



La cápsula genital en machos de  
*Cicindelidia carthagena carthagena*  
(Dejean, 1831) (Coleoptera: Adephaga:  
Cicindelidae) observaciones sobre los  
escleritos abdominales internos, "el urito  
genital" y su posible uso en la  
sistemática y taxonomía



Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)

\*Autor corresponsal:

Gabriela López-Piña  
gabypineapple3@gmail.com

The genital capsule in males of  
*Cicindelidia carthagena carthagena*  
(Dejean, 1831) (Coleoptera: Adephaga:  
Cicindelidae) observations on the  
internal abdominal sclerites, "the genital  
urite" and their possible use in  
systematics and taxonomy

ERNESTOR OLIVEROS-GUZMÁN, \* GABRIELA LÓPEZ-PIÑA

Cómo citar:  
Oliveros-Guzmán, E., López-Piña, G.  
(2025) La cápsula genital en machos  
de *Cicindelidia carthagena carthagena*  
(Dejean, 1831) (Coleoptera: Adephaga:  
Cicindelidae) observaciones sobre los  
escleritos abdominales internos, "el  
urito genital" y su posible uso en la  
sistemática y taxonomía., México. *Acta  
Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 41,  
1–41.

10.21829/azm.2025.4112710  
elocation-id: e4112710

Recibido: 03 diciembre 2024  
Aceptado: 07 febrero 2025  
Publicado: 08 mayo 2025

José Miguel de Oñate #418, Col. Mariano Escobedo, CP: 58116, Morelia,  
Michoacán, México.

Editor responsable: Magdalena Cruz Rosales

**RESUMEN.** Se disecaron ejemplares macho de *Cicindelidia carthagena carthagena* (Dejean, 1831) para describir a detalle las estructuras que componen los terminalia masculinos, para un enfoque particular a los segmentos abdominales internos correspondientes a el esternito VIII, terguito VIII y el terguito IX, conjunto denominado urito genital. Así también, se hacen descripciones de los tejidos que se encuentran en

el complejo genital. Para comparativa se revisaron los segmentos que forman el urito en otros representantes de Cicindelidae con diferencias en la posición filogenética del grupo (*Cicindela campestris* Linné, 1758, *Tricordyla aptera* (Olivier, 1790), *Tetracha cyanides* (Bates, 1881) y *Manticora latipennis* Waterhouse, 1837). Además, se disecaron ejemplares de la familia Carabidae s.l. para contrastar diferencias morfológicas.

**Palabras clave:** Geadephaga; *Cicindela*; Escarabajos tigre; genitalia; morfología

**ABSTRACT.** Male specimens of *Cicindelidia carthagena carthagena* (Dejean, 1831) were dissected to describe in detail the structures that make up the male terminalia, with a particular focus on the interior abdominal segments corresponding to the sternite VIII, tergite VIII and tergite IX, a group called genital urite. Likewise, descriptions are made of the tissues found in the genital complex. For comparison, the segments that form the urite in other representatives of Cicindelidae with differences in the phylogenetic position of the group were reviewed (*Cicindela campestris* Linné, 1758, *Tricordyla aptera* (Olivier, 1790), *Tetracha cyanides* (Bates, 1881) and *Manticora latipennis* Waterhouse, 1837). In addition, specimens of the Carabidae s.l. family were dissected to contrast morphological differences.

**Key words:** Geadephaga; *Cicindela*; tiger beetles; genitalia; morphology

## INTRODUCCIÓN

En el estudio de los insectos se han empleado las estructuras sexuales como una herramienta de valor taxonómico, principalmente la genitalia de machos, por ser esclerotizada, de fácil extracción y de amplia diversidad morfológica (Werner & Simons, 2008; Zunino, 2012; Richmond *et al.*, 2016). La genitalia de la hembra, en la actualidad se usa con mayor frecuencia debido a que se postula el mismo papel evolutivo y complejidad morfológica que para las estructuras sexuales de los machos (Tanner, 1927; Zunino, 1971; Zunino, 1987; Zunino, 2012; Yassin & Orgogozo, 2013; Zunino, 2014). Esta diversidad morfológica ofrece información que permite interpretación en el contexto de algunas teorías de reconocimiento y selección sexual, coevolución y antagonismo en la reproducción de los insectos (Robertson & Peterson, 1982; Eberhard, 2001; Eberhard, 2004; Eberhard, 2006; Eberhard, 2010; Richmond, 2014).

Respecto a la cápsula genital/terminalia, se trata de términos empleados por autores como Du Val (1857), Verhoeff (1893 & 1895), Berlese (1909) o Jeannel (1955) al conjunto de estructuras modificadas para la reproducción en los insectos, la cual se compone por una serie de órganos, tejidos, edeago/ovopositor y somitos abdominales. En contexto, el número de los segmentos abdominales en los insectos es variable llegando a observarse hasta 12 en algunos proturos, concordando con la evidencia del desarrollo embrionario que sugiere que en los hexápodas primitivos no se rebasó tal cifra. Dicho eso, lo más común es que el abdomen de la mayoría de los insectos actuales comprenda entre 10 y 11 segmentos como máximo, con una tendencia clara a la reducción/desaparición de los escleritos terminales o su modificación como estructuras de soporte o agarre para facilitar la cópula, formado así parte del complejo genital (Snodgrass, 1935; Triplehorn & Johnson, 2005; Alonso-Zaragaza, 2015).

En Coleoptera, adicional al estudio del lóbulo medio, parámeros y endofalo de los machos, en varias familias se han descrito escleritos que comprenden estructuras del conjunto de la cápsula

genital/terminalia, entre los cuales se encuentran segmentos abdominales modificados internamente (invaginados/retraídos). El urito genital/urito/ring sclerite/tegmen/“lámina dorsal” *sensu* Jeannel, estructura conformada por la fusión de esternitos, tergitos y pleuritos, en donde el tegmen se origina por la fusión de los uroesternitos, urotergitos y los pleuritos formando una estructura anular que puede ser libre, parcial o completamente fusionada a estructuras como el lóbulo medio o a los parámeros, este esclerito presenta amplia variabilidad anatómica dependiendo el grupo de interés, pero de caracteres estables y de utilidad taxonómica (Verhoeff, 1893; Jeannel, 1955; lablokoff-Khnzorian, 1980). Ejemplos de menciones del urito o escleritos que forman parte de él son: Martínez (1976), en la descripción de una especie de lucánido (Lucanidae: Aesalinae) ilustra y menciona la estructura como el IX urito abdominal, esto en escarabeiformes. Para Lackner (2014) los escleritos abdominales que conforman el urito en un género de la subfamilia Saprininae (Histeridae) corresponden a los tergitos IX + X. Durante la descripción de la especie *Epipocus olmecus*, Arriaga-Varela *et al.* (2015) (Endomychidae), describen lo que llaman “Segmento abdominal” *sensu* Verhoeff. Arriaga-Varela *et al.* (2023) en la resurrección del estatus de familia en un grupo de Coccinelloidea (Cerasommatidiidae), mencionan en las descripciones la característica de forma y grado de esclerotización en el tegmen y si este se encuentra fusionado o no al pennis. Cabras *et al.* (2022) describen tres especies de *Metapocyrus* Heller, 1912 (Curculionidae) y se limitan a mostrar las estructuras correspondientes a lo que definen como el esternito IX. Gae-Nam y Kee-Jeong (2022) describen brevemente la morfología de los escleritos abdominales internos en tres especies de la subfamilia Paederinae (Staphylinidae), donde se aprecian diferencias morfológicas en el esternito interno IX. Más recientemente, Martínez-Luque y Johnson (2023) describen a detalle la configuración del esternito IX en los machos de *Scaptolenus acrognathus* Champion, 1896 (Elateridae) y las estructuras homólogas en la hembra. Rodríguez-Mirón *et al.* (2023) describen el polimorfismo de las estructuras sexuales masculinas (tegmen + parámeros) en poblaciones de *Vesperoctenus flohri* Bates, 1891 donde cabe resaltar que esta estructura posee fusionados los parámeros en el ápice y Romanowski *et al.* (2023), en la contribución al conocimiento de la catarinas/chinitas (Coccinellidae) de las Islas Canarias, mencionan e ilustran estructuras referentes al tegmen y a los segmentos IX y X.

En lo particular, para Arnett y Thomas (2001), el abdomen de los coleópteros adéfagos se compone de nueve segmentos, los cuales se pueden identificar por los pares de espiráculos. Por otra parte, Deuve (1988a & 1993) y Machado (1992) sugieren que en el abdomen de Adephaga los esternitos visibles generalmente son seis, salvo en Cicindelidae, Brachininae y Gyrinidae cuyos machos presentan siete segmentos visibles, o hasta ocho en algunos Brachininae. Mientras que la observación de los tergitos no invaginados resulta más compleja y menos utilizada para la sistemática y taxonomía del grupo de acuerdo con Machado (1992). De acuerdo con Deuve (1988b) como se citó en Pérez-González y Zaballos (2019), en los machos de cicindélidos el último esternito externo visible corresponde al segmento VII, mientras que para las hembras es el esternito VI, los tergitos visibles corresponden a los segmentos II-VII para ambos sexos y en las hembras los esternitos VII y VIII están fusionados conformando parte del ovopositor. Algunos ejemplos del uso práctico del urito interno en los Adephaga, se puede recurrir al manuscrito de Tremouilles (1989), quien brinda descripciones detalladas de especies del género *Thermonectus* Eschscholtz, 1837 (Hidraecephaga: Dytiscidae) en donde menciona la importancia taxonómica y el polimorfismo del urito genital de las especies incluidas en el trabajo. Concretamente para el caso de la fauna Geadephaga, se han realizado descripciones del urito en algunas especies en la familia Carabidae: Belousov y Kabak (2014) en su revisión del género *Junnanotrechus* Uéno y Yin, 1993 (Trechinae), describen algunas especies, incluyendo en el apartado de los genitalia, descripciones

del esclerito interno al que llaman "Urite", proporcionando comparaciones breves con otros integrantes de la familia Carabidae, reconociendo el parecido como reflejo de la estrecha relación entre esos grupos taxonómicos y recomiendan tomar con cierta reserva su uso en la taxonomía. Pérez-González y Zaballos (2019) ilustran las estructuras correspondientes al urito de 20 taxones de la tribu Anillini (Carabidae) y describen con detalle la composición morfológica de lo que llaman "Ring esclerite" que puede tratarse de la porción costal del lateroterguito IX acorde con Deuve (2018) o del esternito IX de acuerdo con Magrini (2014).

En Cicindelidae el uso de las estructuras terminales se ha limitado a las descripciones del aedeagus (edeago), en particular del lóbulo medio, para la descripción convencional de nuevas especies y del endofalo, estructuras que han ayudado para la separación supraespecífica (Rivalier, 1950; Rivalier, 1954; Rivalier, 1958; Rivalier, 1961; Rivalier, 1963; Fukuda *et al.*, 2019;) e interespecífica (Matalin, 1998; Acciavatti, 2011; Anichtchenko & Wiesner, 2024;). Ocasionalmente se han trabajado los ovipositores de algunas especies, dado que la cápsula de este se encuentra fuertemente esclerotizada y los escleritos externos ofrecen información taxonómica (Freitag, 1972; Matalin, 1998) y las estructuras internas han sido relevantes para la separación supraespecífica como en el caso de los subgéneros *Gaymara* y *Plectographa* (Freitag & Barnes, 1989).

En la actualidad, para los Cicindelidae no se utilizan los escleritos abdominales adyacentes al edeago ni el urito genital como caracteres de valor taxonómico. En este manuscrito se consideran las propuestas de López-López y Vogler (2017), Duran y Gough (2020) y Gough *et al.* (2020) para sustentar la categoría de familia independiente para los cicindélidos y los carábidos. Así mismo, las especies mexicanas de la tribu Cicindelini que se han considerado dentro del género representativo *Cicindela* Linné, 1738 (Bates, 1881-1884; Bates, 1884; Bates, 1882; Bates, 1890; Horn, 1903; Horn, 1930; Cazier, 1948; Cazier, 1954; Cazier, 1960; Murray, 1979), se ajustan a la propuesta de Rivalier (1954) quien describió por primera vez el saco interno/endofalo para la fauna mexicana de escarabajos tigre, cuyas características observadas permiten definir ocho géneros hermanos de *Cicindela*, siendo *Cicindelidia* Rivalier, 1954 el de mayor riqueza en México (Rivalier, 1954; Wiesner, 1992; Duran & Roman, 2020; Wiesner, 2020) por lo cual el presente estudio se enfoca en la especie *Cicindelidia carthagena carthagena* (Dejean, 1831) seleccionada de entre 29 especies nacionales examinadas, debido a su amplia distribución y poblaciones numerosas que permitieron mayor número de especímenes para disección y por ser la especie tipo del género. En este manuscrito se da a conocer la estructura detallada de los segmentos abdominales internos y su propuesta como caracteres útiles en la taxonomía y separación específica del grupo, la descripción y propuesta de estructuras internas del endofalo y tejidos que con anterioridad no se mencionan en la literatura especializada, con la finalidad de contribuir a la taxonomía del grupo e incluso llegar a esclarecer su posición sistemática dentro de los adéfagos en trabajos futuros a mayor escala.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se disecaron especímenes de *Ci. carthagena* provenientes de diferentes localidades de México, con la finalidad de desglosar la configuración morfológica de las estructuras de la cápsula genital masculina, con enfoque a las placas correspondientes al urito genital. Se utilizaron para comparación las estructuras de la especie tipo de la familia: *Cicindela* (*Cicindela s. str.*) *campestris* Linné, 1738, además, se revisaron estructuras de *Tricondyla aptera* (Olivier, 1790), *Tetracha cyanides* (Bates, 1881) y *Manticora latipennis* Waterhouse, 1837, con los cuales se representan cuatro de las siete tribus reconocidas (Bouchard *et al.*, 2011, Duran y Gough, 2020; Wiesner, 2020). Se revisaron 17 especies de carábidos (material elegido por disponibilidad), de los cuales solo se

consideraron dos especies para este manuscrito debido a que el resto solo se trabajó taxonómicamente a nivel familia, ambas especies elegidas se utilizaron para representar y comparar el acomodo de las placas internas en contraste con los cicindélidos. El material examinado proviene de la Colección de Insectos de referencia **CIOLE**: «Colección de Insectos Oliveros-López Edahí», la cual es personal, ubicada en la ciudad de Morelia, Michoacán, México, en proceso de registro y de la cual es responsable el primer autor.

**Material revisado:** Carabidae, Harpalini: *Harpalus* sp. Latreille, 1802. 7 ♂ 19°26'21.0" -102°05'47.0" Zapién, Uruapan, Michoacán 19/07/2009 Col: E. Oliveros Leyva y E. Oliveros-Guzmán; Carabini: 2 ♂ *Calosoma atrovirens* Chaudoir, 1869, 19.666472 -101.135028, Los Filtros Viejos, Morelia, Michoacán, 14/07/2024 Col: E. Oliveros-Guzmán. Cicindelidae, Cicindelini: *C. campestris*: 1 ♂ Sevilla, España. Ci. carthagena: 1 ♂ 17.637446, -101.558789, Zihuatanejo, Guerrero 24/11/2014 Col: I. Martínez, A. Quijano y E. Oliveros; 4 ♂ 18.526197, -103.603010 La Placita, Aquila, Michoacán 14-28/08/16, Col: R. González y E. Oliveros; 2 ♂ 17.936608, -102.232630, Lázaro Cárdenas, Michoacán 14/12/2020, Col: G. López y E. Oliveros; 1 ♂ 21.515656, -105.256073, San Blas "Las islitas", Nayarit 24/11/2018, Col: R.D. Maldonado y E. Oliveros; 1 ♂ 17.298104, -101.051526, Bahías de Papanoa, Guerrero 01/06/2019, Col: E. Oliveros; 1 ♂ 15.728320, -96.739523, Ventanilla, Oaxaca 11/05/2019, Col: E. Oliveros. Collyrini: 1 ♂ *Triconyyla aptera*, Papua Nueva Guinea. Manticorini: 1 ♂ *Manticora latipennis*, Tanzania. Megacephalini: 6 ♂ *Tetracha cyanides* 19.612469, -101.054616, El Palmar, Charo, Michoacán 23/04/2021, Col: M. Ramírez, S. Montañez, L. López, A. Casimiro y E. Oliveros.

Para la extracción de las estructuras, primeramente, los ejemplares montados en seco fueron reblandecidos en una solución compuesta de 100 ml de agua, 10 ml de vinagre de manzana y 5 ml de jabón líquido de uso casero, dejándose reposar por un periodo aproximado de 15 minutos a una temperatura aproximada de 45°C. El material preservado en alcohol al 70%, se dejó en la misma solución por un periodo de 24 a 36 horas antes de la disección. Para la observación de la cápsula genital completa, se procedió a remover el abdomen desde la porción posterior del metatórax y metacoxas. Se realizaron cortes en la región pleural para remover con cuidado los terguitos de manera lateral cuidando de no romper las estructuras de interés. Una vez localizada la cápsula, se fueron retirando los órganos y tejidos aledaños con agujas y pinzas de disección para la toma de material fotográfico. No se emplearon soluciones para disolver tejidos, con la finalidad de poder observar las membranas que unen los somitos, así como las glándulas accesorias entre otros tejidos, cuyas descripciones se basan en las propuestas por Snodgrass (1935).

Para la eversión del endofalo se empleó un método casero en desarrollo, que se basa en el principio de Fukuda *et al.* (2015 & 2019). Este consistió en inyectar con una jeringa hipodérmica a la cual se le ha rebajado la punta con un esmeril para dejarla roma, una mezcla de agua y alcohol en proporciones 1:1. En el orificio de la jeringa se insertó el edeago por su región basal, se pegó en el orificio de la aguja y se selló con cianoacrilato comercial para uso en acuariofilia. El dispositivo fue fabricado con materiales caseros y consistió en un soporte para la jeringa y un tornillo de rosca fina que permite empujar el émbolo lentamente para inyectar el líquido hasta lograr evertir el endofalo (Anexo 1). Se describieron las estructuras de la genitalia con base en la terminología utilizada en literatura especializada para los cicindélidos (Rivalier, 1954; Matalin, 1998; Matalin, 1999; Fukuda *et al.*, 2015; Fukuda *et al.*, 2019). Aunque existen diferentes técnicas empleadas para la eversión del saco interno, hasta el momento y por disponibilidad este es el método por el cual se obtuvieron resultados positivos para las estructuras en Cicindelidae.

Las muestras obtenidas de los segmentos abdominales fueron preparadas en laminillas para su observación en un microscopio óptico estudiantil Amscope® con el objetivo 4x, 10x, 20x

y 40x. Se aplicó un haz de luz por encima de la muestra para evitar la transparencia por el exceso en la potencia de la luz incidente que proviene del condensador, creando un efecto similar al campo oscuro. Muestras de las membranas se prepararon con una tinción en azul de metileno en dilución 1.1 en agua para su observación. Las escalas y el material fotográfico de los escleritos se realizaron con una cámara digital MD500 y el Software Amscope®; las fotografías del *habitus* y del endofalo se realizaron en un microscopio estereoscópico Elvar 1970, con la técnica de Stack para posteriormente dar ajustes en el software Adobe Photoshop 6s®.

En la terminología empleada se utilizaron abreviaturas estandarizadas, los términos que se proponen como nuevos para Cicindelidae y aplicables a los Carabidae se denotan entre comillas dobles «». En negritas se resaltan las abreviaturas en general. Para los segmentos abdominales se utiliza la numeración romana establecida, pero al referirnos en un mismo párrafo acerca de segmentos correspondientes al zona ventral o dorsal se le coloca un sufijo referente a su posición, Ej.: «Petaloide» = **Ptl**, Esternito VII = **EVII** o Terguito VI = **TVI**.

#### Abreviaturas utilizadas:

A= Ano	EVI= Esternito VI	Mmx= Membrana exofálica
AE= Abertura de eyección	EVII= Esternito VII	Mt= Median tooth/Diente medio
Ap= Apodema	EVIII= Esternito VIII	Mtr= Microtriquias
As= Alerón sagital	Fd= Franja discal	Mu = Musculatura
Aso= Arco somal	Fl= Flagelo	Mua= Músculo aductor
B= Basal (Vejiga del endofalo)	Flc= Flecha	Mub= Músculos basales
Bfl= Bastilla flagelar	Fp= Fóvea periapical	Muf= Músculo falobasal
BLR= Basilateral Right/	Fr= Furquilla	Mug= Músculo genital
Basilateral derecha	Gch= Gancho	Mui= Músculos intopleurales
Bmu= Bloques musculares	GIA= Glándula accesoria	MuB= Muesca basal
BV= Basiventral	Gla= Glándulas abdominales	MV= Mesoventral
Ca= cresta apical	Go= Gónadas	Og= Orificio glandular
CaG= Cápsula genital	HE= Hemiesternitos	Pa= Pápulas
CsG= Canal subgenital	I = Íleo	Pbl= Placa basal
CLa= Callo laminar	LI= Lateral izquierda	PBV= Postbasal ventral
Cn= Canaleta	Li= Limbo	Pc= Postcacera
Co= Colon	LI= Lower limitator/Limitador	Pd= Placa distal
Cpa= Cresta preapical	inferior	Pfl= Pie flagelar
Cs= Conducto seminífero	LIz= Lateral Izquierda	Pl= Pleura
D= Disco	Lml= Lamela	Plb= Placa basal
DA= Dorsoapical	Lmll= Laminilla	Prm= Parámeros
DAD= Dorsoapical derecha	MA= Mesoapical	Ptl= Petaloide
Dsm= Ducto somal	Mme= Membrana epitelial	Pza= Pieza arciforme
Ed= Edeago	Mmf= Membrana endofálica	R= Ring/anillo (Tegmen del urito)
Ef= Endofalo	Mmi= Membrana intersegmental	Rb= Región basipleural
Ep= Escotadura periapical	Mmp= Membrana pleural	Rd= Región distal
Epp= Epipleurito	Mmlm= Membrana laminar	Re= Recto
ES= Escudo	Mmu= Membrana urogenital	S= Sedas
Esa= Escudillo apical	Mmvp= Membrana ventropleural	Sfl= Surco flagelar
Esp= Espícula		
Espr= Espiráculo		

Sg= Sutura glandular	Tco= Tubo conectivo	Ue= Unión epipleural
SNC= Sistema nervioso central	Tm= Tubos de malpighi	UI= Upper limitator/Limitador
SNP= Sistema nervioso periférico	TIX= Terguito IX	superior
Spr= Spring	TVI= Terguito VI	VA= Ventroapical
Ssa= Surco sagital	TVII= Terguito VII	
	TVIII= Terguito VIII	

## RESULTADOS

*Cicindelidia carthagena carthagena* (Dejean, 1831).

