esa fecha Latreille utilizó este carácter como parte de la descripción de las familias y en 1801 Lamarck lo utiliza para dividir en grandes grupos, a los que llama secciones, a los coleópteros. Este carácter se sigue usando hoy día para dividir a los coleópteros en grandes grupos de familias. Fuera de esto, Lamarck utiliza un sistema muy parecido al de Fabricius (1792) al crear grupos de géneros (equivalentes a las familias de Latreille), sin reconocer ningún nivel jerárquico, usando caracteres de las antenas.

Lamarck utiliza para describir géneros una gran cantidad de caracteres del tipo que Latreille ya había mencionado en 1796, tales como piezas bucales, antenas, pronotos, forma del cuerpo, dentición de las patas, etc. En realidad, parece que Lamarck utilizó partes de diferentes sistemas para establecer el suyo. Una aportación original fue la descripción del género *Goliathus*. Curiosamente, géneros que ya habían sido descritos como *Trichius* y *Synodendron* no son incluidos en su clasificación.

Pierre André Latreille, 1802. En su trabajo sobre la "Historia Natural, General y Particular, de los Crustáceos e Insectos" (Fig. 15), Latreille continúa afinando su

clasificación de los escarabeidos. De las dos familias que estableció en 1796, pasa a proponer tres, aunque este nuevo esquema no se antoja tan acertado como el primero, como veremos a continuación. Reproducimos sólo los caracteres genéricos del primer taxón de cada familia para ejemplificarlos:

COLEOPTERA

Sección 1. Todos los tarsos con cinco artejos.

Antenas terminadas en una maza en forma de hojas y pectinada.

Antenas con nueve artejos. Familia COPROPHAGES.

Antenas con once artejos. Familia GÉOTRUPINES.

Antenas con diez artejos. Familia SCARABÉIDES.

Familia COPROPHAGES

Patas anteriores sin tarsos, arqueadas; intermedias cortas, triangulares, dilatadas, biespinadas; cuerpo oval; tórax muy convexo, tan largo como ancho.

Género. Onitis Ateuchus.

G. Onthophage Bousier

G. Aphodie

Familia GÉOTRUPINES

Antenas terminadas en una maza cónica: el noveno artejo forma un embudo que encierra a los dos últimos artejos.

G. Léthrus Géotrupe.

Familia SCARABÉIDES

Maxilas terminadas en un lóbulo coriáceo, con una uña córnea; el primer artejo de las antenas es muy pubescente; cabeza retráctil, tocando la cara superior de los fémures anteriores que la ocultan. Cuerpo muy desigual.

G. Trox Oryctès.

G. Scarabée.

G. Héxodon. Hanneton.

G. Rutèle.

G. Glaphyre. Cétoine.

G. Trichie. Synodendron.

G. Aesale Lucane

G. Passale

En esta ocasión, Latreille establece las familias de escarabeidos con base al número de artejos de la antena, y no a base de la forma de las antenas. Es así como define a la familia de los coprófagos, más o menos equivalente a los Scarabaeinae actuales; la familia de los geotrupinos, con clara equivalencia moderna; y por primera vez se establece a la familia de los escarabeidos (Scarabaeidae), aunque no con los mismos grupos que conocemos ahora.

Era costumbre de estos primeros autores franceses el utilizar los nombres en francés o afrancesar las palabras latinas; inclusive con los nombres genéricos. En vez de utilizar el nombre de *Copris* utilizaban el equivalente francés "Bousier", o en vez de *Melolontha*, escribían "Hanneton".

Esta última familia de los escarabeidos se antoja un poco artificial, ya que reúne a los lucánidos y pasálidos con otros grupos como los dinastinos, rutelinos, cetoninos y otros más. Sin embargo, en estudios posteriores Latreille regresaría de nuevo a un arreglo donde separa a lucánidos y pasálidos del resto de los escarabeidos. Utiliza varios caracteres para las descripciones genéricas tales como: patas, forma del pronoto, mandíbulas, forma de las antenas, clipeo, cabeza y labio. Para las categorías superiores

a las de familia, utiliza el término sección, en base del número de tarsos en las patas. Anteriormente ya había utilizado este carácter pero a nivel de la familia. Posteriormente, subdivide a estas secciones en base de otros caracteres como la forma de las antenas, aunque no les otorga una categoría jerárquica.

André Marie Constant Duméril, 1806. Doctor y profesor de la Escuela de Medicina de París, realiza una zoología analítica o método natural para la clasificación de los animales (Fig. 17), utilizando tablas sinópticas que facilitan enormemente el trabajo de clasificación (Fig. 18). Duméril establece dos familias de lamelicornios:

INSECTOS COLEÓPTEROS

Familia. LAMELICORNIOS o PETALOCEROS

Coleópteros pentámeros; con élitros duros que cubren todo el vientre; antenas con la maza en forma de hojas en su extremo.

Géneros: Géotrupe, Bousier, Aphodie, Scarabée, Hanneton, Cétoine, Trichie, Trox

Familia. SERRICORNIOS o PRIOCEROS

Coleópteros pentámeros, con élitros duros que cubren todo el vientre; antenas con una maza, en forma de hojas por el lado interno.

Géneros: Lucane, Platycère, Passale, Synodendre

Como observamos este sistema sinóptico presenta una gran ventaja sobre los anteriores, ya que con pocos caracteres se clasifican a los géneros y sin tener que leer todas y cada una de las descripciones genéricas. En este texto Duméril comenta la biología de los diferentes géneros y el origen de los nombres. Así mismo provee una descripción general de la morfología de las larvas; sobre todo recalca su típica forma arqueada en "C", y comenta sobre su alimentación, indicando que lo hacen preferencialmente con base en excrementos o restos vegetales. Menciona también la confección de cocones durante el estado pupal. De todos los autores hasta aquí estudiados, Duméril parece ser el primero en considerar a las larvas como objeto de estudio.

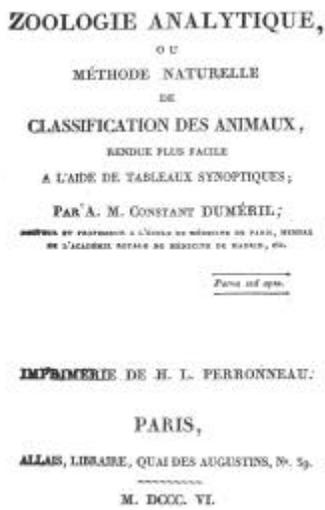
Curiosamente no incluye a los géneros *Hexodon* y *Lethrus* en su tratamiento genérico y no da ninguna razón al respecto. Utiliza de manera novedosa como carácter la forma de la cabeza y el escudete. Es interesante notar que retoma la existencia de dos familias como propusiera Latreille en 1796, quien sugiriera, ya entonces, la existencia de una familia en base de antenas en forma de hojas o lamelas. Es Duméril (1800), y no Latreille (1817), como cita Arnett (1973), quien por primera vez acuña el término de origen latino de lamelicornios (*Lamellicornes*) y su equivalente griego de petalócero (*Pétalocère*), que significa cuernos o antenas en forma de hoja. Duméril propuso el nombre de *Lamellicornes* en 1800 en un cuadro al final de un primer volumen, donde divide a los coleópteros en familias, y que publicó Cuvier (1798-1805) en su obra "Leçons d'anatomie comparée." De igual forma para los lucánidos y pasálidos acuñó el término de origen latino de serricornios (*Serricornes*) y su equivalente griego de prioceros (*Priocères*), o cuernos en forma de sierra. Estos últimos términos no ganaron aceptación, a excepción del de lamelicornio. Realmente el sistema de Duméril es conservador, con clara influencia de Latreille, pero importante por su nomenclatura.



15



16



17



18

Figuras 15-18

Obras clásicas del siglo XIX. 15) Carátula de la obra de Lamarck 1801, sobre el sistema de los invertebrados. 16) Carátula de la obra de Latreille 1802, sobre la historia natural de los crustáceos e insectos. 17) Carátula de la obra de Dumeril 1806, sobre el método natural para la clasificación de los animales, incluyendo tablas sinópticas. 18) Página 201 de la misma obra que muestra el cuadro N° 125, referente a la familia de los Lamellicornios o Petalóceros, donde distingue ocho géneros.

William Elford Leach, 1815. Escocés, miembro del Real Colegio de Médicos de Edimburgo, del Real Colegio de Cirujanos y de la Sociedad Médico-Quirúrgica de Londres, escribe un extenso artículo sobre entomología general para la Enciclopedia de Edimburgo. En este escrito, Leach desarrolla un sistema de clasificación para los lamelicornios, que sorprende por su detalle, y podríamos decir, modernidad. El sistema se antoja muy superior a los anteriores, y mucho mejor estructurado. A continuación reproducimos los puntos más importantes de su clasificación:

COLEOPTERA

SECCION I. HOMOMERA

Todos los tarsos con cinco artejos.

Tribu XVIII. COPRIDES

Antenas con ocho o nueve artejos, terminadas en una maza lamelada. Tibias anteriores grandes y dentadas. Mentón no muy largo. Mandíbulas membranosas. Maxilas membranosas. Clípeo semicircular.

Familia I. Coprida.

Palpos labiales muy pilosos, el último artejo más pequeño que el anterior. Escutelo ausente, o poco evidente. Élitros, no más largos que anchos. Patas posteriores situadas cerca del ano.

División I. Las tibias posteriores, y a veces las intermedias, alargadas, finas, con poca o ninguna dilatación en sus extremidades, casi cilíndricas. Géneros *Ateuchus*, *Gymnopleurus*, *Sisyphus*

División II. Las cuatro tibias posteriores son cortas, o un poco alargadas; muy dilatadas en sus extremidades.

Subdivisión 1. Último palpo labial muy evidente. Tórax más corto que los élitros, más ancho que largo. Tibia anterior alargada y arqueada. Géneros *Copris*, *Onitis*

Subdivisión 2. El último palpo labial no es evidente. Tórax más largo que los élitros.

Todas las tibias terminan en tarsos. Género: *Onthophagus*

Familia Aphodida

Palpos labiales casi lisos, filiformes, los artejos subiguales, cilíndricos. Patas separadas por distancias iguales; las traseras están alejadas del ano. Escutelo evidente. Género *Aphodius*

Tribu SCARABAEIDES

Antenas con once artejos, terminadas en una maza lamelada. Tibias anteriores largas y dentadas. El mentón no es largo. Las mandíbulas son córneas y se proyectan. Labro prominente. Clípeo romboidal.

Géneros *Lethrus*, *Scarabaeus*, *Typhaeus*

Tribu GEOTRUPIDES

Antenas con diez artejos (a veces nueve), terminadas en una maza lamelada. Mandíbulas parcialmente córneas. Clípeo triangular o cuadrado. Tibia anterior grande y dentada. El mentón no es largo.

Familia I. Geotrupida.

No existe ninguna escama entre los ángulos posteriores del tórax y la base externa de los élitros.

División I. Tórax casi cuadrado, más o menos transverso. Mandíbulas completamente córneas.

Subdivisión 1. Labro prominente, inclusive más allá del clípeo. Maxila con un gancho córneo interno, simple o bifido. Cuerpo casi globular u ovoide. Élitros protuberantes,

cubriendo los bordes del abdomen. Géneros *Aegialia*, *Trox*

Subdivisión 2. El labro no se proyecta más allá del cípeo. Cuerpo no globoso. Elitros no cubren los bordes el abdomen. Géneros *Sinodendron*, *Oryctes*, *Phileurus*, *Geotrupes*, *Hexodon*, *Rutela*, *Melolontha*, *Hoplia*.

División II. Tórax casi tan largo como ancho, casi esférico, o casi ovoide y trunco en sus dos extremidades. Mandíbulas parcialmente membranosas, a veces completamente córneas. Maxilas terminadas en un lóbulo membranoso o coriáceo.

Subdivisión 1. Labro prominente. Mandíbulas completamente córneas. Elitros dehiscentes en el extremo de la sutura. Abdomen alargado-cuadrado. Géneros *Glaphyrus*, *Amphicoma*

Subdivisión 2. Labro no prominente. Mandíbulas total o parcialmente membranosas. Géneros *Anisonyx*, *Trichius*, *Cremastocheilus*

Familia II. Cetonida

Una escama triangular se interpone entre los ángulos posteriores del tórax y la parte externa de la base de los élitros. Géneros *Goliathus*, *Cetonia*

Tribu XXI. LUCANIDES.

Antena con una maza pectinada. Tibias anteriores grandes y dentadas. Cuatro palpos. Labro generalmente no presente. Mandíbulas muy fuertes, córneas, dentadas y proyectadas. Mentón córneo.

Familia I. Lucanida.

Antenas geniculadas. Labro no evidente. Géneros *Lamprima*, *Aesalus*, *Platycerus*, *Lucanus*

Familia II. Passalida.

Antenas no geniculadas, simplemente dobladas, muy pilosas. Labro prominente y muy evidente. Género *Passalus*

Leach establece en este trabajo a una gran cantidad de grupos que se mantendrán posteriormente en clasificaciones más modernas. Estos grupos son: los Aphodida, Cetonida, Coprida y Geotrupida, así como los Lucanida y Passalida. También utiliza la jerarquía de tribu, pero con una equivalencia parecida a la de familia, tal como la utilizara Latreille en 1802. De esta forma, la tribu Coprides de Leach equivale a la familia Coprophages de Latreille; la tribu Scarabaeides es más o menos equivalente a la familia de los Géotrupines; y por último, la tribu Geotrupides, representaría el equivalente de la familia Scarabéides.

Con respecto al uso de los nombres genéricos, Leach utiliza un esquema antiguo e incorrecto, ya que lo que él nombra *Scarabaeus*, es en realidad un *Geotrupes* y viceversa. A este respecto, Latreille manejaba una nomenclatura correcta. Leach reconoce la existencia de un grupo aparte formado por la tribu Lucanides, la cual es el equivalente de la familia de los serricornios o prioceros de Duméril; pero es el primero en reconocer a una familia Lucanida y a otra Passalida, como grupos separados. La categoría de familia de Leach es más o menos equivalente a la de una subfamilia en clasificaciones actuales. Las siguientes categorías que Leach propone, división y subdivisión, son aproximadamente similares en jerarquía a las de tribu y subtribu en clasificaciones modernas.

Es muy interesante que a pesar de haber formado varias agrupaciones muy detalladas que se antojan homogéneas, no haya establecido un único gran grupo con base en las antenas lameladas, tal y como anteriormente lo habían hecho los demás autores al

formar el grupo de los lamelicornios. Por otro lado, la posición que otorga para *Sinodendron* es incorrecta, ya que no lo incluye dentro de los lucánidos. Es probable que este trabajo haya tenido influencia en la clasificación realizada por Latreille en 1817, ya que en ese trabajo se establecen grupos muy parecidos a los de Leach. Leach aporta una gran cantidad de caracteres nuevos a todos los niveles, tal como la pilosidad y tamaño de los palpos labiales, caracteres que se siguen usando hoy día para definir a los Scarabaeinae; o las tibias posteriores finas y arqueadas, caracteres distintivos de los Scarabaeini. Naturalmente, los caracteres para el caso de los pasálidos y lucánidos, tal como la forma de las antenas, si son dobladas o geniculadas, representan un aporte nuevo.

Pierre André Latreille, 1817. Para este año, la República era cosa del pasado, se vivía entonces bajo un reinado en Francia y se podían desempolvar los títulos de la antigua realeza. El Barón Cuvier, Consejero de Estado, Secretario Perpetuo de la Academia de Ciencias del Instituto real, edita varios tomos de "Reino Animal". En el tercer volumen de esta obra, Latreille publica la parte correspondiente a crustáceos, arácnidos e insectos. La clasificación propuesta en este trabajo por Latreille es la siguiente:

PRIMERA SECCIÓN DE LOS COLEÓPTEROS

COLEÓPTEROS PENTÁMEROS

FAMILIA DE LOS LAMELICORNIOS

Antenas terminadas en maza.

Tribu de los Escarabeidos

Antenas en maza en forma de hojas.

Primera División. Palpos labiales terminados en un artejo más pequeño o más fino que el precedente, terminados en punta; pieza terminal de las maxilas membranosa, ancha o transversa. Antenas de nueve artejos en ambos sexos. El labro siempre oculto por un clipeo semicircular; las mandíbulas y pieza terminal de las maxilas son finas y membranosas. La gran mayoría no tienen escutelo.

Les Bousiers. (*Copris*. Geoff.)

géneros *ateuchus*, *gymnopleure*, *sisyphus*, *onitis*, *onthophages*

Les Aphodies. (*Aphodius*. Illig. Fab.)

Segunda División. Palpos labiales terminados en un artejo de tamaño al menos igual al anterior. Once artejos en las antenas. Mandíbulas córneas, fuertes, proyectándose y arqueándose alrededor del labro, el cual también se extiende.

Les Lethrus. (*Lethrus*. Scop.)

Les Géotrupes. (*Geotrupes*. Lat. Fab.)

Tercera División. Palpos labiales terminados en un artejo, cuyo tamaño es por lo menos igual al anterior; pero las antenas tienen de nueve a diez artejos. Mandíbulas córneas, el mentón oculta a la lígula, o ésta está unida al mentón en su cara posterior; las maxilas son muy coriáceas y ciliadas, o córneas y muy dentadas. Las mandíbulas están descubiertas exteriormente, o no se encuentran encerradas entre las maxilas y la parte superior de la cabeza.

Les Aegialies. (*Aegialia*. Lat.-*Aphodius* Illig.)

Les Trox. (*Trox*. Fab.)

Les Oryctes. (*Oryctes*. Illig.)

- Los escarabajos propiamente dichos. (Geotrupes. Fab.)
- Les Héxodons. (*Hexodon*. Oliv. Fab.)
 - género, phileures
- Les Rutèles. (*Rutela*. Latr.)
- Cuarta División. Posición de las mandíbulas más interna, se encuentran tan cubiertas por las maxilas y la parte superior de la cabeza, de tal forma que ellas no se proyectan.
 - Les Hanneçons. (*Melolontha*. Fab.)
 - género, anoplognathus, hoplies
- Quinta División. Palpos filiformes o en maza; mandíbulas córneas, al igual que las tres divisiones anteriores; pero la lígula, la cual está dividida en dos lóbulos, se proyecta por delante del mentón; las maxilas terminan en una pieza membranosa, más o menos pilosa.
 - Les Glaphyres. (*Glaphyrus*. Lat.)
 - Les Amphicomes (*Amphicoma*. Lat.)
 - Les Anisonyx. (*Anisonyx*. Lat.)
- Sexta División. Palpos filiformes o en maza, pero con mandíbulas muy finas, en forma de escamas membranosas.
 - Les Goliaths. (*Goliathus*. Lam.)
 - Les Trichies. (*Trichius*. Fab.)
 - Les Cétoines. (*Cetonia*. Fab.)
 - Les Crématoscheiles. (*Crematoscheilus*. Knoch.)
- Tribu de los Lucánidos
 - Antenas con una maza compuesta por artejos dispuestos a manera de peine.
 - Les Sinodendres. (*Sinodendron*. Fab.-*Scarabaeus*. Lin.)
 - Les Aesales. (*Aesalus*. Fab.)
 - Les Lamprimes. (*Lamprima*. Latr.)
 - Los lucánidos propiamente dichos. (*Platycerus*. Geoff.)
 - géneros lucanes, platycères
 - Les Passales. (*Passalus*. Fab.)

Este trabajo es interesante por varios aspectos. Primero, cambia la clasificación de los escarabeidos; de las tres familias que había propuesto anteriormente en 1802, los coprófagos, los geotrupinos y los escarabeidos; sólo mantiene una única familia, la de los lamellicornios, incluyendo dentro de ellos a los lucánidos y los pasálidos. Como carácter familiar utiliza el propuesto por Linné, presentar una antena que termina en una maza. No acepta la proposición de Duméril (1806) de incluir a lucánidos y pasálidos en una familia aparte, la de los serricornios.

A la familia de los lamellicornios la divide en dos tribus, proponiendo esta jerarquía por primera vez, la cual sería aceptada más tarde por los demás taxónomos, como una categoría intermedia entre familia y género. Las tribus propuestas son la de los escarabeidos y la de los lucánidos, en base de si la maza antenal presenta una forma de hojas o láminas, o si los artículos antenales tienen forma de peine, características ya propuestas por Scopoli en 1763. Esta división es más acertada que la de mezclar escarabeidos, con lucánidos y pasálidos dentro de una sólo familia, tal y como propusiera en 1802.

A la tribu de los escarabeidos la separa subsecuentemente en seis divisiones. Los caracteres utilizados para esto son las piezas bucales, las antenas y su comportamiento

alimentario. De esta forma, Latreille comenta que las tres primeras divisiones viven de restos vegetales descompuestos. Indica que a partir del género *Hexodon* en la tercera división, estos organismos en estado adulto se alimentan de hojas o de partes de las plantas. Algunas de estas seis divisiones se antojan bastante artificiales, ya que dentro de una misma división mezcla a los trógididos con los rutélidos, dejando fuera a los melolontinos. Por otro lado, su primera división (los Bousiers y los Aphodies), se aproxima a la de los Scarabaeinae modernos, aunque incluye a los afodinos en el grupo. Esta primera división coincide con la misma familia que en 1802 estableciera bajo el nombre de "Coprophages". Su segunda división corresponde a la familia de los "Géotrupines", y las otras cuatro divisiones fragmentan a lo que él llamara los "Scarabéides".

A las divisiones las separa en categorías que portan nombres descriptivos en francés como: les bousiers (estercoleros), les hannetons (abejorros), etc. Estas categorías pueden a su vez estar compuestas de tan solo un género, como el caso de "les Trox"; o de varios géneros, como "les Bousiers", que incluye a cinco géneros. Dichas categorías con nombres vernáculos o en francés reaparecerán en clasificaciones posteriores como familias, subfamilias o tribus.

A los géneros los describe de manera muy extensa, utilizando todo tipo de caracteres. Incluye información de hábitos y de biología, y realiza una descripción taxonómica y biológica de las larvas de los lamelicornios de forma muy detallada, incluyendo morfología interna, especialmente del tracto digestivo. Es de notar que el nombre genérico de los "Cremastocheiles" se encuentra incorrectamente escrito en el texto original como "Crématoscheiles".

William Sharp MacLeay, 1819. Este análisis es extremadamente original, pintoresco, artificial, e incluso podríamos decir que maniqueísta. Intenta establecer una clasificación natural, en el sentido de querer reflejar el orden establecido por Dios para la Naturaleza. Este sistema lo presenta en la publicación intitulada *Horae Entomologicae* (1819, 1821), en donde divide al reino animal en cinco grupos, Radiata, Acrita, Mollusca, Vertebrata y Annulosa. Cada grupo a su vez está constituido por cinco elementos que forman un círculo de afinidades basadas en las homologías (Fig. 19), y cada uno de los cinco elementos que conforman al círculo posee un análogo morfológico en un círculo vecino. MacLeay explica que el estudio objetivo de los seres vivientes indica que el arreglo de los organismos se da en clases de cinco en cinco; así tenemos cinco clases en cada subreino (p. ej., en los vertebrados las siguientes cinco clases: mamíferos, aves, reptiles, anfibios y peces); las divisiones de los artrópodos también se basan en arreglos o círculos constituidos por cinco familias, cada una con cinco géneros, y cada género con cinco especies. De esta forma cada familia debe estar formada por 25 especies. Este sistema es por lo tanto predictivo, uno puede determinar de antemano en una monografía de algún grupo, cuántas especies, géneros o familias no han sido aún descubiertos. Su sistema llegó a influir fuertemente en muchos otros entomólogos y zoólogos. Entre los más conocidos podemos citar al clérigo William Kirby (1759-1850), quien es considerado el padre de la entomología en Inglaterra, y a Johann Jacob

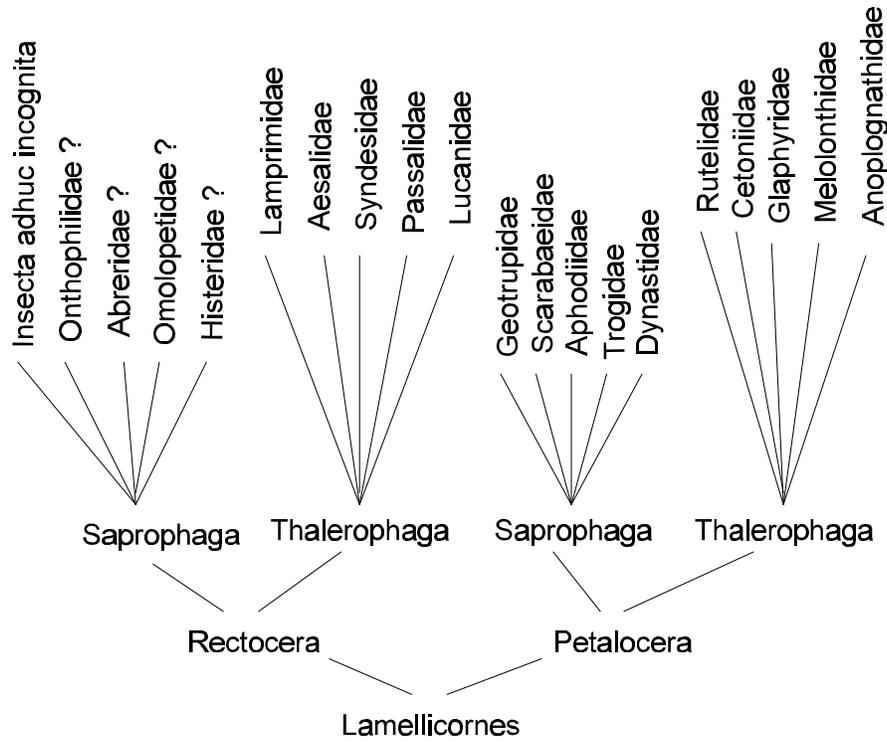


Figura 19

Interpretación esquemática del sistema de clasificación quinario de MacLeay (1819).

Kaup, quien realizara una famosa monografía (1871) sobre los pasálidos. A continuación presentamos el sistema quinario de los escarabeidos, propuesto por MacLeay:

LAMELLICORNES

Insectos coleópteros, herbívoros, antena con una maza, la maza casi siempre lamelada en tres hojas, pies cavadores, tibias espinosas o con dentición en la cara externa, especialmente las dos anteriores, tarsos generalmente pentámeros.

INSECTA RECTOCERA

Antenas acodadas, maza en ningún caso como abanico, mandíbulas muy prominentes.

SAPROPHAGA.

Antena frecuentemente con once artejos, maza compacta

Cuerpo convexo

Insectos aún no conocidos

Onthophilidae

THALEROPHAGA

Antena frecuentemente con diez artejos, maza hendida en forma de peine o casi aserrada

Lamprimidae

Aesalidae

Abreidae	Syndesidae
Cuerpo comprimido	
Omoleptidae	Passalidae
Histeridae	Lucanidae

INSECTA PETALOCERA

Antenas rectas, maza en forma de abanico; mandíbulas muy prominentes

SAPROPHAGA

Insectos que se alimentan de materias descompuestas o putrefactas. Patas robustas (las posteriores se separan de las alas) Tibias anchas, élitros generalmente tocan el ano. Coprophaga, o que se alimenta de los jugos de las excretas.

THALEROPHAGA

Insectos que se alimentan de materias vivas o vigorosas. Patas finas, tibias casi angostas, los élitros rara vez llegan a tocar el ano.

Anthobia, o que se alimenta de los jugos de las flores o de los árboles.

Carácter análogo.

Geotrupidae . Mandíbula prominente y coriácea.	Rutelidae
Scarabaeidae. Mandíbula membranosa.	Cetonidae
Aphodiidae. Maxila con proceso membranoso.	Glaphyridae

Xerophaga, o que se alimenta de materias secas.

Phyllophaga, o que roe hojas con las mandíbulas

Carácter análogo.

Trogidae. Maxilas dentadas.	Melolonthidae
Dynastidae. Maxilas dentadas o inermes.	Anoplognathidae

Como se puede apreciar, el sistema de MacLeay divide a los coleópteros lamelicornios en dos grandes grupos: el de los Rectocera, con antenas acodadas y mandíbulas muy expuestas; y el de los Petalocera, con antenas rectas, en forma de abanico, y el clipeo normalmente ocultando a las mandíbulas. A su vez, cada uno de estos grupos los divide, de acuerdo a sus hábitos alimenticios, en Saprophaga y Thalerophaga; o sea, aquéllos que se alimentan de materias descompuestas, contra los que se alimentan de materia viva, respectivamente. Subsecuentemente, divide a estos dos grupos en aquéllos que se alimentan de estiércol, de flores, de sustancias resacas y de hojas. Como vemos este uso de caracteres representa un regreso a las clasificaciones prelineanas, donde caracteres ecológicos establecían las clasificaciones.

MacLeay comete un error al incorporar a lo que él llama los Rectocera Saprophaga dentro de los lamelicornios, ya que introduce grupos como los histéridos, que no tienen ninguna relación con los lucánidos como él propone. Su esquema refleja una gran influencia de Duméril, al utilizar el término Petalocera, y de Degeer, ya que los Petalocera

Saprophaga y los Petalocera Thalerophaga del sistema de MacLeay, son equivalentes a los grupos de Degeer de los *Scarabaei terrestres*, y de los *Scarabei florales y arborei*, respectivamente. Inclusive retoma el carácter degeeriano, en relación a que los élitros cubran o no al pigidio. Muestra también una notable influencia por parte de Fabricius, al considerar la dieta y empleo de ciertas piezas bucales como caracteres que le permitan establecer analogías, puentes de unión o relaciones entre las familias que componen a los grupos naturales o círculos, representados por los Saprophaga y los Thalerophaga. Ejemplo de ello son los geotrupinos, homólogos de los rutélidos, por poseer ambos mandíbulas extendidas y coriáceas.

Por otro lado, con gran acierto y, como comenta Burmeister (1843), MacLeay propone el establecimiento de grupos que posteriormente en estudios más modernos serán aceptados como familias o subfamilias. Los grupos que propone MacLeay son los: Anoplognathidae, Dynastidae, Glaphyridae, Melolonthidae, Rutelidae y Trogidae. Ya antes, en 1815, Leach había establecido los siguientes grupos: Aphodiidae, Cetoniidae, Copridae, Geotrupidae, así como a los Lucanidae y Passalidae. Cabe destacar que los grupos de MacLeay parecen mucho más homogéneos que los propuestos por Latreille. Por ejemplo, MacLeay propuso familias separadas como los Dynastidae, Rutelidae, Trogidae y Aphodiidae; y en cambio, Latreille incluyó todos estos grupos en uno solo. Realmente, hay que reconocer que MacLeay fue acertado en el establecimiento de la estructura y composición de sus grupos, aunque en otros conceptos haya cometido errores.

Pierre André Latreille, 1825. En esta edición, Latreille afina su sistema de clasificación (Fig. 20), formando grupos que podríamos considerar más homogéneos. En su texto indica que leyó a MacLeay; sin embargo, no incorpora en absoluto los grupos de MacLeay en su sistema. Reproducimos a continuación el sistema clasificatorio de Latreille:

COLEÓPTEROS PENTÁMEROS LAMELLICORNES.

Las antenas están compuestas de ocho a once artejos, pero en la mayoría de los casos, tan solo de nueve a diez; se insertan en una fosa profunda, bajo los bordes laterales y prominentes de la cabeza; las antenas son siempre cortas y terminadas en una maza, ya sea compuestas de láminas o de hojas plegables como un abanico, o si no perpendiculares a su eje y formando un peine, o también compuestas de artejos unidos o que se cubren; la primera lámina de la maza o a veces la inferior tiene una forma de embudo, oblicuamente trunco y encerrando concéntricamente a las otras. El borde externo de las patas anteriores se encuentra dentado. El mentón es generalmente grande, recubre la lígula y porta los palpos.

Primera Tribu Scarabéides. Scarabaeides.

La maza de las antenas está compuesta por hojas que se pueden abrir y cerrar a la manera de un libro; o que se encuentran unidas, en donde el primer artejo de la maza es el más grande, casi en forma de corneta y envolviendo a los otros.

I. Antenas con ocho a nueve artejos. El labro y las mandíbulas son membranosos y están ocultos. Las maxilas terminan en un gran lóbulo membranoso, arqueado, ancho y vuelto hacia adentro; el último artejo de los palpos labiales es mucho más fino que los

precedentes, o es más pequeño.

Les Coprophages. Coprophagi

Ateuchus, Gymnopleure, Sisiphe, Onitis, Oniticelle, Onthophage, Phanée, Bousier, Aphodie, Psammodie

- II. Antenas generalmente con diez u once artejos. Mandíbulas de la gran mayoría córneas o descubiertas, labro de la mayoría coriáceo, y más o menos desnudo en los otros. Palpos labiales filiformes o terminados en un artejo más grande. Maxilas completamente córneas, o terminadas en un lóbulo membranoso o coriáceo, pero recto y alargado.

Mandíbulas córneas, sin tener forma de hoja muy delgada, ni como escamas.

- A. Mandíbulas y labro siempre expuestos en parte o totalmente, extendiéndose más allá del clipeo. Los élitros envuelven el contorno exterior del abdomen y forman una bóveda completa. Antenas de la mayoría con once artejos. Patas posteriores colocadas muy hacia atrás.

Les Arénicoles. Arenicolae

Chiron, Aegialie, Géotrupe, Bulbocère, Eléphantome, Athyrie, Léthrus, Cryptode, Méchidie, Phobère, Trox, Hybosore, Orphnie

Labro y mandíbulas se extienden muy raramente más allá del clipeo. La extremidad posterior del abdomen se encuentra descubierta.

