

4. Biología y Hábitos de Coleópteros Escarabaeoideos

M. A. MORÓN¹, L. A. RODRÍGUEZ DEL BOSQUE², A. ARAGÓN³ Y C. RAMÍREZ-SALINAS⁴

¹ Departamento de Biología de Suelos, Instituto de Ecología, A.C. A.P. 63, Xalapa, Veracruz 91000 MEXICO, miguel.moron@inecol.edu.mx

² INIFAP-Campo Experimental Río Bravo, Km 61 Carretera Matamoros-Reynosa, Río Bravo, Tam 88900 MEXICO, rodriguez.luis@inifap.gob.mx

³ Departamento de Agroecología y Ambiente, Instituto de Ciencias, BUAP, 14 Sur 6301, San Manuel, Puebla, Pue. 72570, MEXICO, aragon@siu.buap.mx

⁴ Departamento de Agroecología, El Colegio de la Frontera Sur. A. P. 63 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas 29290 MEXICO, cramirez@scl.ecosur.mx

RESUMEN

Se presenta una síntesis sobre los hábitos de alimentación y reproducción de los escarabajos edáficos, con énfasis en las especies mexicanas. Se discuten los principales grupos tróficos de larvas y adultos. Se destaca la importancia que tienen los estudios sobre el comportamiento sexual para entender la biología de los ensamblajes específicos locales. Se describen los ciclos de vida anuales, bianuales y bivoltinos de algunas especies mexicanas, particularmente en relación al manejo integrado de plagas. Se incluye una breve reseña de algunas características morfológicas y anatómicas propias de las larvas y pupas para adaptarse a las condiciones del suelo. Se hace notar la complejidad de los procesos digestivos de las larvas con la intervención de una flora intestinal. Se repasan los grupos biológicos que mantienen relaciones tróficas con las especies de escarabajos, y que, como enemigos naturales, parasitan o depredan a los adultos o larvas, y contribuyen a la regulación de sus poblaciones. Finalmente se enfatiza la necesidad de estudios más detallados sobre la biología y la ecología de las especies de escarabajos más problemáticas en los ambientes agrícolas.

ABSTRACT

A brief review on the feeding and reproductive habits of the soil-dwelling scarab species in Mexico is presented. The main trophic groups for larvae and adults are discussed. The importance of studies on the sexual behavior for understanding the biology of the local species assemblages is emphasized. Synoptic description of the annual, biannual and bivoltine life cycles of some Mexican scarabeids are included, particularly in relation to integrated pest management. Some morphological and anatomical adaptations of larvae and pupae to cope with soil conditions are explained. The complex structure of the hindgut associated with the digestive process of white grubs in association with bacteria is briefly described. Some of the biological groups associated with scarabeid larvae and adults as predators or parasites, and their importance for pest regulation, are reviewed. Lastly, the need for more detailed studies on the biology and ecology of Mexican scarabeid pest species is emphasized.

INTRODUCCIÓN

Uno de los obstáculos que han demorado los estudios sobre la biología y ecología de las especies de Coleoptera que pasan la mayor parte de su vida en el suelo, es decir edafícolas, es la dificultad para identificar con precisión a las especies, sobre todo en su estado larval, el que ocupa la mayor parte del ciclo vital y tiene mayor impacto en su entorno. Por muy meticulado que sea un estudio sobre los hábitos y el desarrollo de un escarabajo subterráneo, carece de valor comparativo sin la identidad específica, aunque ese trabajo pueda ser útil para resolver un problema local. Este punto adquiere otra dimensión cuando se observan datos de diversidad de escarabajos detallados en el capítulo anterior. Otro obstáculo ha sido de tipo metodológico, porque no es sencillo realizar observaciones de las especies dentro del suelo. En el momento en que se rompen las capas del suelo durante un muestreo alteramos profundamente el entorno inmediato, por simple que este parezca. Las larvas de escarabajos tratarán de protegerse y escapar de la luz solar y del aire seco. De este modo solo se puede obtener datos cuantitativos de presencia y abundancia de cada estadio de desarrollo. Al extraer larvas vivas para llevarlas a terrarios también se modifica su entorno y se les obliga a sobrevivir en un ambiente artificial que a nosotros nos parece adecuado.