*Cicindela carthagena* Dejean, 1831, *Species general des coleopteres*, vol. 5, p. 229.

*Cicindela carthagena hentziana* W. Horn (Leng), 1926, in Junk, *Coleopterorum catalogus*, vol. 1, p. 289.

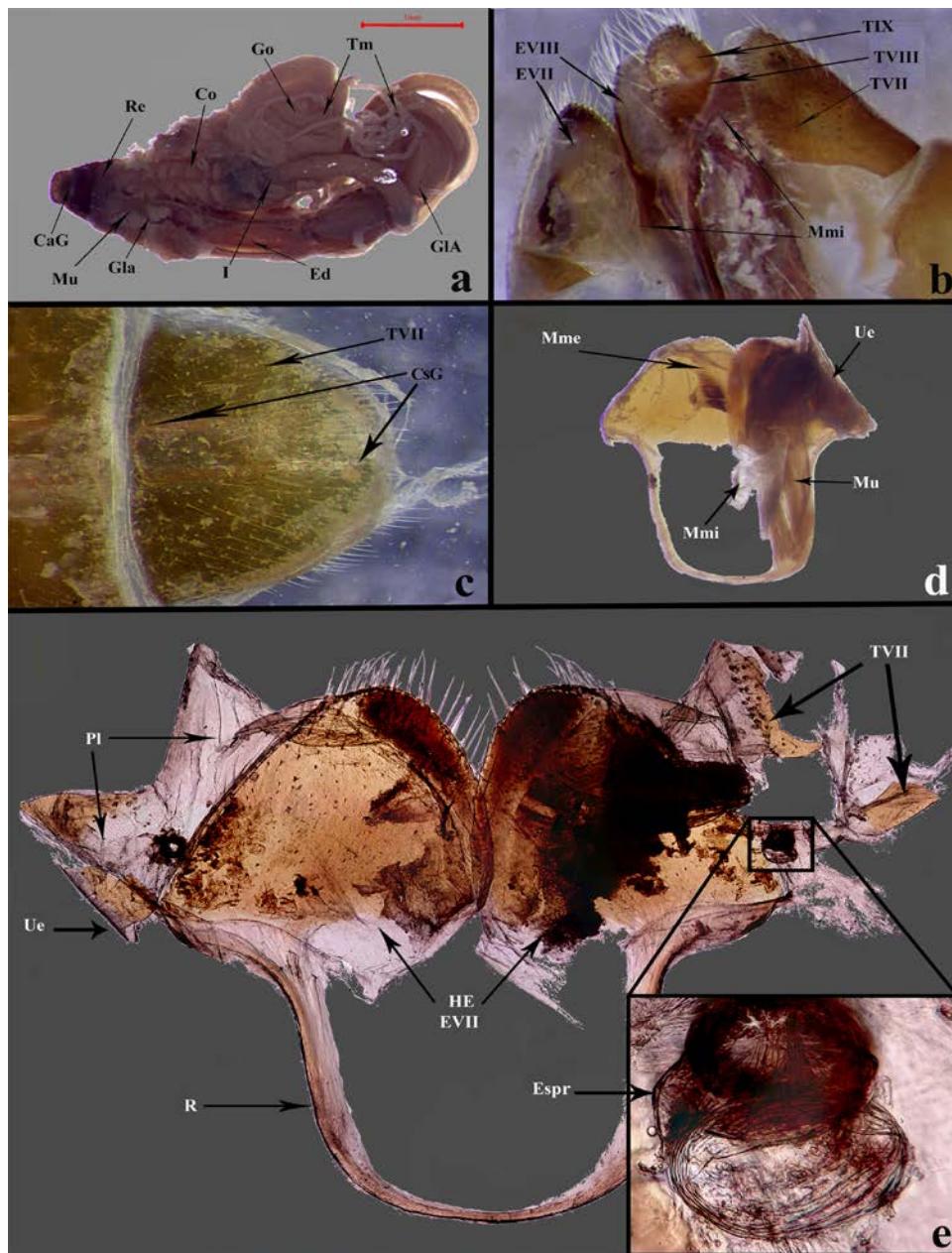
*Cicindela carthagena hentzi* W. Horn (G. Horn), 1926, in Junk, *Coleopterorum catalogus*, vol. 1, p. 289.

*Cicindela carthagena colossea* W. Horn, 1926, *Ent. Blatter*, vol. 4, p. 169.

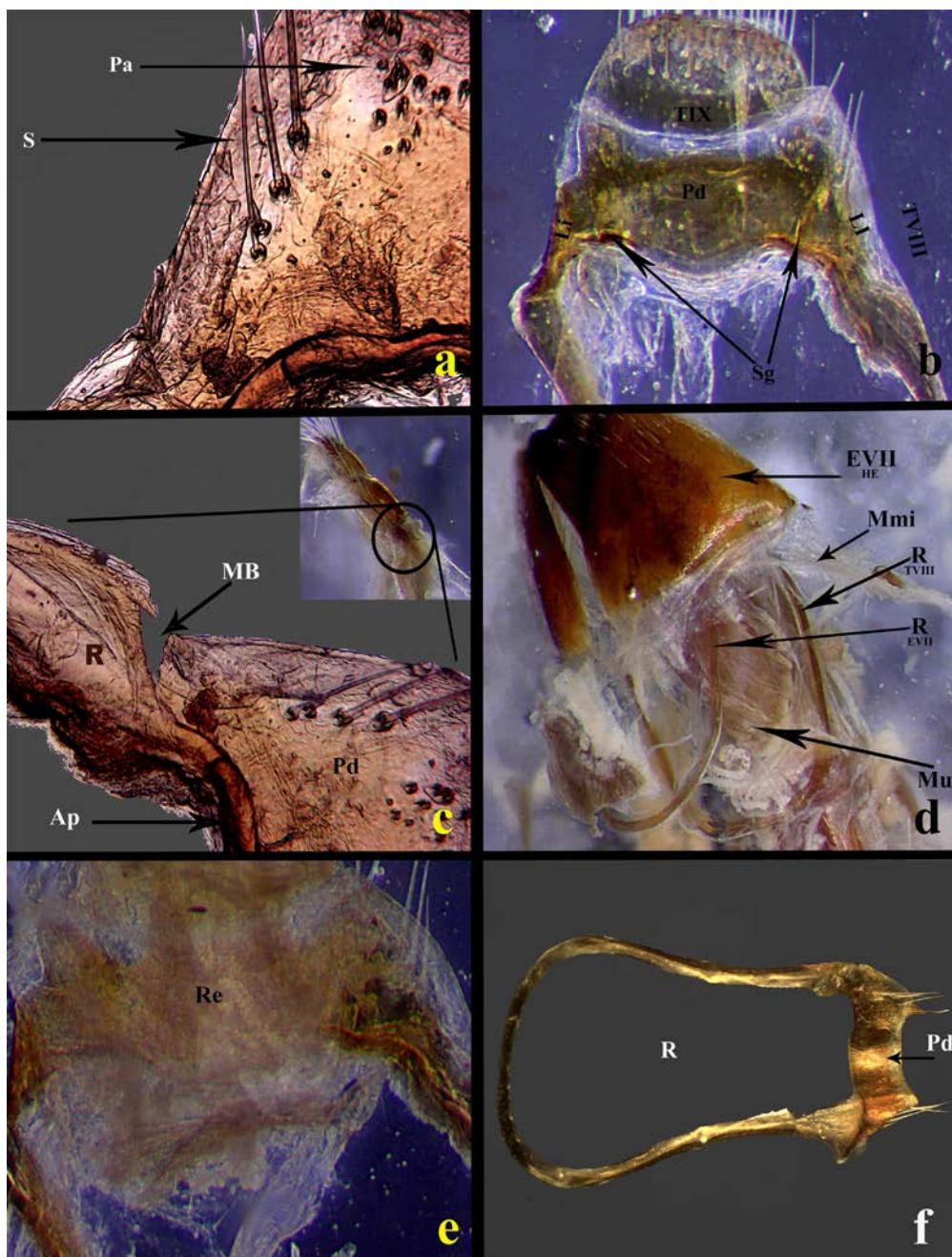
**Caracterización morfológica.** Al remover los terguitos de manera lateral es posible observar el acomodo de los órganos, glándulas, tráqueas y otros tejidos (Fig. 1a). Distalmente se encuentra la cápsula genital, la cual se compone de placas abdominales como lo son el esternito **EVIII**, los terguitos **TVIII + TIX** formando el urito, el lóbulo medio y parámeros, membranas intersegmentales las cuales unen el complejo estructural a la pared interna del abdomen (Fig. 1b). Dorsalmente la membrana intersegmental une la cápsula desde el margen interno al **TVII**, el cual presenta una acanaladura longitudinal y poco impresa mesialmente que se extiende hasta el segmento **TVI**, «Canal subgenital» **CsG** (Fig. 1c). El **EVII** está diferenciado en dos placas externas denominadas hemiesternitos **HE**, posee la cara ventral cubierta de paquetes longitudinales de tejido muscular, desde la base hacia el margen lateral en donde se insertan en el apodema epipleural; en la porción posterior de la placa la pleura se pliega sobre la misma, dando la apariencia de que el último espiráculo se fusiona a la cutícula (Figs. 1c, d, e).

**Urito genital (Ur= TVIII + TIX + EVIII):** anteriormente se ubica sobre el margen interno del **EVII**, distalmente sobresale en la abertura urogenital por debajo del pigidio; la región anterior es un marco esclerotizado con bordes internos y externos membranosos; en la porción posterior se encuentra parte de la placa esclerotizada correspondiente al **TVIII** o «Placa distal» **Pd** y apicalmente el terguito terminal **TIX**. La placa apical es reducida en comparación con **TVIII** (contando el anillo), esclerotizada casi en su totalidad, con una zona semimembranosa en la base; tegumento con puntuación y sedas insertadas en el primer cuarto marginal. Ventralmente se inserta la placa del **EVIII** unida desde la mitad del ángulo posterior de la **Pd** del **TVIII**. Ventralmente está cubierto por una membrana elástica de color blanquecino o «Membrana epitelial» **Mme** que une la estructura de la cápsula genital internamente, parcialmente libre hacia el ápice en la región anal. A continuación, se detallan las estructuras:

**Terguito VIII (TVIII= Pd + R):** por lo menos 4 veces más grande que el segmento apical, conformado por la placa distal y el anillo. Dorsalmente la **Pd** es de tegumento isodiamétrico, con dos ángulos posteriores proyectados hacia el ápice. La quetotaxia se ubica sobre los ángulos y se compone de 6 sedas largas blanquecinas a cada lado, las cuales se insertan en pápulas y no en fosetas; márgenes laterales (zona del limbo) ligeramente plegados hacia abajo (Figs. 2a y f); dos canales longitudinales poco visibles, las cuales van del apodema marginal hacia el ángulo y dividen el disco y el limbo, de los cuales sólo es posible visualizar la base en el microscopio óptico «Sutura



**Figura 1.** Estructuras internas en *Ci. carthagena carthagena*. **a)** Organización de los órganos y tejidos aledaños a la capsula genital (vista dorsal), escala 1 mm. **b)** Corte en la zona pleural de la cápsula genital, se muestran las placas abdominales externas e internas. **c)** Acanaladuras en los tergos distales (vista ventral). **d)** Configuración del esternito VII; hemiesternito izquierdo limpio, únicamente con una porción de la **Mme**; lado derecho mostrando el acomodo de los paquetes musculares y la unión de la epipleura. **e)** Esternito VII sin la musculatura, se aprecian los dos hemiesternitos parcialmente libres, parte de la **Mme** que cubre la cutícula, fragmentos marginales del tergito VII, el último par de espiráculos respiratorios, sedas apicales y el anillo, objetivo 4x, espiráculo en objetivo 20x. Abreviaturas: **CaG**= Cápsula genital, **Co**= Colon, **CsG**= Canal subgenital, **Ed**= Edeago, **Espr**= Espiráculo respiratorio, **EVII**= Esternito VII, **EVIII**= Esternito VIII, **GIA**= Glándula accesoria, **Gla**= Glándula abdominal, **Go**= Gónadas, **HE**= Hemiesternitos del segmento 7, **I**= Íleo, **Mu**= Músculo, **Mme**= Membrana epitelial, **Mmi**= Membrana intersegmental, **PI**= Pleura, **R**= anillo, **Re**= Recto, **Tm**= Tubos de malpighi, **TVII**= Tergito VII, **TVIII**= Tergito VIII, **TIX**= Tergito IX y **Ue**= Unión epipleural.



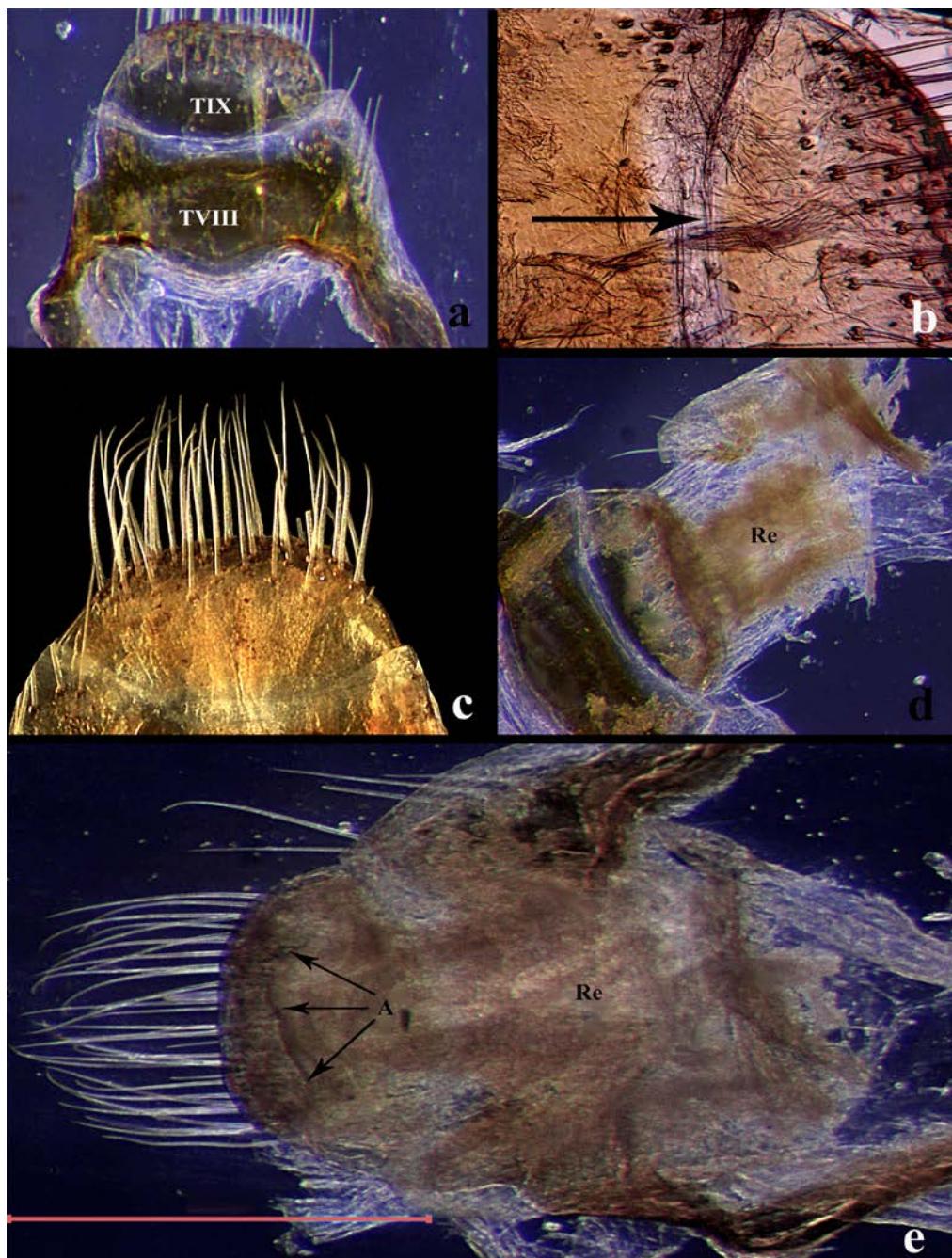
**Figura 2.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Quetotaxia presente en el limbo de la placa distal, las pápulas son los puntos de anclaje de las sedas, dado que la cutícula en estas placas es delgada. **b)** Vistazo general de los segmentos terminales, el disco se divide del limbo por los surcos glandulares; el limbo se pliega ventralmente, objetivo 10x. **c)** Punto de fusión entre el anillo y la placa distal (La región del anillo visible se posiciona verticalmente con respecto al placa distal, para la imagen se preparó en una laminilla para visualizar la muesca basal), objetivo 10x. **d)** Se muestra la posición de los anillos (**EVII** y **Ur**), en medio de las dos placas existe un paquete laminar de músculo, toda la estructura se recubre por membranas intersegmentales, vista ventro lateral. **e)** Vista ventral de la placa distal, la **Mme** es densa, blanquecina y se fusiona al recto, el cual puede distinguirse por mayor densidad en el tejido. **f)** Estructura general del **TVIII**, el anillo con la base de ángulos redondeados, placa distal sin el segmento IX, ligeramente aplastada debido a su disposición marginal hacia el vientre, objetivo 4x. Abreviaturas: **Ap**= Apodema, **CaG**= Cápsula Genital, **D**= Disco, **He**= Hemiesternitos, **Li**= Limbo, **Mu**= Musculatura, **Mmi**= Membrana intersegmental, **Pa**= Pápulas, **Pd**= Placa distal, **R**= Anillo, **Re**= Recto, **Sg**= Sutura glandular, **TVIII**= Terguito VIII, **TIX**= Terguito IX y **Ur**= Urito.

glandular» **Sg** (Fig. 2b). El anillo funge como la extensión basal del **TVIII** o lo que corresponde al tegmen, similar en forma al del **EVII** (Ver figuras. 1d y e), la diferencia radica en la unión, debido a que en el **EVII** el anillo está fusionado/connado a los hemiesternitos de manera horizontal; mientras que el anillo del **TVIII** posee una apófisis articulada, marcada por una muesca que deja libre la base marginal de la **Pd**, la extensión del anillo se curva y fusiona inmediatamente a la placa, formando un apodema basal, por lo tanto, la porción que se une a **Pd** queda en posición vertical (Fig. 2c). El largo de la estructura es proporcional para albergar la porción media terminal del edeago, quedando la base y parámeros fuera de la misma; en su porción basal se pliega en el marco basal del **EVII**, uniéndose a este por las **Mmi**, resguardando los paquetes de tejido muscular entre el **EVIII** y el **EVII** (Fig. 2d). Internamente **Pd** se encuentra cubierta por la **Mme**, de color blanquecina y de mayor grosor que la presente en los somitos externos II-VII y la fusión parcial del recto (Fig. 2e). Finalmente, la forma del anillo es semirectangular con los ángulos anteriores redondeados, la estructura es delgada y flexible (Fig. 2f).

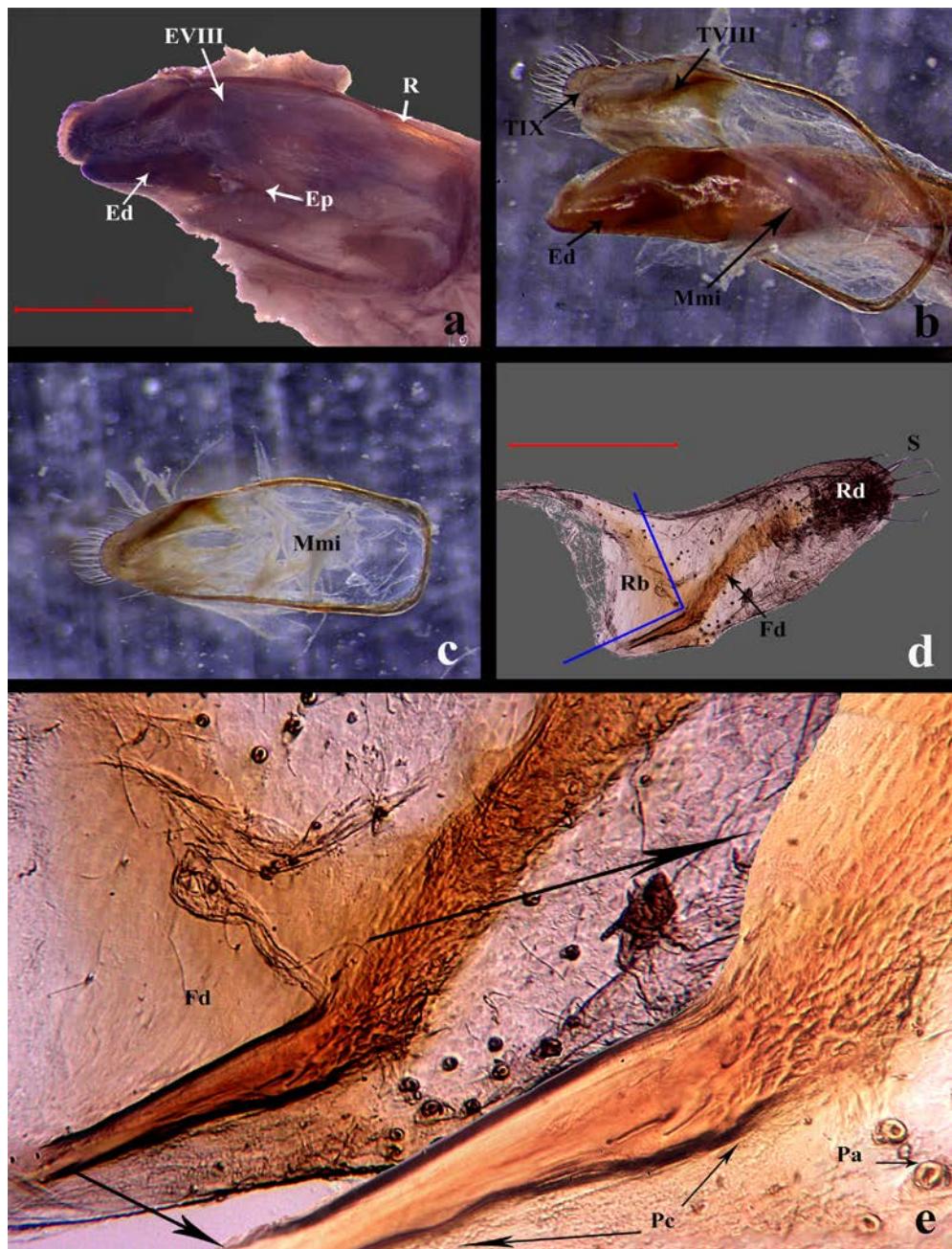
**Terguito IX (TIX):** Es la placa apical de la cápsula genital, se inserta medialmente en el margen posterior del **TVIII**; más ancha que larga, margen redondeado (Fig. 3a). La superficie del disco es esclerotizada, isodiamétrica; la porción basal semimembranosa, poco cubierta por el margen posterior del **TVIII** (Fig. 3b). El tegumento consta de  $\pm$  36 sedas largas, tan largas como la misma placa, estas se insertan en pápulas poco proyectadas dispuestas en el margen y se extienden aproximadamente a la mitad (Fig. 3c). Ventralmente el **TIX** se encuentra cubierta por la **Mme** con las mismas características a la presente en el **TVIII**; el recto se fusiona directamente a la **Mme** dejando parcialmente libre el ano por debajo del margen (Figs. 3d y e).