- a. Lígula completamente oculta por el mentón y confundiéndose con él. Cuerpo raramente alargado y con el tórax oblongo. Los élitros no se abren sobre la sutura.

- * Antenas siempre compuestas por diez artejos; los últimos tres forman una maza. Las mandíbulas se proyectan o se encuentran descubiertas, por lo menos a partir de la parte lateral externa (no se encuentran completamente cubiertas en su parte inferior por las maxilas, ni en su parte superior por el clipeo): maxilas de la gran mayoría completamente córneas y dentadas, terminando en los otros casos en un lóbulo coriáceo y veloso.

Les Xylophiles. Xylophili.

Oryctès, Phileure, Scarabée, Hexodon, Rutèle, Chasmadie, Macraspis, Pelidnote, Chrysophore, Oplognathe, Cyclocéphale.

- ** Antenas compuestas de ocho a diez artejos; la maza de la gran mayoría de los machos se encuentra formada por los últimos cinco a siete artejos, en los otros casos por los últimos tres artejos. Las mandíbulas se encuentran cubiertas en su parte superior por el clipeo, y en su parte inferior están ocultas por las maxilas; sólomente son visibles en la parte lateral externa.

Les Phyllophages. Phyllophagi.

Anoplognathe, Leucothyrée, Apogonie, Amblytère, Géniate, Hannelton, Pachype, Rhizotrogue, Aréode, Amfimalle, Euchlore, Omalopie, Anisoplie, Hopleie, Monochèle, Macroductyle, Diphucéphale.

- b. La lígula se extiende más allá del mentón (bilobuladas). Mandíbulas córneas. Maxilas terminadas en un lóbulo membranoso y sedoso. El cuerpo es generalmente alargado con el clipeo extendido, el tórax es oblongo o casi orbicular; los élitros se encuentran separados o se abren en su extremidad posterior interna o sutural. Antenas de nueve a diez artejos, en donde los últimos tres forman la maza.

Les Anthobies. Anthobii.

Glaphyre, Amphicome, Anisonyx, Chasmatoptère

Mandíbulas muy aplanadas, en forma de hojas pequeñas o de escamas, generalmente casi membranosas. Labro casi membranoso, oculto bajo el clipeo. Maxilas terminadas en un lóbulo en forma de pincel. La lígula no se proyecta. El cuerpo es generalmente

ovalado, comprimido, el tórax en forma de trapecio o casi orbicular. Los colores son generalmente brillantes o variados.

Les Mélitophiles. Melitophili.

Platygénie, Chremastocheile, Goliath, Trichie, Cétoine, Gymnétis

Segunda Tribu

Lucanides. Lucanides.

Las antenas se encuentran siempre formadas por diez artejos, en donde las hojas de la maza se encuentran dispuestas perpendicularmente al eje a manera de un peine.

El labro puede estar ausente, estar cubierto, o ser externo, pero muy pequeño. La lígula se encuentra inserta detrás del mentón, a veces oculta por él, a veces proyectándose; a veces es muy pequeña y entera; a veces es grande y bilobulada. Las antenas se encuentran fuertemente acodadas. Sinodendre, Aesale, Lamprime, Pholidote, Lucane, Nigidie, Dorcus, Ceruchus, Platycère

El labro se encuentra siempre descubierto, fijo y grande. La lígula corona al mentón completamente. Las antenas se encuentran formando un arco simple y cubiertas de vello. Maxilas córneas y fuertemente dentadas. El tórax se encuentra separado del abdomen por un estrangulamiento o intervalo notable. Paxylle, Passale

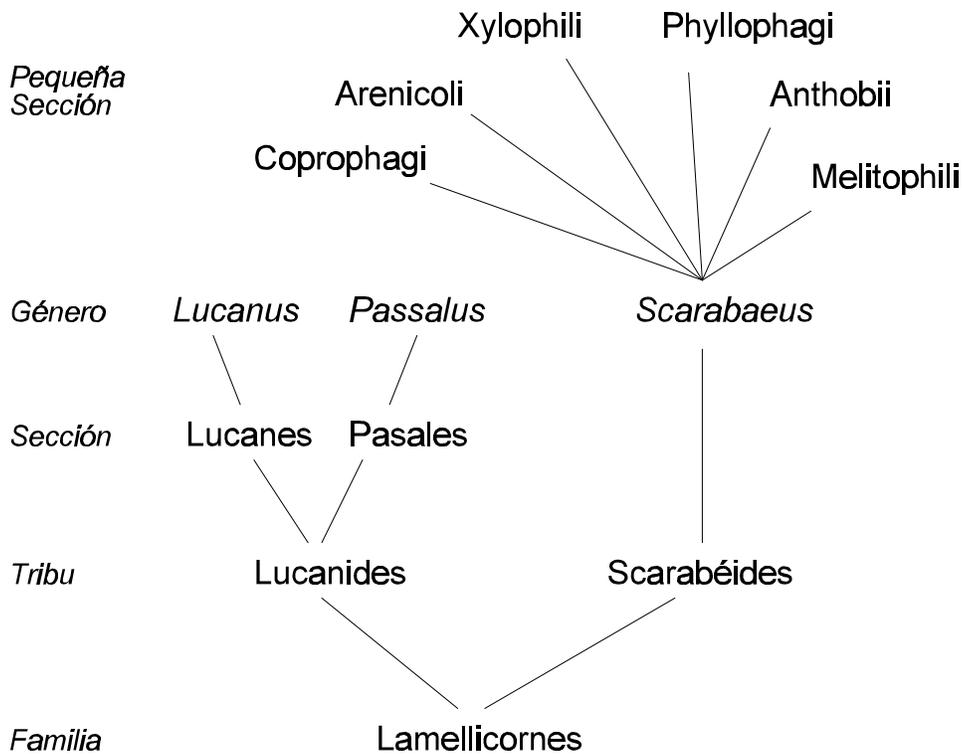


Figura 20

Interpretación esquemática de la clasificación de Latreille (1825), indicando los niveles de familia, tribu, sección, género y pequeña sección.

Como puede verse, Latreille utiliza una gran cantidad de caracteres en el establecimiento de las clasificaciones, y a diferencia de Fabricius considera que las piezas bucales son de importancia secundaria, aunque a pesar de ello, hace un gran uso de este carácter en su tratamiento de los lamellicornios. En esta última edición (1825), restringe el nombre de Insecta a los artrópodos hexápodos (Lindroth 1973). En su ordenamiento de los artrópodos, Latreille se vio muy influido por el sistema de Lamarck, en donde los crustáceos, arácnidos e insectos forman un grupo, a diferencia de Linné, quien consideraba a los crustáceos y las arañas como grupos más cercanos a los moluscos. El sistema de clasificación que propone Latreille en esta edición, tuvo posteriormente mucha influencia en el que establece Burmeister.

En relación con su trabajo de 1817, Latreille no altera en mucho su sistema, ya que continúa subdividiendo a la familia de los "Lamellicornes", en dos tribus: los "Scarabéides" y los "Lucanides". Sin embargo, a la primera tribu la subdivide en esta ocasión, en una serie de grupos que ostentan nombres de acuerdo al tipo de alimentación. Así tenemos a los Coprophagi, a los Xylophili, los Phyllophagi, etc. Estos agrupamientos se antojan mucho más naturales y homogéneos que los que estableciera en 1817. En esta clasificación "ecológica", se observa claramente de nuevo la influencia de Scopoli, al agrupar a los lamellicornios de acuerdo a sus hábitos alimenticios. La equivalencia aproximada de estos grupos de Latreille con los grupos modernos es la siguiente:

Coprophagi - Scarabaeinae, Aphodiinae

Arenicoli - Geotrupinae, Troginae, Hybosorinae, Ochodaeinae, Acanthocerinae

Xylophili - Dynastinae, Rutelinae

Anthobii - Glaphyrinae, Melolonthinae (en parte)

Phyllophagi - Melolonthinae (en parte), Rutelinae (en parte)

Melitophili - Cetoniinae

Latreille hace una interesante observación de tipo evolutivo; en su texto menciona que el género "Scarabée" le parece la base de un tronco, donde, por un lado, un ramal conduce a través de los anoplognatos hacia las melolontas (hannetons); y por el otro, a través de los rutélidos, hasta los cetónidos y sus análogos. Aparte de esto, Latreille no aporta nada novedoso para la clasificación de este grupo. Es más, en su tratamiento global, coloca a los lamellicornios al lado de los Palpicornes, que a grandes rasgos corresponden a las familias Sphaeridiidae e Hydrophilidae, siendo ésta una de las peores consideraciones de afinidades entre familias. Burmeister (1843) opinó que el trabajo de Latreille es difuso y poco decisivo. Así mismo, critica y considera incorrecto que coloque a los Trogidae cercanos a los Dynastidae, y por último a Burmeister le parece artificial la formación del grupo de los Rutelidae y los Dynastidae, situación que no es apoyada por los estudios recientes.

Herman Carl Conrad Burmeister, 1842. Fue doctor en medicina y filosofía, profesor de zoología y director del museo zoológico de la Friedrichs-Universität en Halle-Wittenberg. Realizó un estudio de tipo enciclopédico de los lamellicornios. Su obra "Handbuch der

Entomologie” se publicó de 1832 a 1855 y comprende varios volúmenes. Su idea original era la de analizar a todos los insectos conocidos hasta ese momento. En su primer tomo, trata la morfología, fisiología, historia, nomenclatura, y otros aspectos de los insectos; y en los cuatro restantes escribe sobre los Hemiptera y buena parte de los lamellicornios. Su obra se vio interrumpida cuando se fue a vivir al Brasil. Uno de sus grandes aportes a la entomología fue basar el sistema de clasificación en grandes grupos de insectos, de acuerdo con el tipo de metamorfosis que tuvieran.

En su tercer volumen, Burmeister (1842) realiza un tratamiento exhaustivo del grupo de los lamellicornios, escribe 120 páginas sobre sus estructuras morfológicas generales, tanto internas como externas; así mismo, describe su alimentación, fisiología, tipo de larvas e historia de la clasificación del grupo. Acuña, por primera vez, el término alemán de “Fächerhornkäfer”, como equivalente al término lamellicornio. Define a los lamellicornios en base del carácter clásico lineano de las antenas, y lo redondea con descripciones detalladas de las patas, mas caracteres larvarios. Otorga a Lamellicornia la categoría de “Zunft”, que equivale a la de tribu , aunque no en la jerarquía definida por Latreille.

A esta “tribu” la divide en dos grupos tomados de MacLeay, los Saprophaga y los Thalerophaga (Fig. 21). Para estos grupos, además de considerar el tipo de alimentación de los lamellicornios, que fuera una idea original de MacLeay, utiliza el carácter de Degeer, en cuanto a si los élitros cubren o no al abdomen, con el fin de reforzar la división.

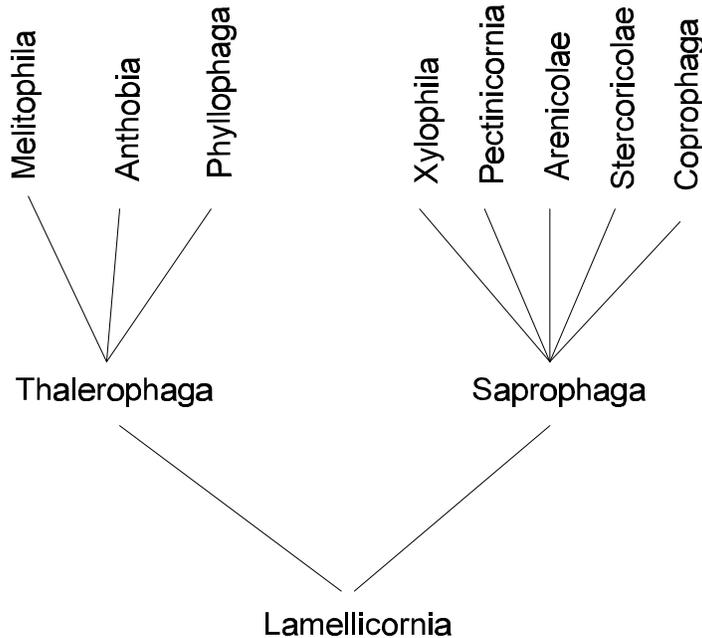


Figura 21
Interpretación esquemática de la clasificación de Burmeister (1855).

Posteriormente, divide a cada grupo en familias, retomando los caracteres clásicos de las antenas y las piezas bucales; dando como resultado la siguiente clasificación:

COLEOPTERA

TRIBU PRIMERA LAMELLICORNIA

PRIMERA DIVISIÓN PRINCIPAL THALEROPHAGA

Pleura detrás de las parapleuras, libre y prominente. Abdomen trunco; igualmente anillado en ambos sexos. Pigidio libre y sobresaliente por debajo de los élitros. Tibia posterior comprimida.

PRIMERA FAMILIA. MELITOPHILA

Mandíbula en su borde interno menos membranosa, ciliada; labro oculto bajo el clipeo, ciliado; ligula córnea, soldada al mentón.

Primera División. Cetoniae

Goliathidae, Gymnetidae, Cetonidae, Cremastochilidae

Segunda División. Trichiea

Euchiridae, Incadae, Trichidae

SEGUNDA FAMILIA. ANTHOBIA

Mandíbula en su borde interno menos membranosa, ciliada; labro escondido bajo el clipeo, ciliado; ligula bipartida, membranosa, libre.

Lichnidae, Glaphyridae, Pachycnemidae, Anoplognathidae

TERCERA FAMILIA. PHYLLOPHAGA

Mandíbula totalmente córnea, con la lámina interna coriácea; labro siempre visible, córneo, bilobulado; ligula córnea, soldada al mentón.

Primera División. Systellochela

Anisopidae, Rutelidae, Anoplognathidae, Chasmodidae, Macraspidae, Parastasiidae, Pelidnotidae, Chrysophoridae

Segunda División. Chaenochela

Macroductylini, Sericidae, Liparetridae, Melolonthidae, Leptopodidae

SEGUNDA DIVISION PRINCIPAL. SAPROPHAGA

Abdomen trunco y breve; pigidio retraído, oculto por los élitros.

CUARTA FAMILIA. XYLOPHYLA

Mandíbula total o parcialmente córnea; clipeo con borde un poco prominente; labro cubierto por el clipeo; ligula soldada al mentón. Tibia posterior comprimida. Abdomen con seis segmentos.

Cyclocephalidae, Strategidae, Phileuridae, Oryctidae, Dynastidae, Agaocephalidae, Amphibola (incluye Pantodinos y Cryptodontes)

QUINTA FAMILIA. PECTINICORNIA

Maza antenal pectiniforme, artejos comprimidos, afilados. Mandíbula total o parcialmente córnea; clipeo con borde poco prominente; ligula libre; palpos labiales fijos a la ligula. Tibia posterior comprimida. Abdomen con cinco segmentos.

Lucanidae, Passalidae

SEXTA FAMILIA. ARENICOLAE

Maza antenal de tres artejos, los distales comprimidos, los dos últimos cubiertos por el tercero. Mandíbula total o parcialmente córnea; clipeo con borde poco prominente; ligula libre; palpos labiales fijos al borde del mentón. Tibia posterior comprimida. Abdomen con cinco segmentos.

SEPTIMA FAMILIA. STERCORICOLAE

Maza antenal de tres artejos, siempre dilatados, estrechamente unidos. Mandíbulas membranosas, ciliadas; labro membranoso, siempre cubierto; ligula libre, membranosa;

palpos labiales soldados al borde del mentón; artejos de los palpos desnudos. Abdomen de cinco segmentos. Elitros completos. Tibia posterior comprimida.

OCTAVA FAMILIA. COPROPHAGA

Maza antenal de tres artejos, dilatados y estrechamente unidos. Mandíbulas membranosas, ciliadas; labro membranoso, siempre oculto; lígula libre membranosa; palpos labiales soldados al borde del mentón; los dos primeros artejos de los palpos labiales dilatados e hirsutos. Abdomen de seis segmentos. Elitros recortados. Pigidio conspicuo. Mesocoxas separadas. Tibia posterior comprimida sólo de un lado.

La equivalencia de estos grupos con grupos modernos es la siguiente:

- Melitophila - Cetoniinae
- Anthobia - Glaphyrinae y mezcla de Dynastinae y Rutelinae
- Phyllophaga - mezcla de Melolonthinae y Rutelinae
- Xylophila - Dynastinae
- Pectinicornia - Passalidae y Lucanidae
- Arenicolae - Troginae, Geotrupinae, Hybosorinae y Ochodaeinae
- Stercoricolae - Aphodiinae
- Coprophaga - Scarabaeinae

Es muy interesante el hecho que Burmeister considerara que los Arenicolae, Stercoricolae y los Coprophaga formaran, a su parecer, una agrupación natural a la que llamó "Lamellicornia Stegopyga" (stegopyga - cola en forma de combés). Las características de este grupo son: lígula libre, articulada al mentón; estigmas siempre en la membrana intersegmentaria; maxilas larvarias bipartidas en el ápice y pigidio total o parcialmente protegido por los élitros. Este agrupamiento es interesante, ya que por primera vez se están empleando caracteres larvarios y, lo que es aún más llamativo, la posición de los estigmas, para la formación de grupos superiores; antecediendo así, y seguramente inspirando a Erichson, quien, en 1848 acuñaría los términos "Laparosticti" y "Pleurosticti", justamente con base en la posición de los estigmas en los lamellicornios.

En su estudio, Burmeister critica a MacLeay por haber relacionado a los Pectinicornia con los histeroides, ya que con base en su análisis, él considera que los primeros están relacionados por un lado, con los Arenicolae, de acuerdo a las semejanzas en las antenas y piezas bucales; y que por el otro, lo están con los Xylophila, considerando su parecido en la alimentación. De esta forma, Burmeister pasa al extremo de relacionar muy estrechamente estos grupos. Justifica la formación de los Pectinicornia, ya que considera que las características larvarias de este grupo son muy peculiares y ameritan el rango de familia. Lamentablemente, al grupo que él llama "Lamellicornia Stegopyga" no alcanzó a analizarlo en detalle, ya que se mudó al Brasil. Su agrupamiento de familias no se antoja tan correcto como el de MacLeay. Sin embargo, los grupos que establece en jerarquías inferiores, incluyendo una gran cantidad de géneros, aunado a su conocimiento enciclopédico, hacen que esta obra sea un valioso apoyo y punto de referencia para el estudio de los lamellicornios. Además, propone el empleo de caracteres nuevos, como son los larvarios, la posición del estigma, pleuras, etc.; lo que da como resultado una clasificación de complejidad notable, debido al gran número de componentes que toma en cuenta.

Martial Étienne Mulsant, 1842. Mulsant, uno de los entomólogos franceses más renombrados de su generación es autodidacta, comienza a muy temprana edad, a los 19 años su distinguida carrera. La mayoría de su trabajo la realiza viviendo en un pueblo pequeño, Saint-Jean-la Bussière, de la región del Rhône. Posteriormente es invitado a ser profesor de historia natural en el liceo de Lyon, y por no tener título universitario se gradúa de bachiller a los 40 años. Continúa ejerciendo esa actividad por treinta años más. Publica en 1842, a sus cuarenta y cinco años de edad, una obra de madurez, La Historia Natural de los Coleópteros de Francia. Sin embargo su análisis representa la mantención de los esquemas de Dumeril y de Latreille, ya que a los lamellicornios los divide en dos grandes grupos: los Pétalocérídes y los Priocérídes. Así mismo toma elementos de la clasificación ecológica de Latreille, y la perfecciona aún más.

En relación con los caracteres, utiliza tanto de adultos como de larvas, aunque no aporta muchas novedades, usando básicamente el sistema de caracteres de Latreille. Sin embargo a diferencia de él, presenta un sistema clasificatorio bastante más estructurado. Reconoce la existencia de una unidad a la que llama Lamellicornes, otorgándole la jerarquía de tribu, en contraposición a Latreille, quien consideraba a esta categoría inferior a la de la familia. A los Lamellicornes los divide en dos grandes grupos, los Pétalocérídes y los Priocérídes (Fig. 22), a quienes a su vez subdivide en familias: Copriens, Aphodiens, Trogidiens, Géotrupins, Oryctésiens, Calicnémiens, Mélolonthins y Cétoniens por un lado, y Lucaniens, Sinodendriens y Aesaliens por el otro.

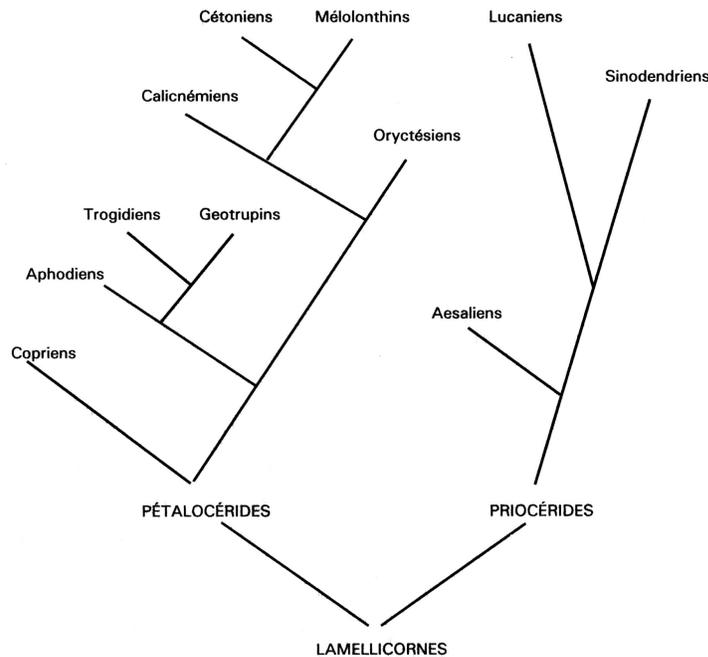


Figura 22

Interpretación esquemática de la clasificación de Mulsant (1842).

Tribu
LAMELICORNIOS

Caracteres. Antenas cortas, insertas dentro de una foseta, bajo el borde lateral de la cabeza, cerca del punto de unión de las mejillas y el epistoma, y terminadas en una maza lamelada o en forma de hojas.- Ojos raramente proyectados; casi siempre cortados transversalmente, al menos en parte, por las mejillas o por una proyección derivada de ellas.- El epistoma cubre la boca en la gran mayoría de ellos.- Mandíbulas membranosas en muchos de ellos.- Mentón recubriendo la lígula, o incorporada a ella y portando los palpos.- Patas anteriores siempre dentadas en su borde externo; provistas de un solo espolón.- Tarsos con artejos completos.- Cuerpo normalmente ovalado u oblongo; generalmente grueso y convexo, a veces deprimido.

Grupo
Pétalocérides

Caracteres. Antenas rectas o ligeramente arqueadas hasta la maza; primer artejo generalmente grueso, cónico o inflado; la maza compuesta de tres a seis hojas reunidas en la base, que se abren y cierran como las de un libro, o separándose y acercándose como los dedos de la mano cuando ella se extiende.

Sus larvas presentan un ano transverso; los anillos del cuerpo están más o menos cubiertas de pliegues, y el segundo artejo de las antenas siempre es menos largo que los dos siguientes.

Familias

- A. Patas intermedias notablemente separadas entre ellas en su base. Escudete casi siempre invisible. Mandíbulas membranosas cubiertas por un clipeo generalmente en semicírculo. Ojos casi totalmente cortados por las mejillas. Vientre menos largo que los dos últimos segmentos pectorales. Pigidio descubierto. Uñas finas. *Copriens*
- B. Patas intermedias cercanas Escudete siempre visible.
- I. Élitros tapando el pigidio. Vientre generalmente menos largo que los dos últimos segmentos abdominales.
1. Mandíbulas membranosas, cubiertas por un clipeo en semicírculo o en semihexágono. Antenas con 9 artejos. *Aphodiens*
2. Mandíbulas córneas, extendiéndose más allá del epistoma.
- a. Ojos poco o nada recortados por las mejillas. Patas delanteras tridentadas exteriormente o provistas de dientes aislados cuando ellos son muy numerosos. *Trogidiens*
- b. Ojos mayormente cortados por las mejillas. Patas delanteras exteriormente armadas de seis a siete dientes unidos en su conjunto por su base. Antenas de 11 artejos. *Géotrupins*
- II. Élitros dejando el pigidio descubierto. Vientre generalmente más largo que los dos últimos segmentos pectorales. Ojos ligeramente cortados.
1. Prosterno posteriormente cubierto y coronado de pelos. Antenas de 10 artejos. Mandíbulas córneas y proyectadas lateralmente. *Oryctésiens*
2. Prosterno no cubierto posteriormente.
- a. Antenas de 8 artejos. Muslos posteriores monstruosamente inflados. *Calicnémiens*
- b. Antenas de 9 o 10 artejos.
- α Mandíbulas córneas. Epistoma transversal. Mesosternón no proyectado. Uñas de algunos pies al menos dentadas en la base, algunas desiguales, otras bifidas. *Mélolonthins*
- β Mandíbulas cubiertas y membranosas en la parte interna. Epistoma casi cuadrado. Mesosternón se proyecta muchas veces. Uñas fuertes, sencillas e iguales. Cuerpo deprimido *Cétoniens*

Grupo
Priocérides

Caracteres. Antenas geniculadas o formando un codo en la extremidad del artejo basal; éste fino, arqueado y más largo que todos aquellos reunidos en el tallo; la maza de tres a seis artejos dilatados en su parte interna, como los dientes de un peine.

Familias

A. Metasternón proyectado entre la base de los pies intermedios. Prosternón dilatado anteriormente en semicírculo; prolongado posteriormente como saliente cuya extremidad se desliza o se tapa ligeramente bajo la proyección del metasternón, cuando el insecto inclina el protórax. Cuerpo convexo. *Æsaliens*

B. Metasternón fusionado o casi unido al mesosternón, y formando con él una banda de separación hacia la base y entre los pies intermedios.

I. Mandíbulas proyectadas por delante de la cabeza, al menos de la mitad de la longitud de la misma. Epistoma inerme. Cuerpo subdeprimido. *Lucaniens*

II Mandíbulas poco aparentes. Epistoma armado de un cuerno o de un tubérculo corniforme. Cuerpo semicilíndrico *Sinodendriens*

Siguiendo la tradición de Scopoli de una clasificación ecológica, Mulsant reconoce que según los "gustos nutrices" se pueden repartir a estos grupos en cuatro grandes "castas" parecidas a las de Latreille: los coprófagos (Copriens, Aphodiens, Géotrupins y Trogidiens), que se alimentan de materias excrementicias; los saprófagos (Oryctésiens), que se alimentan de materias vegetales descompuestas; los filófagos (Calicnémiens y Mélolonthins), que comen hojas; y los melitófilos (Cétoniens), que se alimentan de la miel de las flores.

Estas mismas cuatro categorías son a su vez subdivididas en otras más finas, y la última secuencia de cada categoría aquí indicada, refleja según Mulsant, una manera de vida cada vez más delicada y avanzada que el primer grupo de la serie siguiente, siendo esto reflejo de la marcha ordinaria de la Naturaleza, de acuerdo a los diseños de la voluntad todopoderosa de la misma. Esta idea refleja en cierta medida un concepto de avance evolutivo de formas más groseras a más delicadas. Reproducimos a continuación la subdivisión de las categorías nutrices:

COPRÓFAGOS

Copromorgos, succionan las partes más suculentas de las materias excrementicias (Copriens, Aphodiens).

Xerófagos, se alimentan de las sustancias animales desechadas, o buscan la materia vegetal parcialmente descompuesta (Trogidiens).

Coprófagos, comen las materias excrementicias o estercoreales (Géotrupins).

SAPRÓFAGOS

(Demasiado numerosos en Francia como para dividirlos).

FILÓFAGOS

Fitóbios, viven, al menos en parte, de vegetales en vías de descomposición (Calicnémiens).

Filófagos, verdaderos comedores de hojas (los primeros Mélolonthins).

Antóbios, viviendo en parte a expensas de las flores (al menos algunos Hopliaires)

MELITÓFILOS

Dendrobios, pasan generalmente su vida sobre los árboles (los primeros Cétoniens).

Melitófilos, que recogen principalmente de las flores a las secreciones melíferas de los vegetales (los otros Cétoniens).

Wilhelm Ferdinand Erichson, 1848. Hablar de Erichson, es hablar de un gran cambio en la historia de la sistemática de los lamellicornios. Así como Leach y MacLeay revolucionaron la formación de grupos, Erichson revolucionó el uso de caracteres, a tal grado que la gran mayoría de ellos siguen siendo utilizados en las clasificaciones actuales. Entre los caracteres que consideró dentro de su esquema se encuentran los larvarios y de pupas. Realizó también investigaciones sobre la biología de los escarabeidos. Analicemos la clasificación que él propone (Fig. 23) en su “Historia Natural de los Insectos de Alemania”:

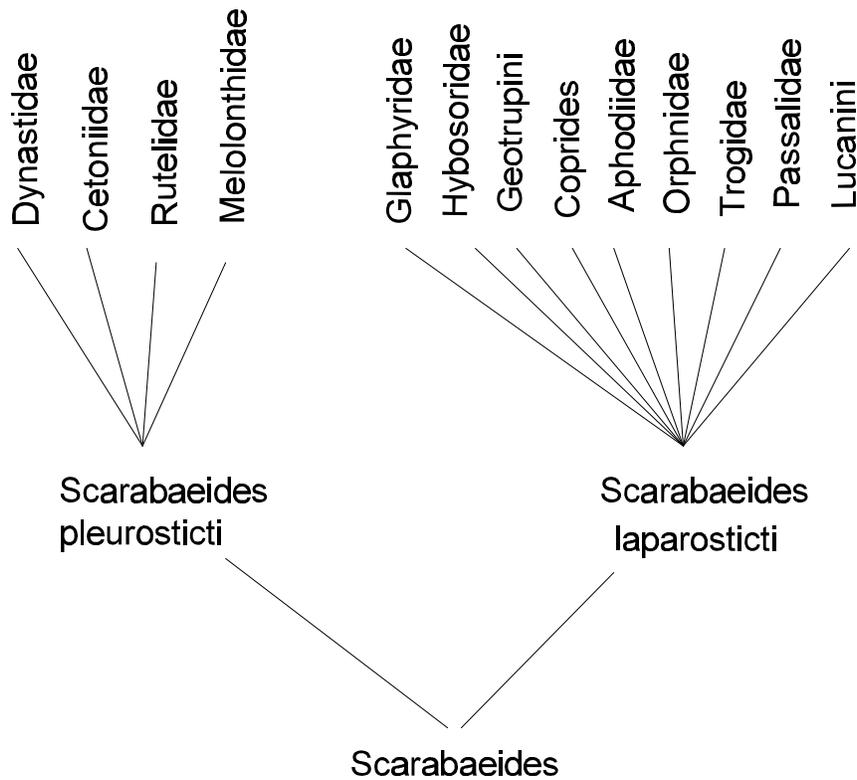


Figura 23

Interpretación esquemática de la clasificación de Erichson (1848) indicando los grupos pleurosticti y laparosticti.

SCARABAEIDES

SCARABAEIDES PLEUROSTICTI

Lígula fusionada con el mentón. Espiráculos abdominales 2-6 en la parte dorsal de los segmentos ventrales, el séptimo es libre. Penúltimo segmento dorsal fusionado con el ventral. Lacinias de las maxilas larvales fusionadas.

A) El penúltimo par de estigmas o varios pares anteriores del abdomen colocados en posición más excéntrica que los anteriores.

a) Las uñas de todas las patas (a excepción del par anterior en algunos machos) iguales y simples.

I. *Dynastidae*. Mandíbulas planas, con borde externo proyectado y muchas veces dentado. Fémures anteriores como un cilindro, contiguos y libres en su mayor parte.

II. *Cetoniidae*. Mandíbulas planas, con una parte membranosa, completamente cubiertas por el clipeo. Fémures anteriores semiocultos, proyectándose en su parte anterior en forma de cono.

b) Uñas desiguales

III. *Rutelidae*.

B) Penúltimo par de espiráculos del abdomen en la misma dirección que los que se encuentran antes del borde lateral de los segmentos abdominales.

IV. *Melolonthidae*.

SCARABAEIDES LAPAROSTICTI

Lígula separada del mentón. Los espiráculos abdominales se encuentran entre los segmentos ventrales hacia la parte dorsal, y están cubiertos por los élitros. Lacinia de las maxilas larvales libres.

A) Maza antenal foliar.

B) Abdomen con seis segmentos abdominales.

a) Epímeros del metasternón libres.

I. *Glaphyridae*. Antenas con 9 o 10 artejos. Segmentos abdominales libres.

II. *Hybosoridae*. Antenas con 10 artejos. Segmentos abdominales fusionados con excepción del último.

III. *Geotrupini*. Antenas con 11 artejos. Segmentos abdominales libres.

b) Epímeros del metasternón ocultos.

IV. *Coprides*. Antena con 8 o 9 artejos. Todos los segmentos abdominales fusionados. Metatibias con un sólo espolón.

V. *Aphodiidae*. Antena con 9 artejos. Segmentos abdominales libres. Metatibias con dos espolones.

VI. *Orphnidae*. Antenas con 10 artejos. Segmentos abdominales libres. Metatibias con dos espolones.

B') Abdomen con 5 segmentos

VII. *Trogidae*.

A') Maza antenal pectinada.