En terrarios es difícil realizar observaciones sobre los hábitos o el comportamiento de las larvas y los datos obtenidos con frecuencia son inferencias basadas en nuestra lógica de cómo debió ocurrir un fenómeno que no observamos ni medimos. Por ejemplo, la supervivencia de las larvas en un terrario con suelo rico en materia orgánica y plántulas de maíz que al final del proceso pierden las raíces, sugiere que las larvas consumieron tales tejidos, pero no las observamos comiendo. La deducción puede ser completa o parcialmente verdadera, ya que, efectivamente, las larvas consumieron raíces, pero también pudieron comer materia orgánica en proporciones desconocidas. Si lo que interesa es determinar sus preferencias alimentarias, se debería avanzar

con ayuda de otros recursos para confirmarlo, medirlo, evaluarlo y compararlo. Por ejemplo, sacrificar algunas larvas para conocer su contenido intestinal, analizar sus excrementos para buscar restos radiculares, o diseñar experimentos para valorar estadísticamente los resultados derivados de una variedad de ofertas de sustrato alimentario, entre otros.

En la literatura se pueden encontrar los resultados de algunos intentos para obtener información sobre los hábitos de alimentación de la “gallina ciega”, entre ellos los citados por Rodríguez-del-Bosque (1996b), Castro-Ramírez *et al.* (2001) y Aragón *et al.* (2005). Dicha información parece simple pero tiene gran valor para enfocar correctamente un problema de plagas agrícolas. Desafortunadamente, también se encuentran muchos casos en los que el problema se ha abordado sobre una premisa generalista, común entre los agricultores y técnicos: “la gallina ciega es un gusano rizófago, si son abundantes en el terreno causarán grandes pérdidas”. Así, no se identifican las larvas, no se distinguen sus hábitos y menos se determina la abundancia real de las especies rizófagas, como en Sifuentes (1980), Navarro (1986) y Vázquez-García *et al.* (2005). La prevalencia de este tipo de problema no ha permitido reunir información biológica o ecológica con la celeridad que se desea. Se ha logrado un avance importante con algunas de las especies que causan problemas agrícolas con mayor frecuencia, pero en otros casos se ha obtenido información contradictoria, donde al parecer la misma especie, común y fácil de identificar, se comporta de manera diferente en sitios distintos, o su actividad es inconsistente a lo largo de los años. Este capítulo ofrece una síntesis sobre la biología y hábitos de los escarabajos edafícolas, con énfasis en las especies mexicanas.

ALIMENTACIÓN DE ADULTOS

A grandes rasgos, los adultos de las especies de Scarabaeoidea o Lamellicornia pueden dividirse en dos grandes grupos tróficos: consumidores

primarios, y degradadores (Cuadro 1). El primer grupo reúne a los especialistas en consumir follaje (filófagos), que aprovechan partes florales (antófilos), que obtienen alimento de los tejidos de tallos y ramas (caulófagos), que ingieren secreciones dulces producidas en diferentes tejidos de la planta (melífagos), que comen raíces y tallos subterráneos (rizófagos) y que prefieren hongos (micetófagos). Una síntesis sobre la diversidad de los huéspedes vegetales de los Melolonthidae se encuentra en Morón y Aragón (2003). El segundo grupo contiene a los consumidores de excrementos (coprófagos) y de carroñas (necrófa-

gos), que obtienen su alimento de los restos animales secos (telionecrófagos), que aprovechan los tejidos xilosos en descomposición (saproxilófagos), y que se nutren con materia orgánica de origen vegetal o animal en estado avanzado de degradación (saprófagos).

Aunque en número reducido, también se conocen grupos especializados que tienen relaciones simbióticas de distinto grado con insectos sociales (mirmecófilos, termitófilos) donde el escarabajo puede alimentarse con las formas juveniles de sus anfitriones o con algún otro producto de la colonia. Los adultos de algunas

Cuadro 1. Hábitos de alimentación de los escarabajos adultos en México.