**Esternito VIII (EVIII):** Se trata de un segmento modificado, asimétrico, de superficie rugosa; la placa se fusiona en el marco del **TVIII** sobre la porción izquierda, en vista ventral queda en el lateral derecho (Fig. 4a). La **Mmi** cubre aproximadamente dos tercios de la porción basal del **EVIII**, forma una escotadura en el lateral izquierdo o «Escotadura periapical» **Ep** compuesta de dos pliegues formados por la **Mmi** (Figs. 4a, b, c), la cual permite la expulsión del edeago, por ser de carácter elástica. Ventralmente el tegumento se puede dividir en dos regiones: «Región distal» **Rd**, que comprende la región esclerotizada y rugosa que abarca desde el pliegue derecho de la **Ep** hacia el ápice, en la cual se insertan las sedas y una línea dorsal esclerotizada y la **Rb** «Región basipleural», la cual comprende desde el margen izquierdo por un costado de la **Ep** hasta el lateral derecho del anillo y la zona posterior de **Rd**, de la cual se distingue por ser poco esclerotizada y hialina en los márgenes (Fig. 4d). La porción que corresponde a **Rd**, se proyecta distalmente a la altura marginal de **TIX**, se une a la estructura de la **Pd** aproximadamente a la mitad del ángulo posterior del **TVIII**. Presenta una mancha esclerotizada longitudinal en forma curva o «Franja discal» **Fd**, la cual brinda rigidez a la estructura hacia el ápice y donde aparentemente se sujetan la **Mmi** correspondiente a los segmentos **EVII** y **EVIII**, se caracteriza por ser de tegumento cubierto de microrugosidades irregulares que dan la apariencia de ser espínulas, la base es lisa, con márgenes engrosados a la cual se le denominó «Postcacera» **Pc**, la cual puede ser una acanaladura derivada del punto de anclaje al anillo del **TVIII** (Fig. 4e). La función de este esternito parece ser únicamente de soporte al edeago en reposo o secundariamente la limpieza. Ventralmente el **EVIII** está recubierto por Tejido epitelial, el cual se encuentra cubierto por una membrana que une los dos segmentos (**EVIII** y **TVIII**) de manera interna junto a fibras musculares (Fig. 5a). La placa se encuentra fuertemente fusionada al **TVIII**, desde el ángulo posterior de la **Pd**, de la cual se distingue por un pliegue ventral, sin división por el alto grado de fusión; el patrón del tegumento tipo isodiamétrico con formas irregulares y barrados (Figs. 5b, c); en el anillo la base del **EVIII** es libre, se aprecia por una división más evidente (Fig. 5d); ambas características son apreciables una

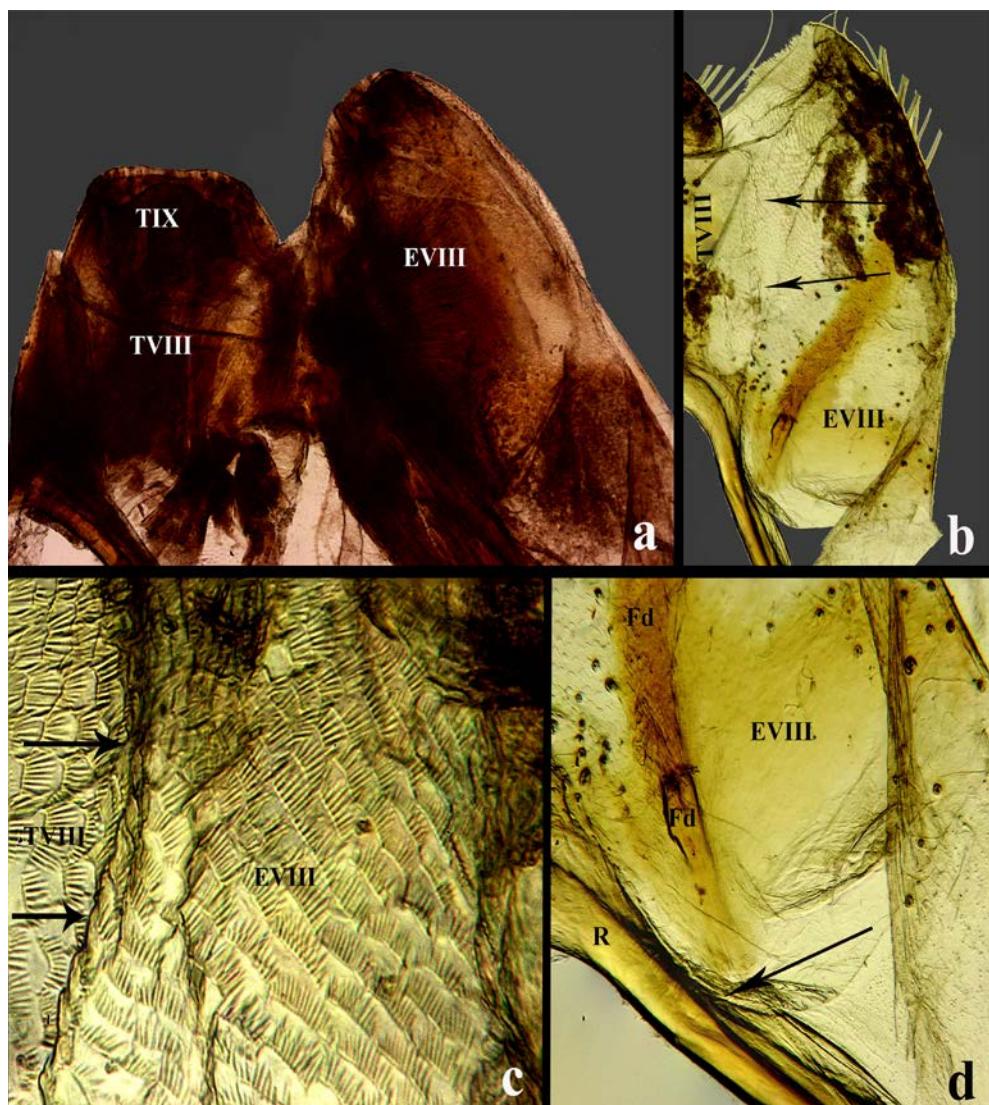
vez que se retiran el tejido epitelial y la musculatura presente, el **Ur** podrá extenderse a manera de libro abierto, mostrando ambas placas en vista cenital.



**Figura 3.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Posición distal del terguito IX. **b)** División intersegmental entre el segmento VIII y el segmento IX, objetivo 10x. **c)** Quetotaxia terminal, objetivo 4x. **d)** Se muestra que el recto y el ano se encuentran fusionados a la membrana que recubre la cutícula ventral de los terguitos internos, se adhiere desde la base de la placa basal al ápice del terguito IX (vista ventral), objetivo 4x, escala 1 mm. **e)** **TVIII** y **TIX** en vista ventral, se aprecia el recto de mayor densidad en comparación a **Mme** en los laterales; el ano se encuentra bien definido y es una hendidura transversal posicionada casi a la mitad de la placa terminal, objetivo 4x, escala 5 mm. Abreviaturas: **A**= Ano, **Re**= Recto, **TVIII**= Terguito VIII y **TIX**= Terguito IX.



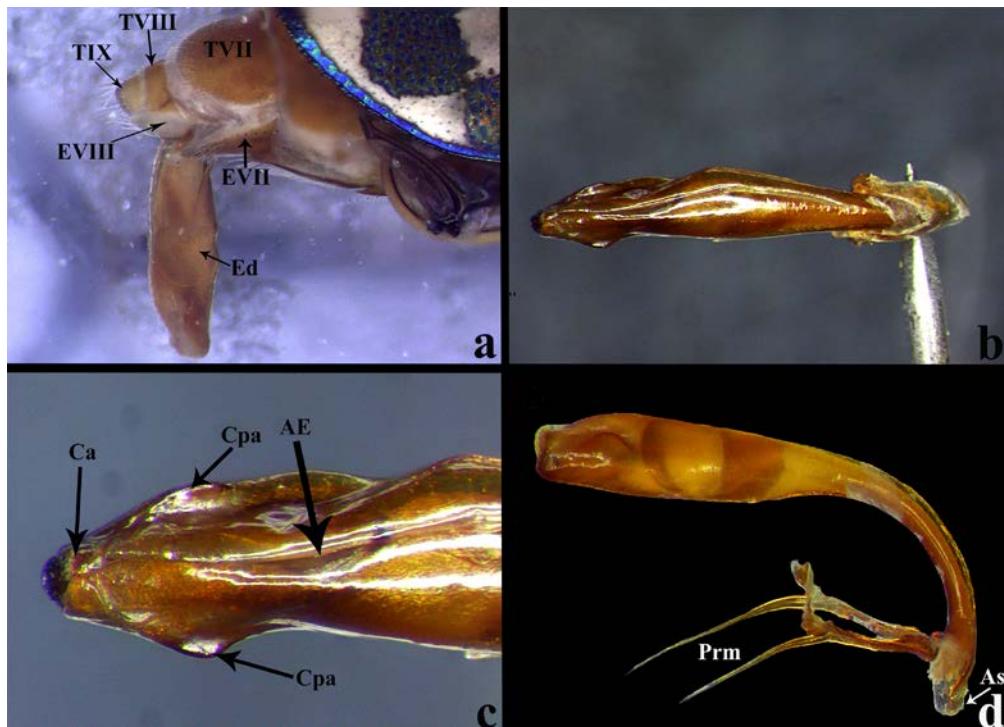
**Figura 4.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Estructura del **Ur**, órganos y tejidos en vista ventral, se observan los pliegues de la escotadura periapical, escala 1 mm. **b)** Edeago cruzando la escotadura periapical (posición lateral de reposo), el **Ur** se encuentra en vista ventral, dejando a la vista el ensamble del **EVIII**. **c)** **Ur** sin el edeago, se muestra la **Mmi** que recubre la porción ventral de la estructura, la escotadura periapical se distingue por ser la zona blanquecina de mayor densidad. **d)** **EVIII** separado de anillo, quetotaxia dispersa desde el ápice a el cuarto apical, superficie rugosa; se delimita con color azul la región basipleural y la distal, siendo que la basal se caracteriza por la proyección poco esclerotizada hacia el margen izquierdo basal; la región distal se considera de la base del lateral derecho hasta el ápice, la franja discal atraviesa longitudinalmente, de mayor grado de esclerotización y más o menos curva, objetivo 4x, escala 5 mm. **e)** La Postcaceria es la porción basal de la franja discal, punto de anclaje al anillo, posiblemente brinda movilidad a la placa, objetivo 10x/composición a 20x. Abreviaturas: **Ed**= Edeago, **Ep**= Escotadura periapical, **Fd**= Franja discal, **Mmi**= Membrana intersegmental, **Pa**= Pápulas, **Pc**= Postcaceria, **R**= Anillo, **Rb**= Región basipleural, **Rd**= Región distal, **S**= Sedas y **TIX**= Terguito IX.



**Figura 5.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Vista ventral de la **Ur**, el oscurecimiento delata el tejido epitelial y la musculatura que recubre el envés de las placas, objetivo 4x. **b)** Esternito VIII en vista ventral sin el tejido que lo recubre, la flecha marca el pliegue donde se fusiona al margen del terguito VIII, objetivo 4x. **c)** Acercamiento al pliegue de fusión; la cutícula es muy delgada en esta región, el patrón es isodiamétrico barrado, objetivo 20x. **d)** Margen anterior del esternito VIII parcialmente libre, objetivo 10x. Abreviaturas: **EVIII**= Esternito VIII, **Fd**= Franja discal, **Pc**= Postcacera, **R**= Anillo, **TVIII**= Terguito VIII, **TIX**= Terguito IX y **Ur**= Urito.

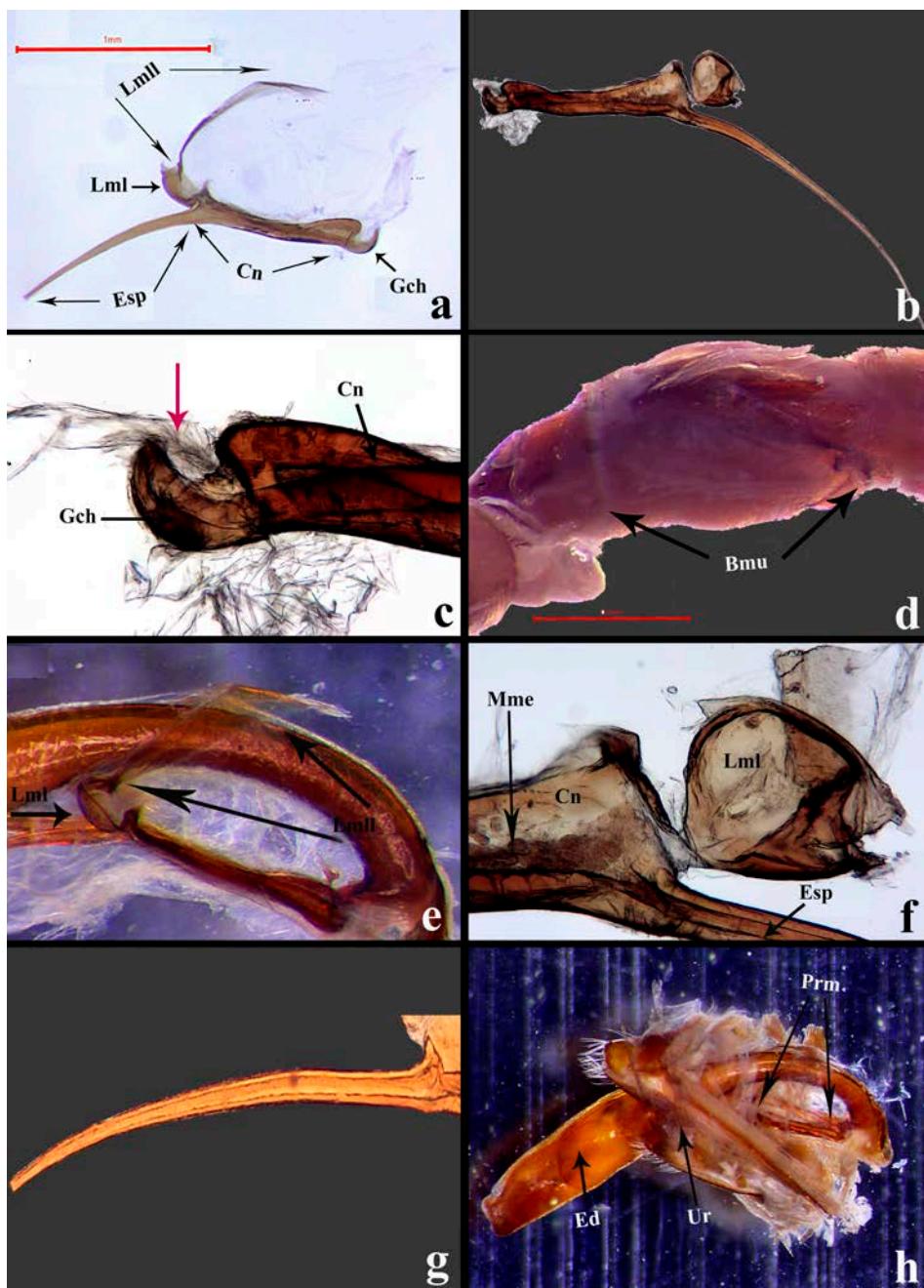
**Edeago y parámeros:** El lóbulo medio o falobase al ser expulsado para la cópula, se posiciona entre los hemiesternitos **EVII**, plegándose hacia el vientre, esto permite alcanzar a la hembra; esa posición se logra gracias a las **Mmi** que permiten la separación parcial de los hemiesternitos (Fig. 6a). Es una estructura esclerotizada, algo flexible y que permite ver a través de la cutícula algunos componentes de la armadura endofálica; es más ancho en su porción media en vista dorsal. Se cataloga como tipo anópico-pleurópico, con el ostium/corium abertura de eyeción **AE** generalmente ubicado sobre el dorso y en ocasiones dispuesta dorso lateralmente como se ha visto en otras especies (Fig. 6b). Crestas apicales **Ca** reducidas y plegadas por encima de la lamela apical, «Crestas preapicales» **Cpa** desarrolladas y proyectadas sobre los márgenes laterales de la abertura de eyeción (Fig. 6c); Parámeros insertados en la cara interna de la base; se trata de una

estructura esbelta hacia la base y ensanchada en sus dos tercios terminales; alerón sagital **As** poco proyectado y hialino (Fig. 6d).



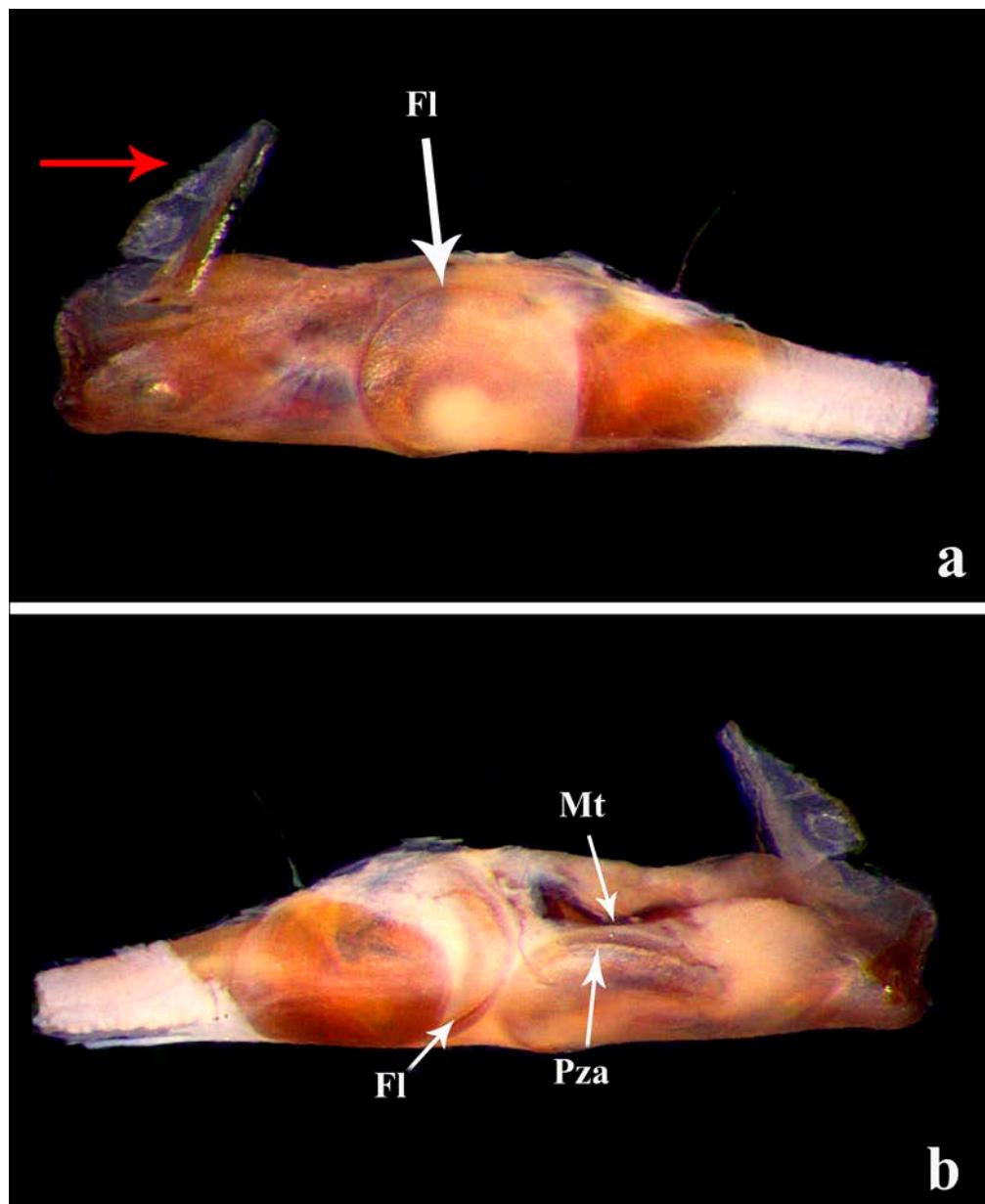
**Figura 6.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Edeago proyectado fuera del abdomen, la base curva de este le permite al escarabajo plegarlo casi paralelo al cuerpo. **b)** *Habitus* del edeago en vista dorsal. **c)** Último cuarto apical del edeago, se parecía la lamela apical de color negro, las crestas apicales se pliegan dorsalmente, mientras que las crestas preapicales se distinguen por estar proyectadas lateralmente. **d)** *Habitus* lateral del edeago, la base del lóbulo medio es esbelta y curva, hacia el ápice se aprecia ensanchado; los parámeros se insertan en el cóndilo basal en la cara interna; el alerón sagital es poco proyectado con una muesca dorsal. Abreviaturas: **AE**= Abertura de eyeción, **As**= Alerón sagital, **Ca**= Crestas apicales, **Cpa**= Crestas preapicales, **Ed**= Edeago, **EVII**= Esternito VII, **EVIII**= Esternito VIII, **Prm**= Parámeros, **TVII**= Terguito VII, **TVIII**= Terguito VIII y **TIX**= Terguito IX.