VIII. *Passalidae*. Mandíbulas con superficie de molienda.

IX. *Lucanini*. Mandíbulas sin superficie de molienda.

Uno de los grandes aportes de Erichson radica en la división que efectúa de los escarabeidos en dos líneas, los Pleurosticti y los Laparosticti, con base en la posición de los espiráculos abdominales. Aunque Ritcher (1969), con base en un estudio profundo sobre los espiráculos abdominales, llegó a la conclusión que estas dos divisiones deben ser eliminadas; ya que según él, la estructura y número de espiráculos funcionales se ha

repetido varias veces en forma independiente dentro de los Scarabaeoidea. Lamentablemente, Ritche no propuso ningún otro esquema de clasificación, por lo cual, esta división en dos grupos se sigue utilizando en la actualidad ampliamente, debido, sin duda alguna, a su comodidad.

Además de tomar en cuenta los espiráculos abdominales, refuerza los sistemas de clasificación al incluir caracteres de la lígula, el mentón y larvarios; ya que, considera que el uso del tipo de alimentación no era característica suficiente para hacer frente al alud de especies exóticas que aumentaban día a día. También, afina y mejora el esquema de grupos introducidos por MacLeay, a la vez que crea nuevos grupos como los Hybosoridae y los Orphnidae; elimina a los Anoplognathidae, que no son más que parte de los Rutelidae; aglutina a todas las familias de lucánidos de MacLeay bajo Lucanini. Por otro lado, continúa usando el término francés de Coprides, en vez de Scarabaeidae. Su estructura de jerarquías es un poco particular, ya que considera con el rango de familia a los Scarabaeides, con rango de línea a los Pleurosticti y los Laparosticti, y con rango de grupo a las demás subdivisiones como los Dynastidae, Cetoniidae, etc.

Erichson llegó a la conclusión de que existe concordancia entre la taxonomía larvaria y la de los adultos, en relación al establecimiento de los grupos de Laparosticti y Pleurosticti. Finalmente, revisa cada género y especie conocida en aquel entonces de Alemania. Analizó también con gran detenimiento las antenas de los lamellicornios y encontró la existencia de estructuras en forma de poros. Con base en esta observación, que hizo general al resto de los insectos, propone, por vez primera, la hipótesis que las antenas representan órganos de tipo olfatorio.

Jean Theodore Lacordaire, 1856. El sistema de clasificación de Lacordaire, Caballero de la Orden de Leopoldo, profesor belga de zoología y anatomía comparada de la Universidad de Lieja, refleja una profunda influencia por parte de Erichson, ya que toma básicamente los mismos elementos de clasificación general; es decir, realiza la división de los lamellicornios en Laparosticti y Pleurosticti, aunque con una gran salvedad, reúne a los pasálidos y lucánidos bajo la familia de los Pectinicornes (Fig. 24), dándoles una jerarquía más adecuada, y enmendando en este punto tanto a Burmeister como a Erichson. Al nivel de familia, legión y tribu, prácticamente retoma los caracteres de los autores anteriores, sobre todo los de Erichson y Burmeister. La clasificación de Lacordaire se sintetiza de la siguiente forma:

Familia XXX. PECTINICORNES

Mentón grande, córneo, casi siempre completo. Lígula sin paraglosas, casi siempre situada en la cara interna del mentón. Dos lóbulos en las maxilas: la interna, generalmente, y la externa, raramente, en forma de gancho córneo. Mandíbulas en general diferentes en ambos sexos, normalmente muy desarrolladas en los machos. Labro fusionado al epistoma la gran mayoría de las veces. Antenas de 10 artejos, acodadas, o al menos geniculadas; los últimos tres a diez artejos pectinados y fijos. Los élitros recubren completamente al abdomen. Coxas transversas, las intermedias a veces subglobosas; tarsos de cinco artejos, simples al igual que sus uñas; con un apéndice terminado en dos sedas entre estas últimos: Abdomen compuesto por cinco segmentos casi iguales. Parapleuras metatorácicas simples.

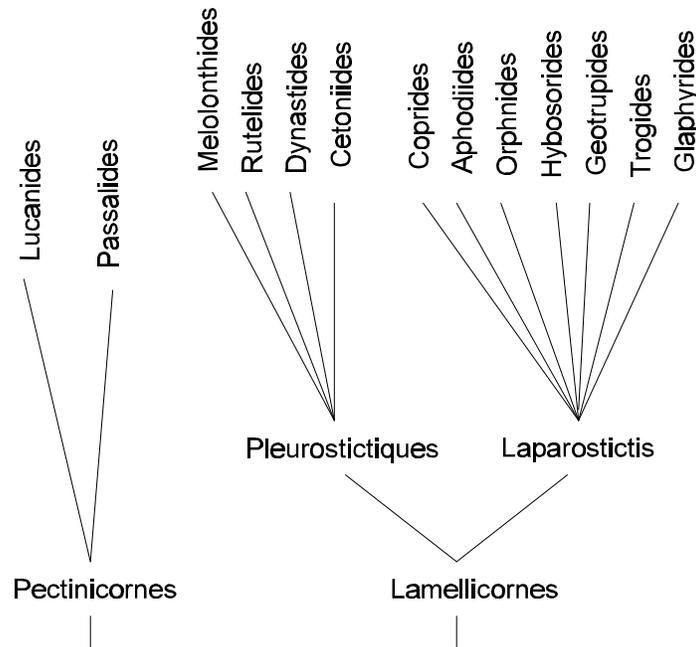


Figura 24

Interpretación esquemática de la clasificación de Lacordaire (1856) donde separa Pectinicornios y Lamellicornios.

TRIBU LUCANIDES. Lígula situada detrás del mentón, o en su ápice.

PASSALIDES. Lígula situada dentro de una escotadura del mentón.

Familia XXXI. LAMELLICORNES

Antenas cortas, de siete a once artejos: el primero es grande, los últimos son móviles y forman una maza transversa. Las patas son más o menos de tipo cavador, sobre todo las anteriores, cuyos tarsos son de cinco artejos.

LEGION I. LAMELLICORNES LAPAROSTICTIQUES

Estigmas situados en la membrana que conecta los esternitos con los tergitos

TRIBU Coprides. Tarsos cortos o poco desarrollados, en general comprimidos. Abdomen formado por seis segmentos. Antenas de 9 o 10 artejos. Un sólo espolón en las patas posteriores.

Aphodiides. Tarsos cortos o poco desarrollados, en general comprimidos. Abdomen compuesto de seis segmentos. Antenas de 9 artejos. Dos espolones en las patas posteriores. Parapleuras metatorácicas simples.

Orphnides. Tarsos cortos o poco desarrollados, en general comprimidos. Abdomen compuesto por seis segmentos. Antenas de diez artejos. Dos espolones en las patas posteriores. Parapleuras metatorácicas simples.

Hybosorides. Tarsos cortos o poco desarrollados, en general comprimidos. Abdomen compuesto por seis segmentos. Antenas de nueve o diez artejos. Dos espolones en las patas posteriores. Parapleuras metatorácicas apendiculadas.

Géotrupides. Tarsos cortos o poco desarrollados, en general comprimidos. Abdomen compuesto por seis segmentos. Antenas de once artejos.

Trogides. Tarsos cortos o poco desarrollados, en general comprimidos. Abdomen compuesto por cinco segmentos.

Glaphyrides. Tarsos muy largos, filiformes.

LEGION II. LAMELLICORNES PLEUROSTICTIQUES

Estigmas colocados unos sobre la membrana conectiva del abdomen y los otros en los esternitos.

TRIBU Mélolonthides. Últimos tres estigmas abdominales ligeramente divergentes.

Rutélicos. Últimos tres estigmas abdominales fuertemente divergentes. Uñas de los tarsos desiguales.

Dynastides. Últimos tres estigmas abdominales fuertemente divergentes. Uñas de los tarsos iguales. Coxas anteriores transversas y ocultas.

Cétonides. Últimos tres estigmas abdominales fuertemente divergentes. Uñas de los tarsos iguales. Coxas anteriores subcónicas y visibles.

Lacordaire revive el agrupamiento de Burmeister (1842), que incluye a pasálidos y lucánidos en un solo grupo, los pectinicornios. Así mismo, retoma la jerarquía de tribu, tal y como la propusiera Latreille. Al igual que MacLeay, considera que lucánidos y pasálidos representan dos grupos distintos, pero emparentados por varios caracteres morfológicos, como el hecho de que los artículos de la maza antenal se encuentren fijos, y que las larvas no presenten pliegues transversales en los segmentos del cuerpo. Con respecto a los Laparosticti, es conveniente indicar cuál es la equivalencia con respecto a los grupos anteriores a esta clasificación. Dentro de ellos, Lacordaire incluye a los coprófagos, los arenícolas, parte de los Anthobii de Latreille y los petalóceros saprófagos (menos los Dynastides y los Glaphyrides de Macleay), los lamelicornios estegopigos (menos los pectinicornios) y una parte de los Anthobii de Burmeister. Los coprides de Lacordaire son equivalentes a los coprófagos de Latreille, sin incluir a los Aphodides, a quienes se les considera una familia aparte.

La legión Pleurosticti de Lacordaire incluye a los Xylophiles, Phyllophages, una parte de los Anthobii y a sus Mélitophiles, los petalóceros talerófagos de MacLeay (excluyendo a los Glaphyrides y los Dynastides), a los lamelicornios faneropigos de Burmeister y el resto de los Anthobii. Subsecuentemente, divide a las tribus en lo que él llama grupos. Por ejemplo, en el caso de los Coprides, tenemos la siguiente división:

COPRIDES

Ateuchides	Gymnopleurides	Ateuchides verdaderos
Deltotaxilides	Mintophilides	Coprides
Scatonomides	Coprides verdaderos	Onitides
Onthophagides		

Las otras tribus que Lacordaire divide en grupos son las siguientes:

MÉLOLONTHIDES

Diploaxilides	Rhizotrogides	Mélolonthides s. str.
Mélolonthides	Hoplides	Séricides
Séricoïdes	Macroductylides	Clavipalides

Macrophyllides	Pachypodides	Euchirides	
RUTÉLIDES			
Anomalides	Rutélicos	Anoplognathides	Géniatides
DYNASTIDES			
Héxodontides	Cyclocéfalides	Oryctides	Dynastides
Agaocéfalides	Philéurides	Cryptodontides	
CÉTONIDES			
Cétonides	Trichides		

Si comparamos a Lacordaire con Burmeister, notamos que el primero reduce notablemente el número de grupos en los Rutélicos y los Cétonides; y que mantiene más o menos el mismo número en los Dynastides y los Mélolonthides. Lamentablemente, no podemos comparar a los Coprides, ya que Burmeister no alcanzó a analizarlos. Al nivel de grupos, Lacordaire aporta muy pocos caracteres nuevos, como son el tamaño del quinto y sexto segmento abdominal y el prosternón entre otros. Más bien, continúa con la línea establecida por Fabricius, en cuanto al uso de caracteres bucales; y por Erichson, en relación a considerar varios caracteres de la morfología externa. Sin embargo, la división que hace de los Coprides es muy avanzada con respecto a cualquier otro autor anterior, a pesar de que aún no se conocían muy bien las relaciones entre muchos grupos.

Realizando una equivalencia entre los grupos de Lacordaire y los actuales, los Atéuchides representarían a la subtribu Scarabaeini, los Gymnopléurides a la subtribu Gymnopleurina, los Atéuchides verdaderos a los Scarabaeina, y los Deltochilides y Minthophilides entrarían en Canthonina. Los Coprides verdaderos serían los Coprina, y los Scatonomides los Dichotomiina.

El sistema de Lacordaire es el primer intento serio y acertado de clasificación para los Coprides. Los caracteres utilizados en este grupo reflejan muy buena observación y criterio; resultado de ello es que se siguen utilizando actualmente para la separación de los grupos. Como ejemplo de los caracteres empleados tenemos: la forma de las patas posteriores, la existencia de tarsos anteriores, la transversalidad de las coxas, la forma y tamaño de los palpos labiales, etc., todos ellos considerados caracteres clásicos en la taxonomía de los Scarabaeinae.

ANÁLISIS DEL PERÍODO 1735-1856

Indudablemente, la historia de la sistemática de los escarabeidos (Cuadros 1 y 2) se encuentra muy ligada en su parte inicial a los grandes aportes que hiciera Linné al sistema de clasificación, en forma general, y a la definición del grupo aquí analizado, en particular. Linné asienta en forma determinante la clasificación de los escarabeidos, al reconocer la existencia de una antena en forma de "maza partida", como el carácter esencial del género *Scarabaeus*. Una vez establecida la existencia de una estructura jerárquica en la clasificación y la definición de un sistema de nomenclatura binomial, está dado un marco sólido para la evolución de la taxonomía de los Scarabaeoidea.

La primera tendencia que se hace patente, e iniciada por el mismo Linné, es el paso de un solo carácter esencial, al de la multiplicación de caracteres, para definir a un

género. Posterior al carácter de la antena lamelada para definir a *Scarabaeus*, aparece como un segundo carácter, la presencia de las tibias anteriores dentadas. Este hecho marca el inicio del abandono de un estricto manejo de la filosofía aristotélico-tomista en la clasificación, en donde sólo se contemplaba el uso de un único carácter que definiera la esencia de un género. Esta tendencia multiplicadora de caracteres se ve reforzada posteriormente por Fabricius (1775) y Degeer (1783), y se convierte en una verdadera explosión con Latreille, en 1796, en donde se introduce por vez primera el uso del concepto de "caracteres habituales" para caracterizar a un género, y que no representa más que la diagnosis en términos modernos.

Cuadro 1
Cambios relevantes en la clasificación de los Scarabaeoidea durante el siglo XVIII.

AÑO	AUTOR	CAMBIOS RELEVANTES
1735	Linné	Establece el género como esencia natural y unidad de la diversidad. Tendencia a utilizar un solo carácter que define la esencia genérica. Establece un sistema jerárquico de clasificación: clase, orden, género y especie. Define el género <i>Scarabaeus</i> con base en la presencia de una maza antenal partida y el género <i>Lucanus</i> con base en sus antenas foliadas.
1758	Linné	Establece el sistema binominal. En la definición genérica de <i>Scarabaeus</i> agrega la presencia de tibias anteriores dentadas.
1763	Scopoli	Divide <i>Scarabaeus</i> en categorías ecológicas, no jerárquicas, tales como Anthophylli, Phyllophagi y Stercorei.
1775	Fabricius	Cambia el nombre del orden Coleoptera por Eleuterata. Multiplica el número de géneros hasta llegar a seis. Reclasifica todos los caracteres lineanos, cambiándolos por caracteres de las piezas bucales. Crea el término de antena lamelada.
1783	Degeer	Usa por primera vez varios tipos de caracteres simultáneamente para establecer clasificaciones.
1787	Linné	Clasificación muy elaborada, con muchos grupos. Combina sus caracteres con los de Fabricius, aunque sin reconocer los géneros de éste, ya que subdivide a <i>Scarabaeus</i> , sin dar reconocimiento jerárquico a los grupos.
1796	Latreille	Establece de forma consistente la categoría de familia, situada entre el género y el orden. Introduce a los tarsos como carácter importante. Agrega a la descripción los "caracteres habituales", equivalente a una diagnosis. Reconoce por primera vez dos familias, una que incluye lucánidos y pasálidos, y otra que incluye a los escarabeidos.

A la par de la multiplicación de caracteres, ocurre una búsqueda de caracteres que por su calidad reflejen el orden y esencia natural de una clasificación de una manera más correcta. De esta manera, Linné (1735) primero, y Scopoli (1763) después, utilizan como carácter esencial para la formación de grupos la forma de la antena.

Cuadro 2

Cambios relevantes en la clasificación de los Scarabaeoidea durante la primera mitad del siglo XIX.

AÑO	AUTOR	CAMBIOS RELEVANTES
1802	Latreille	Distingue las familias Coprophages, Géotrupines y Scarabéides. Afrancesa los nombres genéricos. Por primera vez emplea el nombre "Escarabeidos" para designar la familia e incluye en ella a los pasálidos y lucánidos.
1806	Duméril	Introduce el uso de cuadros analíticos para facilitar la clasificación. Establece el término "Lamelicornio". Por primera vez se estudia la morfología larvaria.
1815	Leach	Establece los grupos Aphodida, Cetonida, Coprida y Geotrupida. Reconoce a los Lucanida y Passalida como grupos separados. Aporta nuevos caracteres como la pilosidad y los palpos labiales, pero sobre todo la forma doblada o geniculada de las antenas en lucánidos y pasálidos.
1817	Latreille	Propone la categoría de tribu como intermedia entre familia y género.
1819	MacLeay	Establece un sistema quinario como reflejo del orden natural divino. Regresa al uso de caracteres ecológicos para definir agrupamientos. Forma grupos artificiales al unir los histéricos con los lucánidos. Propone nuevos grupos como Anoplognathidae, Dynastidae, Glaphyridae, Melolonthidae, Rutelidae y Trogidae.
1842	Burmeister	Basa su clasificación de los insectos en el tipo de metamorfosis que presentan. Hace un tratamiento enciclopédico de la biología y morfología de los lamelicornios. Usa por primera vez la posición de los estigmas para establecer grupos.
1848	Erichson	Forma grandes grupos de lamelicornios usando la posición de los estigmas, estableciendo los términos Pleurosticti y Laparosticti. Crea nuevos grupos como Hybosoridae y Orphnidae. Encuentra concordancia entre la taxonomía de las larvas y los adultos para definir grupos. Emite la hipótesis de que las antenas representan órganos olfatorios en todos los insectos.
1856	Lacordaire	Establece una división elaborada para los Coprides, definiendo caracteres clásicos para el grupo, como la posición transversal de las coxas y la presencia o ausencia de protarsos.

Posteriormente, Fabricius (1775) replantea el uso de los caracteres lineanos; y en el caso de los escarabeidos considera la forma antenal como un carácter para agrupar a un conjunto de géneros emparentados, y no para definir a los géneros. Fabricius (1775) propone entonces el uso de las piezas bucales como un sistema más correcto para reflejar la esencia del género, no sólo en los Scarabaeoidea, sino en los insectos en general; ya que él pensaba que la alimentación es la actividad más importante para un insecto, ya que de esta forma se mantiene vivo. Degeer (1783) es el primer estudioso que sale de este molde y comienza a utilizar combinaciones de varios tipos de caracteres para definir a los géneros de escarabeidos. Linné (1787), en su última edición, la XIII,

acepta finalmente, aunque de manera conservadora, el uso de más de dos caracteres, hasta que finalmente con Latreille (1796) ocurre de nuevo una explosión al usarse con libertad muchos caracteres al mismo tiempo. Dentro de esta línea es importante mencionar a Scopoli (1763), quien realiza una subdivisión del género *Scarabaeus* utilizando caracteres de tipo ecológico. Esta subdivisión, a la cual Scopoli (1763) no otorga ningún tipo de reconocimiento jerárquico, se basa en el tipo de alimentación.

En 1800, Duméril establece el término y grupo de los "Lamelicornios" (escarabeidos), en contraposición al grupo de los "Pectinicornios" (lucánidos y pasálidos) a base de la forma de las antenas. Posteriormente, aparecen como innovaciones importantes en el uso de caracteres, la forma doblada o geniculada de las antenas por parte de Leach (1815), para separar más claramente a los lucánidos y pasálidos de los demás lamelicornios; y con Burmeister (1842) el uso de la posición de los estigmas abdominales, para el establecimiento de clasificaciones. Este último carácter es desarrollado con mayor precisión por Erichson (1848), al establecer los grupos de los "Pleurosticti" y los "Laparosticti". Finalmente, Lacordaire (1856) define una serie de caracteres clásicos para los Scarabaeinae, por ejemplo: la transversalidad de las coxas y la existencia de tarsos anteriores, para el establecimiento de grupos dentro de los lamelicornios coprófagos. MacLeay (1819) retoma el uso del tipo de alimentación, para establecer grandes grupos dentro de los lamelicornios.

Con respecto a la formación de grupos, observamos también un fenómeno de multiplicación de los mismos. Linné comienza proponiendo dos géneros, *Scarabaeus* y *Lucanus*, en donde coloca a todas las especies. Posteriormente, Scopoli (1763) revive al género *Lucanus*, ya que Linné lo eliminó en su edición X, y situó a la especie *cervus* dentro de *Scarabaeus*. No es sino hasta 1787 que Linné vuelve a aceptar a *Lucanus* en su clasificación. A continuación, Fabricius (1775) refiere la existencia de seis géneros, los cuales en tratamientos posteriores por parte de Linné (1787) y de Degeer (1783), no son aceptados, ya que ellos continúan manejando un esquema con tan solo dos géneros. Se observa sobre todo en Linné (1787) una reticencia a aceptar una multiplicación de géneros, la cual lo lleva a arreglos un poco particulares. Linné (1787) subdivide a *Scarabaeus* en su última edición en los grupos propuestos por Fabricius (1775), pero sin darles reconocimiento jerárquico. Pareciera que Linné (1787) estuviera formando subgéneros con *Scarabaeus*, pero sin reconocerlos. De nuevo, es con Latreille (1796) donde se rompe este esquema, ya que este autor acepta sin reparos la multitud de géneros que comenzaran a establecerse con Fabricius (1775).

Hemos indicado el proceso por el cual el número de géneros de los lamelicornios fue creciendo y multiplicándose. De igual forma, podemos analizar la evolución de la aparición y formación de agrupamientos dentro de los escarabeidos. En un comienzo, Linné (1758) establece un agrupamiento de escarabajos con antena en forma de maza. En este grupo incluye a los siguientes géneros: *Scarabaeus*, *Dermestes*, *Hister*, *Attelabus*, *Curculio*, *Silpha* y *Coccinella*. Este agrupamiento estaría posiblemente reflejando un orden natural de relaciones entre estos géneros tan distintos.

Quien realmente establece por primera vez la existencia del conjunto de los escarabeidos es Fabricius (1775), al agrupar bajo el término de "antennis clava

lamelatta", es decir, antenas en forma de maza lamelada, a seis géneros: *Lucanus*, *Scarabaeus*, *Trox*, *Melolontha*, *Trichius* y *Cetonia*. No es sino hasta en su última edición, que Linné (1787) reconoce a medias este agrupamiento establecido por Fabricius (1775), ya que no les otorga una jerarquía genérica, más bien tratándolos de subdivisiones de *Scarabaeus*. Poco después Latreille (1796) divide por primera vez a los escarabeidos en dos familias, a las cuales no da ningún nombre. Dentro de lo que él llama la familia primera, incluye a los lucánidos y los pasálidos; y dentro de la familia segunda a todos los demás escarabeidos. Es interesante hacer notar aquí, que por primera vez en la historia de la clasificación se establece y utiliza la categoría jerárquica de familia en forma sistemática. Anteriormente, se agrupaban a los géneros en grupos sin darles una jerarquía. Se utilizaban únicamente las jerarquías lineanas de especie, género, clase y orden.

Después de este comienzo, se inician una serie interminable de cambios y ajustes en las categorías superiores de los lamelicornios. Es de nuevo Latreille (1802) quien reforma su sistema de dos familias a tres, dándoles en esta ocasión un nombre: Coprophages, Géotrupines y Scarabéides. Estas tres familias son agrupadas en una categoría sin jerarquía, definida por la presencia de antenas con una maza en forma de hojas o pectinadas. Por primera vez se acuña el término de "Escarabeidos" (Scarabéides). En esta familia se reúnen a los pasálidos y lucánidos con los dinastinos, melolontinos, cetoninos y triquinos; lo cual se antoja un peor esquema que el que propusiera Latreille anteriormente (1796), en donde lucánidos y pasálidos se encontraban separados de los otros escarabeidos. Posteriormente, Duméril (1806) regresa al esquema de dos familias, idénticas en composición a las que estableciera Latreille en 1796. Duméril (1806) pareciera ser el primero en realizar descripciones de la larva y pupa como parte de los estudios de sistemática. A pesar de su análisis conservador, se le recordará siempre, ya que acuñó el término de "Serricornios" para los lucánidos y pasálidos, y el de "Lamelicornios" para todos los demás escarabeidos.

A continuación, Leach (1815) establece un sistema en base de cuatro grandes "tribus", los Coprides, Scarabaeidaes, Geotrupides y Lucanides. A estas "tribus" las subdivide en forma muy detallada, muy semejante a un sistema actual, en las siguientes categorías: familia, división, subdivisión y género. Las jerarquías de Leach (1815) y Latreille (1802) no son equivalentes entre sí. Leach (1815) reconoce por primera vez la existencia de los lucánidos y los pasálidos como grupos separados entre sí, pero emparentados con los escarabeidos. Así mismo reconoce la existencia natural del grupo de los afodinos y de los cetoninos. En 1817, Latreille continúa manteniendo un esquema similar al que propusiera en 1796. Crea una sola familia, la de los lamelicornios, subdividida en dos grandes tribus, los escarabeidos y los lucánidos. El esquema clasificatorio es conservador, pero introduce por vez primera en la historia de la clasificación, el uso de la categoría jerárquica de tribu, como intermediaria entre familia y género, y que seguimos usando hoy en día en sistemática.

Un gran cambio ocurre con MacLeay (1819), no necesariamente para bien. Él establece un sistema quinario de clasificación. Según él, este tipo de arreglo de cinco en cinco es el único correcto que puede existir, ya que "refleja el orden natural dado por

Dios". Las clases se dividen en cinco, las familias se dan en grupos o círculos de cinco relacionados entre sí, cada género se divide en cinco especies y así sucesivamente. Dentro de los lamellicornios propone la existencia de dos grandes grupos, los Rectocera (maza antenal recta) y los Petalocera (maza antenal como pétalos), cada uno a su vez dividido en Saprophaga (alimentación a base de materias descompuestas) y Thalerophaga (alimentación a base de materias vivas). Cada una de estas divisiones se subdividen en cinco familias a su vez. Sin embargo, a pesar de este arreglo muy idiosincrático, establece una serie de "familias" nuevas, generalmente más homogéneas y más "naturales" que los grupos de Latreille (1817), o que los del mismo Leach (1815). Estos nuevos grupos son los: Anoplognathidae, Dynastidae, Glaphyridae, Melolonthidae, Rutelidae y Trogidae. Además estandariza el sufijo "idae", como terminación de la categoría familia.

Posteriormente, Burmeister (1842) realiza un tratamiento enciclopédico de los lamellicornios, ya que analiza exhaustivamente la biología y morfología del grupo. Establece un grupo sin categoría jerárquica, al que llama "Lamellicornia Stegopyga" que se caracteriza sobre todo porque los estigmas se presentan siempre en la membrana intersegmentaria. Este uso de la posición de los estigmas, se antoja un precursor del sistema de Erichson (1848), en donde la posición de los estigmas es fundamental para la creación de grandes grupos. Quizás el mayor aporte de Burmeister a la entomología, radique en el establecimiento de grandes grupos de insectos, con base en el tipo de metamorfosis que presenten. Poco después de Burmeister, Erichson (1848) lleva a cabo grandes cambios en la sistemática de los lamellicornios. Los divide en dos grandes grupos, los Pleurosticti y los Laparosticti, con base en la posición de los estigmas abdominales. Crea nuevas familias como los Hybosoridae y los Orphnidae. Realiza también la importantísima observación de que existe concordancia entre la taxonomía larvaria y la de los adultos. Finalmente con base en el análisis de las antenas de los lamellicornios, emite la hipótesis que éstas representan el órgano olfatorio de los insectos. El esquema de grupos de Lacordaire (1856) es muy semejante al de Erichson (1848). Reúne a pasálidos y lucánidos como grupos aparte del resto de los lamellicornios y, por vez primera, se realiza una clasificación muy completa de los lamellicornios copro-necrófagos.

Concluyendo, en un período de tiempo relativamente corto, de Linné (1735) a Latreille (1796, 1817), hubo un desarrollo muy rápido de la sistemática en general y de la clasificación de los escarabeidos en particular, en donde el número y tipo de caracteres se multiplicó grandemente. También se desarrollaron sistemas clasificatorios, que cualquier taxónomo actual entendería sin demasiados problemas. Aquellos autores que propusieron y trabajaron durante un período de tiempo largo sobre clasificaciones de lamellicornios, como Linné, Fabricius y Latreille; realizaron cambios revolucionarios en ese grupo la primera vez que establecen su sistema, y subsecuentemente lo refinan, pero no lo cambian en sustancia. Finalmente, para 1856 el sistema de clasificación de los escarabeidos se antoja bastante similar a los esquemas actuales. Es interesante confirmar que, sin usar conceptos de tipo evolutivo se lograron clasificaciones muy parecidas a las actuales.

SEGUNDO PERÍODO (1869-1955)

Max Gemminger y Edgar von Harold, 1869. Entre 1868 y 1876 Gemminger y Harold prepararon uno de los primeros catálogos que intentó reunir una lista de las especies de Coleoptera conocidas en el mundo, proporcionando las sinonimias y las referencias bibliográficas de las descripciones originales de géneros y especies, así como la distribución geográfica a nivel de país, región o provincia. Una adición única y útil de este catálogo es la referente a la etimología griega y latina de cada nombre genérico. La obra requirió de 3,822 páginas distribuidas en doce tomos, y las 367 páginas que forman al cuarto de ellos se dedicó por completo para la familia Scarabaeidae (*sensu lato*). Los Lucanidae y Passalidae quedaron incluidos al final del tercer tomo (1868).

Al parecer, el gran número de entidades y las diferencias en los criterios para caracterizar las especies y los géneros de las distintas partes del mundo, llevaron a estos autores a simplificar la clasificación de su catálogo, sin explicitar o justificar las razones para ello. Pero en este procedimiento no respetaron las clasificaciones detalladas recientemente propuestas por Erichson (1848) y Lacordaire (1856). En su catálogo, Gemminger y Harold (1869) consideran un conjunto Scarabaeidae con nivel de familia, dividido en siete grupos o subconjuntos: Coprini, Glaphyrini, Melolonthini, Euchirini, Rutelini, Dynastini y Cetonini, cuyos nombres llevan la terminación que ahora acostumbramos para el nivel de tribu. Es aparente que otorgan una jerarquía equivalente a cada subconjunto.

Al analizar la composición genérica de cada subconjunto se observa un arreglo secuencial donde parecen respetarse las posibles relaciones o afinidades de los géneros, aunque no se definen explícitamente otros subgrupos. También se encuentran adscripciones erráticas que podrían corresponder con los géneros "problema" o *incertae sedis*. El listado más arbitrario es el que corresponde a "Coprini", puesto que incorpora en un solo subconjunto a todos los géneros "coprófilos" considerados como "Laparostictis" por Erichson y Lacordaire, aunque la secuencia en que se presentan permite rastrear los subgrupos "Coprídes, Aphodiídes, Orphnídes, Hybosorídes, Geotrupídes y Trogídes". Excepto este caso, los otros seis subconjuntos corresponden en general a las subfamilias tradicionalmente definidas, destacando la independencia del subconjunto "Glaphyrini", aunque compuesto por géneros que a la fecha se consideran más próximos a los "Melolonthini", como *Chasmatopterus*.

Martial Étienne Mulsant y Charles Rey, 1871. Para este año publica Mulsant en colaboración con Charles Rey "Histoire Naturelle des Coléoptères de France". Ya para esta fecha Mulsant se encontraba bien establecido como bibliotecario adjunto de la villa de Lyon, como profesor de historia natural del Liceo de Lyon, como corresponsal del ministerio de instrucción pública y como presidente de la Sociedad Lineana, entre otros títulos.

Al igual que en la obra de 1842, continúan considerando a los lamelicornios como una tribu, pero en esta ocasión establecen a los pectinicornios como a otra tribu aparte, manteniendo los agrupamientos de los lucánidos de manera semejante a la de 1842.

Siguen considerando a Duméril y a Latreille como ejemplos a seguir, y toman posición frente al trabajo de Erichson (1848), indicando que no están de acuerdo con la clasificación que él propone, ya que como indican, les “repugna colocar al lado de los *Trox*, a las *Hopliás*, que nos parecen más cercanas a los Cetoninos, y de incluir entre estos últimos y los Melolontinos, a los *Oryctès*, que deben preceder a los Hanneçons.” (Mulsant *et* Rey, 1871, p. 39). Indican además (p. 37), que están “sorprendidos de la forma fantástica en que ha dispuesto a los lamellicornios, haya sido jamás avalada por la Naturaleza.”

Mencionan, que no niegan la importancia fisiológica de la disposición de los estigmas, y que es evidente que se encuentren tapadas entre los coprófagos y otros lamellicornios de hábitos estercorícolas, pero que la disposición de estas estructuras, ofrecen una disposición equivocada. Creen que los caracteres que proveen estos órganos conducen a un orden entre los lamellicornios, que les no les parece ser natural. La clasificación que establecen de los lamellicornios es la siguiente;

Tribu				
Lamellicornios				
Grupos				
Coprophages	Stercoraires	Sabulicoles	Crytobies	Terricoles
Arénicoles	Phyllophages	Anthobies	Mélitophiles	

Mulsant y Rey hacen la interesantísima observación de que los coprófagos tienen la facultad de secretar un aceite para evitar que la materia en que viven se les pegue al cuerpo y así conservar todo su lustre. Indican también (y pareciera ser la primera cita al respecto), que los coprófagos tienen un parásito, un ácaro (*Gamasus coleoptratorum*), que se adhiere a ellos en gran número, sobre todo a los de vida subterránea. Dentro de la introducción a su volumen sobre los lamellicornios y pectinicornios, Mulsant y Rey realizan un análisis exhaustivo, comparativo y detallado de las diferentes partes anatómicas de este grupo. Así mismo realiza un análisis minucioso de las costumbres y hábitos de este grupo. Indica (aparentemente por vez primera), la existencia de la estridulación. Mencionan también la existencia en algunos grupos que presentan un “amor maternal”, en donde la hembra cuida y protege a las larvas.