Grupos tróficos	Subgrupos	Especialidades	Ejemplos
Consumidores primarios	Filófagos	Polífagos	<i>Phyllophaga lalanza</i>
		Estenófagos	<i>Phyllophaga flavidopilosa</i>
	Antófilos	Generalistas	<i>Paranomala cincta</i>
		Polinívoros	<i>Hoplia squamifera</i>
	Caulófagos	Cambium	<i>Dynastes hyllus</i>
		Barrenadores	<i>Podischnus agenor</i>
	Melífagos	Savia	<i>Gymnetis difficilis</i>
		Néctar	<i>Epectinaspis mexicana</i>
	Rizófagos	Polífagos	<i>Ligyris sallei</i>
		Estenófagos	<i>Orizabus isodonoides</i>
Micetófagos	Micelio	<i>Ceratocanthus relucens</i>	
	Cuerpos fructíferos	<i>Liatongus rhinocerulus</i>	
Degradadores	Coprófagos	Generalistas	<i>Canthon indigaceus</i>
		Especialistas	<i>Sulcophanaeus chryseicollis</i>
	Necrófagos		<i>Coprophanaeus telamon</i>
	Telionecrófagos		<i>Trox plicatus</i>
	Saproxilófagos	Albodurámicos	<i>Passalus punctiger</i>
		Subcortícolos	<i>Paxillus leachi</i>
Saprófagos		<i>Liatongus monstrosus</i>	
Consumidores secundarios	Simbiontes	Mirmecófilos	<i>Lissomelas flohri</i>
		Termitófilos	<i>Termitodius chaki</i>
	Depredadores		<i>Phileurus valgus</i>

especies de dinastinos han sido observados depredando larvas o adultos de otros coleópteros, aunque no se ha confirmado si esta conducta es una especialización o un recurso alternativo. En todo caso, estas especies podrían formar un tercer grupo trófico, como consumidores secundarios (Cuadro 1).

ATRACCIÓN SEXUAL Y APAREAMIENTO

Los factores que permiten el encuentro de machos y hembras de escarabajos aún son poco conocidos y se han hecho generalizaciones a partir de escasas observaciones. Al parecer, el método de atracción sexual más común es la liberación de compuestos volátiles (atrayeros o feromonas) por parte de la hembra. Dichos productos químicos son percibidos por los receptores antenales de los machos, y caminando o volando se dirigen al encuentro de la hembra. Aún se conoce poco sobre la identidad de los compuestos involucrados en la atracción sexual y en el capítulo 5 de este libro se presenta una síntesis actualizada sobre el tema.

La secuencia de eventos propiciatorios para la reproducción es complicada, ya que es común que un buen número de especies de escarabajos estén en actividad simultáneamente en un mismo sitio. Los compuestos son específicos para evitar confusiones. Cuando los atrayeros o feromonas de dos o más especies son similares, entonces existen patrones o pautas de comportamiento que ayudan a la hembra a distinguir al macho coespecífico para evitar un acoplamiento híbrido, estéril o infructuoso, lo cual es importante para las especies que, como los escarabajos, tienen una vida corta y pocas oportunidades para lograr una procreación exitosa. Los principales elementos involucrados en el comportamiento reproductor, además de la emisión del atrayero o la feromona, pueden ser: (1) El sitio elegido por la hembra para iniciar la atracción; (2) las pautas de acercamiento del macho o cortejo; (3) las respuestas de la hembra ante los estímulos del

macho; (4) las barreras morfológicas en los órganos genitales de los dos sexos; y (5) la competencia intraespecífica.