En los cicindélidos revisados, los parámeros se pueden configurar en cinco regiones: «Gancho/basal» **Gch**, «Canaleta/mesial» **Cn**, «Lamela/subapical» **Lml**, «Laminilla/dorsal» **Lmll** y «Espícula/apical» **Esp**. Los parámeros son rectos, simétricos entre sí, acuminados distalmente, sin sedas apicales; se unen y articulan en el cóndilo ubicado en la base interna del lóbulo medio, con la porción articular en forma de gancho, unión dada por tejido fibroso (Figs. 7a, b, c). Cada parámero resguarda un paquete de tejido muscular, tejidos epitelial y cuerpos gramos envueltos en una fina membrana unida al borde de la canaleta (Fig. 7d). La laminilla une ambos parámeros desde el ápice de la lamela y cubre parcialmente el primer tercio del lóbulo medio, esta laminilla es poco esclerotizada pero resistente, de forma triangular con el extremo posterior alargado y parcialmente libre, brinda rigidez a la estructura ya que las membranas intersegmentales se fusionan en sus bordes membranosos desde los márgenes del **Ur**, recubriendo casi en su totalidad el lóbulo medio (Fig. 7e). La lamela subapical, es cóncava hacia la cara interna, proyectada hacia el frente, es decir, la cara convexa se dispone hacia el ápice del edeago, cuenta cada parámero con un punto de articulación lateral sobre el ápice de la canaleta, el resto basal de la estructura se sujeta por una membrana hialina, hacia el ápice el margen se pliega hacia el disco, en donde se



**Figura 7.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Configuración de un parámero en Cicindelidae, se señalan las cinco regiones en que se propone configuración de la estructura. **b)** Vistazo general de un parámero en microscopía óptica, no se presenta la laminilla dorsal, objetivo 10x. **c)** Estructura del gancho, se muestran las fibrillas que mantienen unido al parámero con el cóndilo en la base del edeago (flecha roja), objetivo 20x. **d)** Bloques musculares, los cuales se encuentran empaquetados entre la laminilla dorsal y la canaleta. **e)** Se muestra la laminilla dorsal unida al pliegue de la lamela, la laminilla rodea dorsalmente el edeago hasta el paramero opuesto.) **f)** Cara interna de la lamela subapical, el pliegue oscuro representa el punto de anclaje a la laminilla dorsal, el anclaje membranoso a la canaleta; canaleta con tejido epitelial en el surco. **g)** Vista general de la espícula, estructura flexible y acanalada. **h)** Función mecánica del parámero, estos se cruzan formando una X en la abertura urogenital (Cuando las membranas no están dañadas) funcionando como un tope que impide que la estructura salga de más y permite su regreso al interior. Abreviaturas: **Bmu**= Bloque muscular, **Cn**= Canaleta, **Ed**= Edeago, **Esp**= Espícula, **Gch**= Gancho, **Mme**= Membrana epitelial, **Lml**= Lamela, **Lmll**= Laminilla, **Prm**= Parámeros y **Ur**= Urito.

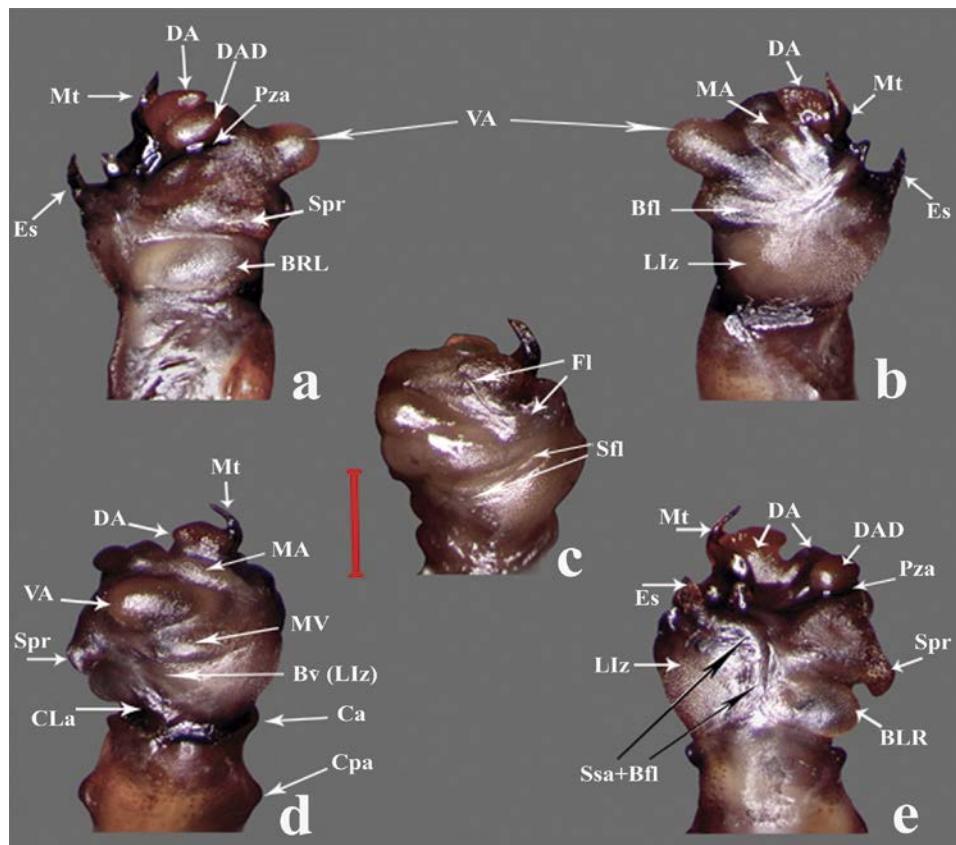
fusiona la laminilla dorsal, esta unión es flexible dando la apariencia de estar articulado (Figs. 7e, f). La canaleta es gruesa y aplanada dorsoventralmente, la espícula es la porción terminal del parámero, son agudas y flexibles, la estructura comienza en el margen apical de la canaleta, se fusiona lateralmente a ésta formando un pliegue en la cara externa (Fig. 7g); La función de los parámeros parece ser mecánica, derivado de observaciones etológicas en el apareamiento y evidencia fotográfica informal, ha sido posible observar que las lamelas se mantienen retraídas al ser expulsado el edeago, esto se debe a que el ápice de éstas se detiene con las **Mmi** y al ser expulsado el edeago, las espículas se pliegan de manera simétrica fungiendo como una especie de tope/resorte con las lamelas (Fig. 7h).



**Figura 8.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Endofalo en reposo lateral izquierdo, se aprecia parte de la estructura del flagelo; la flecha roja señala la membrana interna que sujeta el endofalo a la cutícula interna del lóbulo medio. **b)** Endofalo en vista lateral derecha, se aprecia parte estructural del flagelo, pieza arciforme y el diente medio. Abreviaturas: **Fl**= Flagelo, **Mt**= Median tooth/diente medio y **Pza**= Pieza arciforme.

**Saco interno** (Endofalo= **Ef**): El endofalo se resguarda en la cápsula esclerotizada del lóbulo medio. El saco se encuentra adherido internamente a la cutícula periaxial del edeago, por medio de una membrana de fijación «Membrana endofálica» **Mmf**. La estructura se configura por una serie de vejigas, las cuales en reposo se encuentran plegadas, estas vejigas se conforman por membranas semicoráceas. Entre las vejigas es posible observar estructuras esclerotizadas que conforman la armadura, como el diente medio **Mt**, el flagelo **Fl**, escudo **Es**, pieza arciforme **Pza**, placa basal **Plb**, limitador superior **Ul** e inferior **Li** (Figs. 8a, b). La nomenclatura de las estructuras internas sigue a Rivalier (1954), Matalin (1998 & 1999) y Fukuda *et al.* (2015 & 2019), con algunas omisiones y adiciones.

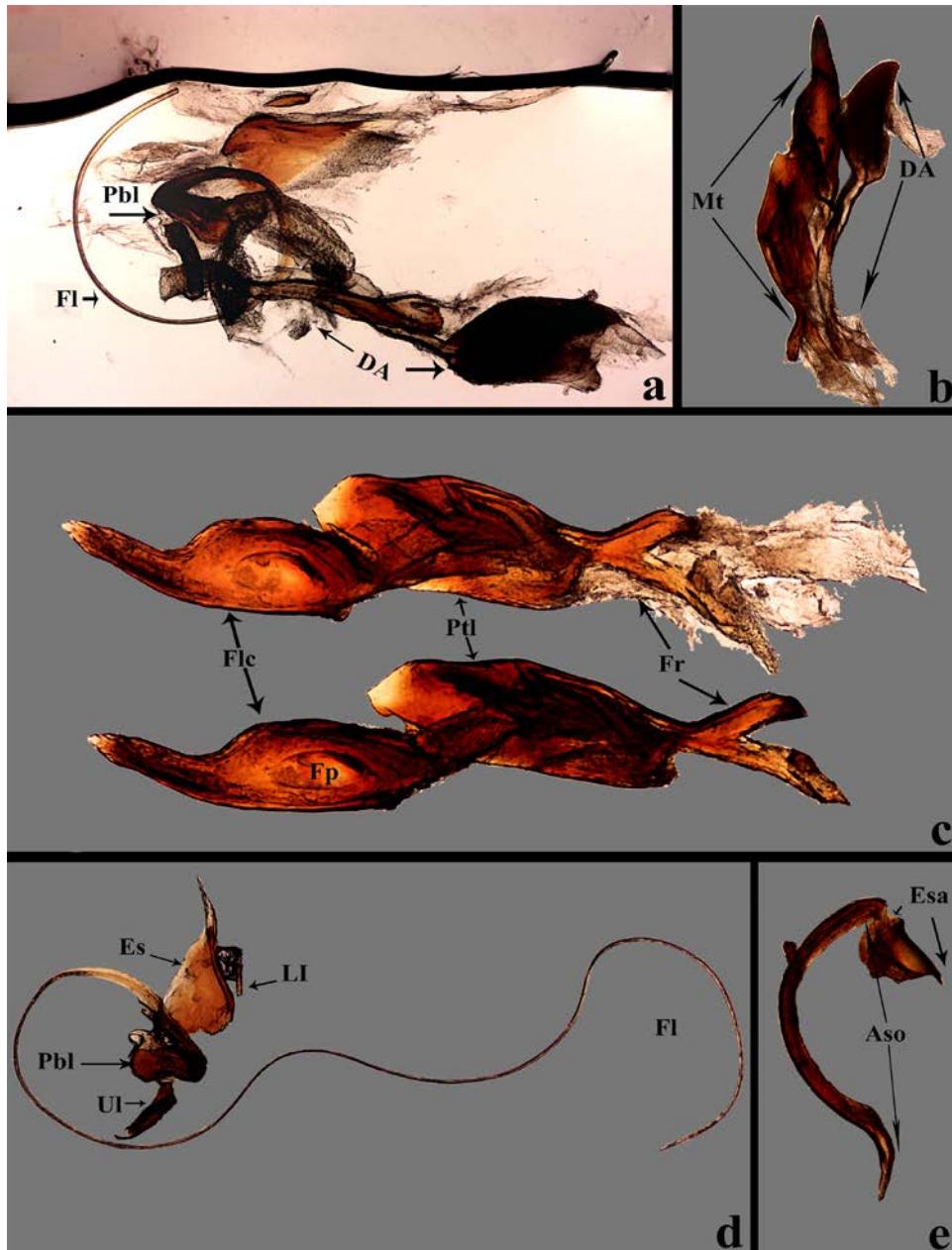
El saco interno evertido en vista lateral es corto y ensanchado, de forma casi cilíndrica, el cual se despliega en línea recta con respecto al lóbulo medio, posee seis principales proyecciones membranosas de mayor tamaño con respecto a las lobulaciones secundarias: Vejiga ventro apical **VA**, dorsoapical **DA** y basilateral derecha **BLR**. La vejiga **VA** está situada en posición ventral, bien desarrollada y proyectada ligeramente al lateral derecho, hinchada y semiesférica. Vejiga **DA**, se ubica en la porción dorso frontal del saco, de menor tamaño con respecto a **VA** y con la porción apical curvada hacia abajo; posee una muesca mesial evidente que divide el margen en dos lobulaciones, de tegumento rojizo y cubierto con microescamas; se trata de una vejiga independiente con respecto al resto ya que está pedunculada y sujeta a un costado del diente medio. Vejiga basilateral derecha **BLR** posicionada cerca de la base del saco en el lateral derecho, hinchada y algo redondeada; el *spring* **Spr** es un término utilizado para referirse a una estructura membranosa, alargada y proyectada, la cual posee tegumento cubierto por una serie de microespínulas (en este caso de microescamas), se posiciona en la cara del lateral derecho; vejiga «Dorsal apical derecha» **DAD** es una vejiga posicionada entre la **DA** y el **Spr**, la cual es reconocible por estar constreñida en su base por la pieza arciforme, la cual rodea casi por completo la vejiga; la vejiga «Lateral izquierda» **LiZ**, que es la de mayor área en el endofalo, poco proyectada y de tegumento escamoso. El saco carece de vejiga basal **B**, en su lugar se extiende el «Surco sagital» **Ssa** y se remarcaba por el flagelo de manera interna en la «Bastilla flagelar» **Bfl**, que parte de la base hacia el disco y se dirige al borde apical izquierdo, pasando entre el escudo y el diente medio. Las vejigas secundarias son de menor tamaño y se localizan entre las estructuras primarias, se nombran de acuerdo a su posición en el plano espacial: La vejiga «Mesoapical» **MA** localizada entre la **DA** y **VA**, la cual se puede observar en las vistas ventral, izquierda y frontal; la porción «Basi ventral» **Bv** en sí es una extensión de la vejiga lateral izquierda **LiZ** por lo cual no se cuenta como una vejiga independiente, esta porción es recurvada y dirigida ligeramente hacia el disco en vista ventral y la vejiga «Meso ventral» **MV**, la cual se sitúa justo por debajo de la ventroapical. Otras características visibles del saco interno evertido son: el diente medio/median tooth **Mt** en el lado dorsal izquierdo, es acuminado hacia el ápice, grueso y curvado en el tercio apical, visible desde todos los ángulos. El escudo **Es** proyectado y recurvado hacia el ápice, este se posiciona por debajo de donde sobresale el **Mt**. La Bastilla flagelar **Bfl** es un conducto interno en la membrana, en la cual el flagelo se encuentra envuelto, en la cara izquierda del endofalo se aprecia un reborde sobresaliente y transversal, sin embargo, en el flanco fronto ventral ésta forma un surco «Surco flagelar» **Sfl** que divide la **MV** y la **LiZ**. El flagelo **Fl** se curva, generalmente formando una "S" (la porción visible) la cual corresponde solo a la porción distal, sobresale de un costado del **Mt** y reposa entre la **DA** y la **MA** visible en vista frontal; En la región de la lamela apical del edeago, se extiende un fragmento esclerotizado en la porción derecha basal del endofalo a la cual se le nombra como «Callo laminar» **CLa**, el cual es de forma irregular (Figs. 9a, b, c, d, e).



**Figura 9.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Lateral derecho del endofalo, estructuras más relevantes. **b)** Lateral izquierdo, en ambas vistas laterales la vejiga ventro apical es la más evidente, junto al escudo que se muestra proyectado. **c)** Vista frontolateral, en este plano se aprecia el flagelo, lo que corresponde a 1/6 aproximadamente de su longitud. **d)** Vista ventral, es el único plano donde se ven la vejiga mesoventral y el callo laminar. **e)** Vista dorsal, se aprecia la muesca en la vejiga dorsoapical, la vejiga dorsolateral derecha constreñida por la pieza arciforme, escala .5 mm. Abreviaturas: **Bfl**= Bastilla flagelar, **BLR**= Basilateral rigth/Basilateral derecha, **Bv**= región basiventral (porción de la vejiga izquierda), **Ca**= Crestas apicales, **CLa**= Callo laminar, **Cpa**= Crestas preapicales, **DA**= Vejiga Dorsoapical, **DAD**= Vejiga dorsoapical derecha, **Es**= Escudo, **Fl**= Flagelo/Flagelo, **LIZ**= Vejiga lateral izquierda, **MA**= Vejiga mesoapical, **Mt**= Median tooth/Diente medio, **MV**= Vejiga mesoventral, **Pza**= Pieza arciforme, **Sfl**= Surco flagelar, **Spr**= Spring y **Ssa**= Surco sagital.

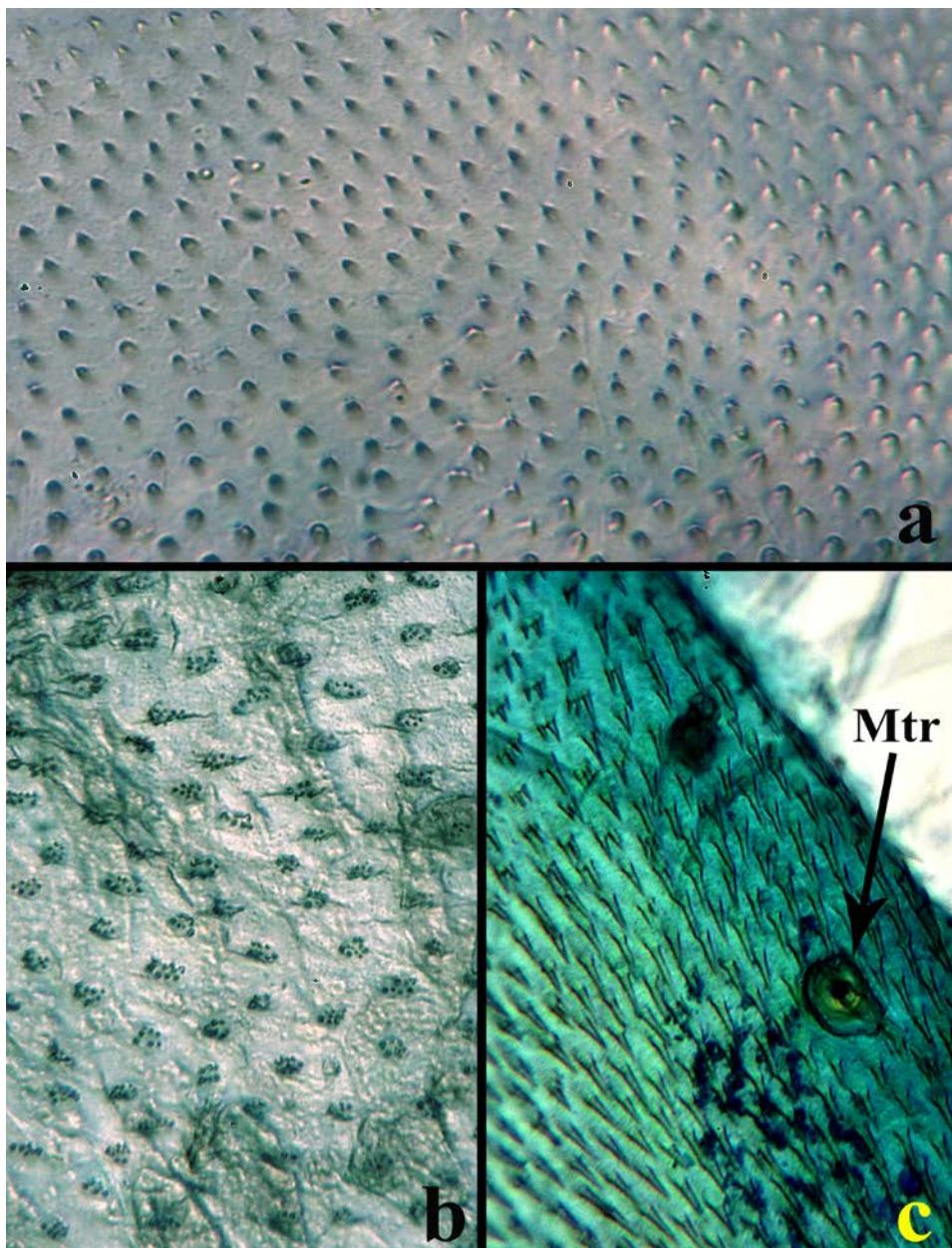
La estructura esclerosada de mayor tamaño en el endofalo es el flagelo, el cual se sujeta a la membrana por la placa basal **Pbl** situada en el lateral izquierdo a 1/3 de la base, la cual tiene el contorno bilobulado (Considerando desde donde comienzan las vejigas); inmediatamente se dispone el flagelo iniciando de forma engrosada en la base (Fig. 10a), seguido de la estructura delgada hacia el ápice, el cual se enrosca internamente sobre el complejo de membranas, este está posicionado en una cavidad a manera de bastilla en los bordes de las vejigas, la cual en reposo forma lo que para Rivalier (1954) es una estructura en forma de oreja (Figs. 8a, b); el tegumento flagelar puede estar formado por un canal longitudinal y microespinas plegadas, visibles con microscopía de barrido, las cuales de acuerdo a Freitag *et al.* (2001) y Freitag (2016) se acoplan dentro de la bursa copulatrix en algunas especies de los subgéneros americanos de *Cicindela*. El diente medio **Mt** es la segunda pieza de mayor tamaño, se trata de una estructura esclerotizada situada en el lateral izquierdo, justo arriba del escudo, este se compone de tres regiones: «Furquilla/basal» **Fr**, «Petaloide/mesial» **Ptl** y «Flecha/apical» **Flc**. La furquilla comprende

a la región donde el **Mt** se sujeta a las membranas del endofalo, es una estructura bifurcada de color claro en contraste al petaloide y la flecha. El petaloide es una placa semiromboide y algo cóncava donde se inserta la flecha, el lateral derecho (vista dorsal) se observa que el margen se



**Figura 10.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Estructura de algunas piezas del saco interno, se aprecia el flagelo, escudo, placa basal limitadores superior e inferior, el pedúnculo y la vejiga **DA** comprimida. objetivo 10 x. **b)** Estructura del diente medio y la **DA**, el pedúnculo es semiesclerotizado y en el ápice la vejiga se encuentra comprimida, vista frontal, objetivo 10x. **c)** Estructuración del diente medio en vista ventral, el ápice se compone de la flecha, en medio del petaloide y en la base de la furquilla, abajo se aprecia la estructura esclerotizada sin tejido blando, objetivo 20x. **d)** Flagelo completo, escudo, placa basal, limitador superior e inferior, objetivo 10x. **e)** Pieza arciforme sin tejido, el escudillo es una estructura plana y poco esclerotizada, el arco es flexible, objetivo 10x. Abreviaturas: **Aso**= Arco somal, **DA**= Vejiga dorsoapical, **Es**= Escudo, **Esa**= Escudillo, **Fl**= Flagelo/Flagelos, **Flc**= Flecha, **Fp**= Fóvea periapical, **Fr**= Furquilla, **LI**= Lower limitator/Limitador inferior, **Mt**= Median tooth/Diente medio, **Pbl**= Basal plate/Placa basal, **Ptl**=Petaloide y **UI**= Upper limitator/Limitador superior.