Incluyen dentro de su estudio, un análisis histórico muy detallado desde Linné hasta Jacquelin du Val (1860), en donde analizan la aparición de cada género del grupo, así como sus cambios de nomenclatura. Menciona algunos autores que vamos a reproducir a continuación, ya que son de importancia también en la historia de la clasificación de este grupo, pero de los cuales no pudimos obtener el original para estudiarlo.

Indican Mulsant y Rey (1871), que Westwood (1839) en su “Introduction to the modern classification of insects”, conserva el nombre de Petalocera, dado por Duméril y considera a las familias siguientes: Géotrupides, Scarabéides, Aphodides, Trogides, Dynsatides, Rutélides, Mélolonthides y Cétonides. Mulsant y Rey refieren que Blanchard (1845) en su “Histoire des Insectes” reconoce a la tribu de los Scarabéiens, y la divide en las familias Cétonides, Glaphyrides, Mélolonthides, Scarabéides, Géotrupides y

Coprides; mientras que Redtenbacher (1845) en su obra "Die Gattungen der deutschen Kaefer-Fauna", considera únicamente la existencia de las siguientes familias (y no de un grupo como el de los lamelicornios): Géotrupides, Coprides, Aphodides, Trogides, Oryctides, Mélolonthides y Cétonides. Mulsant y Rey (1871) terminan su análisis histórico con el trabajo de Jacquelin du Val (1860), que reproducimos aquí, por ser poco conocido:

<i>Scarabéides laparostictes</i>	<i>Scarabéides pleurostictes</i>
Coprites	Mélolonthites
Aphodites	Rutérites
Hybalites	Dynastites
Hybosorides	Cétonites
Glaphyrites	
Géotrupites	
Trogites	

En su estudio, Mulsant y Rey (1871), dan particular importancia a los estados larvarios de los lamelicornios y escriben toda una sección bajo el nombre de vida evolutiva. Hacen hincapié en el color blanco de las mismas, su forma curva que no les permite extenderse en línea recta, no poseer órganos de la visión, la presencia de la acumulación de excrementos en un saco, etc.

Muy interesante en este estudio es el análisis comparativo que realizan Mulsant y Rey (1871), con relación a los sistemas de clasificación basados en larvas, que pensamos es el primero en su género. Comienzan revisando el trabajo de De Haan (1836), "Mémoires sur les métamorphoses des coléoptères", mismo que reproducimos aquí:

A. Maxilas terminadas en una punta simple.	
B. Cabeza menos larga que el cuerpo. Mandíbulas con varios dientes por arriba de su mitad.	
C. Ano en la parte inferior del último segmento.	
D. Mandíbulas alargadas.	<i>Oryctes</i> . Illig.
DD. Mandíbulas ensanchadas	<i>Scarabæus</i> . Latr.
CC. Ano en la extremidad del último segmento	<i>Cetonia</i> . Fabric.
BB. Cabeza tan larga como el cuerpo, Mandíbulas unidentadas por arriba de su mitad.	
C. Ano bilobado	<i>Melolontha</i> . Fabric.
CC. Ano trilobado	
D. Lóbulo superior más grande que los inferiores.	<i>Trichius</i> . Fabric.
DD. Lóbulo superior más pequeño que los inferiores.	? <i>Hoplia</i> . Illig
AA. Maxilas con ganchos dobles.	<i>Aphodius</i> . Illig.

Esta clasificación fue reproducida en su mayor parte por Burmeister (1842), mientras que Mulsant (1842) propuso la siguiente clasificación en familias para la tribu de los lamelicornios basada en las larvas:

A. Maxilas profundamente bifidas.	<i>Copriens</i> , <i>Aphodiens</i> , <i>Géotrupins</i> , <i>Trogidiens</i> .
AA. Maxilas con un sólo lóbulo.	

- B Ultimo artejo de las patas provisto de una uña visible.
- C Ano simple. *Oryctésiens.*
- CC Ano con varios lóbulos.
- D Ano bilobado. *Mélolonthins.*
- DD Ano trilobado. *Trichiaires*
- BB Ultimo artejo de las patas provisto de una uña rudimentaria o nula. *Cétoniaires.*

En la obra de Erichson (1848) se dividió a las larvas de la siguiente manera:

I. Scarabéides Pleurostictes.

Lóbulos de las maxilas soldados entre ellos.

- A Mandíbulas obtusamente dentadas en su extremidad; provistas de estrias transversales en su parte posterior.
- b Saco dividido circularmente en su parte media, por una saliente que simula una falsa articulación. *Dynastides.*
- bb Saco simple. *Cétonides.*
- AA Mandíbulas portando un diente liso en su extremidad; su cara posterior no saliente; saco presenta la saliente transversal acostumbrada. *Mélolonthides.*

II. Scarabéides Laparostictes.

Lóbulos de las maxilas no soldados entre ellos.

Esta división comprende a las larvas de los *Géotrupidés*, *Copridés*, *Aphodidés* y *Trogidés*.

Finalmente podemos decir, que el sistema de clasificación de Mulsant y Rey (1871) es quizás uno de los últimos en presentar todavía un esquema antiguo, manteniendo grupos que reflejan la ecología de los lamellicornios, heredada de Latreille, y en primer término de Scopoli.

Henry Walter Bates, 1886-1889. En su contribución a la Biología Centrali-Americana, este reconocido viajero y naturalista inglés acepta la idea de mantener cercanamente relacionados a los Pectinicornia (Lucanidae y Passalidae) y Lamellicornia con base en la estructura de las antenas, pero en un nivel de "Tribus". No emplea los términos Laparosticti y Pleurosticti para referirse a los dos grandes subconjuntos de Lamellicornia, porque objeta la validez de la posición de los estigmas respiratorios abdominales, como un buen carácter para separar los subconjuntos, y propone utilizar el estado de fusión entre la lígula y el mentón como el caracter principal para separar los dos grandes grupos simplemente como "subtribu I y II". De esta forma, aquellas especies con la lígula no consolidada al mentón ("subtribu I") corresponden con Laparosticti y aquellas con la lígula consolidada al mentón ("subtribu II") son equivalentes a los Pleurosticti de Lacordaire.

En la organización de la "subtribu I" sigue el esquema general de Lacordaire, subdividiéndola en ocho "familias". Conserva los grupos Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae y Trogidae, e incorpora los grupos Aclopidae y Chasmatopteridae. No cita a los Glaphyridés, puesto que no habitan en México y

América Central. La contribución más importante de Bates se destaca en el arreglo de las "familias" y "subfamilias" de la "subtribu II", aunque cabe recordar que se basó sobre todo en géneros y especies centroamericanas, y en algunas comparaciones con otras faunas. Desarrolló su obra contando cinco "familias" y 20 "subfamilias". En el caso de las familias destaca la separación de los "Trichiidae", cuyos géneros habían sido considerados por Latreille (1825) como parte de los "Melitophili", y por Erichson y Lacordaire como parte de los "Cetonides o Cetoniidae", aunque Gory y Percheron (1833) los consideran como un subgrupo claramente definido dentro de los "Cetoinae". Sin embargo, Bates no proporciona ningún argumento para fundamentar la separación de los "Trichiidae".

Coleopterorum Catalogus, 1910-1937. A principios del siglo XX se realizó otro intento para catalogar a todas las especies de coleópteros del mundo, titulado *Coleopterorum Catalogus*, coordinado por Sigmund Schenkling, quién convocó a nueve especialistas europeos para desarrollar las partes correspondientes a Lamellicornia, y los resultados se publicaron en forma de fascículos. La combinación de estos factores produjo una heterogeneidad en los criterios empleados para la clasificación de todo el conjunto, aunque este arreglo ha servido de referencia obligada para todos los trabajos posteriores. Una de las aportaciones generales más sobresalientes fue la adopción de un sistema uniforme para aplicar los sufijos en los niveles de familia, subfamilia y tribu, (-idae, -inae, -ini) que se conserva hasta la fecha.

Se estableció la división de los Lamellicornios en tres familias: Lucanidae, Passalidae y Scarabaeidae. Esta última se subdividió en 26 conjuntos de nivel subfamilia. La subfamilia Coprinae fue tratada por Joseph J. E. Gillet y Antoine Boucomont en dos fascículos (1911 y 1927), quienes la estructuraron con cinco tribus: Coprini, Oniticellini, Onitini, Onthophagini y Scarabaeini, siguiendo parte de la propuesta de Lacordaire. Los Aphodiinae fueron catalogados por Adolph Schmidt (1910) y las subfamilias "menores" y los Dynastinae estuvieron a cargo de Gilbert John Arrow (1912 y 1937). En estas contribuciones destaca la creación de las subfamilias Aegialiinae, Pleocominae, Chironinae, Pachypodinae, Idiostominae, Dynamopinae y Acanthocerinae, como compartimientos para alojar algunos géneros con pocas especies, cuyos caracteres pueden considerarse transicionales, o como consecuencias de una marcada especialización ecológica. Boucomont (1912) también preparó el fascículo sobre Taurocerastinae y Geotrupinae, proponiendo la subdivisión de esta última en las tribus Bolbocerini, Geotrupini y Lethrini.

Por su parte, Friedrich Ohaus (1918) trabajó con los conjuntos pequeños denominados Phaenomerinae y Euchirinae, y el gran conjunto complejo de los Rutelinae, al cuál separó en seis tribus, respetando cuatro y suprimiendo dos de los conjuntos mencionados por Bates, y creando dos conjuntos nuevos (Adoretini y Spodoclamini). Karl Wilhelm von Dalla Torre (1912-1913) preparó tres fascículos sobre el enorme conjunto formado por los Melolonthinae, a los que propuso dividir en ocho tribus, tres de ellas nuevas (Liparetrini, Pachydemini y Systellopini) y las otras modificadas a partir de grupos considerados por Bates como "familia" (Chasmatopterini), o "subfamilias" (Melolonthini,

Macroductylini, Hopliini, Sericini). El propio Schenkling (1921; 1922) realizó el tratamiento de los Trichiinae, Valginae y Cetoniinae. A la primera de estas subfamilias la dividió en tres tribus (Cryptodontini, Osmodermini, Trichiini) y a la última de ellas la integró con siete tribus, cuatro de las cuales no fueron mencionadas por Bates debido a que tienen una distribución preponderantemente etiópica y oriental (Coptomiini, Diplognathini, Goliathini y Schizorrhinini).

En el *Coleopterorum Catalogus* destaca el gran número de taxones descritos en un lapso promedio de 50 años (Cuadro 3). En el caso de los Melolonthinae el número de géneros citados por Lacordaire (1856) aumenta de 153 a 563 géneros enlistados en el catálogo, donde se suprimen las categorías supragenéricas propuestas por Lacordaire y que serían equivalentes a las subtribus. En el caso de los Cetoniinae el número de géneros citados por Gory y Percheron (1833) se incrementa de 22 a 408 géneros enlistados en el catálogo, donde se complica la clasificación a nivel supragenérico, incorporando siete tribus, 22 subtribus y siete "infratribus".

Si analizamos con detenimiento las listas de especies de estas las subfamilias en los distintos fascículos del citado catálogo, se llega a la conclusión de que el gran incremento de géneros y especies se debe sobre todo a la incorporación de elementos etiópicos, australianos y orientales, obtenidos durante la expansión de las colonias francesas, inglesas, alemanas, holandesas y belgas. Por otra parte, el número de taxones neotropicales no se incrementa en la misma forma, tal vez porque la inestabilidad de los gobiernos postcoloniales, revolucionarios o dictatoriales, no favoreció las exploraciones, ni la formación de acervos locales.

Cuadro 3

Incremento en el número de especies de Scarabaeoidea del mundo descritas en un lapso de casi 50 años, entre los siglos XIX y XX.

Subfamilias	Gemminger and Harold 1869	Coleopterorum Catalogus 1910-1937
Melolonthinae	2035	5513
Rutelinae	818	3073
Dynastinae	518	1335
Cetoniinae	898	2654
Scarabaeinae	1026	3202
Aphodiinae	463	1137
Geotrupinae	229	441
Totales	5987	17355

David Sharp y Frederick A. G. Muir, 1912. En un extenso y detallado trabajo pionero, ahora clásico, Sharp y Muir (1912) profundizaron en el estudio de la cápsula genital de casi todas las familias de Coleoptera, y discutieron las posibilidades para emplear este tipo de caracteres en los estudios filogenéticos y en la adopción de sistemas de clasificación más naturales. Al referirse a los Scarabaeoidea o Lamellicornia, indican que el genital masculino de las especies de *Trox* permite relacionar a los Lucanidae con los Passalidae y otros grupos de Scarabaeidae. Con base en la morfología genital, proponen que los miembros del género *Trox* sean considerados en un nivel de familia, equivalente a los Lucanidae y Scarabaeidae, y en un esquema señalan a los Trogidae como grupo basal para el desarrollo de una rama donde se originan las familias Lucanidae, Sinodendridae y Lamprimidae, y de otras dos ramas que corresponden a los Scarabaeidae y Passalidae (Fig. 25). Esta idea podría considerarse precursora de la propuesta de clasificación de Endrödi (1966).

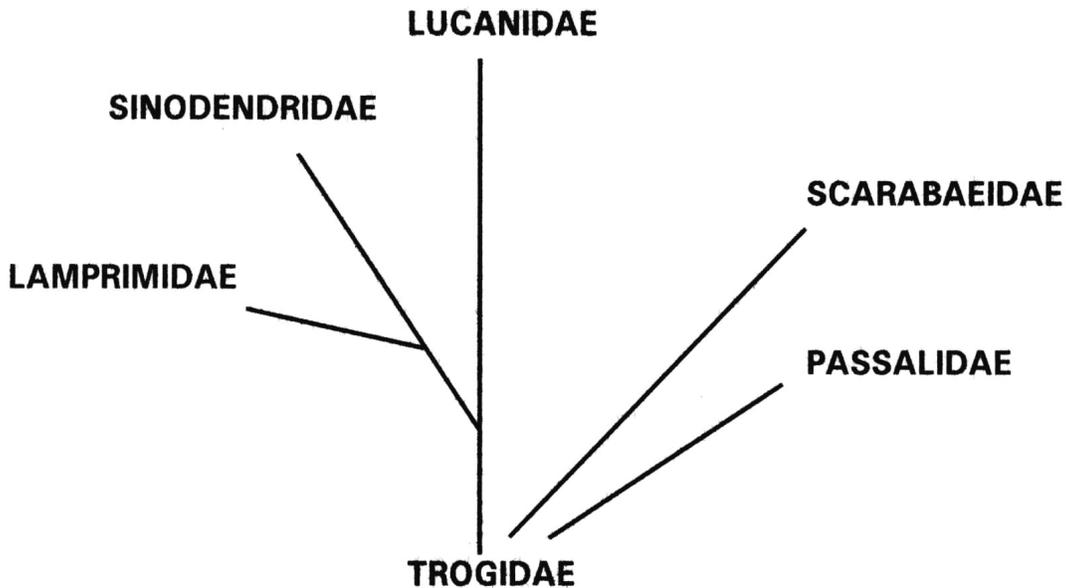


Figura 25

Esquema de la clasificación de los Scarabaeoidea publicado por Sharp y Muir (1912).

También es interesante y novedosa la propuesta de Sharp y Muir para realizar estudios de filogenia empleando una combinación de caracteres del cuerpo y los apéndices de los adultos, los genitales masculinos y femeninos, la ontogenia, y la estructura de las glándulas sexuales. Con base en las características de la cápsula genital masculina

definen a los Scarabaeoidea como una de las ocho series bien definidas dentro de la evolución de los Coleoptera, a la que relacionan con la primitiva serie Byrrhoidea a través de los Trogidae y algunos Lucanidae. A lo largo de las discusiones del trabajo de estos autores (pp.613 -639) es muy evidente su influencia por las teorías evolucionistas, donde insisten en el uso de términos como filogenia, ontogenia, ancestros, afinidades, primitivo, derivado y evolución. Desafortunadamente, pasaron más de 50 años para que estas ideas empezaran a influenciar a los taxónomos, y se ha requerido aún más tiempo para que ello se refleje en la clasificación de los Lamellicornia.

Gilbert John Arrow, 1925. Este prolífico taxónomo inglés tuvo oportunidad de estudiar especies de Lamellicornia de todo el mundo y de realizar comparaciones en las vastas colecciones del Museo Británico (Historia Natural). Sin embargo, sólo expresó su criterio para fundamentar la clasificación general de éstos en el primero de los cuatro volúmenes de su obra dedicada a la fauna de India, Ceilán y Burma (1925). Influidor por el notable dimorfismo sexual de muchos lamellicornios, Arrow insistió en la necesidad de conocer los dos sexos para definir con propiedad a las especies y a los grupos supraespecíficos, independientemente de que en los machos se apreciaran caracteres más evidentes o útiles para la identificación. En este mismo sentido, pensó que la información sobre las características de los dos sexos sería de gran ayuda para establecer relaciones intergrupales confiables. Esta observación es muy importante aún en nuestros días, porque continuamente se han venido describiendo especies basadas en un solo sexo, cuya posición sistemática puede ser revalidada o drásticamente rectificadas al conocer el sexo opuesto. Arrow hace notar que la clasificación que adopta en su obra es solo una conveniencia para identificar la fauna de la India, pero que realmente la clasificación de cualquier grupo de lamellicornios está muy lejos de estar completa, puesto que las discontinuidades que apoyan la separación entre grupos de especies, desaparecen cuando se encuentran nuevos grupos que obligan a redefinir los límites entre ellos. Esta reflexión puede implicar una influencia evolucionista, que incluye la continuidad como esencia del proceso evolutivo, y el aislamiento como base del concepto de especie.

En la clasificación que utiliza, Arrow reconoce tres familias de Lamellicornia, que se distinguen por la estructura antenal: Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae, y considera a ésta última dividida en dos conjuntos de subfamilias de acuerdo con la posición de los estigmas respiratorios abdominales: Pleurosticti y Laparosticti. Entre los Pleurosticti distingue otros dos grupos, aquellos con "el labro membranoso no expuesto", y los que presentan "el labro quitinoso y expuesto"; entre los primeros diferencia a los Cetoniinae de los Dynastinae por el grado de exposición de las mandíbulas y por la posición de las coxas anteriores; en el segundo grupo de Pleurosticti separa a los Rutelinae de los Melolonthinae por la divergencia en los estigmas abdominales posteriores, y por el grado de movilidad y las proporciones de las uñas tarsales.

Entre los Laparosticti separa tres grupos de subfamilias, de acuerdo con el tamaño y la posición del labro y las mandíbulas; en un primer grupo caracterizado por "el labro y mandíbulas muy prominentes y horizontales" separa primero a los Ochodaeinae por la

ausencia de canthus ocular, mientras que aquellos que presentan los ojos divididos por un canthus, son separados en Geotrupinae, Orphninae, Hybosorinae y Chironinae de acuerdo con el número de artejos antenales y la estructura de su maza antenal. En el segundo grupo de Laparosticti con "el labro y las mandíbulas grandes pero no horizontales" ubica solo a los Troginae, y el del tercer grupo con "el labro y mandíbulas reducidas u ocultas" incluye a los Aphodiinae y Coprinae, separándolos por el número de espolones en las tibiae posteriores y por la separación entre las coxas intermedias.

El criterio de Arrow para establecer la clasificación en los niveles inferiores a subfamilia en esta obra es arbitrario y emplea terminología anticuada, por ejemplo, a los Cetoniinae los divide en tres "divisiones" (Cetoniini, Valgini, Trichiini), los Cetoniini quedan separados en dos "secciones" (Cetoniina, Cremastochilina), y a su vez los Cetoniina se integran por seis "grupos" (Goliathides, Macronotides, Heterorrhinides, Cetoniides, Oxythyreides, Lomapterides).

De modo inexplicable, en el mismo volumen no propone "divisiones, secciones o grupos" para los géneros de Dynastinae de la India. En la clave utiliza la forma de los artejos de los metatarsos ("artejo basal parecido al precedente") para separar *Xylotrupes*, *Chalcosoma*, *Eupatorus* y *Pachyoryctes*, de los otros géneros; y a éstos los diferencia de acuerdo con la longitud o forma del proceso prosternal, de forma que distingue a los géneros con "proceso erecto atrás de las procoxas" (*Clyster*, *Heteronychus*, *Alissonotum*, *Pentodon*, *Microryctes*, *Phyllognathus*, *Podalgus* y *Dipelicus*), de los géneros con "prosternón no proyectado atrás de la procoxas" (*Oryctes*, *Trichogomphus*, *Dichodontus*, *Blaberophorus*, y *Eophileurus*). Pero, cuando Arrow aportó el fascículo sobre Dynastinae, incluido en el *Coleoperorum Catalogus* (1937), adoptó otro criterio y los dividió en cinco tribus, respetando solo cuatro de las "subfamilias" citadas por Bates (Cyclocephalini, Oryctini, Phileurini y Dynastini), suprimiendo dos de ellas (Pentodontinae y Agaoccephalinae) y estableciendo una nueva (Hexodontini) para un género malgache muy peculiar (*Hexodon*). Estos cambios en los criterios taxonómicos de Arrow fueron frecuentes a lo largo de su producción, tanto a nivel supragenérico como infragenérico.

Dicha inestabilidad tal vez refleja sus conflictos entre las ideas tradicionales y las propuestas evolucionistas, ya que parte de ellos quedaron plasmados en su obra de síntesis "Horned beetles" (1951), donde rechaza firmemente las ideas de Darwin (1871) referentes a la selección sexual, ejemplificadas con las estructuras dimórficas tan notables en los machos de muchos géneros de Lamellicornia. Contradice las propuestas que las proyecciones ceratiformes o las mandíbulas hipertrofiadas puedan tener un valor selectivo para esas especies; niega que los machos puedan emplearlas en combates por la posesión de las hembras, o que éstas estructuras puedan actuar como señales para atraer a las hembras. Insiste en que los escarabajos no tienen la capacidad sensorial o conductual para discriminar este tipo de señales, a diferencia de las aves o los mamíferos. Concluye que la tendencia natural de crecimiento que se observa en la evolución de muchas especies animales produce formas y estructuras gigantes, deformadas, inútiles o desventajosas, sobre las cuales actúa desfavorablemente la selección natural (Arrow 1951: 116-144).

Friedrich Ohaus, 1918-1934. La clasificación mundial de los Rutelinae adquirió su conformación actual con los trabajos del coleopterólogo alemán Ohaus (1918 y 1934), quien adicionó un gran número de nombres genéricos y formalizó la nomenclatura para las tribus y subtribus, proponiendo un sistema complejo que posteriormente continuó J. W. Machatschke entre 1957 y 1972. En principio, propuso la división de los Rutelinae en las "series" *Orthochilidae* y *Homalochilidae* atendiendo a la forma y extensión de la parte anterior del clipeo. Al primero de ellos lo subdivide en cuatro tribus, cuatro subtribus y 55 géneros, mientras que el segundo quedó formado por dos tribus, 14 subtribus y 108 géneros. La mayor parte de los caracteres empleados por Ohaus y Machatschke corresponden a las estructuras bucales y a la expresión de caracteres sexuales dimórficos.

Renaud Paulian, 1941-1948. El bien conocido y productivo investigador francés propuso en 1941 un esquema de clasificación que incorpora el término Scarabaeoidea acuñado por Bedel (1911) o Peyerimhoff (1933) para encabezar un "suborden" de Coleoptera, dentro del cual quedan situadas siete familias: Passalidae, Lucanidae, Trogidae, Acanthoceridae, Geotrupidae, Hybosoridae y Scarabaeidae. A la última familia la subdivide en 11 subfamilias en cuyos nombres adopta el sufijo "-itae" a pesar de que Bates (1887-89) y los autores del *Coleopterorum Catalogus* (1910-1937) ya habían empleado el sufijo "-inae" para este nivel taxonómico.

En el curso de sus estudios y publicaciones de 1941 a 1949 Paulian agregó un gran número de nuevos caracteres taxonómicos útiles para fundamentar la integración de las "familias" de Scarabaeoidea. Entre ellos podemos citar el epistoma, la venación alar, el tipo de órganos estriduladores, la estructura de los parámetros, la complejidad de la cadena ganglionar, la posición y el número de los tubos de Malpighi, el número y forma de los folículos testiculares y los ovarios. También es notable su aportación para utilizar caracteres larvarios para apoyar la separación de las "familias", tales como la estructura de la epifaringe, la hipofaringe y las antenas, las características de las patas, la presencia de órganos estriduladores, la conformación del raster y la forma de la abertura anal. Para diferenciar a los conjuntos del nivel "subfamilia" Paulian empleó otros caracteres novedosos como: la pubescencia de la maza antenal, la extensión y cobertura del clipeo sobre las piezas bucales y la base de las antenas.

En su trabajo de 1945, Paulian reorganiza su propuesta de clasificación, considerando Scarabaeoidea en el nivel de superfamilia, separa a los Geotrupidae y divide a los Scarabaeidae en Laparosticti y Pleurosticti, retomando la idea original de Erichson (1848) con algunas modificaciones, y sobre todo, propone un dendrograma sobre las relaciones filogenéticas entre las familias que acepta como válidas. En este dendrograma (Fig. 26), Paulian supone una clara separación de los Passalidae y Lucanidae desde el origen de la superfamilia Scarabaeoidea a partir de un linaje cucujoideo. Relacionó a los Trogidae y Acanthoceridae en otra rama, separada de los Geotrupidae, y en una tercera rama situó a los Hybosoridae y a los dos conjuntos de Scarabaeidae.

La vida académica de Paulian coincide con un período de grandes cambios en la filosofía y las técnicas científicas, en un marco de agilización de los medios de

comunicación, que seguramente influyeron en los distintos trabajos taxonómicos que publicó en su larga y productiva carrera. Tal vez por ello, y para evitar la designación de nuevos niveles taxonómicos entre la subfamilia y el género, en sus últimas aportaciones prefirió elevar el rango de las subfamilias de su esquema de 1941-1945, considerándolas como familias, vg. Acanthoceridae, Aulonocnemidae, Belohinidae, y Orphnidae.

Retomando las ideas de Linné (1735), Fabricius (1775), Leach (1815) y Latreille (1817), Paulian otorga los primeros valores de importancia a los caracteres antenales. Así, inicia su clave de 1945 evaluando la movilidad de los artejos de la maza antenal para separar a los Passalidae-Lucanidae de las otros Lamellicornia; después atendiendo al número de esternitos abdominales separa a los Acanthoceridae-Trogidae, y considerando la estructura de la maza antenal (cupuliforme o normal) distingue a los Hybosoridae, antes de diferenciar a los Geotrupidae de los Scarabaeidae por medio del número total de artejos de la antena. Estos caracteres están complementados por caracteres larvarios en casi todas las dicotomías, lo cuál aunque no es práctico, si respalda la integridad de cada uno de los siete grupos, dándole una base más natural. Aunque la revalidación de la estructura antenal pueda parecer un paso atrás en el avance por la búsqueda de caracteres taxonómicos confiables en este grupo de insectos, realmente puede considerarse como una rectificación importante, puesto que la mayoría de los autores posteriores le han otorgado un valor semejante a estos caracteres.

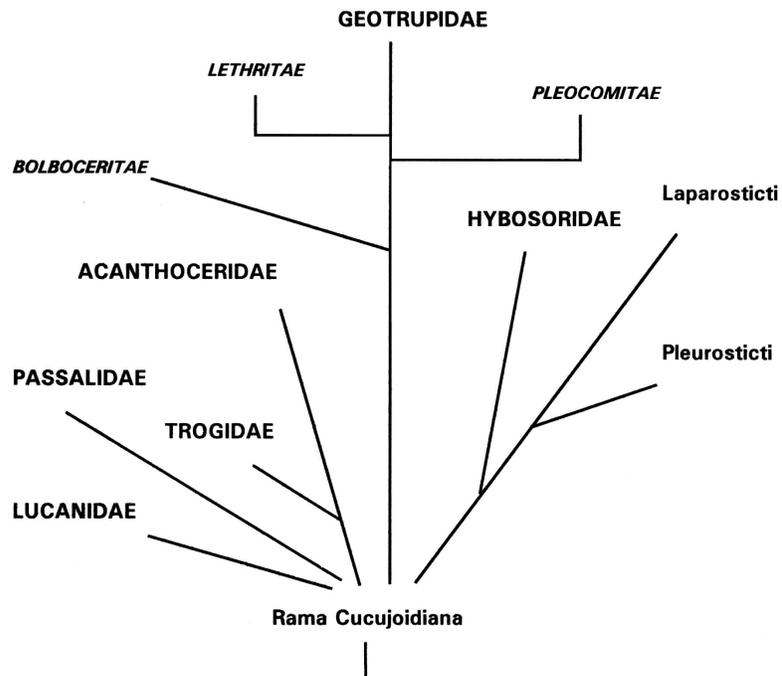


Figura 26

Dendrograma de las relaciones de los grupos de Scarabaeoidea publicado por Paulian (1945).

Richard Eliot Blackwelder, 1944. En la introducción de su lista de los coleópteros de México, América Central, las Indias Occidentales y América del Sur, el taxónomo y estafilinidólogo estadounidense Blackwelder especifica que la organización de la obra se basa principalmente en la clasificación de familias expuesta por Peyerimhoff (1933) y ordena las especies centro y sudamericanas de Scarabaeoidea en tres familias: Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae. El arreglo en los niveles supragenéricos parece una amalgama de las propuestas previas publicadas en el *Genera Insectorum* o en el *Coleopterorum Catalogus* para cada subfamilia, con diferentes grados de actualización. Los Passalidae quedan repartidos en tres subfamilias; los Lucanidae en seis subfamilias; y los Scarabaeidae en 18 subfamilias y 32 tribus (Cuadro 4).

Cuadro 4

La clasificación supragenérica de los Scarabaeoidea adoptada por Blackwelder (1944) en el listado de las especies de Coleoptera de México, América Central, las Indias Occidentales y Sudamérica.

Familias	Subfamilias	Tribus
PASSALIDAE	Pseudacanthinae, Proculinae, Passalinae	
LUCANIDAE	Chiasognathinae, Lucaninae, Cladognathinae, Dorcinae, Syndesinae, Aesalinae	
SCARABAEIDAE	Coprinae	Scarabaeini, Coprini, Onthophagini, Oniticellini
	Aphodiinae	Aphodiina, Eupariina, Psammodiina, Rhyparina
	Aclopininae, Glaphyrinae, Orphninae, Ochodaeinae, Allidiostominae, Hybosorinae, Acanthocerinae, Troginae, Taurocerastinae	
	Geotrupinae	Bolbocerini, Geotrupini
	Melolonthinae	Chasmatopterini, Sericini, Liparetrini, Hopliini, Melolonthini, Pachydemini, Macroductylini
	Rutelinae	Rutelini, Anomalini, Geniatini, Spodochlamydini, Anoplognathini
	Dynastinae	Cyclocephalini, Oryctini, Phileurini, Dynastini
	Trichiinae	Cryptodontini, Osmodermiini, Trichiini
	Valginae	
	Cetoniinae	Goliathini, Gymnetini, Cetoniini, Cremastochilini

André Janssens, 1949. Este taxónomo belga publicó en 1949 un estudio sobre la clasificación de todo el conjunto de Lamellicornia, empleando caracteres de adultos, larvas y algunas pupas. En este trabajo Janssens propone un esquema que comprende desde el nivel de superfamilia Lamellicornia hasta el nivel de subtribu, introduciendo el uso del sufijo -ina para los nombres de los grupos de este último nivel. A los caracteres tradicionalmente empleados para la separación supragenérica Janssens agrega la existencia de dientes móviles en las mandíbulas, el tipo de inserción de la lígula en el mentón, el número de artejos que forman la maza antenal, la posición del escutelo, la forma de la placa pigidial y el tipo de onychium. Con ello, concibe a los Lamellicornia divididos en tres familias, Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae, y a estos últimos separados en la serie Pleurosticti con 12 subfamilias, 29 tribus y 4 subtribus, y la serie Laparosticti con 16 subfamilias, 16 tribus y 13 subtribus (Fig. 27).

Robert Didier y Eugene Séguy, 1953. El arreglo taxonómico supragenérico de los Lucanidae estuvo un tanto relegado con respecto al de los Scarabaeidae, hasta que Didier y Séguy publicaron una obra de síntesis ampliamente ilustrada donde organizaron todas las especies conocidas dentro de un esquema de clasificación clásico con diez subfamilias (Cuadro 5). En la misma obra, incluyeron una clave para las subfamilias basada en la estructura de las antenas, las piezas bucales, los ojos y el proesternón, y explicaron algunos aspectos de la variación propia de los lucánidos, y los términos aplicados a las formas masculinas con morfología mandibular variable (prionodonta, amphiodonta, mesodonta, telodonta, anisodonta).

Cuadro 5
Subfamilias de Lucanidae del mundo según Didier y Séguy (1953).

Familia	Subfamilias		
Lucanidae	Sinodendroninae	Dorcinae	Lucaninae
	Aesalinae	Chalcodinae	Lampriminae
	Syndesinae	Cladognathinae	Figulinae
	Chiasognathinae		

Esta clasificación fue cuestionada por Holloway (1960), después de analizar un conjunto de caracteres genitales, de las piezas bucales, las antenas, los tarsos, las procoxas y el proceso proesternal, en representantes de 12 géneros, con el cual concluye que solo pueden considerarse tres líneas monofiléticas equivalentes a los Lampriminae, los Aesalinae y los Lucaninae, dejando en posición incierta a varios géneros, señalando que son necesarios más estudios para confirmar las relaciones entre todos los géneros, y con ello una clasificación más natural para la familia.