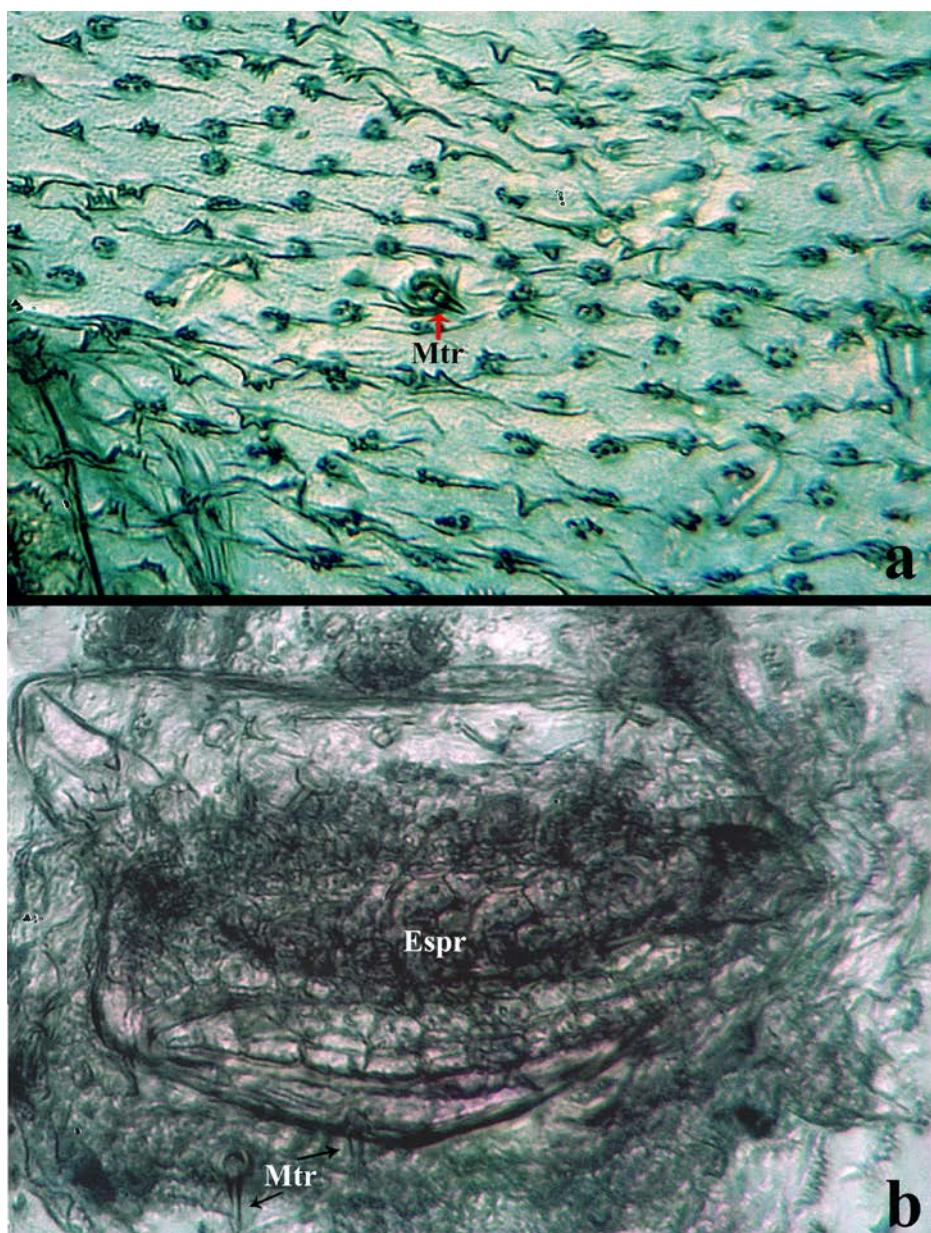
pliega ligeramente hacia el disco. La flecha por su lado es una estructura con la base constreñida la cual se inserta al petaloide en su primer tercio basal, engrosada en el centro y acuminada hacia el ápice, el disco presenta una fóvea dilatada «Fóvea periapical» **Fp**, lo que da la apariencia de ser una estructura hueca; en el costado lateral se acomoda la vejiga **DA** con un pedúnculo semiesclerotizado pero no fusionado a la estructura del diente medio, sino que se fusiona en la membrana a un costado de la furquilla (Figs. 10b, c). El escudo es una estructura semitriangular, el cual en reposo cubre la furquilla, el pedúnculo de la vejiga dorsal apical y parte del petaloide en el diente medio (Fig. 10d). La pieza arciforme es una estructura esclerotizada curva, dispuesta en la porción lateral derecha en el tercio apical del saco, se divide en dos regiones: «Escudillo/apical» **Esa**, el cual es una placa poco esclerosada, fusionada a la membrana y al «Arco/somal» **Aso**, el cual posee una muesca diminuta en el tercio apical, la estructura es de carácter flexible y está



**Figura 11.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Tegumento "tipo 1". **b)** Tegumento "tipo 2", objetivo 20x. **c)** Tegumento "tipo 3", objetivo 20x. Abreviaturas: **Mtr**= Microtriquias.

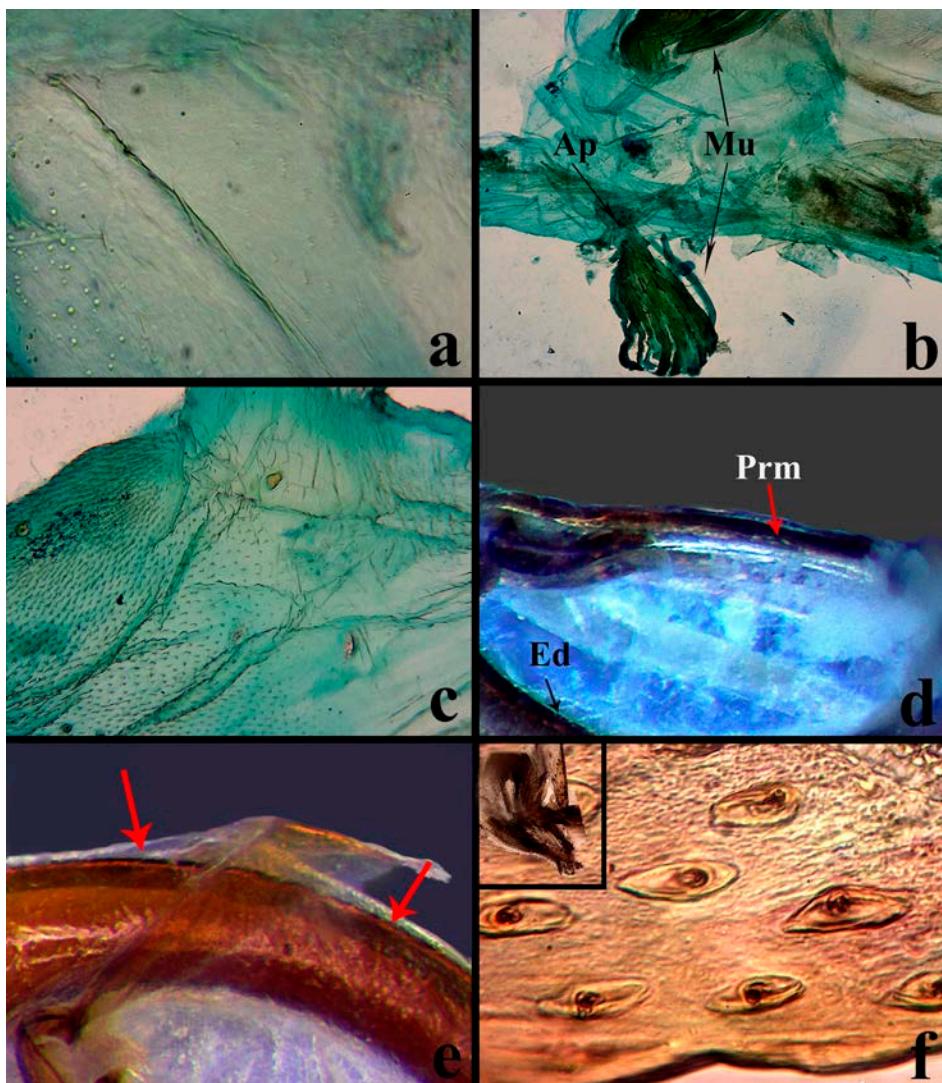
rodeada por una membrana gruesa (Fig. 10e). Los limitadores superior e inferior (**UI** y **LI** respectivamente), son las estructuras esclerotizadas de menor tamaño en el endofalo (sin contar las microescamas de la membrana), parecidos a las espículas encontradas en poríferos. El **UI** se posiciona por debajo de la placa basal, la estructura es ancha en el centro; el **LI** se posiciona a un costado del escudo, su longitud y anchura es aproximadamente la mitad del **UI** (Figs. 10a y 10d). A excepción del flagelo, se desconoce en donde interactúan las piezas con respecto a las estructuras en la genitalia femenina o cuál es su función.

**Tejidos y membranas:** El complejo estructural de la cápsula genital, además de los somitos de la placa pigidial, pigidio, urito genital, el edeago y parámeros, posee una serie de membranas conjuntivas, tejido muscular, tejido graso, parte del sistema respiratorio, sistema excretor, sistema endocrino y sistema nervioso.



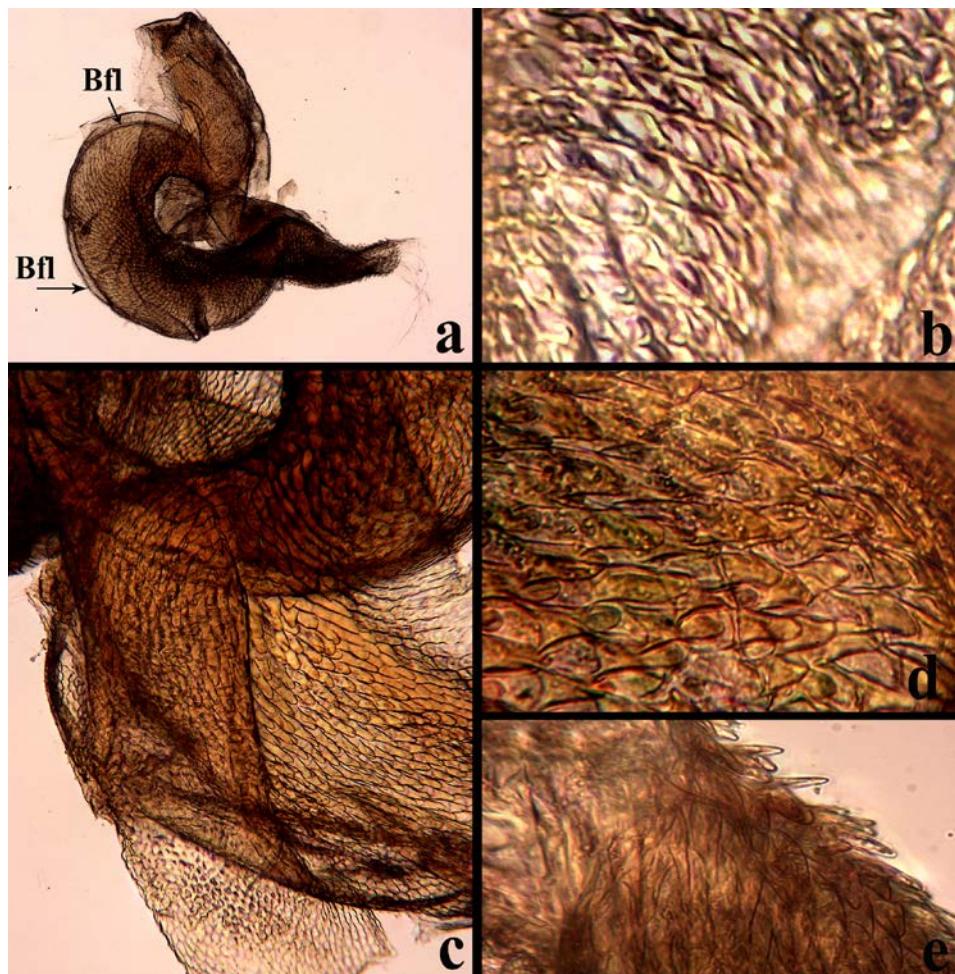
**Figura 12.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Tegumento tipo 2 y 3 circundantes al espiráculo, objetivo 20x. **b)** Espiráculo respiratorio con el tegumento aledaño, objetivo 20x. Abreviaturas: **Espr**= Espiráculo respiratorio y **Mtr**= Microtriquias

**Membrana pleural Mmp**, representa la pleura, en ella se localiza el último par de espiráculos respiratorios, en lo que comprende a los segmentos **EVII** y **TVII**. En la superficie de manera externa, se observan microestructuras que morfológicamente cambian en configuración dependiendo de la posición: La zona cercana a las placas (Pigidio y Placa Pigidial) se recubre de granulaciones esparcidas, de forma piramidal «Tipo 1», hacia el centro de la pleura se localizan pequeñas ámpulas sobre la membrana las cuales presentan agrupaciones de micropuntuaciones concéntricas «Tipo 2», estas se van sustituyendo a su vez por tegumento de microdientes depresos los cuales varían en cantidad de 1 hasta 4 por ámpula «Tipo 3», este último puede verse más difuminado hacia los bordes de las placas. sobre la superficie mesial de la pleura se pueden localizar «Microtriquias» **Mtr** insertadas en fosetas (Figs. 11a, b, c). Se desconoce el funcionamiento de estos tipos de tegumento y de las microtriquias.



**Figura 13.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Tegumento liso, presente en las membranas intersegmentales Mmi, objetivo 20x. **b)** Configuración de la membrana ventropleural, es la única membrana a la cual se fusionan paquetes musculares de manera directa, objetivo 4x. **c)** Tegumento de la membrana ventropleural, objetivo 10x. **d)** Membrana laminar una vez que se han retirado los bloques musculares. **e)** Membrana exofálica recubriendo la superficie del edeago, sujetada a la porción ventral de la laminilla Lmll. **f)** Membrana endofálica, la superficie que hace contacto en los márgenes internos del edeago se recubre de ámpulas, objetivos 4x y 40x. Abreviaturas: **Ap**= Apodema, **Ed**= Edeago, **Mu**= Músculo y **Prm**= Parámetro.

Hacia la región circundante al espiráculo, se aprecia una conjugación de los tipos 2 y 3, con dientes depresos y ámpulas con puntuaciones, las microtriquias son más abundantes en la zona del espiráculo respiratorio (Figs. 12a, b).



**Figura 14.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** porción de las membranas que conforman las vejigas del saco interno, se aprecia un pliegue bisulcado en donde se inserta el flagelo (lo cual de acuerdo a Rivalier (1954) es característico del género), objetivo 10x. **b)** Acercamiento a la porción anterior, ya observándose el tegumento con más detalle, objetivo 20x. **c)** Tegumento "tipo 6" formado por un retículo diminuto en comparación al placoide, Objetivo 40x. **d)** Tegumento placoide, compuesto de microplacas imbricadas, objetivo 40x. **e)** Microplacas levantadas, objetivo 40x. Abreviaturas: **Bfl**= Bastilla flagelar.

Las membranas conjuntivas o membranas intersegmentales, son aquellas que mantienen unidos los somitos, resguardan paquetes musculares y mantienen en su lugar los órganos y otros tejidos, estas se unen a la cutícula interna de las placas abdominales, brindando flexibilidad entre las uniones. Las podemos dividir de acuerdo con su posición: Membranas intersegmentales **Mmi**, éstas son membranas de carácter interno, con funciones de unión entre escleritos y contención para órganos y tejidos. Sin ahondar mucho en detalle, se hace nombramiento de las que se encuentran en la región de la cápsula genital, distinguiendo por su ubicación o posible función a: Membrana intersegmental, que es la que sujeta las placas abdominales, tegumento liso a coráceo «Tipo 4» (Fig. 13a). Membrana «ventro pleural» **Mmvp** (ventral referente a la posición del edeago) situada a la altura de los parámeros, posee dos apodemas membranosos de los cuales se sujetan dos paquetes musculares, tegumentos tipo 3 hacia los bordes, al centro es tipo 4 y presenta

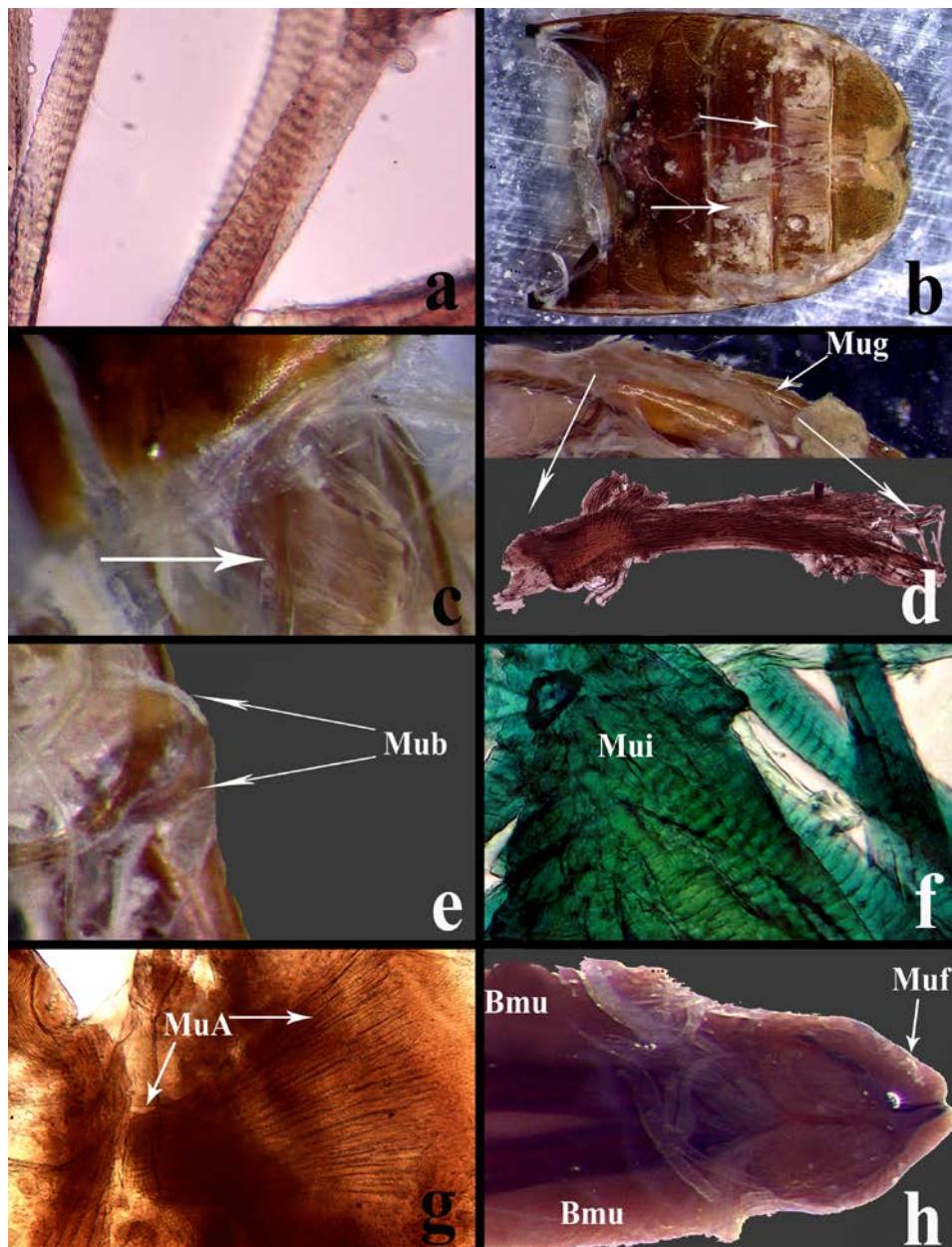
microtriquias, lo que resulta ser evidencia de su origen en la zona pleural de los escleritos del **Ur** (Figs. 13b, c). «Membrana laminar» **Mmlm** que por posición se encuentra entre la canaleta, lamela y laminilla en la estructura de los parámeros, sujeta los paquetes musculares y el tejido epitelial, de tegumento tipo 4 (Fig. 13d). «Membrana exofálica» **Mmx** la cual rodea el lóbulo medio desde el alerón sagital hacia el ápice, ésta se sujeta a la laminilla en su porción ventral, tegumento tipo 4 (Fig. 13e). «Membrana endofálica/Tipo 5» **Mmf** se trata de una membrana de superficie reducida, se localiza internamente en el ápice del lóbulo medio, por debajo del margen de las crestas apicales, posee ámpulas de forma romboide a triangulares con un punto aparentemente cóncavo en el centro, como una posible ventosa, la cual sujeta a la superficie interna del lóbulo medio y recubre el ápice del endofalo (Fig. 13f).

Las vejigas del saco interno forman las estructuras de mayor volumen del endofalo, éstas a su vez, se conforman por membranas que pueden ser reticuladas «Tipo 6» donde el tegumento está formado por un patrón de malla o celdas diminutas y las «Tipo 7/Placoides» cuya superficie se encuentra cubierta por una serie de microplacas imbricadas que recuerdan las escamas placoideas de los peces, estas en reposo se pliegan sobre la superficie de la membrana, pero tienen la capacidad de "erizarse" cuando las membranas se hinchan (Figs. 14a, b, c, d, e).

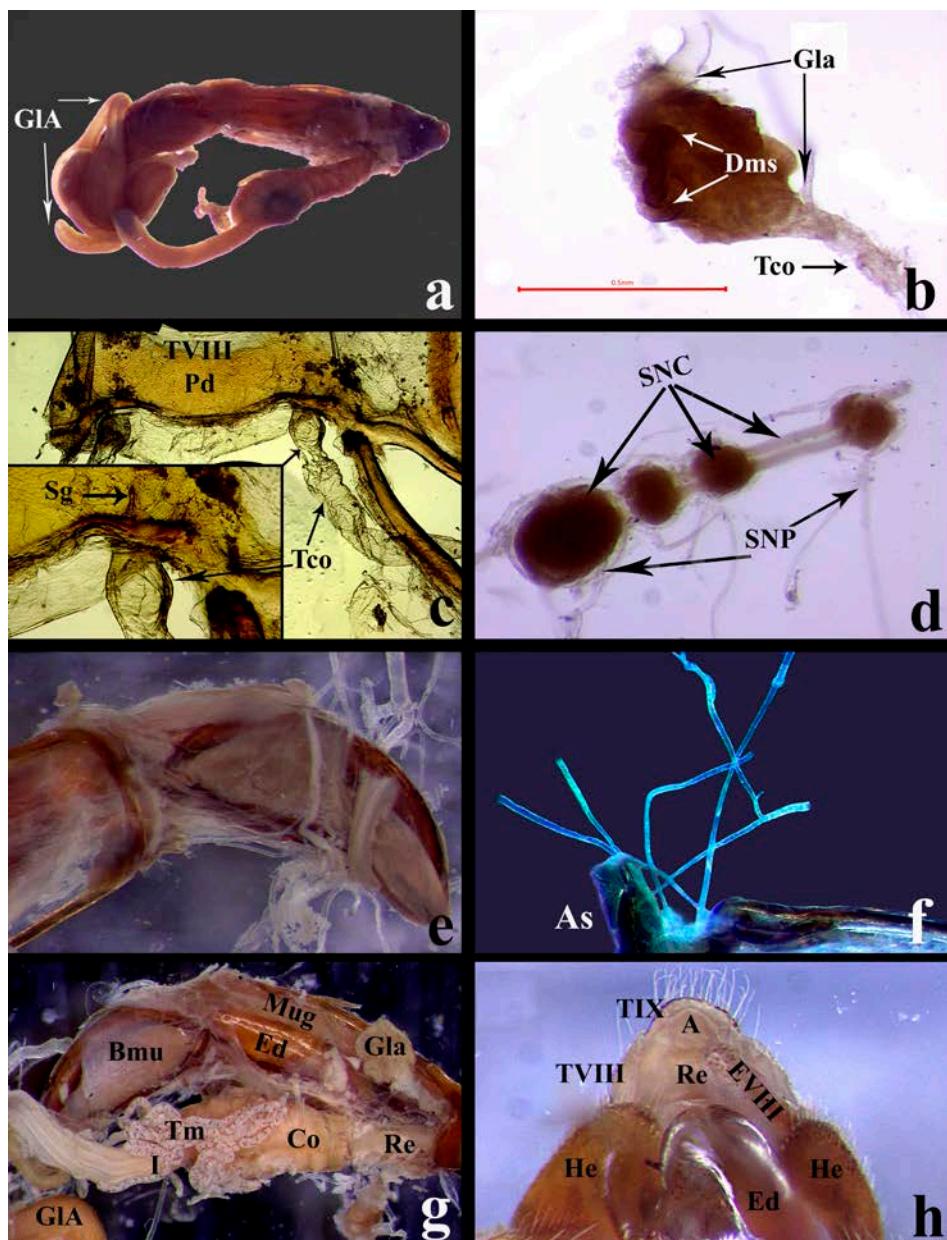
**Tejido muscular:** Se hacen breves descripciones de los paquetes de músculo esquelético que están presentes en la cápsula genital, sin mencionar las microfibras de los músculos viscerales. Los músculos se fijan principalmente a la capa interna de la cutícula, o los bordes membranosos de las placas internas; a excepción de los músculos adyacentes a los parámeros, los cuales se fijan a la membrana ventropleural. Se trata de paquetes musculares formados por filamentos septados. El tejido en su mayoría se compone de filamentos longitudinales entre las placas del abdomen, de acuerdo con Snodgrass (1935) en el abdomen se localizan tres agrupaciones: Músculos dorsales, ventrales y laterales, en diferentes configuraciones.

En los insectos revisados estos músculos esqueléticos son filamentos multicelulares, con divisiones evidentes (Fig. 15a), se pueden describir los dorsales y ventrales, compuestos de filamentos cortos que cubren la longitud de un esternito o de un tergito respectivamente (Fig. 15b). Propiamente en la cápsula genital, se observaron paquetes laminares compuestos por una serie de filamentos unidos, principalmente entre el **EVII** y **EVIII** (Fig. 15c) el cual queda libre una vez que se separan las placas. «Músculo genital» **Mug** se localiza en el lateral derecho del lóbulo medio en reposo, siendo que la base se localiza a la altura de los parámeros y de manera longitudinal se fija hacia su ápice al tejido epitelial del **Pd**, presumiblemente es aquel músculo que brinda la movilidad para expulsar/retraer el genital (Fig. 15d). «Músculos basales» **Mub** se componen de dos agrupaciones de filamentos comprimidos, más o menos planos, los cuales se fijan en la base del anillo del **Ur**, en los ángulos (Fig. 15e). Los «Músculos intropleurales» **Mui** se encuentran fijados a la membrana intersegmental ventropleural, sujetos en un apodema membranoso (Figs. 13b, f). El «Músculo aductor» **MuA**, se trata de un conjunto de fibras musculares localizadas de manera ventral y transversal en el **Ur**, dicho paquete muscular sujeta la **Pd** y el **EVIII** de manera interna, es poco visible dado que está recubierto por la **Mme**; aunque el esternito no es completamente libre, este músculo permite tensar la placa para modular su movimiento (Fig. 15g). Por último, los paquetes musculares que se encuentran entre las estructuras de los parámeros y la cobertura muscular que recubre la base del edeago. «Bloque muscular» **Bmu** y el «Músculo falobasal» **Muf** respectivamente, los bloques musculares provistos entre los parámeros se componen de agrupaciones densas de tejido muscular, tejido epitelial y cuerpos grados, se disponen entre la canaleta y la laminilla, retenidos por una capa de membrana intersegmental. El músculo falobasal, recubre de la base de los parámeros en la cara interna hacia

la base del lóbulo medio, cubriendo el alerón sagital y la abertura basal, se inserta en el dorso del alerón en una muesca profunda y alargada, esta musculatura recubre el ducto seminífero (Fig. 15h).



**Figura 15.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Fibras musculares. **b)** Fibras intersegmentales, acomodadas longitudinalmente en este caso en los esternitos. **c)** Paquete laminar que recubre la **Mmi** entre el **EVII** y **EVIII**. **d)** Músculo genital en su posición espacial, acoplado en el lateral del edeago y sujetado en la porción basal interna de la **Pd** (Arriba); Músculo genital disectado, en el cuarto basal se parecía un nodo que permite la sujeción a la estructura del edeago (Abajo, objetivo 10x). **e)** Músculo basal en el ángulo anterior del anillo del **TVIII**. **f)** Músculo intropalural, objetivo 40x. **g)** Músculo aductor en la cara ventral del **EVIII**, objetivo 10x. **h)** Músculos presentes en la región basal del edeago, los bloques musculares dispuestos entre los parámeros y el músculo falobasal cubriendo la superficie y periferia del alerón sagital. Abreviaturas: **Bmu**= Bloques musculares, **MuA**= Músculo aductor, **Mub**= Músculo basal, **Muf**= Músculo falobasal, **Mug**= Músculo genital y **Mui**= Músculos intropalurales.



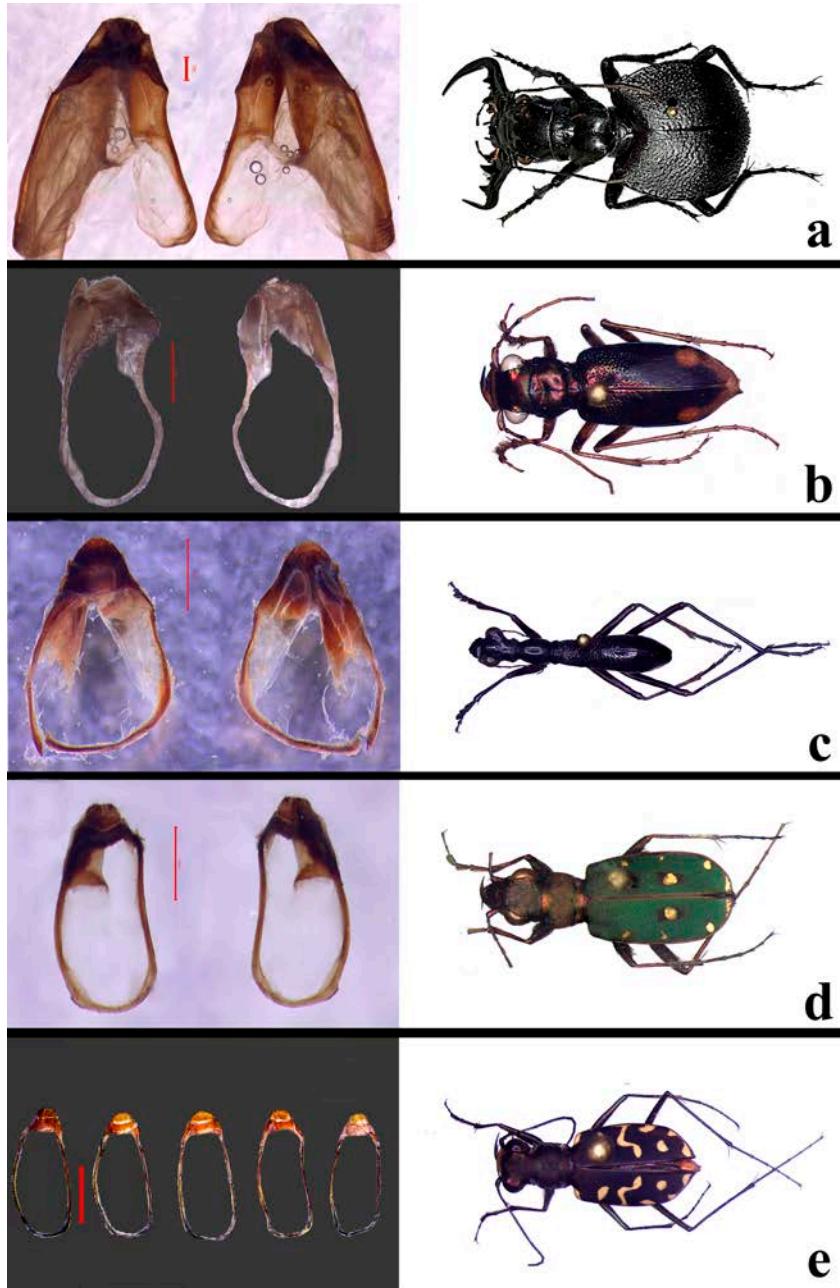
**Figura 16.** Estructuras internas en *Ci. (c) carthagena*. **a)** Glándulas accesorias unidas por el conducto seminífero al edeago. **b)** Glándula abdominal encargada de producir los metabolitos repelentes, en el lateral existe un conducto externado. **c)** Tubo conectivo de la glándula abdominal unido a la base de la **Pd**, se aprecia el Surco glandular. **d)** Sistema nervioso central representado por los ganglios y el sistema nervioso periférico por las nervaduras externas. **e)** Tráqueas y nervaduras presentes en la musculatura de la base del edeago. **f)** Traqueolas internas del conducto seminífero una vez que este es retirado. **g)** Vista dorsolateral del proctodeo (sin vista a el ano). **h)** Vista ventral mostrando parte de la cápsula genital, el recto y el ano; el edeago se encuentra expulsado y plegado en el vientre. Abreviaturas: **A**= Ano, **As**= Alerón sagital, **Bmu**= Bloques musculares, **Co**= Colon, **Dsm**= Ducto somal, **Ed**= Edeago, **EVIII**= Esterntito VIII, **GIA**= Glándula accesoria, **Gla**= Glándula abdominal, **HE**= Hemiesternitos, **I**= Íleo, **Mug**= Músculo genital, **Pd**= Placa distal, **Re**= Recto, **Sg**= Surco glandular, **SNC**= Sistema nervioso central, **SNP**= Sistema nervioso periférico, **Tco**= Tubo conectivo, **Tm**= Tubos de malpighi, **TVIII**= Terguito VIII y **TIX**= Terguito IX.

**Otros tejidos:** Parte del sistema endocrino presente en la capsula genital son las glándulas accesorias las cuales se unen a las gónadas y son esenciales en la reproducción (Fig. 16a). Por otro

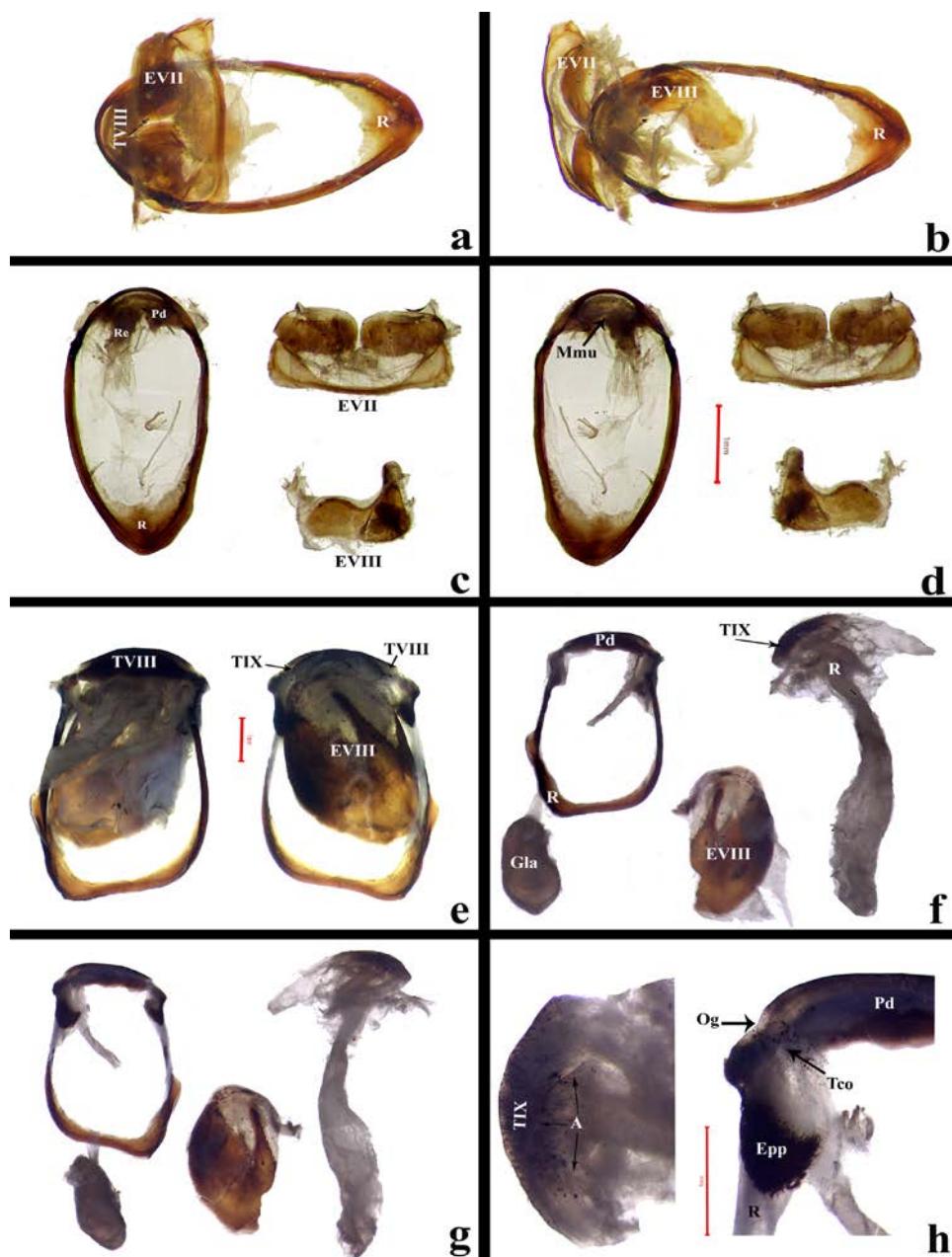
lado, se encuentran las llamadas glándulas abdominales, que en muchos grupos de Coleoptera fungen en la producción de agentes repelentes/defensivos, según Deuve (1988) como se citó en Pérez-González y Zaballos (2019), estas glándulas están asociadas al pigidio en los adéfagos, en Cicindelidae producen principalmente benzaldehídos con la finalidad de repeler posibles depredadores (Gough, 2019). En los insectos disectados se localizó un par de dichas glándulas, las cuales se posicionan entre el edeago y las **Mmi** del **TVIII**, son de forma asimétrica con un «Ducto somal» **Dsm**, éstas se insertan por un largo «Tubo conectivo» **Tco** a la base de la **Pd**, la región apical de estos tubos conectivos es ensanchada casi en forma de barril; los ductos se conectan a la **Pd** en el apodema basal, donde termina la fusión con el Anillo y de donde se forman las suturas glandulares **Sg**, que posiblemente son los canales para la expulsión de los metabolitos (Figs. 16b, c). Parte del sistema nervioso se encuentra en la región que comprende la capsula genital, siendo precisos, los últimos cuatro ganglios del sistema nervioso central **SNC** y las nervaduras del sistema nervioso periférico **SNP** (Fig. 16d). Las tráqueas del sistema respiratorio se conectan en el último par de espiráculos y se distribuyen entre los tejidos del intestino y músculos, las traqueolas junto con las nervaduras, se insertan en los paquetes musculares e incluso a través del ducto seminífero (Figs. 16e, f). El tracto digestivo, se representa en la zona de la cápsula genital por la región del proctodeo, la cual se compone del íleo, el colon, el recto y el ano, siendo el íleo una zona constreñida entré el píloro y el colon, de la cual se despliegan un paquete de tubos de malpighi que se dispersan por la cámara abdominal. El colon a su vez se caracteriza por ser ensanchado y configurado por lobulaciones pareadas. El recto es de carácter membranáceo de color blanquecino, el cual se encuentra fusionado a la estructura interna de la **CaG** y el ano se dispone en el segmento **IX** de los tergos (Figs. 16g, h).

**Comparación.** Dentro de la familia Cicindelidae los escleritos de la cápsula genital en las tribus revisadas presentan diferencias notables en la morfología en las placas que conforman el urito, en *M. latipennis* (Tribu Manticorini) se configuran por el **TVIII** de forma acampanada, la base posee una escotadura membranosa en lugar de cerrarse por el margen esclerotizado visto en los otros cicindélidos revisados, el limbo de la **Pd** se pliega en su porción derecha hacia el vientre; el **TIX** se encuentra anidado más no cubierto en la escotadura apical de la **Pd** y es de forma trapezoidal; el **EVIII** es romo en el ápice, con la franja discal ensanchada y sin Postcacera aparente, separado por una sutura evidente del anillo y de la **Pd**; la quetotaxia se conforma de sedas rojizas, cortas y finas (Fig. 17a). En *Tetracha cyanides* (Tribu Megacephalini) la cápsula genital se caracteriza por el **TVIII** oval, el limbo del lateral derecho se encuentra proyectado hacia el vientre y no plegado sobre si como en *Manticora latipennis*, por lo que la cápsula tiene una apariencia cóncava ventralmente; el **TIX** es semitrapezoidal con los márgenes redondeados; el **EVIII** sobresale en el ápice poco más que el **TIX**, la franja discal **Fd**, es incolora y se puede apreciar un surco poco impresionado; la quetotaxia se compone de una fina y densa pubescencia en la **Pd** y el **EVIII** (Fig. 17b). *Tricondyla aptera* (Tribu Collyridini) por su parte posee la cápsula en forma de gota, con el ápice acuminado hacia el **TIX** y la base ancha y redondeada; el **TVIII** con los márgenes de la **Pd** cóncavos, el limbo del lateral derecho es ancho y hialino hacia la base, se pliega sobre la **Pd** ventralmente; **TIX** semitriangular con el ápice redondeado, la quetotaxia es fina y esparcida; **EVIII** corto con el ápice romo, franja discal bien marcada, sin Postcacera aparente (Fig. 17c). El caso de la cápsula en *C. campestris*, posee una configuración similar a la descrita en *Ci. carthagena* (Ambas especies de la tribu Cicindelini) el **TVIII** oblongo, con el anillo engrosado, la **Pd** es corta y estrecha hacia el ápice; **TIX** trapezoidal con el margen ligeramente hendido mesialmente, quetotaxia esparcida y compuesta de sedas largas; **EVIII** corto, con el ápice a la altura del margen del **TIX**, franja discal curvada hacia el margen externo con Postcacera en la base (Fig. 17d). Por lo cual se contrasta, que en los

representantes de la tribu Cicindelini las placas de la **Pd** son más esbeltas, y la estructura general del urito es más estilizada y entre *C. campestris* y *Ci. carthagena* la placa **TIX** es de margen ligeramente hendido en la porción mesial en el primer caso, mientras que en la especie mexicana dicho margen es ligeramente redondeado, siendo que la placa presenta variación intraespecífica poco marcada entre los individuos de las poblaciones examinadas (Figs. 17d, e).