Roy A. Crowson, 1955. Cerraremos el análisis de este segundo período histórico para la taxonomía de los Lamellicornia comentando una contribución de este notable coleopterólogo, quién publicó en 1955 un estudio sobre la evolución y origen de los

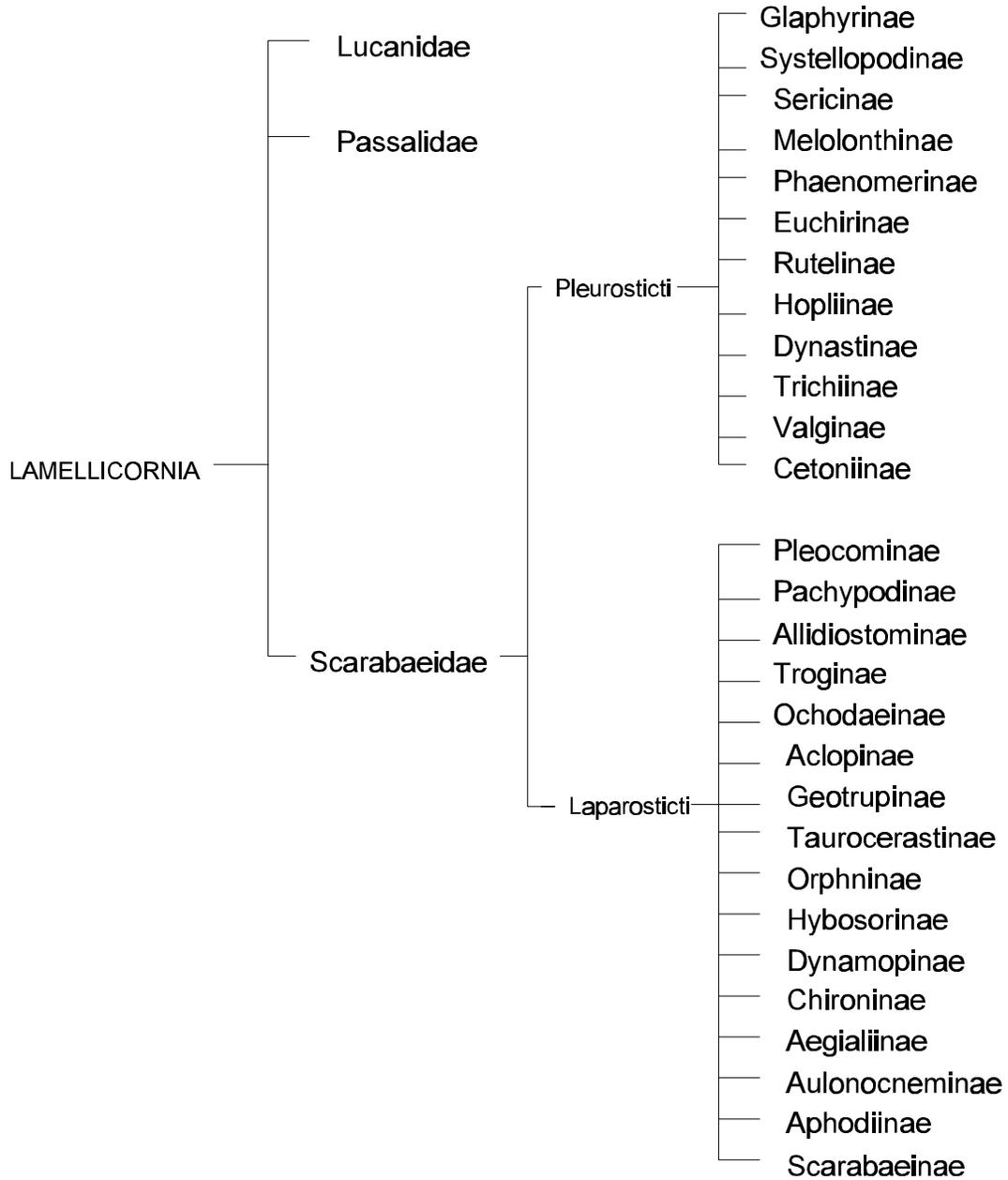


Figura 27
Interpretación esquemática de la clasificación de Janssens (1949).

Coleoptera, incluyendo un cuidadoso tratamiento de los caracteres que pueden relacionar a las distintas familias. Este autor es el primero que postula las relaciones de los Scarabaeoidea con los Dascilloidea y sitúa el posible origen de éstos en el jurásico inferior. Crowson agregó al conjunto de caracteres previamente empleados para la división de familias, el saco interno del genital masculino, y el gancho esclerosado de la galea, proponiendo un esquema de clasificación con seis familias y 13 subfamilias para la superfamilia Scarabaeoidea (Fig. 28), parecido al de Paulian (1945) en el nivel de familia, solo que considera a los "Hybosoridae" como una subfamilia del "grupo" Laparosticti; pero en el nivel de subfamilia deja implícitos varios cambios, ya que no considera los "Sericitae", "Hopliitae" y "Aegialiitae", pero incluye los Allidiostominae, Orphninae, Taurocerastinae y Glaphyrinae. Por otra parte, su clasificación tiene muchas diferencias con la de Janssens (1949) aunque conserva la separación entre Laparosticti y Pleurosticti, duplica el número de familias y reduce a la mitad el número de subfamilias.

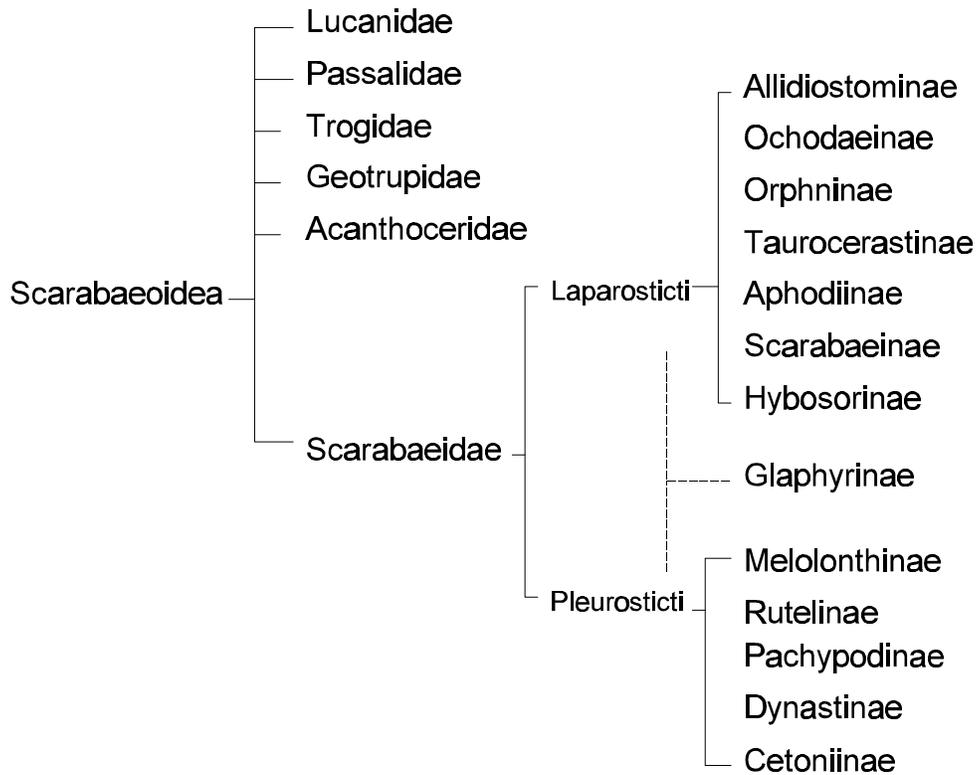


Figura 28
Interpretación esquemática de la clasificación de Crowson (1955).

Desafortunadamente para el tema que nos ocupa, el principal interés de Crowson radicó en la búsqueda de las relaciones entre las superfamilias y familias de Coleoptera y una clasificación natural del orden basada en caracteres de adultos y larvas, pero no profundizó demasiado por abajo del nivel familia, y solamente estudió algunos grupos como ejemplos útiles para el conjunto de sus análisis, de modo que es difícil evaluar los criterios o aportaciones que tuvo a ese nivel.

ANÁLISIS DEL PERÍODO 1869-1955

Como puede observarse en la síntesis precedente, el esquema general de clasificación durante el período comprendido entre 1869 y 1957 no cambió substancialmente con respecto al de Burmeister o Lacordaire, y al nivel de familia no parece haber existido una influencia determinante de las ideas de Darwin. Las propuestas de clasificación analizadas se complican con respecto a las de mediados del siglo XIX entre los niveles de familia y género, sobre todo por la acumulación de un número enorme de nuevas especies y géneros que fueron describiéndose en el transcurso de casi 80 años de intensas exploraciones por todo el mundo.

Es posible que las polémicas originadas por la obra de Darwin otorgaran popularidad al estudio de las Ciencias Naturales, ofreciendo nuevas perspectivas a los naturalistas, quienes en ese entonces ya disponían de un buen acervo de literatura de referencia taxonómica, colecciones y relatos de viajeros en ultramar, los cuales podían facilitar el estudio de faunas exóticas, contando con el auspicio de las políticas económicas de las potencias colonialistas en expansión.

Es oportuno apuntar que las recolecciones en ambientes poco conocidos proporcionaron un incremento notable de "morfoespecies" claramente distinguibles de las ya descritas por caracteres externos, sin la necesidad de examinar los caracteres genitales, que aún cuando ya se consideraban como caracteres taxonómicos valiosos a principios del siglo XX, no se empezaron a utilizar amplia y detalladamente hasta la década de 1950. La gran cantidad de nuevos "morfos" y una notable diversidad de los caracteres ya conocidos requirió de la definición de nuevas entidades genéricas para organizar esa diversidad de "morfoespecies", las cuales se fueron incorporando paulatinamente en las categorías supragenéricas disponibles, sin preocuparse mucho por la organización de la estructura general de clasificación. Este fenómeno aún es evidente en muchos grupos, como los Melolonthinae, Rutelinae y Cetoniinae, en los cuáles se han acumulado especies y géneros durante un siglo, sin que realmente este confirmada su filiación con ellos, y cuando se inicia una revisión genérica o tribal, inmediatamente salta a la vista la necesidad de una reorganización de su clasificación supragenérica. El enfoque descriptivo prevaleció en esa época como una prioridad lógica, dejando como una meta de largo plazo el trabajo de integración, posterior al término de todas las descripciones.

También es probable que las ideas evolucionistas hayan influido más en los criterios para interpretar y reconocer a las especies, que en la búsqueda de sus relaciones. Esto es, se tomaron en cuenta las partes de la teoría que defienden la diversificación de las especies y el valor selectivo de cualquier estructura, y no se tuvieron las posibilidades para interpretar sus esquemas de evolución. Debido al enorme número de especies

conocidas, los coleópteros son un excelente grupo biológico para explicar la diversificación, pero las mismas dimensiones del grupo también representan un gran obstáculo para analizar detalladamente sus procesos de evolución, dentro de los cuales siempre aparecen formas "intermedias" o de "transición", que complican el trabajo taxonómico, pero que pueden facilitar los estudios sistemáticos y evolutivos.

TERCER PERÍODO (1957-2001)

NiiloVirkki, 1957. Entre las numerosas contribuciones del investigador finés Virkki, destaca para nuestro interés un estudio publicado en 1957 donde sintetiza los datos obtenidos de la comparación sobre la estructura de los folículos testiculares de una especie de Trogidae y 25 especies de Scarabaeidae (*sensu lato*), que representan a las subfamilias Aphodiinae, Coprinae, Geotrupinae, Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae y Cetoniinae. De acuerdo con la forma de los folículos testiculares y su condición septada o no septada, propone un dendrograma para relacionar a los Trogidae y a las siete subfamilias de Scarabaeidae, a partir de una estructura folicular primitiva (Fig. 29).

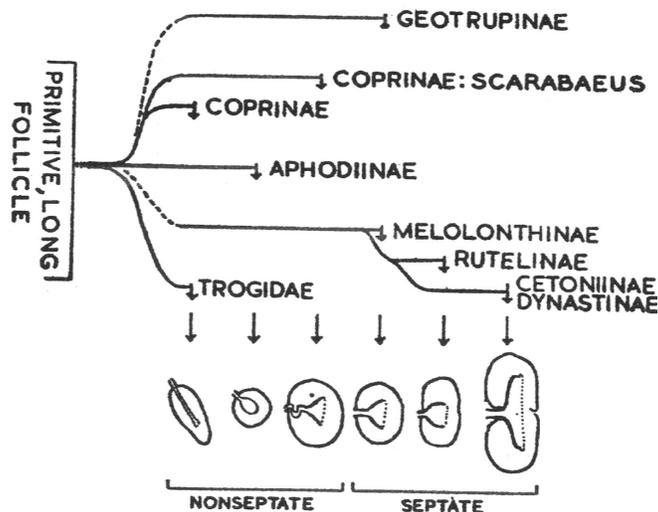


Figura 29

Dendrograma de las relaciones entre los grupos de Scarabaeidae publicado por Virkki (1957).

Ross Herbert Arnett, Jr. 1963. En su compendio sobre los coleópteros de los Estados Unidos de América, Arnett sigue un esquema de clasificación para los Scarabaeoidea que ha sido clásico entre los autores norteamericanos (Leng, Blackwelder, Howden, Ratcliffe), y los agrupa en tres familias: Scarabaeidae, Passalidae y Lucanidae. De acuerdo con su clave, la primera de ellas se divide desde el principio en dos conjuntos grandes y dos grupos pequeños, basados principalmente en el tipo de articulación entre el escapo y el pedicelo, la textura de las laminillas de la maza antenal, la posición de los

estigmas respiratorios abdominales y la capacidad de contracción del cuerpo y las patas. Así, separa los Troginae y Acanthocerinae, antes de perfilar un conjunto equivalente a "Pleurosticti" (Rutelinae, Dynastinae, Glaphyrinae, Cetoniinae, Pleocominae, Melolonthinae) y otro conjunto equivalente a "Laparosticti" (Scarabaeinae, Geotrupinae, Hybosorinae, Aphodiinae, Ochodaeinae).

Vladimir Balthasar, 1963. En su amplio estudio sobre los Scarabaeidae y Aphodiidae de las regiones Paleártica y Oriental, Balthasar (1963) incluye una clasificación general de los Lamellicornia del mundo con carácter provisional. Aplicando un análisis detallado de la morfología, la anatomía, la biología de larvas y adultos, así como la distribución de muchas especies, propone que el "grupo familiar" Lamellicornia sea dividido en dos superfamilias: Lucanoidea, que incluye los Lucanidae y los Passalidae; y Scarabaeoidea, formada por dos conjuntos de familias: "Laparosticti" que agrupa ocho familias, 14 subfamilias, 23 tribus y dos grupos con posición incierta (Aulonocneminae y Pleocominae); y "Pleurosticti" integrado por ocho familias, siete subfamilias y 34 tribus (Fig. 30). Debido a su método para organizar la clasificación eleva al rango de familia a casi todos los grupos que otros autores habían considerado como subfamilias, pero no otorga un nivel definido a los agrupamientos "Laparosticti" y "Pleurosticti."

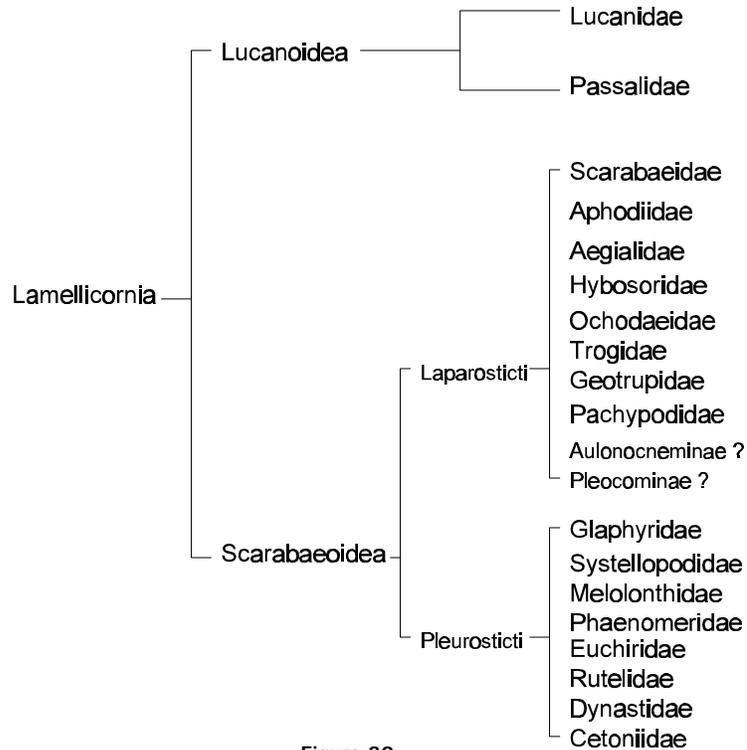


Figura 30
Interpretación esquemática de la clasificación de Balthasar (1963).

Gonzalo Halffter y Eric G. Matthews, 1966. Con base en su experiencia en el estudio de la taxonomía y biología de los Scarabaeinae americanos, Halffter y Matthews (1966) incluyeron como el tercer apéndice de su obra un esquema de la clasificación supraespecífica de esta subfamilia a nivel mundial (Cuadro 6) donde reconocieron cinco tribus y 14 subtribus, para agrupar 201 géneros, el cual actualizó el *Coleopterorum Catalogus* de 1911, y sirvió de guía a la mayoría de los especialistas durante más de 15 años. Los autores reconocen que esta clasificación no refleja un esquema filogenético convincente, sobre todo porque existía una gran heterogeneidad en el nivel de estudio taxonómico de los diferentes grupos. Como el primer apéndice de un trabajo posterior, Halffter y Edmonds (1982) actualizaron esta clasificación, reconociendo seis tribus y 13 subtribus, para agrupar 208 géneros. La diferencia principal se debió al cambio de nivel de los Eurysternini, que en 1966 fueron considerados como una subtribu de Scarabaeini.

Cuadro 6

Clasificación de los Scarabaeinae del mundo según Halffter y Matthews (1966).

Subfamilia	Tribus	Subtribus
Scarabaeinae	Onthophagini	
	Oniticellini	
	Onitini	
	Coprini	Dichotomina, Phanaeina, Ennearabdina, Coprina
	Scarabaeini	Eucraniina, Eurysternina, Sisyphina, Gymnopleurina, Scarabaeina, Canthonina, Alloscelina

Paul O. Ritche, 1966. El estudio comparativo de las larvas de Scarabaeoidea de los Estados Unidos desarrollado durante más de 30 años, le proporcionó a Ritche un conocimiento detallado de la morfología y los hábitos de éstos coleópteros, con el cual principalmente trató de apoyar el esquema de clasificación utilizado por Comstock (1940), entonces vigente en su país, que reconocía tres familias y 18 subfamilias de Scarabaeoidea. Empleando y expandiendo la terminología creada por Hayes (1928) y Böving (1936) para el estudio morfológico externo de las larvas, combinó o integró los caracteres taxonómicos para definir y describir familias, subfamilias, géneros y especies, pero en pocos casos precisó las diagnósticos para tribus basadas en larvas, y propuso una serie de claves que, aunque muestran una estructura antigua y son poco eficientes, han sido muy utilizadas para la identificación de las larvas de Scarabaeoidea en América de Norte y México.

No reconoció las series "Pleurosticti" y "Laparosticti", pero inicia su clave empleando el carácter referente al estado de fusión de la galea y la lacinia maxilares, que ya había sido sugerido por De Haan (1836) y Paulian (1960) para distinguir tales series. Su libro

“White grubs and their allies” adquirió relevancia por el nivel de integración de mucha información dispersa sobre larvas de las subfamilias de Scarabaeidae (*sensu lato*), Passalidae y Lucanidae, así como por los nuevos datos referentes a las larvas de Pleocominae, que han permitido definir mejor la posición de este interesante grupo endémico del oeste de América del Norte. Asimismo, promovió el estudio taxonómico de las larvas, con su consecuente potencial para trabajar en filogenia y evolución de los escarabajos.

En trabajos posteriores, Ritcher (1969a, b, c) abordó el estudio de otras estructuras y órganos de los adultos de Scarabaeoidea con posible utilidad para hacer estudios evolutivos, como fueron los puentes procoxales posteriores, los espiráculos respiratorios del tórax y los escleritos adyacentes, y los espiráculos abdominales.

Sebő Endrödi, 1966. Durante casi 30 años, Endrödi se dedicó en Hungría al estudio taxonómico de los Coleoptera, principalmente Lamellicornia y Curculionidae, logrando la publicación de 90 artículos (18 de ellos sobre Dynastinae), previos a la aparición de su obra más conocida “Monographie der Dynastinae”, cuya primera parte se publicó en 1966. Esta monografía formada por 22 partes se terminó en 1977, y dio lugar a la edición póstuma del libro “The Dynastinae of the World” (Endrödi, 1985) donde se presenta una síntesis ilustrada de las claves para las 2300 especies de esa subfamilia descritas en el mundo hasta el cierre de la obra. Esta labor por sí misma ha sido motivo de reconocimientos especiales, pues es el único grupo del nivel subfamilia dentro de los Scarabaeoidea, que ha sido sujeto a una revisión genérica y específica con una cobertura mundial en los tiempos modernos. Su labor incluyó la descripción de 17 géneros nuevos y 273 especies nuevas de Dynastinae del mundo.

Una contribución muy importante de Endrödi para la clasificación de los Scarabaeoidea o Lamellicornia, se publicó en la sección introductoria de la primera parte de su monografía, dedicada a la tribu Cyclocephalini (1966: 3-12). En ella analiza algunos conceptos históricos y selecciona los caracteres para fundamentar la posición de los Dynastinae entre los otros grupos de Lamellicornia, posiblemente influido por el pensamiento filogenético de Willi Hennig. Realiza un ejercicio de taxonomía numérica, sencillo pero detallado, para demostrar las relaciones entre los subgrupos. Sigue un método muy parecido al de Wagner (1961), que después sería empleado para el desarrollo de la escuela cladista, mediante el cual estudia ocho caracteres morfológicos, de biología y distribución de adultos y larvas para determinar su serie de transformación, y asigna un valor de 1 para el estado más avanzado y un valor de 3 para el estado más primitivo, después sumó el valor de los estados de cada caracter para obtener un valor de primitividad para cada grupo analizado (Cuadros 7 y 8), obteniendo el valor más primitivo para Trogidae (25) y los valores menos primitivos para Passalidae (16) y Lucanidae (17). Los Scarabaeidae y Melolonthidae quedaron situados en posiciones intermedias, con valores de 18 y 21, respectivamente. Con estos datos propone un dendrograma para ilustrar las relaciones entre las cinco familias de Lamellicornia (Fig. 31), donde ubica a los Trogidae en el posible punto de origen (carbonífero ?), desde donde se desprenden tres linajes: Trogidae, Melolonthidae-Scarabaeidae y Lucanidae-

Passalidae, que llegan hasta el presente diferenciados en las cinco familias, después de dividirse antes o después del eoceno (?).

Cuadro 7

Caracteres y valores de la serie de transformación propuestos por Endrödi (1966) para definir las relaciones entre las familias de Lamellicornia.

No.	caracteres	valores		
		3	2	1
1	Forma del cuerpo	sencilla	moderadamente diferenciada	fuertemente diferenciada
2	Dimorfismo sexual	ausente	solo en parte	siempre presente
3	Antenas	siempre sencilla (maza 3 artejos)	moderadamente diferenciadas	fuertemente diferenciadas
4	Patas	sencillas y cortas	delgadas	fuertemente diferenciadas
5	Forma de larvas	sencilla, alargada	aproximadas a escarabaeiforme	completamente escarabaeiforme
6	Patas de larvas	normalmente articuladas	sin uñas o proyecciones	parcialmente reducidas
7	Alimento	fitófagos	coprófagos o saprófagos	zoófagos a zoosaprófagos
8	Distribución, valencia ecológica	en todo el mundo	varias regiones	restringida

Cuadro 8

Matriz de valores para el análisis numérico realizado por Endrödi (1966) para definir las relaciones entre las familias de Lamellicornia.

Caracteres	Lucanidae	Passalidae	Trogidae	Melolonthidae	Scarabaeidae
1	2	1	3	2	2
2	1	3	3	2	2
3	1	1	3	2	2
4	1	1	3	2	2
0	3	3	3	3	1
5	1	2	3	1	2
6	3	1	3	3	2
7	2	2	1	3	2
8	3	2	3	3	3
Sumas	17	16	25	21	18

0 = cuidado de crías

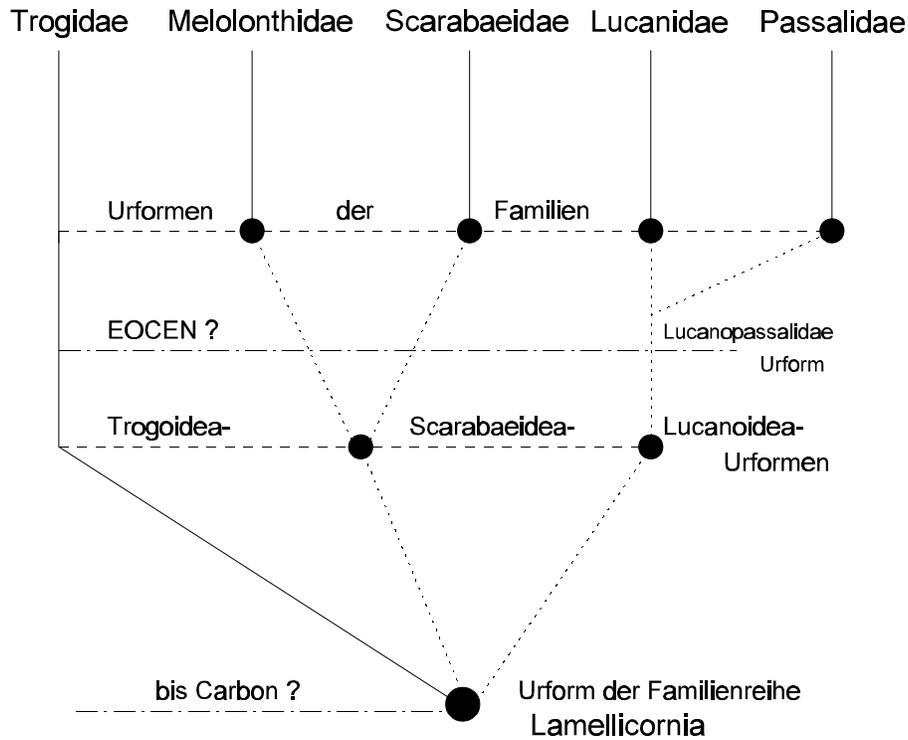


Figura 31
Dendrograma de Endrödi (1966) para las familias de Lamellicornia.

Para analizar las relaciones de los grupos de nivel subfamilia, Endrödi (1966: 12-19) seleccionó once caracteres de adultos y larvas para determinar su serie de transformación, (Cuadros 9 y 10) y obtuvo los valores de primitividad para las subfamilias Melolonthinae, Euchirinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae, Phaenomerinae, Glaphyrinae y Systellopodinae. De esta manera, propuso un dendrograma (Fig. 32) donde definió tres linajes básicos desarrollados a partir de una forma primitiva de Melolonthidae. En su análisis aparecen los Melolonthinae como el conjunto más primitivo (valor 27), los Rutelinae-Dynastinae alcanzan valores de 25 y 21, mientras que los Cetoniinae totalizan un valor de 24. Endrödi consideró valores tentativos para las otras subfamilias, porque no le fue posible revisar los caracteres larvarios, que codificó como incógnitas (?).

Antes de entrar en la revisión de los géneros y especies de Dynastinae y en las claves, repitió el ejercicio analítico, pero a nivel de las tribus de Dynastinae (Cuadros 11 y 12), empleando nueve caracteres de los adultos, y obtuvo que los Cyclocephalini tenían el valor más primitivo (25), mientras que los Dynastini alcanzaron el valor menos primitivo (16), y configuró un dendrograma mostrando las posibles relaciones entre las ocho tribus (Fig. 33).

Cuadro 9

Caracteres y valores de la serie de transformación propuestos por Endrödi (1966) para definir las relaciones entre las subfamilias de Melolonthidae.

No.	caracteres	valores		
		3	2	1
1	Forma del cuerpo	en su mayoría sencilla, ovalada	moderadamente diferenciada	fuertemente diferenciada
2	Dimorfismo	ausente	a veces visible	siempre visible
3	Forma del cípeo	sencilla	moderadamente deflexo	fuertemente deflexo
4	Maza antenal	siempre con 3 artejos	a veces con más de 3 artejos	más de 3 artejos o muy diferenciada
5	Patas	sencillas, cortas	a veces alargadas	fuertemente diferenciadas
6	Protarsos	sencillos	a veces engrosados en los machos	fuertemente agrandados
7	Uñas tarsales	sencillas	dentadas	hendidas
8	Segmentos en larvas	9° y 10° diferenciados	9° y 10° fusionados	----
9	Terguito anal en larvas	sencillo	con un surco transversal	----
10	Mesoepímero de adultos	no visible dorsalmente	a veces visible	visible dorsalmente
11	Distribución, valencia ecológica	en todo el mundo	varias regiones	una región o menos

Cuadro 10

Matriz de valores para el análisis numérico realizado por Endrödi (1966) para definir las relaciones entre las subfamilias de Melolonthidae.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	totales
Melolonthinae	2	2	3	2	3	3	2	2	2	3	3	27
Euchirinae	1	1	2	3	1	1	2	?	?	3	2	16 ?
Rutelinae	3	2	2	3	3	2	1	2	1	3	3	25
Dynastinae	2	1	2	2	2	2	2	1	1	3	3	21
Cetoniinae	2	2	1	3	3	3	3	1	2	1	3	24
Phaenomerinae	3	2	3	3	2	2	1	?	?	1	1	18 ?
Glaphyrinae	2	2	1	1	1	2	3	?	?	2	1	15 ?
Sistellopodinae	2	2	1	1	1	3	3	?	?	?	1	14 ?

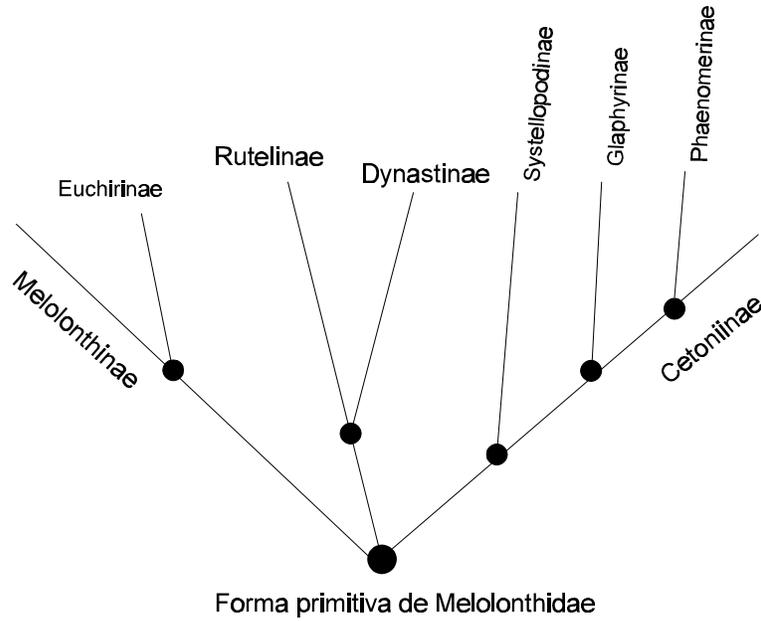


Figura 32
Dendrograma de Endrödi (1966) para las subfamilias de Melolonthidae.

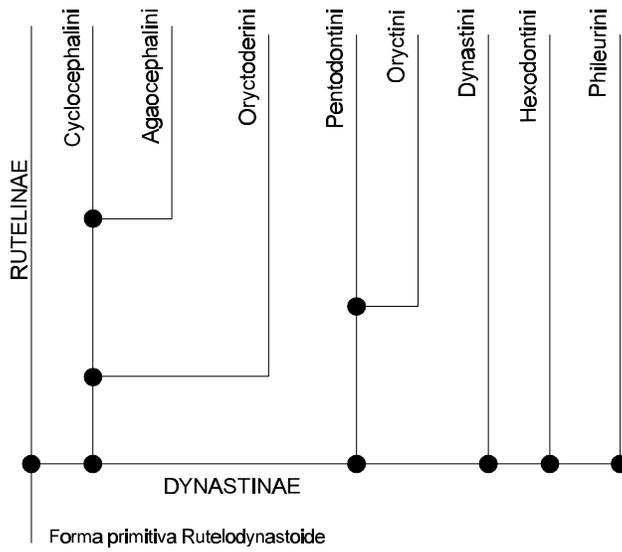


Figura 33
Dendrograma de Endrödi (1966) para las tribus de Dynastinae.

Cuadro 11

Caracteres y valores de la serie de transformación propuestos por Endrödi (1966) para definir las relaciones entre las tribus de Dynastinae.