**Figura 17.** a) Urito en *M. latipennis* dorsal y ventral respectivamente, a la derecha el ímago. b) Urito en *T. cyanides* dorsal y ventral respectivamente, a la derecha el ímago. c) Urito en *Tr. aptera* dorsal y ventral respectivamente, a la derecha el ímago, d) Urito en *C. campestris* dorsal y ventral respectivamente, a la derecha el ímago y e) Uritos en vista dorsal de algunos de los especímenes de *Ci. carthagena* mostrando la variabilidad interespecífica, especímenes provenientes de Michoacán, Guerrero, Nayarit y Oaxaca, a la derecha *habitus* del ímago. Escala 1 mm.



**Figura 18.** a) Uroto genital en *Harpalus* sp. se muestra el esternito **EVII** interno plegado sobre el anillo. b) El esternito **EVII** levantado, se puede observar el esternito **EVIII** por debajo y fijo a la porción anterior del anillo. c) Placas que conforman el **Ur** en *Harpalus* sp disectadas y en vista dorsal y d) Placas en vista ventral, objetivo 20x 1 mm. e) **Ur** en *Ca. atrovirens*, vista dorsal y ventral respectivamente, escala 1 mm. f) Placas que conforman el urito genital disectadas en vista dorsal, es posible observar la **Gla** unida a la **Pd** a través del **Tco**. g) Placas en vista ventral. h) Vista ventral del **TIX**, se observa la abertura anal unida por la **Mmu** y **Mme** a la placa (Izquierda); Acercamiento al **TVIII**, la **Pd** es comprimida, el tubo conectivo se inserta ventralmente y desemboca en una pequeña muesca (**Og**), entre el anillo y la **Pd** se observan pliegues que corresponden a los epipleuritos (Derecha). Escalas 1 mm. Abreviaturas: **A**= Ano, **Epp**= Epipleurito, **EVII**= Esternito VII, **EVIII**= Esternito VIII, **Gla**= Glándula abdominal, **Mmu**= Membrana urogenital, **Og**= Orificio glandular, **Pd**= Placa distal, **R**= Ring/Anillo, **Re**= Recto, **Tco**= Tubo conectivo, **TVIII**= Terguito VIII y **TIX**= TerguititoIX.

En los representantes de Carabidae s.l. se obtuvieron dos esquemas significativamente diferentes al de los cicindélidos. Si bien la caracterización morfológica completa de estos otros

acomodos en los terminalia puede resultar extensa, se limitó a describir las diferencias más notables:

En el caso 1 representado por *Harpalus* sp. resalta la ausencia del segmento **TIX** en las placas del urito genital; la placa distal **Pd** se encuentra reducida y dirigida hacia en dorso; el anillo es acuminado hacia la base. El tracto excretor se ve directamente fusionado a una membrana anclada en los ángulos de la placa distal «Membrana urogenital» **Mmu**, generalmente del costado izquierdo (visto dorsalmente) y donde se anclan las glándulas accesorias. En cuanto a los esternitos, los segmentos **EVII** y **EVIII** se encuentran de manera interna formando parte del urito, notándose un grado de atrofiamiento en el **EVII** en donde separa en dos hemiesternitos plegados hacia el dorso, prácticamente sin disco y el margen posterior forma un corto anillo esclerotizado. El segmento **EVIII** es reducido, formando una única placa asimétrica unida al anillo del **TVIII**, sin sedas y franja discal (Figs. 18a, b, c, d). A los especímenes este tipo de configuración se apoya a la propuesta de subdivisión “Carábidos superiores” (*sensu* Deuve, 1988a) esto debido a la reducción evolutiva de los segmentos abdominales.

El caso 2 representado por *Calosoma atrovirens*, se muestra un acomodo con mayor parentesco a los Cicindelidae, ya que en estos está presente la placa **TIX**, aunque se trata de un esclerito reducido, oculto debajo de la **Pd** del **TVIII**, no posee quetotaxia definida; anillo subrectangular. El sistema excretor se encuentra fusionado ventralmente al **TIX**; las glándulas accesorias desembocan en un orificio definido en la **Pd** «Orificio glandular» **Og**. Es posible distinguir proyecciones semiesclerotizadas en los márgenes posteriores de la **Pd** los cuales corresponden a los epipleuritos **Epp** (Deuve, 2018), lo cual resulta en un rasgo único en este contexto. Internamente el **EVIII** es el único que se encuentra formando parte del urito, es ancho, presenta áreas definidas entre la **Rb** y la **Rd** con franja discal y quetotaxia corta hacia el margen (Figs. 18e, f, g, h). A esta agrupación con características ancestrales es referida como la subdivisión de “Carábidos inferiores” (*sensu* Deuve, 1988a).

Por lo tanto, existen diferencias entre los carabiformes convencionales respecto a los cicindélidos:

- En Carabidae, puede estar ausente la placa que corresponde al terguito IX, en cuyo caso el recto y las glándulas abdominales se fusionan a la membrana urogenital en los ángulos dorsales de la placa distal. Esternito VII modificado y localizado internamente. Esternito VIII reducido y atrofiado, no se expone fuera del abdomen “Carábidos superiores”.
- Así mismo, en Carabidae si el terguito IX está presente, este es reducido y prácticamente oculto por debajo del margen del terguito VIII llevando el ano en vista ventral; las glándulas abdominales desembocan en un orificio marginal en la placa distal. EVII externo o puede estar semiexpuesto. **EVIII** interno y no reducido, pero si modificado para anidar el edeago en reposo, no se expone fuera del abdomen. Presenta epipleuritos entre la **Pd** y el anillo “Carábidos inferiores”.
- En carábidos el segmento que corresponde al **EVIII** se sujet a al margen del anillo por medio de las **Mmi** y no se fusionan las estructuras esclerotizadas al anillo o a la **Pd** (Visto en los carábidos inferiores) o el margen de la placa puede estar unida al marco del anillo directamente por un diminuto punto de anclaje (Visto en carábidos superiores), en ambos casos el **EVIII** no se fusiona a la **Pd**.
- En Cicindelidae, el **TIX** siempre está presente, bien desarrollado y no se encuentra cubierto por el margen del **TVIII**. **EVII** siempre visible externamente representado por los hemiesternitos, internamente solo presenta la porción del anillo. El **EVIII** desarrollado, anida el edeago en reposo, posee un músculo en conjunto a la **Pd** cubierto por **Mme**, lo cual presumiblemente permite presionar la placa a voluntad, este esternito si se expone fuera del abdomen en su porción distal

(Ej.: Fig. 6a), con el conjunto de sedas apicales de los hemiesternitos. **TIX** y **EVIII** parecen también tener la función de limpiar el edeago tras su uso en la copula, ya que el ápice de estas estructuras se encuentra externo, las sedas largas entre ambos segmentos se imbrican en la abertura urogenital. No se presentan los epipleuritos laterales.

- En los escarabajos tigre, la placa que corresponde al segmento **EVIII** se fusiona de manera parcial al anillo y prácticamente se encuentra connada en la porción distal al limbo de la **Pd**, tal unión solo distinguible por un pliegue.

## DISCUSIÓN

Respecto al uso de las estructuras del urito, las menciones son escasas en los trabajos donde se incluye morfología de los terminalia, cuando mucho refiriéndose a la forma del anillo/tegmen o si acaso, solo ilustrando la estructura en las láminas presentadas (como el caso de algunos de los ejemplos en la introducción). Esto no sugiere poca relevancia de esta estructura interna, si no que, la poca inclusión en algunos grupos o su uso práctico en taxonomía puede verse opacado por las inferencias evolutivas que dicha estructura compuesta representa en cada familia dentro de los Coleoptera y que en primer plano los caracteres que el urito genital ofrece pueden parecer de poco valor informativo, como es el caso en la investigación de Belousov y Kabak (2014) quienes invitan a tomar con precaución el uso de la estructura para la taxonomía y sistemática, a esto se debe considerar que a grandes rasgos solo describieron la forma del anillo (no se incluyeron el resto de las placas abdominales modificadas) si bien la estructura del anillo parece ser un modelo más o menos estable para los carábidos y más si se considera en grupos evolutivamente cercanos, una profunda revisión de todas las placas internas y los caracteres más finos puedan brindar información complementaria y útil no solo a nivel de tribus o subfamilias, si no ser aplicable para la categoría específica. Por su lado, Pérez-González y Zaballos (2019) al hacer uso de la estructura, también se enfocan únicamente en el anillo, sin el uso de los esternitos, tergitos o pleuritos internos, con esto han descrito características finas y dado uso como carácter secundario en la determinación de especies o por lo menos asignando una característica morfológica del tegmen a especies de un cierto grupo de carábidos; cabe señalar que en su estudio denominan como el ápice a la porción más estrecha del anillo, siendo que esa es la región más proximal. A grandes rasgos y con los panoramas antes expuestos, la morfología del urito debería tomarse en cuenta, tal como proponemos para los Cicindelidae, debido a que las estructuras que componen el urito son homogéneas entre individuos de una especie y que este es diferenciable entre especies dentro de un mismo género (Oliveros-Guzmán *et al.*, in press).

Por su parte, para los escleritos del urito, específicamente sobre la estructura del anillo/tegmen Deuve (1988b) menciona que estas estructuras internas corresponden a la fusión de la antecosta y laterotergitos (*sensu* Snodgrass, 1935) y no derivan de los somitos tergales o ventrales, posteriormente Deuve (2018) confirma que los laterotergitos comprenden a los epipleuritos **Epp** y estos son estructuras propias de la zona subcoxal o precoxal, tratándose de zonas membranosas con áreas esclerotizadas las cuales se aprecian en ciertos grupos y no están completamente fusionadas al anillo como tal, entonces esto termina de confirmar que el anillo y los epipleuritos pueden distinguirse en dos escleritos diferenciados como en el "caso 2" previamente presentado (Carábidos inferiores). Por lo tanto, parece claro que este anillo sigue el patrón en los anillos de los esternitos VI y VII, los cuales en Carabidae y Cicindelidae muestran la formación del marco esclerotizado basal que se forma a partir del grado de atrofiamiento/especialización en los segmentos terminales y este anillo (TVIII), por lo tanto, deriva de las modificaciones de los segmentos dorsales. Otro punto de vista referente es el de Jeannel

(1955), para el especialista se trata de la fusión entre el uroterguito + pleuritos y la pérdida del uroesternito, esto da lugar a la "Lámina dorsal", en las observaciones de las disecciones aplicadas a varias especies de adéfagos para este trabajo, se puede inferir que los esternitos internos no desaparecen como tal, sino que estos se atrofian y pueden reducirse al grado de no reconocerse como una placa abdominal, estos somitos en Cicindelidae muestran la unión/puntos de fusión entre escleritos, lo cual resulta práctico para identificar las placas que lo componen por su posicionamiento, definiendo al anillo completamente de origen tergal. Por otro lado los pleuritos asociados a los terminalia (por lo menos en Cicindelidae VIII + IX) parecen haberse especializado para funcionar como una suerte de membrana intersegmental, en la cual encontramos directamente sujetos dos paquetes musculares, estos pleuritos no están fusionados al anillo directamente, más si se sujetan a él cerca de la zona de los parámeros; estos pleuritos también carecen de espiráculos lo cual dificultaría identificarlos como una unidad abdominal (Urómero: Terguito + Pleurito + Esternito) según el planteamiento visto en Arnett y Thomas (2001), por lo cual en este trabajo la zona pleural fue tratada en el apartado de tejidos y membranas, más sin inferir que no son estructuras propias de los somitos abdominales. El gran polimorfismo del urito genital es producto de la correlación que existe con el edeago y los parámeros (Supraespecíficamente) y la variabilidad encontrada en la misma especie como indican en Rodríguez-Mirón *et al.* (2023) es un efecto visto en especies de amplia distribución, como fue el caso de *Cicindelidia (c.) carthagena* en la cual la variabilidad se presenta en la placa del segmento IX la cual podía ser ligeramente más larga o ancha, pero sin perder la forma general encontrada en todos los especímenes; al igual el anillo presentó ligeras diferencias entre el ancho, largo y el grosor del tegmen, esto sin salirse del esquema establecido, por lo cual aun presentando esa variación interespecífica en las poblaciones examinadas, el urito genital se reconoce como un carácter estable, tomando en cuenta sobre todo las placas **EVIII**, **TVIII (Pd)** y **TIX** que son aquellas que contienen más caracteres informativos.

En cuanto a la morfología del saco interno evertido, la nomenclatura fue basada principalmente en las propuestas de Matalin (1998 & 1999) y secundariamente en Fukuda *et al.* (2015 & 2019) y Rivalier (1954) sin embargo, con algunas modificaciones. En las propuestas de Matalin (1998 & 1999) el plano de los esquemas parece seguir un supuesto caso donde se considera la vista dorsal a la porción ventral en donde se insertan los parámeros, esto puede deberse a que el autor considera las estructuras en posición de copula, donde el edeago se pliega externamente hacia el vientre para acoplarse hacia las estructuras femeninas. Pero si se considera la posición de reposo (aunque se encuentre recostado) al ser expulsado el edeago, es imperante considerar que el mismo es del tipo anópico-pleurópico con la abertura de eyeción en posición dorsal (por lo que el endofalo se expulsa dorsalmente) y que los parámeros en los adéfagos se insertan ventralmente. Esto mismo ocurre en el trabajo de Fukuda *et al.* (2015) y se corrige en un esquema del plano en Fukuda *et al.* (2019) aun así con aparentes inconsistencias en la posición de estructuras como la **BRL**, **B** y **VB** de acuerdo con el posicionamiento. Por lo anterior mencionado, se han tomado los nombres para las estructuras homologas, solo adaptándolas al posicionamiento del plano espacial, la adición de nombramiento a vejigas y estructuras no mencionadas con anterioridad por las autoridades del grupo para la fauna mexicana.

## CONCLUSIONES

El urito es una estructura con valor taxonómico, debido a la morfología de las placas abdominales que lo conforman, al igual que la quetotaxia presente en el tergito IX y por la poca variabilidad intraespecífica.

Se reafirma que el urito genital es un conjunto de placas abdominales internas, pero bien diferenciadas entre sí y por lo menos en los carabiformes no se trata de un solo esclerito o piezas totalmente fusionadas y el anillo se postula de origen tergal.

En conjunto, las estructuras de la cápsula genital, así como el número de escleritos que la componen y el acomodo de los tejidos, a simple vista presentan un esquema general para los Coleoptera, de valor para la sistemática y taxonomía.

Las diferencias morfológicas en **EVIII**, **TVIII** y **TIX** entre Carabidae y Cicindelidae pueden ofrecer una mejor perspectiva de los grupos y por lo tanto son caracteres útiles para la diferenciación de las especies.

Algunos escleritos y tejidos de la armadura endofálica, mostraron microestructuras que pueden variar de especie a especie derivado de la selección sexual.

No se conocía que la vejiga dorso apical **DA** fuera independiente al resto del cuerpo del endofalo, ni que el diente medio **Mt** fuera un esclerito compuesto, por lo cual este tipo de observaciones minuciosas amplían el conocimiento dentro de la familia Cicindelidae.

Las membranas internas, en apariencia solo cumplen el papel de la sujeción o retención en la cápsula genital, aunque el microtegumento presente en estas, así como las microtriquias descubiertas, cumplen un papel aún desconocido, sin embargo, gracias a ese microtegumento ahora se puede afirmar que la porción terminal que corresponde a las pleuras y que compete a la cápsula genital **CaG** estrictamente, se invaginó por completo junto a los segmentos abdominales del urito genital asociados.

Los resultados de las muestras examinadas coinciden con las subdivisiones propuestas por Deuve (1988a) para los carábidos, desprendiéndose de esta investigación que la diferencia entre esas agrupaciones respecto a Cicindelidae radica en que el tergito IX nunca se recubre por el segmento tergal VIII y que el esternito VIII se encuentra parcialmente fusionado al resto del urito, lo que sugiere una clara divergencia entre Carabidae y Cicindelidae.

**AGRADECIMIENTOS.** Agradecemos considerablemente al Dr. Javier Ponce Saavedra por sus acertados comentarios e impulso a realizar este trabajo. Al Dr. Emmanuel Arriaga Varela por sus observaciones tan valiosas, a los revisores anónimos que ayudaron a mejorar el manuscrito con sus comentarios, al Dr. Oscar Pérez, al Ing. Jesús J. López y al Biol. Yoshua Esquivel por la buena disposición de material indispensable para la investigación. Especial gratitud a Emma Guzmán Hueramo por financiar la cámara digital para microscopio y Ernesto Oliveros Leyva por financiar el microscopio óptico estudiantil.

## LITERATURA CITADA

- Acciavatti, R. E. (2011) Taxonomic revision of hispaniola tiger beetles in the genus *Brasiella* Rivalier, 1954 (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae). *ZooKeys*, (147), 99–180.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.147.2012>
- Alonso-Zaragaza, M. A. (2015) Orden Coleoptera. Ibero Diversidad Entomológica. *Revista IDE@-SEA*, (5), 1–18.  
Disponible en: [https://sea-entomologia.org/IDE@/revista\\_55.pdf](https://sea-entomologia.org/IDE@/revista_55.pdf) (consultado 27 de Julio 2024).
- Anichtchenko, A., Wiesner, J. (2024) Tiger beetles of the genus *Tricondyla* Latreille, 1822 (Coleoptera: Cicindelidae) of the Philippines, with some considerations of the taxonomy of the genus. *Zootaxa*, 5397 (3), 351–376.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5397.3.3>

- Arnett, R.H. Jr., Thomas, M.C. (2001) American Beetles Vol. 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. CRC Press LLC, New York, USA, 443 pp.
- Arriaga-Varela, E., Tomaszewska, W., Shockley, F.W. (2015) Dos nuevas especies de *Epipocus* (Coleoptera: Endomychidae) de México y Costa Rica, con una discusión sobre grupos de especies en *Epipocus*. *El entomólogo canadiense*, 147 (2), 148–157.  
<https://doi.org/10.4039/tce.2014.43>
- Arriaga-Valera, E., Tomaszewska, W., Szawaryn, K., Robertson, J., Seidel, M., Ślipiński, A., Fikáček, M. (2023) The resurrection of Cerasommatidiidae, an enigmatic group of coccinelloid beetles (Coleoptera: Coccinelloidea) based on molecular and morphological evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 197(4), 1078–1115.  
<https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlac082>
- Bates H. W. (1881-1884) Cicindelidae en *Biología Centrali Americana, Insecta, Coleoptera, Cicindelidae*. Editor R.H. Porter, Vol. 1. Parte 1, Londres, 1–17 pp.
- Bates, H. W. (1882) New species of geodephagous Coleoptera from North-west México. *Annals and Magazine of Natural History: Serie 5*, (9) 52, 319–321 pp.
- Bates, H. W. (1884) Cicindelidae en *Biología Centrali Americana, Insecta, Coleoptera, Cicindelidae*, Supplement. Editor R.H. Porter. Vol. 1. Parte 1, Londres, 210–216 pp.
- Bates, H. W. (1890) Additions to the Cicindelidae fauna of México, with remarks on some of the previously-recoded species. *The Transactions of the Entomological Society of London*, for the year 1890, Londres, 493–510 pp.
- Belousov, I. A., Kabak, I. I. (2014) A taxonomic review of the genus *Junnanotrechus* Uéno & Yin, 1993 (Coleoptera: Carabidae: Trechinae), with description of six new species. *Zootaxa*, 3811 (4), 401–437.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3811.4.1>
- Berlese, A. (1909) *Gli Insetti*. Societá Editrice Libralia, Milano. Volume Primo, 1004 pp.  
Disponible en: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1942> (Consultado el 16 mayo 2023).
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zaragaza, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H. C., Newton, A. F., Reid, C. A. M., Schmitt, M., Ślipiński, S. A., Smith, A. B. T. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88, 1–972.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.88.807>
- Cabras, A. A., Medina, M. N., Bollino, M. (2022) Three new species of the genus *Metapocyrus* Heller 1912, subgenus *Orthocyrthus* Heller 1912 (Coleoptera, Curculionidae, Entiminae, Pachyrhynchini), from Mindanao Island, Philippines. *ZooKeys*, 1088, 115–128.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.1088.79021>
- Cazier M. A. (1948) The Origin, Distribution, and Classification of the Tiger Beetles of Lower California (Coleoptera: Cicindelidae). *American Museum Novitates*. New York, E.U.A. 1282, 1–28 pp.
- Cazier M. A. (1954) A Review of the Mexican Tiger Beetles of the Genus *Cicindela* (Coleoptera, Cicindelidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 103(3), 231–309.
- Cazier M. A. (1960) Notes on Mexican Tiger Beetles Belonging to the Genus *Cicindela* (Coleoptera, Cicindelidae). *American Museum Novitates*, Num. 2025, 12 pp.
- Deuve, T. (1988a) Etude phylogénétique des Coléoptères Adephaga: redéfinition de la famille des Harpalidae, *sensu novo*, et position systématique des Pseudomorphinae et Brachinidae. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 92 (5), 161–182.  
Disponible en: [https://www.persee.fr/doc/bsef\\_0037-928x\\_1987\\_num\\_92\\_5\\_17492](https://www.persee.fr/doc/bsef_0037-928x_1987_num_92_5_17492) (consultado 27 julio 2014).