No.	caracteres	valores		
		3	2	1
1	Forma del cuerpo	sencilla en la mayoría	moderadamente diferenciada	fuertemente diferenciada
2	Dimorfismo sexual	ausente	moderado	fuertemente desarrollado
3	Patas	cortas, sencillas	delgadas	fuertemente diferenciadas
4	Protarsos en machos	en la mayoría ensanchados	a veces ensanchados	nunca ensanchados
5	Apice metatibias	truncado	a veces digitado	en la mayoría digitado
6	Aparato estridulador	ausente	en la mayoría presente	siempre presente
7	Lados de los élitros en hembras	a veces engrosados	nunca engrosados	----
8	Alas metatorácicas	presentes	a veces presentes	siempre ausentes
9	Distribución	todo el mundo	varias regiones	una región o menos

Cuadro 12

Matriz de valores para el análisis numérico realizado por Endrödi (1966) para definir las relaciones entre las tribus de Dynastinae.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	totales
Cyclocephalini	3	3	2	3	3	3	3	3	2	25
Oryctoderini	2	3	3	3	2	3	2	3	1	22
Agaocephalini	2	1	3	3	2	3	2	3	1	20
Pentodontini	3	2	3	2	3	2	2	3	3	23
Oryctini	2	1	3	2	1	2	2	3	3	19
Dynastini	1	1	1	1	2	2	2	3	3	16
Phileurini	1	3	2	1	2	2	2	3	3	19
Hexodontini	1	3	1	2	3	3	2	2	1	18

Aunque ha recibido poca atención de los especialistas, desde muchos puntos de vista este trabajo de Endrödi es pionero en el análisis de las relaciones de los grupos de Scarabaeoidea o Lamellicornia, como una premisa para la definición natural de la

clasificación supragenérica. Hay muchos elementos para suponer que él estaba inmerso en la polémica sobre los procesos evolutivos, como lo atestiguan sus estudios sobre el fenómeno de las “cadenas de razas” (“Rassenkreise”), ejemplificado con especies de *Oryctes* (1938), *Xylotrupes* (1951), *Scapanes* (1958), y *Pentodon* (1967), y que le preocupaba la revisión de los grandes grupos con un criterio evolutivo. Desafortunadamente, el escaso conocimiento sobre la biología de los Dynastinae, el gran número de especies entonces conocidas, y tal vez la falta de un apoyo logístico y tecnológico adecuado, le impidieron confirmar sus hipótesis.

Pedro Reyes Castillo, 1970. Una de las contribuciones más importantes de este coleopterólogo mexicano fue la reestructuración completa de la clasificación genérica y supragenérica de los Passalidae americanos (1970), empleando nuevos caracteres de la morfología de los adultos. Hasta esa fecha el sistema de clasificación de esta familia había sufrido cambios bruscos en su configuración (Cuadro 13), a partir de las propuestas de Kaup (1871), Kuwert (1891; 1896) y Gravely (1918), con incrementos amplios y reducciones muy notorias en el número de subfamilias. Asimismo, la definición de los géneros era pobre debido a la falta de consistencia de los caracteres empleados sin un buen criterio taxonómico. La clasificación propuesta por Reyes-Castillo (1970) fue ampliamente aceptada por los especialistas, y ha permitido consolidar el estudio básico de la familia, aunque aún están por realizarse los trabajos con enfoque filogenético a lo interno de las tribus reconocidas a nivel mundial.

Cuadro 13

Subfamilias de Passalidae del mundo propuestas por cuatro autores entre 1871 y 1970.

Johann J. Kaup 1871	August F. Kuwert 1891	Frederic H. Gravely 1918	Pedro Reyes Castillo 1970
Aulacocyclus	Acerajinae	Paxillinae	Aulacocyclus
Eriocneminae	Aulacocyclus	Pertinacinae	Leptaulacinae
Neleinae	Ciceroninae	Petrejinae	Macrolinae
Passalinae	Eriocneminae	Pharochilinae	Passalinae
Proculinae	Erionominae	Phoronaeinae	Proculinae
	Flaminae	Proculinae	Pseudacanthinae
	Gonatinae	Pseudacanthinae	Solenocyclinae
	Leptaulacinae	Sertorinae	
	Macrolinae	Solenocyclinae	
	Mastachilinae	Tarquininae	
	Mitrorrhinae	Unduliferinae	
	Neleinae	Vellejinae	
	Oileinae	Veturinae	
	Passalinae		

En otros trabajos exploró la utilidad de la citotaxonomía (Virkki & Reyes Castillo 1972), y la morfología larvaria (Schuster y Reyes Castillo 1981), para apoyar hipótesis sobre la clasificación y las posibles relaciones entre los géneros de Passalidae. En el

primer caso encontraron que a pesar de la escasa diversidad morfológica entre los géneros, se presenta una extraordinaria diversidad de cariotipos, ya que en las ocho especies de Passalini estudiadas existe una fórmula cromosómica $12'' + X$, mientras que las 16 especies de Proculini tienen 11 fórmulas cromosómicas que abarcan desde $8'' + \text{neoXY}$ hasta $18'' + \text{neoXY}$. Con estos datos, propusieron un dendrograma para explicar las relaciones entre 18 géneros de Proculini (Fig. 34). Al mismo tiempo, los autores hicieron notar el extraordinario contraste que ofrecen los cromosomas de los Scarabaeidae (*sensu lato*), los cuales a pesar de la enorme diversidad morfológica que muestran los géneros, sólo tienen cinco fórmulas cromosómicas que incluyen $5'' + \text{neoXY}$, $6'' + Xy_p$, $8'' + Xy_p$, $9'' + Xy_p$ y $10'' + XY$, pero que en 118 de las 136 especies estudiadas corresponde a $9'' + Xy_p$, fórmula que se ha observado en muchas otras especies de Coleoptera Polyphaga. Por su parte, las siete especies de Lucanidae cuyo cariotipo estaba estudiado hasta esas fechas, poseen seis fórmulas cromosómicas que abarcan desde $4'' + Xy$ hasta $12'' + Xy$, de las cuales $8'' + Xy_p$ existe en algunos Scarabaeidae (*s. lato*), mientras que $8'' + \text{neoXY}$ y $12'' + Xy$ también se han observado en los Passalidae.

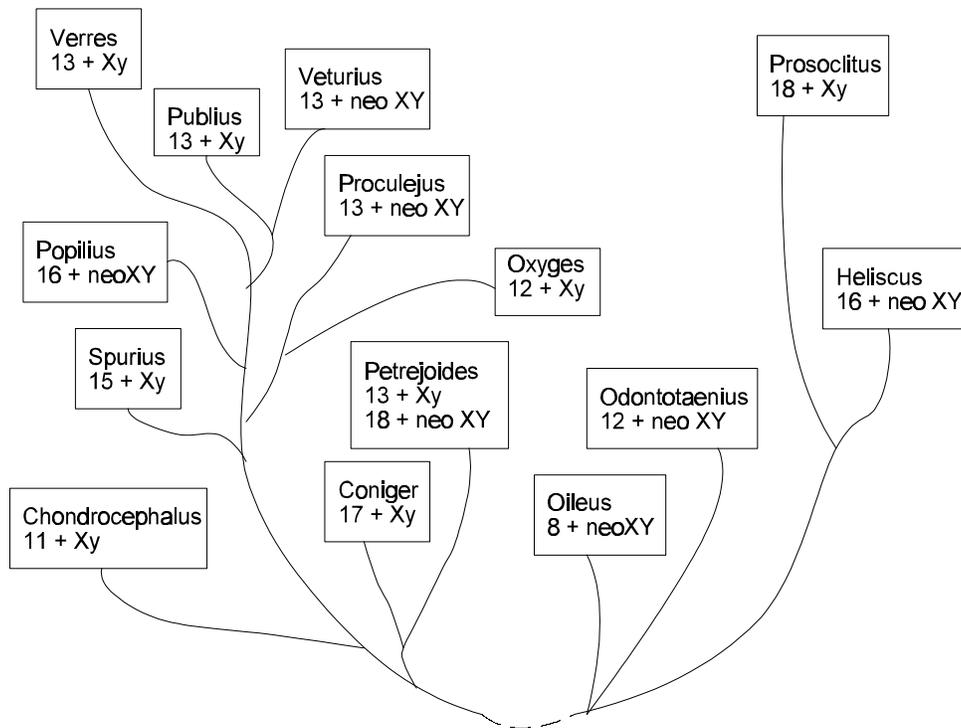


Figura 34

Dendrograma propuesto por Virkki y Reyes-Castillo (1972) para relacionar los géneros de Passalidae americanos.

En las preparaciones de lamelas antenales revisadas bajo el microscopio electrónico observó que existen 15 formas diferentes de sensilas antenales que supuso tienen funciones olfativas en los coleópteros lamelicornios y, aún cuando presentan cierto grado de transición morfológica, propuso agruparlas en cinco tipos principales: 1) "placas porosas con embudo" (*porenplatten mit trichter*) con ocho variantes (A-H); 2) "placas porosas con pedestal" (*porenplatten mit sockel*) con tres variantes (J-L); 3) "sensilas en forma de pelo" (*haarförmige sensillen*) con dos variantes (M-N); 4) sensilas de tipo sencillo (*Einzeltyp*) "O"; y 5) sensilas de tipo sencillo (*Einzeltyp*) "P".

Todas las especies que revisó tienen sensilas tipo "P". Excepto *Dorcus*, *Sinodendron* (Lucanidae), *Bolbelasmus* (Geotrupidae) y *Onthophagus* (Scarabaeidae) todas tienen sensilas tipo "O". Los Lucanidae solo presentan sensilas tipo "N". *Catharsius*, *Copris*, *Bubas*, *Onthophagus* (Scarabaeidae), *Aphodius* (Aphodiidae) y *Geotrupes* (Geotrupidae) solo tienen sensilas de los tipos "M y N". *Bolbelasmus* (Geotrupidae) solo muestra sensilas tipo "K". *Amphimallon*, *Rhizotrogus*, y *Melolontha* (Melolonthidae) tienen sensilas de los tipos "J, K, y L", en tanto que *Serica* (Melolonthidae) solo exhibe sensilas tipo "J". *Phyllopertha* y *Anomala* (Rutelidae, Anomalinae) tienen sensilas de los tipos "H y G". *Hoplia* (Rutelidae) presenta sensilas de los tipos "J y K". *Temnorrhynchus*, *Phyllognathus* y *Oryctes* (Dynastidae) muestran sensilas de los tipos "A, C, y F". *Valgus* (Cetoniidae, Valginae) tiene sensilas de los tipos "A, C y E". *Trichius* y *Gnorimus* (Cetoniidae, Trichiinae) presentan sensilas de los tipos "A, B, C y D". *Mausoleopsis*, *Leucocelis*, *Epicometis*, *Oxythyrea*, *Cetonia*, *Pachnoda* y *Potosia* (Cetoniidae, Cetoniinae) exhiben sensilas de los tipos "A, B y C".

Agrupando estos datos conformó un árbol de relaciones entre las familias y subfamilias, que sugiere un arreglo en cuatro grupos (Fig. 35). El primer grupo está formado por las especies que tienen sensilas de los tipos "A, B, C, D, E, F, G, H y P", que corresponden a los Trichiinae, Valginae, Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae. El segundo grupo está formado por especies que tienen sensilas de los tipos "J, K, L y P", que corresponden a los Bolboceratinae, Sericinae, Hopliinae y Melolonthinae. El tercer grupo está formado por especies que tienen sensilas de los tipos "M, N y P", que corresponden a los Scarabaeinae, Aphodiinae y *Geotrupes*. Y el cuarto grupo está formado por especies que tienen sensilas de los tipos "N y P", que corresponden a los Lucanidae. Meinecke propuso nombrar al primer grupo como familia Melolonthidae, al segundo grupo como familia Cetoniidae, al tercer grupo como familia Scarabaeidae, y al cuarto grupo como familia Lucanidae.

Este arreglo separa en dos grupos "hermanos" a los Melolonthidae de Endrödi (1966), e incluye a los Bolboceratinae, cuya posición normalmente se ubicaba entre los Geotrupidae, aunque estudios posteriores los sitúan como una familia independiente. Pero también esta propuesta mantiene bien diferenciados a los Scarabaeidae y a los Lucanidae por las sensilas con forma de pelo, de los tipos "M y N". Es interesante destacar que precisamente este tipo de sensilas (tricoideas) son las que otorgan el aspecto tomentoso a la maza antenal de los Scarabaeinae, Aphodiinae, Ochodaeinae y Geotrupinae (Laparosticti), y que según el criterio de Arnett (1963) coincidían con la disposición de los estigmas abdominales para separar a los Laparosticti de los Pleurosticti, cuya maza antenal tiene otro aspecto, no tomentoso, derivado de las

senilas de tipo placoideo o basicónico que predominan en la superficie de las laminillas antenales.

Desafortunadamente, Meinecke no incluyó en su análisis ningún representante de los Trogidae o los Passalidae, para tener idea de su posición en el esquema de relaciones basado en la ultraestructura de las laminillas antenales, pero su trabajo, aunque poco difundido, presentó un enfoque novedoso en su tiempo para discutir y fundamentar la clasificación de los Lamellicornios.

Sergey I. Medvedev, 1976. Después de muchos años de estudiar la fauna de Coleoptera Lamellicornia de la Unión de Repúblicas Socialistas Soviéticas, Medvedev publicó en 1976 una propuesta en ruso para la clasificación del grupo y un esquema filogenético. Solo reconoció a las familias Lucanidae, Passalidae y Scarabaeidae, considerando a las dos primeras como familias evolucionadas por su morfología muy especializada y sus hábitos. Para el análisis de los Scarabaeidae toma en cuenta tres caracteres de los adultos y seis caracteres de las larvas, y sin explicar el procedimiento propone un dendrograma (Fig. 36), donde separó las líneas Laparosticti y Pleurosticti.

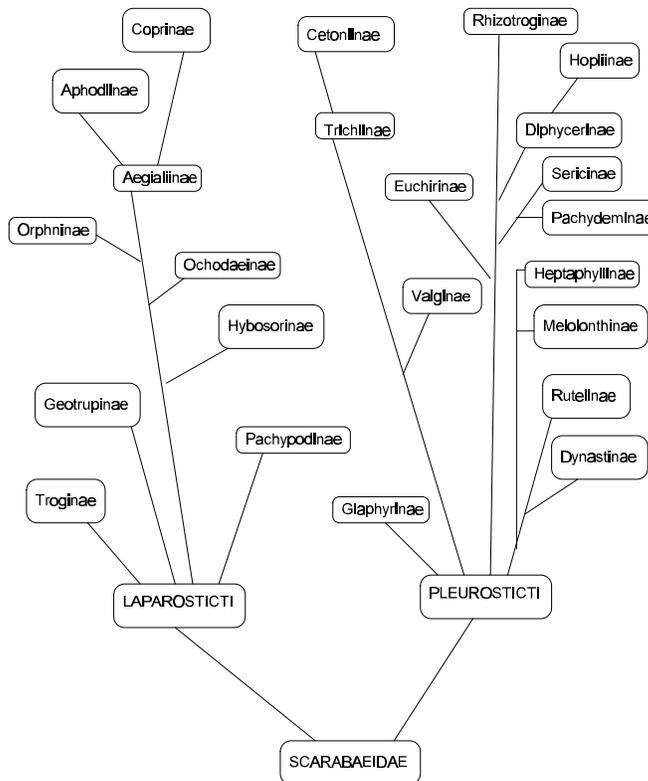


Figura 36

Interpretación del dendrograma publicado por Medvedev (1976).

Dentro de los Laparosticti separó cuatro linajes: Troginae, Pachypodinae, Geotrupinae, e Hybosorinae- Ochodaeinae-Orphninae-Aegialinae-Aphodiinae-Coprinae; y en los Pleurosticti separó otros cuatro linajes: Glaphyrinae, Valginae -Trichiinae -Cetoniinae, Euchirinae -Pachydeminae -Sericinae -Diphycerinae -Hopliinae -Rhizotroginae, Heterophyllinae -Melolonthinae, y Rutelinae -Dynastinae. Una parte de la clasificación coincide con propuestas anteriores, y la mayor parte representa un retroceso poco justificable en el nivel de subfamilia otorgado a los miembros del conjunto tradicionalmente ubicado como Melolonthinae, que distribuyó en dos linajes.

S. M. Iablokoff-Khnzorian, 1977. En un estudio de clasificación y filogenia global para los Lamellicornia realizado en la URSS, y redactado en alemán, Iablokoff-Khnzorian describe una gran cantidad de caracteres, pero no establece series de transformación de ellos, ni propone hipótesis sobre las relaciones entre los grupos, y termina considerando muy pocos caracteres para explicar la cercanía entre los grupos. Los caracteres que estudia corresponden al clipeo, las piezas bucales, el esternón, el abdomen, los estigmas, el metaendosternito, las alas, las patas, los genitales masculinos y femeninos, el sistema nervioso, los órganos sensoriales, al canal alimentario, la cariología, cuidado parental, y varias estructuras larvarias. Con frecuencia concluye que los caracteres no aportan información por ser muy variables, o porque muchos de ellos pueden considerarse como producto de una evolución paralela. Acepta seis familias: Passalidae, Lucanidae, Pleocomidae, Acanthoceridae, Trogidae y Scarabaeidae. En su dendrograma (Fig. 37) los Passalidae aparecen separados de los Lucanidae, y a éstos los relaciona con los Pleocomidae, porque ambos tienen semejanzas en la placa del edeago. Consideró a los Glaphyrinae dentro de la serie Laparosticti, pero como posible punto de origen de los "Pleurosticti", a los cuales divide en "Loxosticti" (Euchirinae, Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae), y en "Orthosticti" (Hopliinae, Phaenomerinae, Macroductylinae, Chasmatopterinae, Melolonthinae y Sericinae). El criterio para la diferenciación entre Loxosticti y Orthosticti fue poco preciso y no siempre fácil de evaluar. Los Loxosticti tienen el séptimo segmento abdominal formado por la fusión del esternito y el terguito en un anillo sólido, y puede haber una sutura a lo largo del punto de fusión; presentan siete espiráculos, de los cuales, los primeros dos, tres, cuatro, y rara vez cinco, están situados sobre la membrana pleural, y los demás se ubican en el borde de los esternitos, donde forman una línea oblicua. Los Orthosticti tienen el séptimo segmento abdominal formado por la conjunción de un esternito y un tergito no fusionados por completo, o también como los Loxosticti, muestran generalmente siete estigmas, de los cuales los dos primeros pares siempre están sobre la membrana pleural, y los siguientes pueden estar sobre la membrana, sobre el esternito, o en la unión de entre la membrana y el esternito. Otro punto discordante con autores previos fue la integración de los Cetoniinae con los Dynastinae y Rutelinae porque son "Loxosticti" que presentan un edeago similar. El trabajo de Iablokoff-Khnzorian reúne mucha información detallada sobre numerosos caracteres de las diferentes familias y subfamilias, pero el resultado de su análisis es pobre debido al reducido número de caracteres que empleó al final.

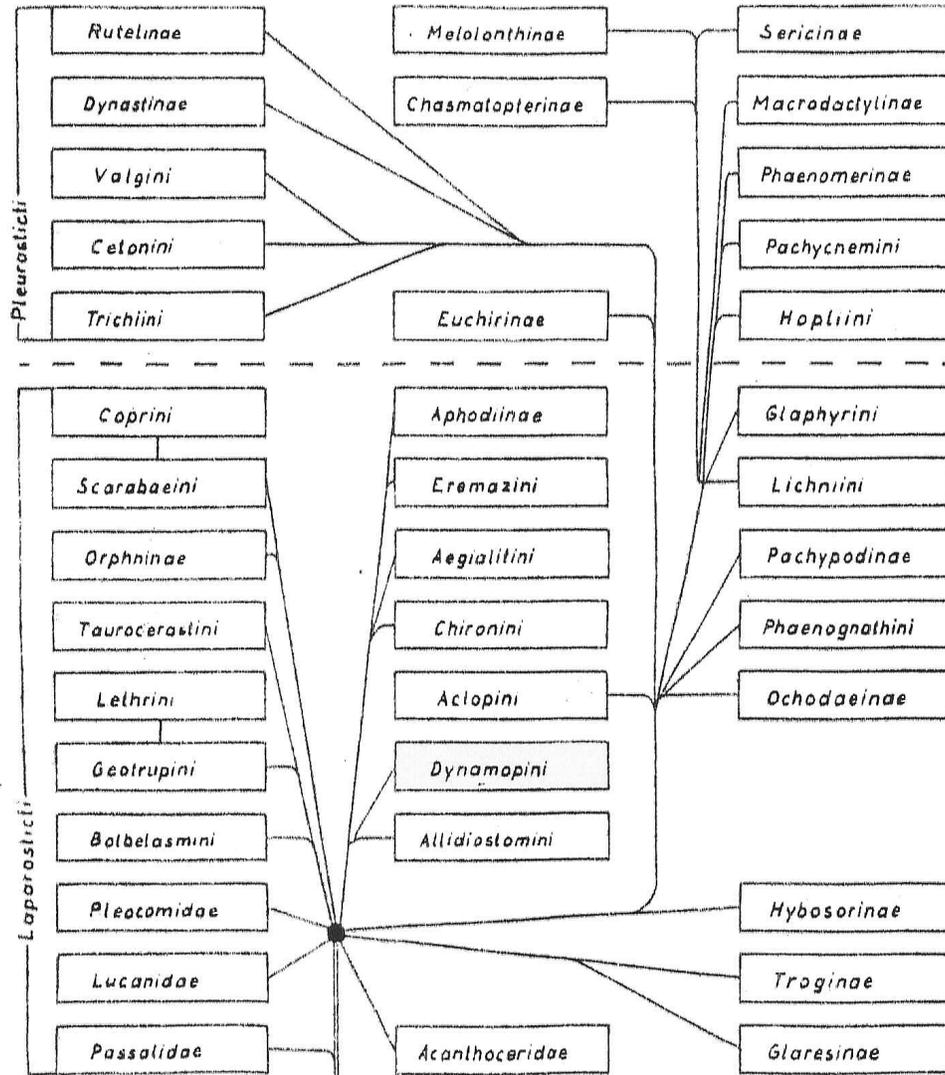


Figura 37
Dendrograma publicado por lablokoff-Khuzorian (1977).

Henry F. Howden, 1982. Entre la larga lista de publicaciones de este coleopterólogo estadounidense por largo tiempo radicado en Canadá, llama la atención un artículo publicado en 1982, donde describió la larva de una especie de Geotrupinae poco común, *Frickius variolosus* Germain, cuyos caracteres poco usuales le motivaron para desarrollar un análisis filogenético de los Geotrupinae y otros taxones mayores de Scarabaeoidea

que apoyara la posición de esta especie. Para efectuar el análisis por el método de comparación con el grupo externo (Watrous & Wheeler 1981), seleccionó 33 caracteres de los adultos y seis caracteres de las larvas representativos de 16 entidades (tres familias y nueve subfamilias de Scarabaeidae, cuatro tribus de Geotrupinae, y *Frickius variolosus*), y estableció las series de transformación. En el árbol filogenético obtenido por Howden (Fig. 38) los Lucanidae y Passalidae se separan claramente desde la base, los Geotrupinae (Geotrupini [incluyendo a *Frickius*], Lethrini, Bolboceratini, Athyreini) se integran en un conjunto que en principio se relaciona con los Pleocominae, y después con los Hybosorinae y Troginae. Los Scarabaeinae y Aphodiinae se sitúan en un punto de transición entre los grupos anteriores y los "Pleurosticti" (Cetoniinae, Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae).

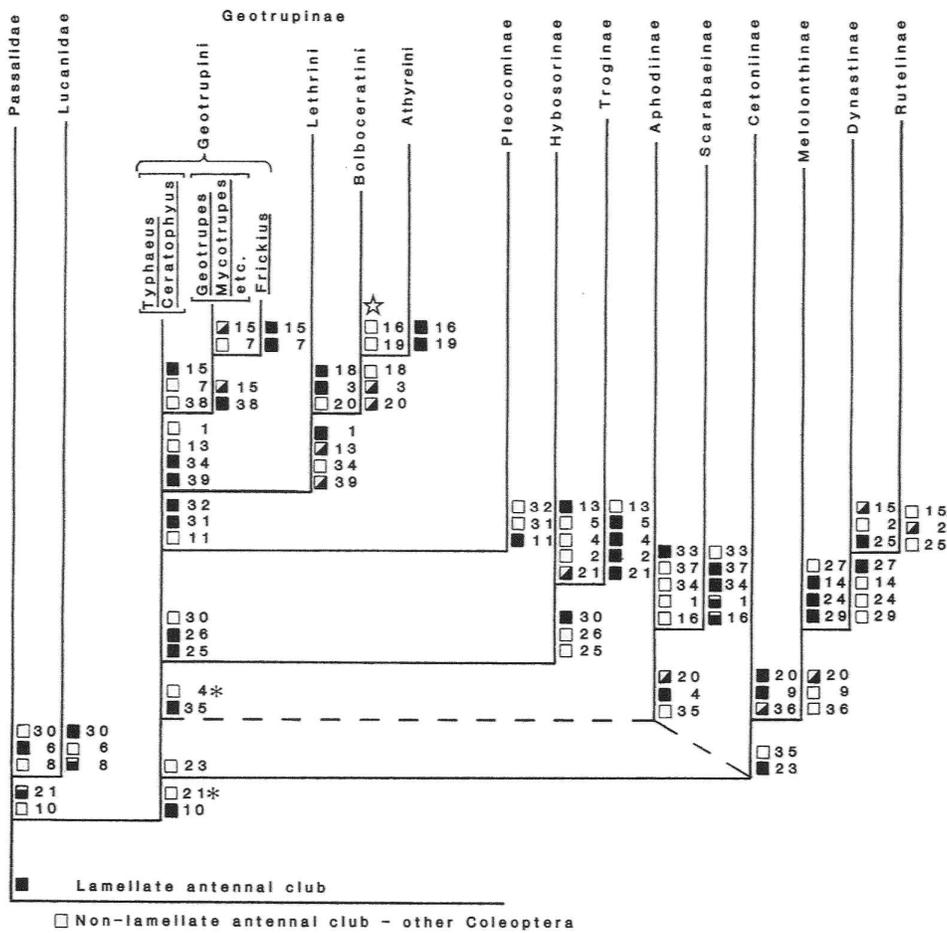


Figura 38
 Inferencia cladística de los Scarabaeoidea publicada por Howden (1982).

John F. Lawrence y Alfred F. Newton, Jr., 1982. Con una amplia experiencia en el estudio de los adultos y las larvas de coleópteros de varias partes del mundo, el especialista australiano Lawrence unió sus esfuerzos con el estafilinidólogo estadounidense Newton para publicar en 1982 una revisión sinóptica sobre la evolución y la clasificación de todas las familias y subfamilias de Coleoptera del mundo. Dicho artículo sirvió de antecedente a la lista detallada y actualizada de las familias y subfamilias publicada por los mismos autores en 1995, que además incluye sinonimias, ejemplos de los géneros más característicos de cada uno de ellos, y una extensa literatura.

Atendiendo a las ideas y los caracteres empleados por Crowson (1955; 1960; 1981), Lawrence y Newton indicaron en 1982 que los Coleoptera del suborden Polyphaga se dividían en tres linajes mayores: Staphyliniformia, Eucinetiformia-Scarabaeiformia-Elateriformia, y Bostrichiformia-Cucujiformia. De acuerdo con esto, los Scarabaeoidea se caracterizan por presentar: 1) adaptaciones coxales y tibiales propias para excavar; 2) un mecanismo de plegamiento alar complejo que combina fuertes resortes intrínsecos con grupos de espículas de los terguitos abdominales; 3) una maza antenal lamelada; y 4) una larva de tipo escarabaeiforme. Expusieron que los escarabaeoideos se dividen en dos secciones de acuerdo con la estructura del abdomen: Lucanidae-Trogidae y Passalidae, que presentan el octavo segmento retraído; en tanto que los Geotrupidae, Acanthoceridae, Pleocomidae, Ochodaeidae, Hybosoridae, Glaphyridae y Scarabaeidae presentan dicho segmento expuesto. Añadieron que los miembros de la primera sección a veces muestran un edeago trilobulado con un *penis* bien desarrollado, un ovipositor más o menos complejo, con *styli*, así como los espiráculos respiratorios cribiformes, provistos con un aparato para cerrarlos, aunque aclararon que en el género *Trox* los espiráculos son del tipo biforo. También indicaron que estos caracteres, considerados como primitivos, también pueden encontrarse en uno o más de los miembros de la segunda sección.

En 1982, Lawrence y Newton presentaron una serie de explicaciones para justificar la separación de algunas de las familias de la segunda sección. Así, los Pleocomidae son los únicos escarabaeoideos que presentan las cavidades procoxales abiertas posteriormente y un número de ovarias grande y variable, los machos no tienen dividido el noveno terguito, y las hembras tienen un ovipositor con *styli*; sus larvas tienen antenas formadas por tres artejos, y una epifaringe relativamente simple, simétrica, sin *tormae* fusionados. Los Geotrupidae poseen un *penis* reducido y una falobase agrandada, ovipositor sin *styli*, y generalmente sus antenas están formadas por 11 artejos. Las larvas de los Hybosoridae tienen solo tres artejos antenales, mientras que en las de Ochodaeidae, Ceratocanthidae, Glaphyridae y Scarabaeidae existen cuatro artejos. Los adultos de los Ochodaeidae se distinguen por presentar el ovipositor lucaniforme bien desarrollado. Los Glaphyridae muestran un noveno terguito no dividido, espiráculos funcionales en el octavo segmento abdominal, ovipositor de tipo primitivo, y larvas con aparato de cierre espiracular. Los "verdaderos" Scarabaeidae fueron caracterizados por la reducción del ápice abdominal, la pérdida de espiráculos funcionales, la membranización de los segmentos pregenitales, la pérdida de una de las

venas anales libres en las alas metatorácicas, y porque sus larvas carecen de órganos estriduladores en las patas.

En 1995, Lawrence y Newton consideraron a los Polyphaga divididos en cinco series: Staphyliniformia, Scarabaeiformia, Elateriformia, Bostrichiformia y Cucujiformia. Indicaron que la serie Scarabaeiformia que propusieron corresponde al grupo tradicional de los Lamellicornia, y no al concepto de Crowson (1960; 1981) que incluyó en la serie a los Dascillidae y Rhipiceridae. Expusieron algunos argumentos para reconsiderar las relaciones de la serie Scarabaeiformia con los Dascilloidea y los Elateriformia, y apoyaron la propuesta de Kukalová-Peck y Lawrence (1993) para relacionar las series Staphyliniformia y Scarabaeiformia debido a las sinapomorfías que comparten en la venación alar, y que no existen en los Dascilloidea o en los Elateriformia. De acuerdo con esta propuesta, los Scarabaeiformia contienen solo a la superfamilia Scarabaeoidea, integrada por 13 familias y 26 subfamilias (Cuadro 14). Aunque no proporcionaron los conjuntos de caracteres que definen a cada familia, indicaron que la mayor parte de las nuevas familias se originaron del desmembramiento de los antiguos Laparosticti, y simplemente remitieron al lector al trabajo de Scholtz (1990).

Cuadro 14

Clasificación de las familias y subfamilias de Scarabaeoidea del mundo propuesta por Lawrence y Newton (1982).

Familias	Subfamilias	Familias	Subfamilias
Lucanidae	Aesalinae Nicaginae Syndesinae Lampriminae Penichrolucaninae Lucaninae	Scarabaeidae	Aphodiinae Scarabaeinae Pachypodinae Orphninae Allidiostomatinae Dynamophinae Aclopiniae Euchirinae Phaenomeridinae Melolonthinae Rutelinae Dynastinae Cetoniinae
Passalidae	Aulacocyclinae Passalinae	Ochodaeidae	Ochodaeinae Chaetocanthinae
Trogidae	----	Glaphyridae	----
Glaresidae	----	Ceratocanthidae	----
Pleocomidae	----	Geotrupidae	Bolboceratinae Geotrupinae Lethrinae
Diphyllostomatidae	----		
Belohinidae	---		
Hybosoridae	---		

Renaud Paulian y Jacques Baraud, 1982. En su "Faune des Coléopterès de France" (1982) consideraron dos superfamilias: Lucanoidea (Pectinicornes) con dos familias y cuatro subfamilias; y Scarabaeoidea (Lamellicornes), formada por 12 familias y ocho subfamilias (Cuadro 15). En la introducción correspondiente a los Scarabaeoidea hicieron una breve reseña sobre la problemática de la clasificación del grupo a nivel mundial, y destacan que en otras partes del mundo existen representantes de otras 13 familias: Allidiostomidae, Aclopidae (Andes), Pleocomidae (Rocallosas), Ceratocanthidae (pantropical), Belohinidae (Madagascar), Silluviidae (Birmania), Aulonocnemidae (Madagascar), Orphnidae (pantropical y mediterránea), Chironidae (África, Madagascar, India), Glaphyridae (mediterránea, indo-sino-birmana, californiana, chilena), Euchiridae (Egeo, indo-sino-birmana), Dynamopidae (Sahara) y Phaenomeridae (África oriental).

Cuadro 15

Clasificación de las superfamilias, familias y subfamilias de Lamellicornia representadas en Francia, propuesta por Paulian y Baraud (1982).