- Deuve, T. (1988b) Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres Insects Holométabolos? *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*, 5(1), 21–34. Visto en Machado, A. (1992) Monografía de los Carábidos de las Islas Canarias. Instituto de Estudios Canarios, La Laguna, España, 734 pp.  
Disponible en: <https://www.antoniomachado.net/wp-content/uploads/pdf/science/1992-monografia-carabidos-canarias.pdf> (consultado 27 julio 2014).
- Deuve, T. (1993) L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga. *Mémoires du Muséum D'Histoire Naturelle*, Tome 155, 184 pp.
- Deuve, T. (2018) What is the epipleurite? A contribution to the subcoxal theory as applied to the insect abdomen. *Annales de la Société entomologique de France*, 54 (1), 1–26.  
<https://doi.org/10.1080/00379271.2018.1431568>
- Du Val, J. (1857) Genera des Coléoptères D'Europa. *Manuel Entomologique*, Paris, Tomo Premier, 516 pp.  
Disponible en: [https://archive.org/details/bp\\_1507315-1](https://archive.org/details/bp_1507315-1) (Consultado el 7 enero 2025).
- Duran, D. P., Gough H. M. (2020) Validation of tiger beetles as distinct family (Coleoptera: Cicindelidae), review and classification of tribal relationships. *Systematic Entomology*, 45(4), 723–729.  
<https://doi.org/10.1111/syen.12440>
- Duran, D. P., Roman, S. J. (2020) A new tiger beetle from the Trans-Mexican Volcanic Belt (Coleoptera, Cicindelidae, Cicindelini). *Zootaxa*, 4810 (2), 375–382.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4810.2.11>
- Eberhard, G. W. (2001) Genitalic behavior in *Hybosciara gigantea* (Diptera: Sciaridae) and the evolution of species-specific genitalia. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 74 (1), 1–9.  
Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/25085982?seq=1> (consultado 17 junio 2024).
- Eberhard, G. W. (2004) Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution*, 58 (9), 1947–1970.  
<https://doi.org/10.1554/04-143>
- Eberhard, G. W. (2006) Sexually antagonistic coevolution in insects is associated with only limited morphological diversity. *Journal of evolutionary biology*, 19 (3), 657–681.  
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.01057.x>
- Eberhard, G. W. (2010) Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. *Genética*, 138 (1), 5–18.  
<https://doi.org/10.1007/s10709-009-9358-y>
- Freitag, R. (1972) Female genitalia of the North American species of the *Cicindela maritima* group (Coleoptera: Cicindelidae). *The Canadian Entomologist*, 104 (8), 1277–1306.  
<https://doi.org/10.4039/Ent1041277-8>
- Freitag, R. (2016) The flagellum and tempers of some male tiger beetles (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae). *The Canadian Entomologist*, 148 (4), 416–425.  
<https://doi.org/10.4039/tce.2015.86>
- Freitag, R., Barnes, B. L. (1989) Classification of Brazilian species of *Cicindela* and phylogeny and biogeography of subgenera *Brasiella*, *Gaymara* new subgenus, *Plectographa* and South American species of *Cylindera* (Coleoptera: Cicindelidae). *Quaestiones Entomologicae*, 25 (3), 241–386.  
<https://www.biodiversitylibrary.org/part/204432>

- Freitag, R., Hartwick, A., Singh, A. (2001) Flagellar microstructures of male tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): implications for systematics and functional morphology. *The Canadian Entomologist*, 133 (5), 633–641.  
<https://doi.org/10.4039/Ent133633-5>
- Fukuda, Y., Ogawa, R., Hori, M. (2019) The reclassification of *Sophiodela* and other tiger beetles (Coleoptera, Cicindelidae) based on the structCaG of the everted internal sac of the male genitalia. *Zootaxa*, 4661 (2), 271–308.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4661.2.3>
- Fukuda, Y., Yamasako, J., Ogawa, R., Sakai, M. (2015) Review of the Japanese species of the genus *Cicindela* (*Sophiodela*) (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) based on the characters of internal sac. *Elytra, New Series*, 5 (2), 269–280.
- Gough, H. M. (2019) Tiger Beetles: Fierce Hunters, Fast Movers. Florida Museum.  
Disponible en: <https://www.floridamuseum.ufl.edu/science/tiger-beetles-fierce-hunters-fast-movers/> (consultado 30 julio 2024).
- Gough, H. M., Allen, J. M., Toussaint, E. F. A., Storer, C. G., Kawahara, A. Y. (2020) Transcriptomics illuminate the phylogenetic backbone of tiger beetles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(3), 740–751.  
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz195>
- Horn W. (1903) List of Cicindelidae of México and on Their Relationship with the Species of the United States. *Journal of the New York Entomological Society*, 11 (4), 213–221.  
Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/25003058> (consultado 30 julio 2024).
- Horn W. (1930) A new race of *Cicindela* from Yucatán, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 9-10.  
Disponible en: [https://rchn.biologichile.cl/pdfs/1930/1/Horn\\_1930a.pdf](https://rchn.biologichile.cl/pdfs/1930/1/Horn_1930a.pdf) (consultado 30 julio 2024).
- Gae-Nam, J., Kee-Jeong, A. (2022) A taxonomic note on the subtribe Procirrina (Coleoptera: Staphylinidae: Paederinae) in Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 15 (3), 366–369.  
<https://doi.org/10.1016/j.japb.2022.04.005>
- Iablokoff-Khnzorian, S. M. (1980) Le segment genital male des Coléoptères et son importance phylogénique (Coleoptera). *Dtsch. Ent. 2.*, N. F. 27, Heft IV-V. Seite, 251–195.
- Jeannel, R. (1955) L’édéage Initiation aux Recherches sur la Systématique des Coléoptères. Paris, Editions du Muséum 36, Rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve), 155 pp.
- Lackner, T. (2014) Revision of the genus *Reichardtiolus* Kryzhanovskij, 1959 (Coleoptera, Histeridae, Saprininae). *ZooKeys*, (379), 1–27.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.379.6457>
- López-López, A., Vogler, A. P. (2017) The mitogenoma phylogeny of Adephaga (Coleoptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114, 166–174.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.06.009>
- Machado, A. (1992) *Monografía de los Caráridos de las Islas Canarias*. Instituto de Estudios Canarios, La Laguna, España, 734 pp.  
Disponible en: <https://www.antoniomachado.net/wp-content/uploads/pdf/science/1992-monografia-carabidos-canarias.pdf> (consultado 27 julio 2014).
- Magrini, P. (2014) Revisione delle specie del genere *Anillus* Jacquelin du Val, 1851 di Italia e Corsica, con descrizione di una nuova specie (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini, Anillina). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale “Giacomo Doria”*, 106, 133–171. Visto en Pérez-González, S., Zaballos, J. P. (2019) Structure of male genitalia in a lineage of minute

- endogeal ground beetles: how four new species of *Microcharidius* Coiffait, 1969 (Coleoptera: Carabidae: Anillini) reveal gradual change and convergent evolution. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 77 (1), 57–86.  
Disponible en: <https://docta.ucm.es/entities/publication/153d8469-0483-4f50-a112-eb6877d92372> (consultado 27 julio 2024).
- Martínez, A. (1976) Un interesante Aesalinae Neotropical (Coleoptera: Lucanidae). *Entomologische Arbeiten Museum. G. Frey*. Vol., 27, 100–103.
- Martínez-Luque, E. O., Johnson, P. J. (2023) Description of the Female and Redescription of the Male of *Scaptolenus acrognathus* Champion (Coleoptera: Elateridae). *The Coleopterists Bulletin*, 77 (3), 319–327.  
<https://doi.org/10.1649/0010-065X-77.3.319>
- Matalin, A. V. (1998) The tiger-beetles of "hybrida"-species group (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae). III. A taxonomic review of the Iberian *Cicindela lagunensis* Gautier, 1872 complex. *Graellsia*, 54, 75–96.  
Disponible: <https://graellsia.revistas.csic.es/index.php/graellsia/article/download/346/338/0> (consultado 28 julio 2014).
- Matalin, A. V. (1999) Taxonomic status and subspecies structure of *Cicindela altaica* (Coleoptera, Carabidae). *Entomological Review*, 79 (7), 809–820.  
Disponible: [https://www.researchgate.net/publication/271517790\\_A\\_taxonomic\\_status\\_and\\_intraspecific\\_structure\\_of\\_Cicindela\\_altaica\\_Coleoptera\\_Carabidae](https://www.researchgate.net/publication/271517790_A_taxonomic_status_and_intraspecific_structure_of_Cicindela_altaica_Coleoptera_Carabidae) (consultado 31 julio 2024).
- Murray R. R. (1979) The *Cicindela* fauna of México: Range extensions, additions, and ecological notes (Coleoptera: Cicindelidae). *The Coleopterists Bulletin*, 33 (1), 49–56.  
<https://doi.org/10.5962/p.371833>
- Pérez-González, S., Zaballos, J. P. (2019) Structure of male genitalia in a lineage of minute endogeal ground beetles: how four new species of *Microcharidius* Coiffait, 1969 (Coleoptera: Carabidae: Anillini) reveal gradual change and convergent evolution. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 77 (1), 57–86.  
<http://doi.org/10.26049/ASP77-1-2019-04>
- Richmond, M. P. (2014) The role of aedeagus size and shape in failed mating interactions among recently diverged taxa in the *Drosophila mojavensis* species cluster. *Evolutionary Biology*, 14 (1), 1–9.  
<https://doi.org/10.1186/s12862-014-0255-3>
- Richmond, M. P., Park, J., Henry, C. S. (2016) La función y evolución de los genitales masculinos y femeninos en los escarabajos *Phyllophaga* Harris (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de biología evolutiva*, 29 (11), 2276–2288.  
<https://doi.org/10.1111/jeb.12955>
- Rivalier, E. (1950) Démembrement du genre *Cicindela* Linné (Travail préliminaire limité à la faune paléarctique). *Revue Française d'Entomologie*, 17, 217–244.
- Rivalier, E. (1954) Démembrement du genre *Cicindela* Linné (Faune Américaine). *Revue Française d'Entomologie*, 21, 249–268.
- Rivalier, E. (1958) Demembrement du genre *Cicindela* Linne. III. Faune africano-malgache. *Revue Française d'Entomologie*, 24, 312–342.
- Rivalier, E. (1961) Demembrement du genre *Cicindela* L. (suite) IV. Faune indomalaise. *Revue Française d'Entomologie*, 28, 121–14.

- Rivalier, E. (1963) Demembrement du genre *Cicindela* L. (fin). V. Faune australienne. (Et liste recapitulative des genres et sous-genres proposés pour la faune mondiale). *Revue Française d'Entomologie*, 30, 301–48.
- Rodríguez-Mirón, G. M., Montaño-Arias, G., Ramírez-Ponce, A., López-Pérez, S. (2023) Potential distribution of *Vesperoctenus flohri* Bates (Coleoptera: Vesperidae), an endemic species in México, and intraspecific variation in male genitalia. *The Coleopterists Bulletin*, 77(3), 331–340.  
<https://doi.org/10.1649/0010-065X-77.3.331>
- Robertson, H. M., Peterson, H. E. (1982) Recognition and Mechanical Isolation in *Enallagma* Damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution*, 36 (2), 243–250.  
<https://doi.org/10.2307/2408042>
- Romanowski, J., Ceryngier, P., Větrovec, J., Szawaryn, K. (2023) The Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) of La Palma. *Insects*, 14(7), 655.  
<https://doi.org/10.3390/insects14070655>
- Snodgrass, R. E. (1935) *Principles of insect morphology*. McGraw-Hill Book Company, New York and London, 667 pp.
- Tanner, V. M. (1927) A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera. *American Entomological Society*, 53 (1), 5–50.  
Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/pdf/25077172.pdf> (consultado 31 julio 2014).
- Tremouilles, E. R. (1989) Contribución al conocimiento del género *Thermonectus* Dejean en la Argentina y áreas limítrofes. (Coleoptera, Dytiscidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 46 (1–4), (87), 95–115.
- Triplehorn, C.A., Johnson F.N. (2005) *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Thomson Brooks/Cole 7a edition, USA, 864 pp.
- Verhoeff, C. (1893) Vergleichende Untersuchungen über die Abdominal segmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. Heft I. 113–170.
- Verhoeff, C. (1895) Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coccinelliden Und über die Hinterleibsmuskulatur von Coccinella, Zugleich ein Versuch die Coccinelliden anatomisch zu begründen und natürlich zu gruppieren. *Arch. f. Naturgesch. Jahrg.* Bd. I. H. 1., 91 pp.
- Werner, M., Simmons, L. W. (2008) The evolution of male genitalia: functional integration of genital sclerites in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93 (2), 257–266.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00924.x>
- Wiesner, J. (1992) Verzeichnis der Sandlaufkäfer der Welt. Verlag Erna Bauer, Keltern, 364 pp.
- Wiesner, J. (2020) *Checklist of the Tiger Beetles of the World* 2nd. Edition. Edition Winterwork, 540 pp.
- Yassin, A., Orgogozo, V. (2013) Coevolution between male and female genitalia in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *PlosOne*, 8 (2), 1–12.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057158>
- Zunino, M. E. (1971) Importanza dell'apparato genitale femminile nella sistematica del genere *Onthophagus* Latr. *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 103, 26–31.  
Disponible: [https://www.researchgate.net/publication/357933203\\_Importanza\\_dell'apparato\\_genitale\\_femminile\\_nella\\_sistematica\\_del\\_genere\\_Onthophagus](https://www.researchgate.net/publication/357933203_Importanza_dell'apparato_genitale_femminile_nella_sistematica_del_genere_Onthophagus) (consultado 17 julio 2024).

Zunino, M. (1987) La evolución de los aparatos copuladores: comentarios a W. G. Eberhard. "Sexual Selection and Animal Genitalia". *Elytron*, 1, 105–107.

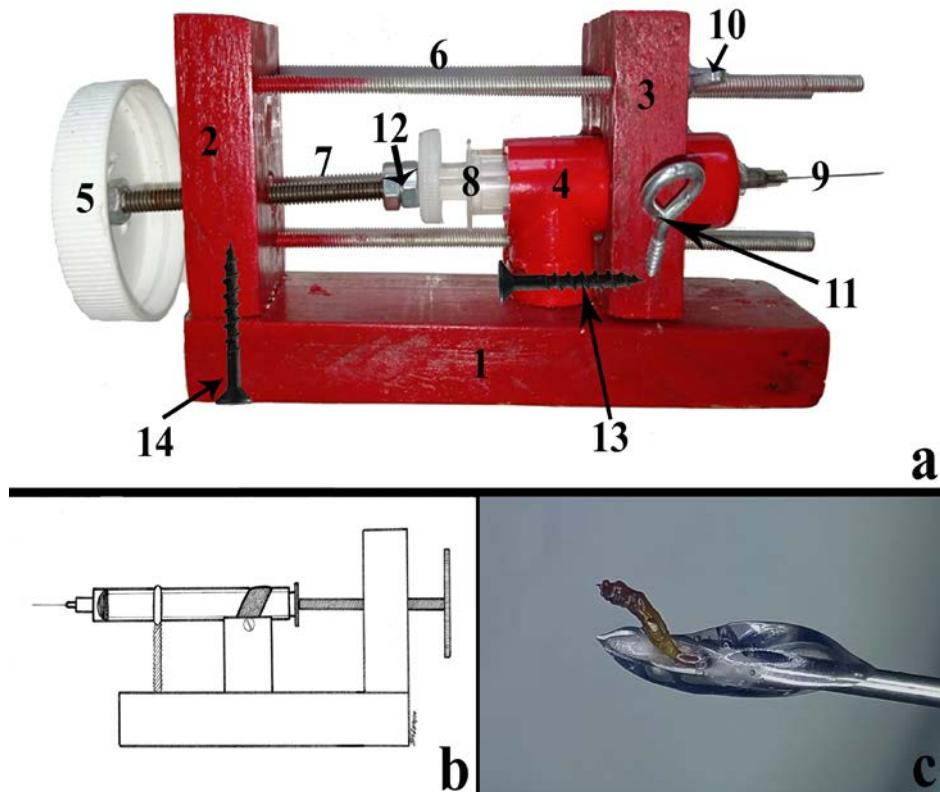
Disponible:[https://www.researchgate.net/profile/MarioZunino/publication/314261226\\_La\\_evolucion\\_de\\_los\\_aparatos\\_copuladores\\_comentarios\\_a\\_W\\_G\\_EberhardSexual\\_selection\\_and\\_animal\\_genitalia/links/5a93e8b7aca2721405661707/La-evolucion-de-los-aparatos-copuladores-comentarios-a-W-G-EberhardSexual-selection-and-animal-genitalia.pdf](https://www.researchgate.net/profile/MarioZunino/publication/314261226_La_evolucion_de_los_aparatos_copuladores_comentarios_a_W_G_EberhardSexual_selection_and_animal_genitalia/links/5a93e8b7aca2721405661707/La-evolucion-de-los-aparatos-copuladores-comentarios-a-W-G-EberhardSexual-selection-and-animal-genitalia.pdf) (consultado 31 julio 2024).

Zunino, M. (2012) Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte. *Dugesiana*, 18 (2), 197–206.  
<https://doi.org/10.32870/dugesiana.v18i2.4027>

Zunino, M. (2014) About dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) genitalia: some remarks to a recent paper. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 30 (2), 439–443.  
<https://doi.org/10.21829/azm.2014.302121>

**Anexo.** Estructura y funcionamiento del mecanismo para genitalia "Endo #7"

El Endo #7 es un mecanismo que funciona como un soporte para jeringas hipodérmicas de uso farmacéutico/comercial, el cual permite regular un flujo determinado, derivado de diversos prototipos caseros (Fig. 19a). Este sustituye equipamientos de laboratorio especializados como micropipetas de alta precisión, este mecanismo está pensado para que cualquiera que tenga la intención pueda fabricarlo para sus investigaciones.



La estructura consta de tres tablas, una de 18 cm \* 5 cm \* 2.5 cm y dos piezas de 7.5 cm \* 5 cm \* 2.5 cm, una pieza T de cpvc 3/4", un tapón de cpvc 3/4", y aproximadamente 4 cm de tubo de cpvc 3/4", tres tornillos esparrago 3/16" con longitud de 18 cm, 3 tuercas final 3/16", dos palomillas 3/16", un tornillo milimétrico de 1/8" y 4" de longitud, 3 tuercas 1/8" una tuerca 1/8" final, una tapa rosca de un frasco plástico, 1 armella de 2.5", 5 pijas de 2"; además de ocuparse taladro, brocas 3/16", 1/8" y 1/4", un sacabocados para madera de 3/4", pegamento blanco y pegamento para cpvc.

**Proceso.** Para la eyeción del endofalo/saco interno, el edeago a utilizar debe estar debidamente limpio, el proceso debe hacerse de manera manual, ya que al utilizar soluciones como KOH o pancreatina hará que las membranas del endofalo se disuelvan. La limpieza consta de retirar el ducto de la vesícula seminífera que queda expuesta por fuera de la base del endofalo (En los cicindélidos y otros adéfagos se recomienda retirar los parámeros del lóbulo medio, pero en grupos donde la falobase es recta y paramaremos son distales a la base, puede trabajarse sin mayor complicación).

El edeago de preferencia deber ser fresco o recién reblanecido, debe estar siempre húmedo. Se fijará en una aguja hipodérmica (el calibre de esta dependerá del grosor de la base del lóbulo medio), es preferible que la punta de la aguja se rebaje con piedra para afilar o esmeril, para que el edeago quede paralelo a la aguja y ocupe menor superficie de pegamento; el edeago se coloca por la base dentro de la aguja de manera que se sostenga por cuenta propia y con la menor superficie posible dentro de la aguja; El pegamento a utilizar es cianoacrilato para uso en acuariofilia, tanto para corales como para plantas acuáticas, esto por su maleabilidad, rápido secado y dureza. Colocado el edeago en la aguja se debe trabajar rápido para evitar la desecación, el cianoacrilato se debe recoger con la punta de una aguja de disección fina y debe aplicar en la base del lóbulo medio y la aguja, una vez aplicado el pegamento, rápidamente se sumerge la aguja con el edeago en agua fresca, esto por 5min, se debe verificar que el pegamento haya endurecido por completo (si está blando meter en agua por más tiempo).

El mecanismo Endo #7 debe estar cargado con la jeringa previamente llena con agua y alcohol proporciones 1:1, se pueden usar otras sustancias como las utilizadas por Fukuda *et al.* (2015 & 2019). La jeringa se coloca en la pieza de soporte secundario, el tornillo de empuje se debe acoplar a la distancia del émbolo con la cantidad de sustancia a utilizar, se ajusta la armella para fijar la pieza móvil y las palomillas superiores para dar tope, ahora se coloca la aguja en la jeringa. Se debe trabajar observando bajo el microscopio, dando vuelta lentamente a la perilla (de haber fugas se retira la aguja y debe ser sellada de nuevo con cianoacrilato), se recomienda ir girando poco a poco la perilla hasta empezar a ver los pliegues del endofalo, esto puede llevar un par de minutos (si se acelera el proceso puede haber una perforación en el saco interno o que la presión sea tan alta que el edeago sea expulsado con fuerza), el saco interno funciona como una especie de globo, habrá un punto en el que las vejigas de las cuales se componen ya no crecen en tamaño ni en forma y el líquido acumulado por la presión simplemente gotea sin deformar el endofalo, a lo que se debe girar un poco la perilla en sentido contrario a la manecillas del reloj para reducir la presión.

**Problemáticas.** La técnica hasta el momento ha servido para la toma inmediata de fotografías, ya que preservar la estructura para montaje en seco toma tiempo, se debe estar inyectando poca solución para mantener la forma desarrollada del endofalo hasta que se mantenga por cuenta propia, pero con el paso de los días, las membranas se deshidratan naturalmente, deformando la estructura. Por otro lado, mantenerlas en húmedo implica que no se mantenga la forma desarrollada, ya que el flujo y cambio de líquidos por las membranas impide que la presión se mantenga dentro del endofalo. Por lo que se recomienda utilizar soluciones propias para montajes de esta naturaleza como la euparal. Para este trabajo, los endofalos se guardaron junto con la aguja en la tapa de la jeringa y dentro de un recipiente 25:75 de solución reblancedora y alcohol respectivamente, esto para poder emplearse de nueva cuenta en un futuro.