Superfamilias	Familias	Subfamilias
Lucanoidea	Aesalidae	Aesalinae Sinodendrinae
	Lucanidae	Dorcinae Lucaninae
Scarabaeoidea	Trogidae	----
	Geotrupidae	Bolbocerinae Geotrupinae
	Hybosoridae	----
	Ochodaeidae	----
	Aegialiidae	----
	Chironidae	----
	Aphodiidae	----
	Scarabaeidae	----
	Melolonthidae	Sericinae Melolonthinae
	Rutelidae	Rutelinae Hopliinae
	Pachypodidae	----
	Dynastidae	----
Cetoniidae	Valginae Trichiinae Cetoniinae	

En su obra de síntesis publicada en 1988, Paulian incluye dentro de la lista comentada de los grupos de coleópteros del mundo, la serie Scarabaeiformia, constituida por la superfamilia Dascilloidea (Dascillidae, Karumiidae, Rhipiceridae) y la superfamilia Scarabaeoidea, que incluye 29 familias: Lucanidae, Passalidae, Geotrupidae,

Taurocerastidae, Belohinidae, Pleocomidae, Diphylostomatidae, Trogidae, Ceratocanthidae, Hybosoridae, Ochodaeidae, Aegialiidae, Aulonocnemidae, Chironidae, Aphodiidae, Scarabaeidae, Orphnidae, Allidiostomidae, Glaphyridae, Lichniidae, Aclopidae, Pachypodidae, Systellopodidae, Melolonthidae, Phaenomeridae, Rutelidae, Euchiridae, Dynastidae y Cetoniidae.

Mario Zunino, 1984. Entre la extensa producción de este especialista italiano, que ha seguido la modalidad implantada por Jeannel para usar principalmente los genitales en los estudios de taxonomía, hasta llegar al extremo de utilizar exclusivamente estos caracteres para establecer la filogenia de los geotrupinos. A lo largo de sus estudios con Scarabaeidae y Geotrupidae, encontró varios caracteres novedosos de la morfología genital, a los cuales, junto con otros caracteres tradicionales, propuso analizar como caracteres "paradaptativos" (*sensu* Bock 1979), en una posición intermedia entre los caracteres "adaptativos", cuya evolución se supone bajo la acción directa e intensa de los factores medioambientales, y los caracteres "neutros", cuya evolución se estima como relativamente casual. Zunino planteó una interpretación propia del análisis cladístico, que involucra tres pasos: a) verificar la monofilia del grupo a estudiar y establecer sus relaciones con otros grupos; b) seguir un reagrupamiento filético, y c) delimitar la distribución biogeográfica; pero no explicó como llevarlos a término. Con tales criterios, propuso considerar a los Geotrupidae como una familia "hermana" de los Pleocomidae, dividida en cuatro subfamilias: Taurocerastinae, Lethrinae, Bolbocerinae (incluyendo Bolbocerini y Athyreini), y Geotrupinae (incluyendo Geotrupini, y dos tribus nuevas: Chromogeotrupini y Ceratotruperini).

También con base en caracteres de los órganos genitales Zunino (1988) consideró a los Glaphyridae como el grupo vicariante taxonómico relativamente primitivo de la línea filética de los Scarabaeidae, con una posible origen intermedio entre éstos y los Melolonthidae (*sensu* Endrödi 1966), y posteriormente analizó este tipo de estructuras para discutir sobre la evolución de los aparatos copuladores en los Rutelinae y evaluar la filogenia del grupo (Zunino y Monteresino 1990), concluyendo en forma preliminar que del tronco ancestral que dio origen a los actuales Melolonthinae, se pudo separar una línea filética que incluye a los Euchirinae, Rutelinae y Dynastinae.

Miguel Ángel Morón, 1984. Desde el inicio de sus trabajos taxonómicos en 1975, Morón apoyó la clasificación de Endrödi (1966) que incluye cinco familias de Lamellicornia o Scarabaeoidea. En el libro de divulgación "Escarabajos, 200 millones de años de evolución", publicado en 1984 incluyó una clasificación general sinóptica para los Lamellicornia del mundo, con un enfoque didáctico y una estructura ecléctica, que abarcó desde el nivel de familia hasta el nivel de tribu o subtribu (Fig. 39), apoyada en Lacordaire (1856), Ohaus (1934), Blackwelder (1944), Janssens (1949), Didier y Seguy (1953), Machatschke (1957), Reyes-Castillo (1970), Britton (1978), Halfpeter y Edmonds (1982) y Howden (1982) entre otros autores. Además, en esa breve obra se incorporaron las diagnósticas de las familias y subfamilias representadas en México. En el primer volumen del "Atlas de los escarabajos de México", Morón y colaboradores (1997) siguieron el mismo esquema de 1984 para la clasificación de los Melolonthidae.

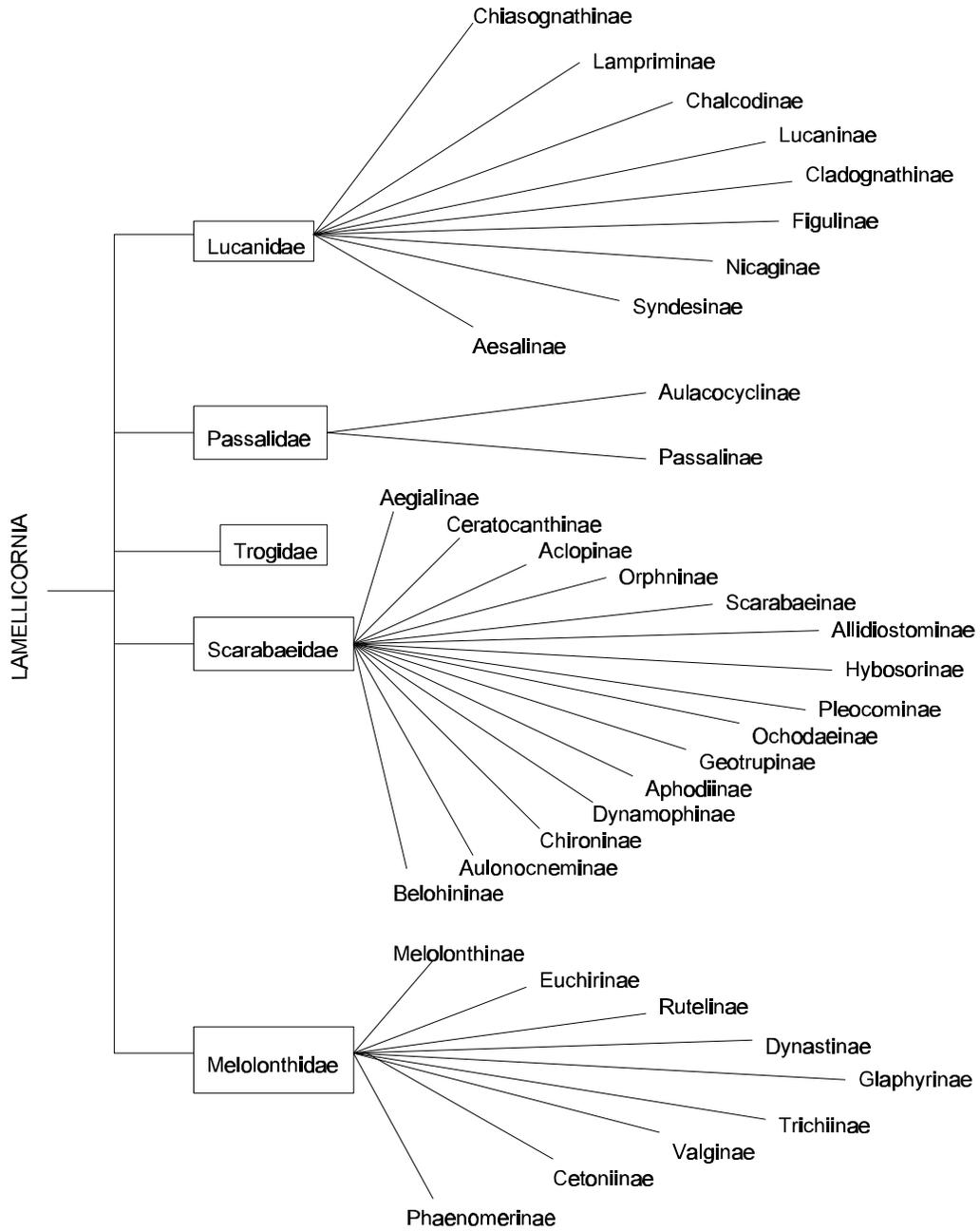


Figura 39 Interpretación esquemática de la clasificación ecléctica empleada por Morón (1984).

Clarke H. Scholtz, 1990. En un trabajo de síntesis, el escarabaeidólogo sudafricano Scholtz expuso una relación detallada de los 38 caracteres que a su juicio tenían significado filogenético entre los adultos y las larvas de Scarabaeoidea, y con base en las combinaciones de esos caracteres, presentó las diagnósis de las 12 familias que reconoció, dispuestas en un orden intuitivo de progresión evolutiva, desde la más primitiva hasta la más derivada, lineal, que como él mismo aclaró, no era la forma ideal para representar las relaciones entre los grupos. Tomando en cuenta los datos de numerosos especialistas, consideró a 11 de estas familias como primitivas (Passalidae a Ceratocanthidae) y a los Scarabaeidae como un conjunto de nivel superior (Cuadro 16), dejó seis grupos con nivel de subfamilia en un estado filogenético incierto (Aclopiniae, Oncerinae, Chasmatopterinae, Orphninae, Phaenomerinae, Aulonocneminae) y señaló que posiblemente los Bolboceratinae, los Hopliini, los Trichiini y los Valgini, requerían de una categoría mayor a la señalada en su lista. Este trabajo realmente fue un planteamiento preliminar para desarrollar el estudio de la filogenia de los Scarabaeoidea, empleando distintos grupos de caracteres, como veremos a continuación.

Cuadro 16

Clasificación de las familias y subfamilias de Scarabaeoidea del mundo propuesta por Scholtz (1990).

Familias	Subfamilias	Familias	Subfamilias
Passalidae	Aulacocyclinae Passalinae	Geotrupidae	Bolboceratinae Geotrupinae Taurocerastinae Lethrinae
Diphyllostomatidae	----	Glaphyridae	Glaphyrinae Lichninae
Lucanidae	Aesalinae Lampriminae Lucaninae Nicaginae Penichrolucaninae Syndesinae	Scarabaeidae	Aphodiinae Scarabaeinae Melolonthinae Rutelinae Dynastinae Cetoniinae
Glaresidae	----	Ochodaeidae	Ochodaeinae Chaetocanthinae
Trogidae	----	Hybosoridae	----
Pleocomidae	----	Ceratocanthidae	----

Grupos con posición filogenética incierta: Aclopiniae, Oncerinae, Chasmatopterinae, Orphninae, Phaenomerinae, Aulonocneminae.

Danielle D'Hotman y Clarke H. Scholtz, 1990. Estos autores analizaron las piezas genitales masculinas de 350 especies incluidas en 250 géneros de 12 familias de Scarabaeoidea, para conocer el significado filogenético de la estructura de los genitales externos en dicha superfamilia, y en principio observaron que estas estructuras solo tienen importancia filogenética para las especies de las familias consideradas como

“primitivas” Glaresidae, Passalidae, Diphylostomatidae, Lucanidae, Trogidae, Pleocomidae, Geotrupidae, Ochodaeidae, Ceratocanthidae e Hybosoridae, representadas por 104 especies y 62 géneros de su muestra inicial. Encontraron tres tipos de edeago en los Scarabaeoidea: el tipo trilobado, presente en los grupos más “primitivos”, como Glaresidae, Lucanidae y Trogidae; el tipo bilobado, representado en los grupos más “modernos”, como los Scarabaeidae, y en varios géneros primitivos de Ceratocanthidae e Hybosoridae; y el tipo geotrupino, que sólo se encontró en los Geotrupinae. Describieron con detalle la estructura de las piezas genitales de cada una de las familias “primitivas” antes citadas, y prepararon análisis filogenéticos intrafamiliares parciales para cada una de ellas, representando solo los géneros de las especies estudiadas.

Concluyeron que, entre las familias “primitivas”, los Glaresidae son los más primitivos, y los Ceratocanthidae son los más “modernos”; en tanto que los Geotrupidae representan un conjunto polifilético, y los Passalidae se muestran altamente derivados, pero con una posible separación muy temprana en la evolución del resto de los Scarabaeoidea. Aunque estos datos son muy interesantes, el análisis aparece incompleto por la ausencia de las descripciones de las estructuras genitales en las familias “modernas” y su adecuada comparación y discusión con los datos de las otras familias “primitivas”.

Annette Nel y Clarke H. Scholtz, 1990. Continuando con la línea de investigación de la escuela sudafricana, estos autores analizaron la estructura de las piezas bucales de los adultos de 700 especies de 257 géneros de Scarabaeoidea con el propósito inicial de evaluar sus tendencias filogenéticas entre los grupos de la superfamilia, pero debido a la gran magnitud de la tarea resolvieron presentar primero solo un estudio comparativo entre los representantes de las familias Lucanidae, Passalidae, Glaresidae, Trogidae, Pleocomidae, Ochodaeidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Ceratocanthidae, Aphodiidae, Glaphyridae, Aclopidae, Aegialiidae, Aulonocnemidae y Scarabaeidae. Describieron con detalle las características de la epifaringe, las mandíbulas, las maxilas, el labio y el *tentorium* en representantes de las 15 familias citadas, pero además de efectuar algunas comparaciones entre ellas, y comentar posibles adaptaciones relacionadas con el tipo de alimentación, no llegaron a ninguna conclusión, debido al alto grado de variación de las estructuras, y a la dificultad para interpretar alguna tendencia filogenética.

Brett C. Ratcliffe, 1991. Entre las numerosas publicaciones sobre taxonomía de Scarabaeidae (*sensu lato*) este coleopterólogo estadounidense especialista en dinastinos y cetoninos americanos, publicó en 1991 un amplio estudio sobre las especies de Scarabaeoidea que habitan en el estado de Nebraska, EUA, para el cuál siguió el sistema de clasificación norteamericano más tradicional, sin citar ninguna fuente, y consideró a los Scarabaeidae del mundo divididos en 26 subfamilias (Cuadro 17), de las cuales 16 se han registrado en los Estados Unidos. Ratcliffe detalla descripciones, propone claves para subfamilias, tribus, géneros y especies, pero solo incluye referencias para fundamentar el estado de clasificación de algunas subfamilias. Básicamente, el esquema utilizado fue el de Arnett (1973), excepto que incluyó a los Glaresinae como una subfamilia diferente de los Troginae, no incluyó a los Glaphyrinae y Pleocominae porque

no están representados en Nebraska, y aplicó el nombre Ceratocanthinae en vez de Acanthocerinae, de acuerdo con la homonimia establecida por White (1842).

Cuadro 17

Clasificación de los Scarabaeidae representados en Nebraska, E.U.A. empleada por Ratcliffe (1991).

Familia	Subfamilias		
Scarabaeidae	Aphodiinae	Glareasinae	Dynastinae
	Geotrupinae	Troginae	Cetoniinae
	Scarabaeinae	Melolonthinae	Trichiinae
	Ceratocanthinae	Rutelinae	Valginae
	Ochodaeinae		

D. Jonathan Browne y Clarke H. Scholtz, 1995. Como una etapa más avanzada en la línea de investigación iniciada en la Universidad de Pretoria, Browne y Scholtz realizaron un estudio complejo sobre la filogenia de las familias de Scarabaeoidea publicado en 1995, basado en 73 caracteres obtenidos de los escleritos articulares de las alas metatorácicas y la base de las mismas alas, en representantes de 250 géneros de 13 familias de Scarabaeoidea, y de 14 géneros de ocho familias de Hydrophiloidea, Staphylinoidea y Dascilloidea, como grupos externos. El cladograma más parsimonioso que obtuvieron para fundamentar su análisis filogenético (Fig. 40) incluyó dos linajes basales: uno que dio origen solo a los Glareasidae, y otro que se dividió en dos linajes inferiores "passalid" y "scarabaeid". A su vez, el linaje "passalid" dio origen a dos líneas, la línea "passalid" sustentada por seis estados derivados, incluye a siete familias, y la línea "geotrupid" sustentada por 12 estados derivados, reúne a cuatro familias. En otro nivel, la línea "passalid" se dividió en un grupo "lucanid" (Lucanidae y Diphyllostomatidae), y en un grupo "glaphyrid" formado por los Glaphyridae y el subgrupo "trogid" constituido por los Trogidae y el infragrupo "bolboceratid" (Bolboceratidae y Pleocomidae). La línea "geotrupid" quedó formada por los Geotrupidae y el grupo "ochodaeid" constituido por los Ochodaeidae, y el subgrupo "hybosorid" (Hybosoridae y Ceratocanthidae). El linaje "scarabaeid" quedó constituido por 14 subfamilias de Scarabaeidae (Aegialiinae, Aulonocneminae, Aphodiinae, Scarabaeinae, Orphninae, Melolonthinae, Chasmatopterinae, Hopliinae, Oncerinae, Rutelinae, Dynastinae, Trichiinae, Cetoniinae y Valginae), sustentadas por 23 estados derivados.

Browne y Scholtz expusieron las diagnósis de cada linaje, línea, grupo, subgrupo e infragrupo, utilizando sólo caracteres de los escleritos articulares de las alas metatorácicas y la base de dichas alas, antes de discutir los atributos de cada una de las 13 familias que reconocieron como válidas, indicando cuales caracteres basiales sustentan la monofilia de cada una, y señalando cuales son los grupos hermanos de algunas de ellas. Los resultados de este estudio coinciden en gran medida con las tendencias que obtuvieron Scholtz (1990) y D'Hotman y Scholtz (1990), aunque difiere bastante en cuanto a la posición de los Glaphyridae, grupo que desde tiempo atrás ha sido motivo de cambios de posición dentro del esquema de clasificación de los Scarabaeoidea.

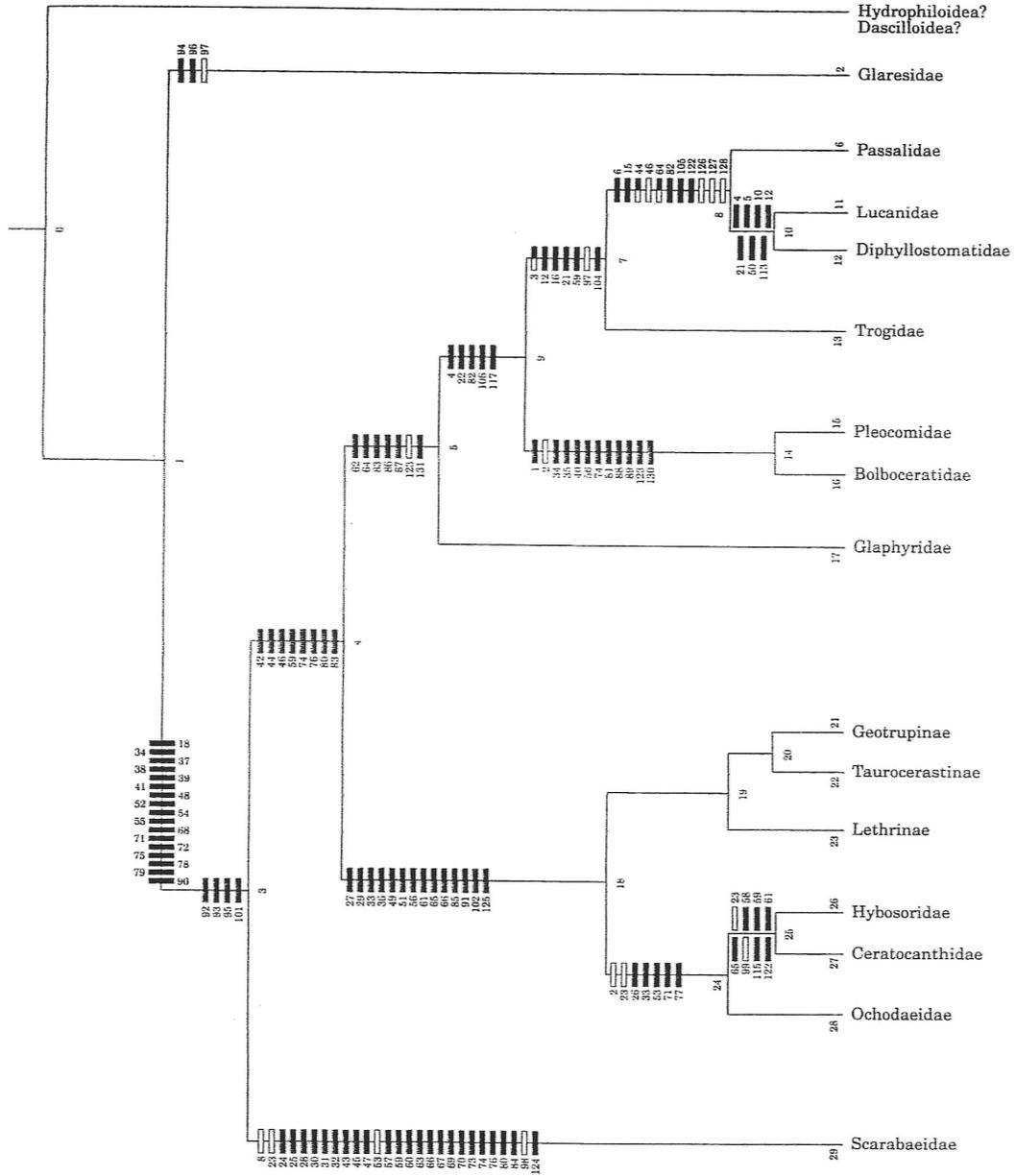
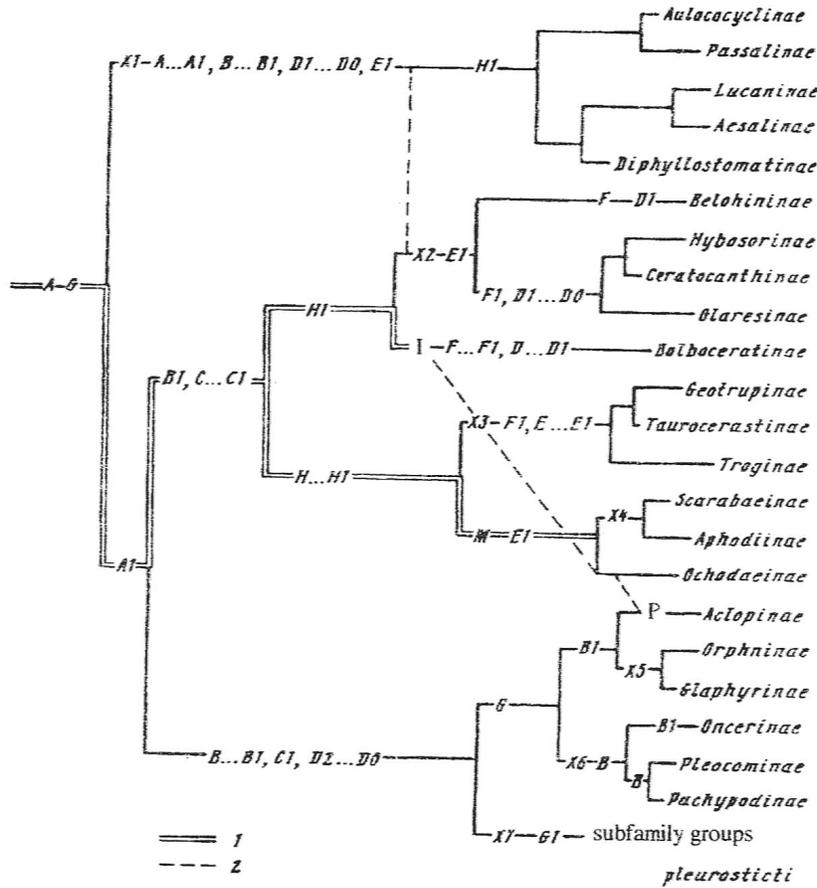


Figura 40
Cladograma de los Scarabaeoidea publicado por Browne y Scholtz (1995).

G. V. Nikolayev, 1995. Con base en el estudio de nueve caracteres morfológicos externos, Nikolayev analizó las relaciones filogenéticas entre los Scarabaeoidea en un artículo originalmente publicado en ruso en 1995 y traducido al inglés en 1996. Las estructuras consideradas para este análisis fueron: la proximidad entre las procoxas; el número de artejos que forman la maza antenal; el número de venas libres entre la vena cubital y la primera vena anal; el número de carinas transversales en las meso y metatibias; la posición de los espiráculos abdominales; el número de espolones metatibiales, y la presencia o ausencia de estructuras que permiten el acoplamiento de los élitros con la base de la placa pigidial durante el reposo alar. En su cladograma (Fig. 41) propuso las relaciones entre 22 grupos de nivel subfamilia y señaló la posición de las subfamilias tradicionalmente incluidas en "Pleurosticti", e indicó la posición "permitida" para los Ochodaeinae dentro del esquema y sus posibles relaciones, pero no distinguió los grupos de nivel familia.



fenograma de los Scarabaeoidea publicado por Nikolayev (1995).

Aunque mencionó la gran diferencia en el número de familias utilizadas por los autores europeos y norteamericanos, y los cambios de nivel taxonómico que había sufrido el grupo de Ochodaeinae, únicamente enfatizó la posición de este grupo entre las demás subfamilias, dejando implícita su inclusión dentro de los "Scarabaeidae". Con apoyo en un estudio del registro fósil de los Scarabaeoidea, del cretácico inferior de Mongolia, Nikolajev propuso un esquema de clasificación para los Ochodaeinae que incluyó grupos recientes y grupos extintos (Cuadro 18), la cual es bastante diferente a la propuesta de Scholtz y colaboradores (1988) quienes consideraron a los Ochodaeidae divididos en dos subfamilias y cinco tribus.

Cuadro 18
Clasificación de los Ochodaeinae del mundo propuesta por Nikolajev (1995).

Subfamilia	Tribus	Subtribus	Géneros
Ochodaeinae	Cretochodaeini	----	<i>Cretochodaeus</i> (fósil)
	Ochodaeini	Ochodaeina	<i>Mioochodaeus</i> (fósil) <i>Neochodaeus</i> <i>Paraochodaeus</i> <i>Ochodaeus</i> <i>Codocera</i> <i>Endognathus</i> <i>Odontochodaeus</i>
		Chaetocanthina	<i>Chaetocanthus</i> <i>Namibiotalpa</i> <i>Pseudochodaeus</i> <i>Synochodaeus</i>

Clarke H. Scholtz y S. L. Chown, 1995. En un trabajo muy interesante, con un enfoque poco convencional, pero dentro de la línea de investigación de la escuela sudafricana, Scholtz y Chown analizaron los hábitos y la dieta de los grupos de Scarabaeoidea, y su posible evolución, como una aproximación filogenética. Empleando el método de Brooks y McLennan (1991) que permite analizar los orígenes de los caracteres discretos (en ese caso ecológicos) y los cambios que ocurren en ellos, Scholtz y Chown desarrollaron una hipótesis filogenética que supone la existencia de dos grandes clados: el mesozoico y el cenozoico (Fig. 42). El clado mesozoico, con un mínimo de 200 millones de años de antigüedad, se apoyó en la existencia de registros fósiles entre el jurásico inferior y el cretácico inferior, que corresponden con algunos de los ancestros de 11 familias de scarabaeoideos "inferiores", incluyendo los Glaresidae, Passalidae, Lucanidae, Pleocomidae, Geotrupidae, Hybosoridae y Ochodaeidae. Con base en datos de numerosos autores y en observaciones propias, Scholtz y Chown argumentan que los adultos de las especies antiguas de estas familias pudieron alimentarse con hongos, mientras que sus larvas consumieron el humus.

El clado cenozoico, con un máximo de 65 millones de años de antigüedad, se apoyó en registros fósiles del eoceno y el oligoceno, que representan algunos de los ancestros

de las subfamilias de Scarabaeidae (*sensu* Browne y Scholtz 1995) consideradas como "scarabaeoideos superiores", como los Aegialiinae, Aphodiinae, Scarabaeinae, Melolonthinae, Rutelinae y Cetoniinae. La diversificación de estos grupos coincide con la radiación de las angiospermas y los mamíferos, y explicaría la proliferación de los hábitos característicos de los adultos y las larvas de dichas subfamilias, como la coprofagia, la rizofagia y la antofilia. Los resultados de este análisis respaldaron el esquema de clasificación promovido desde 1990 por Scholtz y colaboradores, y en conclusión propusieron que todos los taxa que se consideraran como evolucionados antes del límite cretácico-terciario fueran reconocidos en el nivel de familia, y que todos los taxones evolucionados durante la supuesta radiación del terciario fueran ubicados en los niveles de subfamilia o tribu.

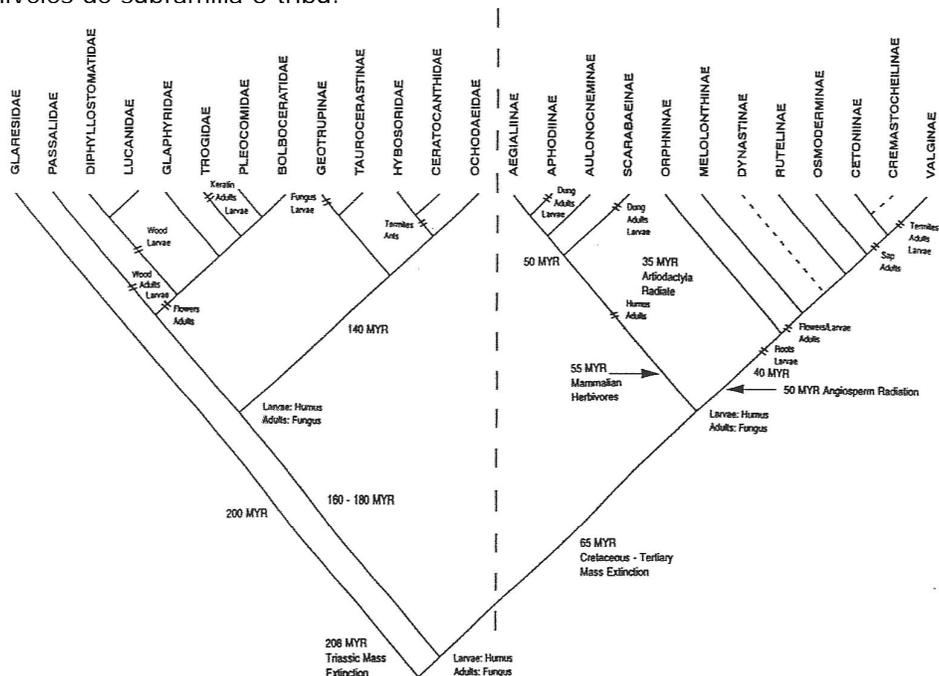


Figura 42

Cladograma con la interpretación de la evolución de los hábitos alimentarios de los Scarabaeoidea, publicado por Scholtz y Chown (1995).

Henry F. Howden y Bruce D. Gill, 2000. Estos autores abordaron la clasificación supragénica y genérica de las especies americanas de Ceratocanthinae que, como las de otros conjuntos menores ha sido poco estudiada y requiere un análisis integral para resolver su posición entre los Scarabaeoidea. En su trabajo, Howden y Gill exponen los caracteres para separar a los Ceratocanthinae de su taxón hermano, los Hybosorinae, y proponen el reconocimiento de tres tribus para las especies americanas incluidas en tres tribus y 16 géneros (Cuadro 19).

Cuadro 19

Clasificación de los Ceratocanthinae del mundo propuesta por Howden y Gill (2000).

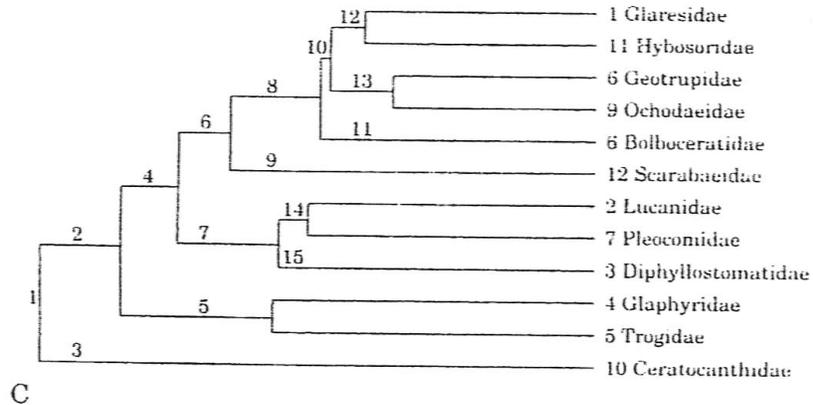
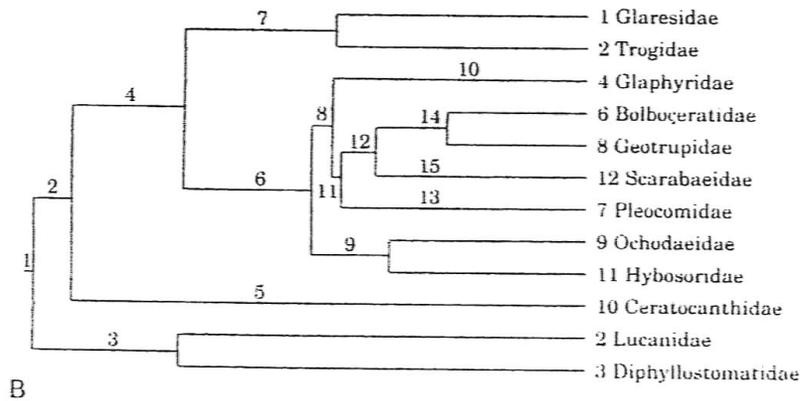
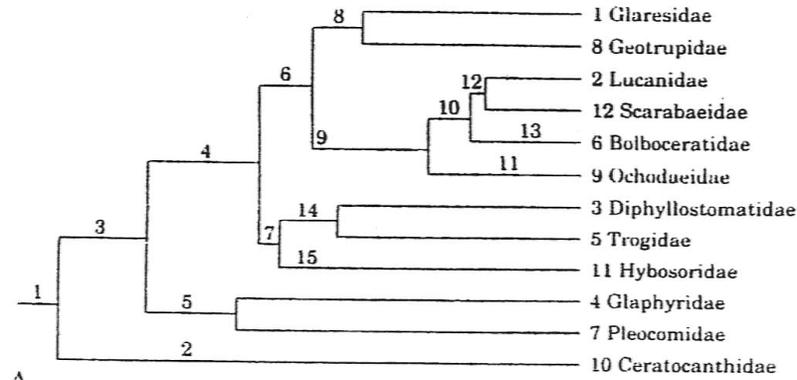
Subfamilia	Tribus	Géneros
Ceratocanthinae	Ceratocanthini	<i>Nesopalla</i> Paulian and Howden
		<i>Astenomoechus</i> Martínez y Pereira
		<i>Anopsiostes</i> Paulian
		<i>Ceratocanthoides</i> Paulian
		<i>Ceratocanthopsis</i> Paulian
		<i>Ceratocanthus</i> White
		<i>Glyptopterus</i> Paulian
		<i>Aulisostes</i> Howden and Gill
		<i>Martinezostes</i> Paulian
		<i>Cloeotus</i> Germar
	<i>Germarostes</i> Paulian	
	Scarabatermitini	<i>Trachycrusus</i> Howden and Gill
		<i>Scarabatermes</i> Howden
<i>Xenocanthus</i> Howden and Gill		
Ivieolini	<i>Scarabaeinus</i> Silvestri	
	<i>Ivieolus</i> Howden and Gill	

Fermin Martín-Piera y José Ignacio López-Colón, 2000. Después de presentar un resumen analítico sobre varios de los trabajos que tratan sobre el origen, la evolución, la filogenia y la clasificación de los Scarabaeoidea en el mundo, incluido como introducción al primer volumen de Coleoptera Scarabaeoidea de la Fauna Ibérica, estos autores españoles decidieron seguir el esquema de clasificación propuesto por Paulian (1988) para organizar las especies de la península Ibérica, que representan a 15 de las 29 familias listadas para el mundo por Paulian.

E. Pretorius y Clarke H. Scholtz, 2001. Empleando análisis morfométricos geométricos de dos y tres dimensiones del metaendoesternito en 12 familias de Scarabaeoidea, estos autores continuaron con el análisis de la clasificación de la superfamilia, para elaborar fenogramas alternativos (Fig. 43) y gráficos de dispersión en dos ejes, que explican algunas de las relaciones entre las familias, y que en varios casos difieren considerablemente de las hipótesis que habían publicado Scholtz y colaboradores. Básicamente, los autores tratan de exponer las posibilidades que existen al emplear otros caracteres poco utilizados en la taxonomía y la sistemática de escarabajos, como el metaendosternito, el cuál fue investigado originalmente por Crowson (1938), al mismo tiempo que proponen el uso de otras técnicas y la exploración del tema con enfoques conceptuales distintos a los de la sistemática filogenética.

ANÁLISIS DEL PERÍODO 1957-2001

Si durante el período anterior fue notable el incremento del interés por la taxonomía y la clasificación de estos coleópteros, en las últimas décadas del siglo veinte este



Fenogramas de las relaciones entre las familias de Scarabaeoidea basadas en el estudio de los caracteres del metaendosternito publicado por Pretorius y Scholtz (2001), donde se comparan los cambios en la posición de cada grupo según el grupo de caracteres utilizados: a) dorsales; b) frontales, c) laterales.

impulso no solo se mantuvo sino que además incursionó decididamente hacia su transformación en una especialidad tanto descriptiva como analítica, que buscó apoyo en las matemáticas tradicionales y la estadística, los avances en el conocimiento de las relaciones ecológicas, los recursos metodológicos y técnicos que ofreció el impresionante desenvolvimiento de la informática, y sobre todo en la aparición, el desarrollo o la difusión de las teorías sobre la sistemática evolucionista (Mayr 1942, 1969, Simpson 1961), la sistemática filogenética o cladista (Hennig 1950-1981, Wiley 1981, Nelson & Platnick 1981) y la taxonomía numérica o sistemática fenética (Sokal & Sneath 1963, Crisci & López-Armengol 1983).

Muchos autores buscaron nueva información en la morfología comparativa de adultos y larvas, explorando caracteres anatómicos o citológicos, así como hábitos alimentarios, registros fósiles y distribución geográfica-ecológica actual, y recientemente algunos han incursionado en las técnicas de la biología molecular con ayuda de la secuenciación del ADN. Desafortunadamente, la cantidad de información disponible no es representativa de la enorme diversidad de estos escarabajos, lo que obliga a cuestionar las hipótesis planteadas, en toda la estructura de la clasificación propuesta o en alguna de sus partes.

Antes de 1957 todas las propuestas sobre las relaciones entre los taxones y el nivel taxonómico asignado a cada uno de ellos fueron de alguna forma intuitivas, aunque fundamentadas en un profundo conocimiento de la morfología de las especies, y de las reglas de la nomenclatura zoológica. Sin embargo, en la segunda mitad del siglo XX también se desarrollaron varias propuestas de este tipo, basadas en la autoridad de un especialista reconocido. La primera propuesta de clasificación general basada en un método analítico y comparativo de un pequeño grupo de caracteres morfológicos y biológicos de adultos y larvas fue la de Endrödi (1966), quien propuso la división de los Lamellicornia en cinco familias: Scarabaeidae, Melolonthidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Pero por razones poco explicables desde los puntos de vista académico y ético, ésta ha sido ignorada por la mayoría de los autores subsecuentes, y sólo ha sido apoyada por Martínez (1970-1990), Machatschke (1972-1974) y Morón (1976-2001) con la constante promoción de este último y algunos de sus colaboradores latinoamericanos. Ningún autor ha intentado rebatir esta propuesta con base en un análisis comparativo equivalente o más moderno, y únicamente en años recientes se le han señalado objeciones basadas en principios nomenclatoriales (Ratcliffe *in litt.*), tales como la prioridad del nombre Cetoniidae Mac Leay (1819: 25) sobre el nombre Melolonthidae Mac Leay (1819: 79). Por su parte, Medvedev (1976) y Iablokoff-Khnzorian (1977) realizaron otros trabajos analíticos comparativos para fundamentar sus esquemas de clasificación, los cuáles han sido frecuentemente citados, corregidos, comentados, y parcialmente rechazados por diversos autores europeos y sudafricanos.

Las propuestas de Paulian (1948-1988) y Balthasar (1963) llegaron a desarrollar el esquema de clasificación en forma tal que alcanzaron entre 29 y 19 entidades de nivel familia, respectivamente. Prácticamente, la base de esta tendencia "divisionista" consistió en el simple método de elevar el rango de las subfamilias a familias, y el de tribu a subfamilia, empleando los mismos caracteres utilizados durante las épocas

precedentes, o en el caso de Paulian, agregando valores de importancia a los caracteres larvarios recientemente descubiertos. Otros autores siguieron esquemas de clasificación más "prácticos" (Arnett 1963; Woodruff 1973; Ratcliffe 1991) de utilidad para estudios regionales, o de tipo "eclectico" para propósitos didácticos (Morón 1984).

Con enfoques distintos, Lawrence y Newton (1982, 1995) y Scholtz (1990-1995) apoyaron las propuestas de Crowson (1955-1981) quien sostuvo esquemas con 6 a 10 familias. Lawrence y Newton consideraron básicos varios de los caracteres morfológicos comparativos obtenidos por Crowson, y un buen número de recursos nomenclatoriales para definir un esquema de clasificación con 10 familias. Scholtz y colaboradores, abordaron el problema mediante el análisis casi exhaustivo de distintas estructuras que proporcionaran abundantes caracteres útiles para los análisis filogenéticos y morfométricos, complementados con datos biológicos y paleontológicos, para sostener un esquema de clasificación que comprende 15 familias, y avanza un poco más allá de las ideas de Crowson. Realmente, las propuestas de Scholtz han sido poco atendidas por los especialistas americanos y europeos, y la clasificación de Lawrence y Newton está siendo impuesta en el círculo de influencia de los autores norteamericanos.

Los factores históricos, sociopolíticos y económicos determinan el predominio de las escuelas de pensamiento y el desarrollo de la ciencia y la tecnología en el mundo, así que la sistemática y la taxonomía no podían ser ajenas a este proceso. Durante la mayor parte del siglo XX los escarabaeidólogos norteamericanos se manifestaron en contra del "divisionismo" y por un tiempo, a favor de clasificaciones monolíticas, que aunque carecían de un sustento analítico comparativo fueron consideradas como más "confiables" para sus estudios, aunque en años recientes han estado cediendo hacia una clasificación más conveniente, como la que sintetizaron Lawrence y Newton, que incluye 13 familias de Scarabaeoidea. Por su parte, los escarabaeidólogos europeos continentales se pronunciaron a favor del "divisionismo" propuesto por Paulian o Balthasar, y continuaron sus trabajos basados en el esquema de clasificación que contiene 25 familias de Scarabaeoidea.

Aunque los estudios de la escuela sudafricana son los únicos que muestran más sustento metodológico, sus esquemas aún exhiben lagunas por resolver, especialmente en la línea que agrupa como una familia a los Scarabaeinae, Aphodiinae, Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae y Cetoniinae, conjunto que realmente representa un "cajón de sastre", y que debe estructurarse adecuadamente en relación con los otros conjunto de nivel familia. Algunos de los argumentos relacionados con este aspecto se refieren a la heterogeneidad de caracteres, o a la homoplasia de varios de ellos, pero estos argumentos no justifican realmente la integración de la familia Scarabaeidae, ni tampoco la disgregación de ella en seis o más "familias". El esquema propuesto por Lawrence y Newton (1995) no acepta explícitamente la clasificación de Scholtz y colaboradores, pero incluye buena parte de su estructura, y está siendo promovido por Jameson y Ratcliffe (2002) como la opción contemporánea para enmarcar el estudio de los Scarabaeoidea en Norteamérica.

AGRADECIMIENTOS

Bert Kohlmann agradece al personal de biblioteca de la Universidad de Harvard, su ayuda en la localización de textos y el acceso a la sección de libros antiguos. Igualmente, agradece al personal de las bibliotecas de la Universidad Martin Luther en Halle-Wittenberg, la Universidad del Sarre, la Universidad Técnica de Dresde, del Institut für Geschichte der Medizin, Naturwissenschaft und Technik, Ernst-Haeckel-Haus, Universität Friedrich Schiller, Jena, del Instituto Alemán de Entomología en Eberswalde-Finow y de la Universidad Humboldt en Berlín, por la búsqueda de información. También agradece el envío de literatura de Jorge E. Llorente (Ciudad de México), Brett C. Ratcliffe (Lincoln, Nebraska), Henry F. Howden (Ottawa, Canadá) y Patrik Arnaud (París, Francia). Agradece a su esposa, Gina Reyes-Gallardo, la cuidadosa revisión y paciente corrección de la primera parte del manuscrito, y a la Universidad EARTH las facilidades otorgadas para realizar este trabajo. El interés de Miguel A. Morón por este tipo de estudios históricos y de análisis de los sistemas de clasificación de los Lamellicornia, tiene su origen en la persuasión del finado Alfredo Barrera, y se ha mantenido gracias a un positivo y estimulante intercambio de ideas con Bert Kohlmann durante cerca de 15 años. Brett C. Ratcliffe (Lincoln, Nebraska), Henry F. Howden y Bruce D. Gill (Ottawa, Canada) gentilmente le han proporcionado el acceso a una gran cantidad de literatura útil para éste tipo de trabajo, y el apoyo técnico de César Vicente Rojas (Xalapa, Veracruz) ha facilitado la recopilación de muchos de los datos y la edición de las figuras que acompañan este ensayo. Finalmente, los autores agradecen a Mario Zunino, Juan José Morrone y Gonzalo Halffter, la cuidadosa revisión del manuscrito y sus acertadas sugerencias para mejorar su contenido y presentación.

LITERATURA CITADA

- Aldrovandi, U.** 1599. *Ornithologia hoc est de avibus historia*. Bologna.
- Arnett, R. H. Jr.** 1963. *The beetles of the United States (A manual for identification)*. Catholic University of America Press, Washington, D.C. 1112 pp.
- _____. 1973. *The beetles of the United States (A manual for identification)*. The American Entomological Institute, Ann Arbor, Michigan. pp. 387-438
- Arrow, G. J.** 1912. Scarabaeidae: Pachypodinae, Pleocominae, Aclopiniae, Glaphyrinae, Ochodaeinae, Orphninae, Idiostominae, Hybosorinae, Dynamophinae, Acanthocerinae, Troginae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol. 19 (pars 43) 66 pp.
- _____. 1925. *Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera Lamellicornia (Cetoniinae and Dynastinae)*. Taylor & Francis, London. pp. 21-23
- _____. 1937. Scarabaeidae: Dynastinae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol.21 (pars 156). 124 pp.
- _____. 1951. *Horned beetles, a study of the fantastic in nature*. Dr. W. Junk Publ. The Hague
- Baker, C. W.** 1968. Larval taxonomy of the Troginae in North America with notes on biologies and life histories (Coleoptera: Scarabaeidae). *U. S. Nat. Mus. Bull.*, 279: 1-79
- Balthasar, V.** 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Paläarktischen und Orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). Band 1-3. *Tschechoslowak Akademie der Wissenschaften, Praha*. pp. 1-287
- Bates, H. W.** 1887-1889. *Biologia Centrali Americana, Insecta, Coleoptera*, vol. II, part 2. Taylor and Francis, London.
- Bedel, L.** 1911. Synonymie de Scarabaeidae paléartiques. *Bull. Soc. ent. Fr.* 1911: 377-381

- Blackwelder, R. E.** 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. *Smithsonian Institution, U. S. Nat. Mus. Bull.*, 185, Part 2. pp.189-265
- Blanchard, C. E.** 1845. *Histoire des insectes, traitant de leurs moeurs et de leurs métamorphoses en général, et comprenant une nouvelle classification fondée sur leurs rapports naturels*. Vol. 2. Paris. 524 pp.
- Bock, W. J.** 1979. The synthetic explanation of macroevolutionary change: a reductionist approach. *Bull. Carn. Mus.Nat. Hist.*, 13: 20-69
- Boucumont, A.** 912. Scarabaeidae: Taurocerastinae, Geotrupinae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol.19 (pars 46). pp.1-47
- Boucumont, A. & J. J. E. Gillet.** 1927. Coprinae II, Termitotroginae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol.19 (pars 90). pp. 103-263
- Böving, A. G.** 1936. Description of the larva of *Plectris aliena* Chapin and explanation of new terms applied to the epipharynx and raster. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 38: 169-185
- Britton, E. B.** 1978. A revision of Australian chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Aust. J. Zool., suppl. ser.* No. 69: 1-150
- Brooks, D. R. & D. A. McLennan.** 1991. *Phylogeny, Ecology and Behaviour. A research programme in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago. 434 pp.
- Browne, D. J. & C. H. Scholtz.** 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Syst. Entomol.* 20: 145-173
- Buffon, G. L.** 1761. *Histoire naturelle, générale et particulière*. Paris. Imprimerie Royale.
- Burmeister, H. C. C.** 1842. *Handbuch der Entomologie*. Vol. 3 (Coleoptera, Lamellicornia, Melitophila). Berlin. 826 pp.
- _____. 1844. *Handbuch der Entomologie*. Vol. 4, pt.1 (Coleoptera, Lamellicornia, Anthobia et Phyllophaga Systellochela). Berlin. 780 pp.
- _____. 1847. *Handbuch der Entomologie*. Vol. 5 (Coleoptera, Lamellicornia Xylophila et Pectinicornia) Berlin. 584 pp.
- Cain, A. J.** 1958. Logic and memory in Linnaeus' system of taxonomy. *Proc. Linn. Soc. London* 169: 144-163.
- Cambefort, Y.** 1994. *Le Scarabée et les Dieux*. Éditions Boubée. Paris.
- Cameron, H. D.** 1980. The etymology of the beetle name *Lucanus* Linnaeus (Coleoptera: Lucanidae). *Great Lakes Entomol.* 13(1): 31-32.
- Comstock, J. H.** 1940. *An introduction to entomology*. Ithaca, New York. 1064 pp.
- Crisci, V. J. & F. M. López-Armengol.** 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaria General, Organización de Estados Americanos. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Monografía No. 26. Washington, D. C. 132 pp.
- Crowson, R. A.** 1938. The met-endosternite in Coleoptera: a comparative study. *Trans. Roy. Ent. Soc., Lond.* 87: 397-416
- _____. 1955. *The natural classification of the families of Coleoptera*. Nathaniel Lloyd, London
- _____. 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 5: 111-134
- _____. 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, London. 802 pp.
- Cuvier, G.** 1817. *Le Règne Animal*. Paris.
- Dalla Torre, K. W. von,** 1912-1913. Scarabaeidae, Melolonthidae (I-IV). In: *Coleopterorum Catalogus*, vol. 20 (pars 45,47,49,50)
- Darwin, C. R.** 1859. *The origin of species by means of natural selection*. Murray, London
- _____. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London
- Degeer, C.** 1783. *Genera et Species Insectorum*. Lipsiae.

- DeHaan, W.** 1836. Mémoires sur les métamorphoses des coléoptères. *Nouvelles Annales Muséum d'Histoire Naturelle* 4: 125
- Didier, R. & E. Séguy.** 1953. *Catalogue Illustré des Lucanides du Globe*. Encyclopédie Entomologique XXVII-XXVIII. 223 pp. 136 figures, avec Atlas de 112 planches (903 figures). P. Lechevalier, Paris.
- Duméril, C.** 1806. *Zoologie Analytique*. Paris.
- D'Hotman, D. & C. H. Scholtz.** 1990. Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology Memoirs Department of Agricultural Development* No. 77. 51 pp.
- Endrödi, S.** 1938. Die paläarktischen Rassenkreise der Gattung *Oryctes* (Ill.) *Archiv für Naturgeschichte. (N.F.)* 7: 53-96
- _____. 1951. Über die Gattung *Xylotrupes*. *Acta Biologica Hungarica* 2 (1-3): 239-253
- _____. 1958. Rassenkreis von *Scapanes australis* Boisd. *Bonn zoological Beitrage* 8(1): 71-74
- _____. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera: Lamellicornia) I Teil. *Entomologische Abhandlungen Museum Tierkunde, Dresden*, Bd. 33: 1-457
- _____. 1967. Die Rassenkreise der Gattung *Pentodon* (Col. Dynastinae). *Folia ent. hung. (series nova)* 20(10):167-195
- _____. 1985. *The Dynastinae of the World*. Series Entomologie. 28, Akadémiai Kiadó, Budapest & Junk, Hagen, 800 pp. 46 plates.
- Erichson, W. F.** 1848. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands*. Abt. I, Coleoptera 3: 801-968.
- Fabricius, J. Ch.** 1775. *Systema Entomologiae*. Flensburg y Lipsiae.
- _____. 1792. *Entomologia Systematica*. Hafniae.
- _____. 1801. *Systema Eleutheratorum*. Kiliae. Tomus I.
- Gemminger, M. & E. von Harold.** 1869. *Catalogus Coleopterorum, hucusque descriptorum synonymicus et systematicus. Scarabaeidae symptu*. E.H. Gummi, Monachii
- Gillet, J. J. E.** 1911. Scarabaeidae: Coprinae I. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol.19 (pars 38). pp.1-100
- Gilmour, J. S. L.** 1937. A Taxonomic Problem. *Nature* 139:1040-1042
- Gory, H. L. & M. A. Percheron.** 1833. *Monographie des Cetoines et genres voisins, formant, dans les familles naturelles de Latreille, la division des Scarabées melitophiles*. J.B. Bailliére Libraire. Paris
- Gravely, F. H.** 1918. A contribution towards the revision of the Passalidae of the world. *Memoirs Indian Museum* 7 (1): 1-143
- Halfpter, G. & E. G. Matthews.** 1966. The Natural History of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.* (12-14): 1-313
- Halfpter, G. & W. D. Edmonds.** 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Publicación 10, Instituto de Ecología, México. 176 pp.
- Hayes, W. P.** 1928. The epipharynx of lamellicorn larvae (Coleoptera) with a key to common genera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 21 (2): 282-306
- Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag. Berlin. 320 pp.
- _____. 1968. *Elementos de una Sistemática Filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires. 353 pp.
- _____. 1981. *Insect Phylogeny*. John Wiley and sons. New York. 514 pp.
- Hinton, H. E.** 1967. Structure and ecdysial process of the larval spiracles of the Scarabaeoidea, with special reference to those of *Lepidoderma*. *Australian Journal of Zoology*, 15: 947-953
- Holloway, B. A.** 1960. Taxonomy and phylogeny in the Lucanidae (Insecta: Coleoptera). *Rec. Domin. Mus.* vol. 3, part 4: 321-365

- Howden, H. F.** 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationships to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Can. J. Zool.* 60 (11): 2713-2724
- Howden, H. F. & B. D. Gill.** 2000. Tribes of New World Ceratocanthinae, with keys to genera and descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Sociobiol.* 35 (2B): 281-329
- lablokoff-Khnzorian, S. M.** 1977. Über die Phylogenie der Lamellicornia. *Entomologische Abhandlungen der Staatlichen Museum für Tierkunde, Dresden* 41 (5): 135-199
- Jacquelin du Val, P. N. C.** 1859-1863. Genera des coléoptères d'Europe. Vol. 3. Paris. 464 pp.
- Jahn, I.** (ed.). 2000. *Geschichte der Biologie*. 3. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg-Berlin.
- Jahn, I., R. Lothar & K. Senglaub** (eds.). 1982. *Geschichte der Biologie*. 1. Auflage. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- Jameson, M. L. & B. C. Ratcliffe,** 2002. Series Scarabaeiformia Crowson 1960 (= Lamellicornia) Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802. Introduction. Pp. 1-5. In: Arnett, R.H. Jr., M.C. Thomas, P.S. Skelley and J.H. Frank (eds.). *American Beetles* Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press, Boca Raton.
- Janssens, A.** 1949. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. *Bull. Instit. Roy. Sci. Nat. Belg.* 25 (15): 1-30
- Kaup, J. J.** 1871. Monographie der Passaliden. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 15: 1-126
- Kukalová-Peck, J. & J. F. Lawrence.** 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Can. Entomol.*, 125: 181-258
- Kuwert, A.** 1891. Systematische Uebersicht der Passaliden. Arten und Gattungen. *Deutsch Entomologische Zeitschrift*, 1: 161-192
- _____. 1896. Die Passaliden Dichotomisch Bearbeitet. *Novitates Zoologicae* 3: 209-235
- Lacordaire, Th.** 1856. *Histoire Naturelle des Insectes*. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris
- Lamarck, J. B.** 1801. *Système des Animaux sans Vertèbres*. Paris.
- Latreille, P. A.** 1796. *Précis des Caractères Génériques des Insectes, Disposés dans un Ordre Naturel*. Paris. 201 pp.
- _____. 1802. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes*. Familles Naturelles des Genres. Vol. 3 F. Dufant, Paris. 387 pp.
- _____. 1817. Les crustacés, les arachnides et les insectes. In: G. Cuvier (ed.), *Le Règne Animal distribué d'après son Organisation...*, vol. 3. Deterville, Paris. 653 pp.
- _____. 1825. *Familles Naturelles du Règne Animal. Exposées succinctement et dans un ordre analytique, avec l'indication de leurs Genres*. J.B. Bailliere, Paris. 570 pp.
- Lawrence, J. F. & A. F. Newton Jr.** 1982. Evolution and classification of beetles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 261-290
- _____. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). Pp. 779-1006. In: Pakaluk, J. and S.A. Slipinski (eds.) *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. Reprinted with permission in: Publicaciones Especiales No. 3, Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara.
- Leach, W. E.** 1815. *Entomology*. In: Brewster (ed.) *Edinburgh Encyclopedia*. Edinburgh. Vol.9 (1)
- Lindroth, C. H.** 1973. Systematics specializes between Fabricius and Darwin: 1800-1859. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 119-154
- Linné, C.** 1735. *Systema Naturae*. Lugduni Batavorum.
- _____. 1737. *Genera Plantarum*. Leiden.
- _____. 1758. *Systema Naturae*. Editio X. Holmiae.
- _____. 1767. *Systema Naturae*. Editio XII. Holmiae.

- _____. 1787. *Systema Naturae*. Editio XIII. Cura J. F. Gmelin. Lugduni.
- Machatschke, J. W.** 1957. *Genera Insectorum de P. Wytsman*. Fasc. 199-B. Coleoptera Lamellicornia. Scarabaeidae, Rutelinae, Anomalini. Ed. Mercurius, Anvers, Belgique. 228 pp.
- _____. 1972. *Coleopterorum Catalogus Supplementa*, Pars 66, fasc. 1 (Editio Secunda) Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae. Uitgeverij Dr. W. Junk, N.V. 361 pp.
- _____. 1974. *Coleopterorum Catalogus Supplementa*, Pars 66, fasc. 2 (Editio Secunda) Scarabaeoidea: Melolonthidae, Rutelinae. Uitgeverij Dr. W. Junk, N.V. pp. 362- 429
- MacLeay, W. S.** 1819. *Horae Entomologicae or Essays on the Annulose Animals*, 1. London. 524 pp.
- Martin-Piera, F. & J. I. López-Colón.** 2000. *Fauna Iberica*. Vol. 14. Coleoptera Scarabaeoidea I. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. pp. 22-33
- Martínez, A.** 1977. El género *Geniatosoma* Costa Lima, 1940 (Coleoptera, Melolonthidae, Rutelinae, Geniatiini). *Rev. Fac. Agron. (Maracay)* IX: 5-19
- _____. 1987. El género *Colacus* Ohaus, con la descripción de una nueva especie (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae, Agaocephalini). *An. Soc. Cient. Arg.* 217: 1-6
- Mayr, E.** 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- _____. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. MacGraw Hill, New York
- _____. 1982. *The growth of biological thought*. The Belknap Press, Harvard.
- Medvedev, S. I.** 1976. Sistematika i Filogenii Platinchatouyx Zhukov Palearktiki. *Entomologickoe Obozr. CCCP* 55 (2): 400-409
- Meinecke, C. C.** 1975. Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Zoomorphologie (Springer-Verlag)* 82: 1-42
- Morón, M. A.** 1976. Descripción de las larvas de tres especies mexicanas de pelidnotinos (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae) y algunas observaciones sobre su biología. *An. Inst. Biol. Univ. Nat. Aut. Méx., Ser. Zool.*, 74: 7-18
- _____. 1984. *Escarabajos, 200 millones de años de evolución*. Publicación 14. Instituto de Ecología, México. 131 pp.
- _____. 2001. Revision of the *rugipennis* group of *Phyllophaga* (*sensu stricto*) (Coleoptera: Melolonthidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 94: 771-808
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe, & C. Deloya.** 1997. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Sociedad Mexicana de Entomología, México. 280 pp.
- Mulsant, E.** 1842. *Histoire Naturelle des coléoptères de France, pt. 2. Lamellicornes*. Paris. pp.1-623
- Mulsant, E. & C. Rey,** 1871. *Histoire Naturelle des coléoptères de France. Lamellicornes et Pectinicornes*. Paris.
- Nel, A. & C. H. Scholtz.** 1990. Comparative morphology of the mouthparts of adult Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology Memoir Department of Agricultural Development*, No. 80. 83 pp.
- Nelson, G. & N. Platnick,** 1981. *Systematics and Biogeography*. Columbia University Press, New York.
- Nikolayev, G. V.** 1995. New data on the Systematics of the subfamily Ochodaeidae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zool. Zhur.* 74: 72-82
- Ohaus, F.** 1918. Scarabaeidae: Euchirinae, Phaenomerinae, Rutelinae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol. 20 (pars 66). 241 pp.
- _____. 1934. *Genera Insectorum, Coleoptera, Fam. Scarabaeidae: subfam. Rutelinae*. Erster Teil, fasc. 199A. 172 pp.

- Olivier, A. G.** 1789. *Encyclopedique méthodique. Histoire naturelle. Insectes*. Vol. 4, Panckoucke, Paris. 331 pp.
- _____. 1789-1808. *Entomologie, ou histoire naturelle des insectes, avec leurs caractères généraux et spécifiques, leur description, leur synonymie, et leur figure enluminée. Coléoptères*. Vols. 1-6. Paris.
- Papavero, N., J. R. Pujol-Luz & J. Llorente-Bousquets.** 2001. *Historia de la Biología Comparada. Volumen V. El Siglo de las Luces (Parte I)*. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Paulian, R.** 1941. Coléoptères Scarabéides. *Faune de France*. No. 38. Office Central de Faunistique, Lechevalier, Paris. 240 pp.
- _____. 1945. Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (Première Partie). *Faune de l'Empire Français III*. Librairie Larose, Paris. 225 pp.
- _____. 1960. Insectes Coléoptères Scarabaeidae. *Faune de Madagascar XI*. Institute Recherche Scientifique, Tananarive
- _____. 1988. *Biologie des Coléoptères*. Editions Lechevalier, Paris. pp. 76-80
- Paulian, R. & J. Baraud.** 1982. *Faune des Coléoptères de France, II. Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Editions Lechevalier, Paris. 477 pp.
- Pereyimhoff, P.** 1933. Coléoptères nouveaux ou mal connus de Berbérie (Scarabaeidae). *Bulletin Société Entomologique France XXXVIII*: 137-150
- Pretorius, E. & C. H. Scholtz.** 2001. Geometric morphometrics and the analysis of higher taxa: a case study based on the metendosternite of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Biol. J. Linn. Soc.* 74: 35-50
- Ratcliffe, B. C.** 1991. The scarab beetles of Nebraska. *Bull. Univ. Nebraska St. Mus.*, 12: 1-333
- Redtenbacher, L.** 1845. *Die Gattungen der deutschen Kaefer-Fauna nach der analytischen Methode bearbeitet, nebst einem kurz gefassten Leitfaden, zum Studium dieses Zweiges der Entomologie*. Wien. 177 pp.
- Reyes-Castillo, P.** 1970. Coleoptera Passalidae; morfología y división en grandes grupos. Géneros americanos. *Folia Entomol. Mex.* 20-22: 1-240
- Ritcher, P. O.** 1966. *White grubs and their allies*. Oregon State University Press, Corvallis. 219 pp.
- _____. 1969a. Morphology of the posterior procoxal bridges in Scarabaeoidea (Coleoptera). *Coleopt. Bull.* 23: 89-92
- _____. 1969b. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance, I. The abdominal spiracles. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 62: 869-880
- _____. 1969c. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance, II. Thoracic spiracles. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 62: 1388-1398
- Schenkling, S.** 1921. Scarabaeidae: Cetoniinae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol. 21 (pars 72). 431 pp.
- _____. 1922. Trichiinae-Valginae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol. 21 (pars 75). 58 pp.
- Schmidt, A.** 1910. Scarabaeidae: Aphodiinae. In: *Coleopterorum Catalogus*, vol. 19 (pars 20) 111 pp.
- Scholtz, C. H.** 1990. Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *J. Nat. Hist.* 24: 1027-1066
- Scholtz, C. H., D. D'Hotman, A. V. Evans & A. Nel.** 1988. Phylogeny and systematics of the Ochodaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *J. Entomol. Soc. Sout. Afr.* 51: 207-240
- Scholtz, C. H. & S. L. Chown.** 1995. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. Pp. 355-374. In: J. Pakaluk and S. A. Slipinski (eds.). *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Schuster, J. C. & P. Reyes-Castillo.** 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae. *An. Esc. nal. Cien. biol., Méx.*, 25: 79-116

- Scopoli, I. A.** 1763. *Entomologia Carniolica*. Trattner.
- Sharp, D. & F. A. G. Muir.** 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London*, Part III (December, 1912), pp. 477-641, plates XLII-LXXVIII
- Simpson, G. G.** 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Sokal, R. R. & P. H. A. Sneath.** 1963. *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Stafleu, F. A.** 1971. Lamarck, the birth of Biology. *Taxon* 20: 397-442
- Tuxen, S. L.** 1973. Entomology systematizes and describes: 1700-1815. In: *History of Entomology*. Annual Review Inc. Palo Alto.
- Virkki, N.** 1957. Structure of the testis follicle in relation to evolution in the Scarabaeidae (Coleoptera). *Can. J. Zool.* 35: 265-277
- Virkki, N. & P. Reyes-Castillo.** 1972. Citotaxonomy of Passalidae (Coleoptera). *An. Esc. nal. Cien. biol., Méx.*, 19: 49-83.
- Wagner, W. H.** 1961. Problems in the classification of ferns. Pp.841-844. In: *Recent advances in Botany*. University of Toronto Press, Toronto.
- Watrous, L. E. & Q. D. Wheeler.** 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11
- Westwood, J. O.** 1839. *Introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families*. Vol. 2. London. 352 pp.
- White, A.** 1842. Description of some hemipterous insects of the section Heteroptera. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 3: 84-94
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons. New York.
- Woodruff, R. E.** 1973. The scarab beetles of Florida (Coleoptera: Scarabaeidae) Part I. *Arthropods of Florida and neighboring land areas*, vol. 8. Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Gainesville. 220 pp.
- Zunino, M.** 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Reg. Scie. Nat.-Torino* 2 : 9-162
- _____. 1988. I Glaphyridae e la filogenesi degli Scarabaeoidea (Coleoptera). *Atti XV Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*. pp.329-333
- Zunino, M. & E. Monteresino.** 1990. Ideas preliminares sobre la evolución de los aparatos copuladores en Rutelinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) y la filogenia del grupo. *Rev. Soc. entomol. argent.* 48 (1-4): 3-13.

Recibido: 14 de enero 2003

Aceptado: 2 de mayo 2003