En relación con el sitio donde se inicia la atracción, se ha documentado que las hembras pueden atraer a los machos desde una “percha” situada en el follaje de árboles, arbustos, hierbas, o simplemente desde alguna leve elevación del terreno, lo cual depende de su capacidad para volar. Por ejemplo, los dos sexos de *Phyllophaga* (*Triodonyx*) *lalanza* Saylor pueden volar distancias considerables hasta alcanzar las ramas de los árboles donde se alimentan y después de hacerlo, las hembras atraen a los machos vecinos (Morón *et al.* 1996). En otro caso, las hembras de *Phyllophaga* (*Tostegoptera*) *lanceolata* (Say) son braquípteras, por lo cual después de salir del suelo, caminan hacia las herbáceas hospederas y trepan en ellas para comer antes de atraer a los machos (Travis 1939). De manera contrastante se ha observado también que las hembras pueden atraer a los machos desde el suelo, sin volar, mientras ellos sobrevuelan el terreno a menos de un metro de altura, como sucede en *Phyllophaga* (*Phytalus*) *macrocera* (Bates) (Aragón *et al.* 2005); y más aún, las hembras de *P.* (*Phyllophaga*) *macrophylla* (Bates) son capaces de atraer a los machos desde antes de emerger del suelo (Morón 1986).

Con respecto a las pautas de cortejo y las respuestas de la hembra, se ha observado que los machos de varias especies de *Phyllophaga* y *Macroductylus* tocan a las hembras con las antenas y tarsos, y reconocen las características de la superficie pronotal, elitral y pigidial, antes de intentar montarlas. Si la hembra no escapa, pueden intensificar los movimientos táctiles después de montarlas, antes de iniciar la cópula (Eberhard 1993a). En las especies de *Macroductylus* se ha registrado un periodo precopulatorio largo durante el cual el macho permanece montado en la hembra, mientras ella come y trepa sobre el follaje, hasta que emite una señal que permite al macho iniciar la cópula, la cual ocupa varios minutos, y al concluirla, el macho permanece

montado durante horas para evitar el acercamiento de otros machos y una eventual competencia espermática. En estos casos, el acoplamiento no se produce si el macho no ejecuta los movimientos táctiles adecuados (Eberhard 1993b).

En las especies de *Phyllophaga*, el cortejo es breve y la cópula dura pocos minutos, pero se han confirmado posturas de acoplamiento diferentes entre los grupos. En la postura más común, el macho se sujeta del borde de los élitros femeninos con los tarsos anteriores e intermedios, mientras extiende su abdomen para alcanzar la abertura genital de la hembra. En otras especies, el macho inicia la cópula en la posición antes descrita, pero progresivamente suelta los tarsos anteriores e intermedios, conforme su edeago se introduce, hasta quedar suspendido de la hembra solo por la conexión genital. La primera postura es más frecuente en especies que desarrollan su comportamiento reproductor en el suelo, como *P. macrophylla*, y la segunda postura es común en las especies que frecuentan los árboles, como *P. menetriesi* (Blanchard) (King 1984, Morón 1986, Eberhard 1993a).

En relación las barreras morfológicas para lograr el aislamiento específico, se ha observado una gradación amplia en la estructura de los órganos genitales de los escarabajos, desde cápsulas genitales masculinas breves y simples, hasta estructuras grandes, provistas con proyecciones y accesorios esclerosados, así como cámaras genitales femeninas saculares sencillas hasta cámaras provistas con placas esclerosadas, gruesas, con depresiones y prominencias, que en muchos casos se corresponden con la morfología genital del órgano intromitente masculino (Morón 1986). Estas observaciones han dado lugar a la hipótesis del sistema copulador “llave-cerradura”, donde el aparato reproductor externo de un sexo evoluciona en forma paralela con el otro sexo y se adecuan a los cambios hasta llegar a un ajuste tal que es imposible que existan acoplamientos entre especies con diferencias en la morfología genital (Eberhard 1992).

Por último, la competencia intraespecífica es un elemento importante para la biología reproductiva de muchas especies de escarabajos, que por razones aún no explicadas, tienen poblaciones donde los machos son más numerosos que las hembras, y pueden alcanzar proporciones mayores a 10:1. En tales casos los machos compiten intensamente por lograr una cópula, acuden en grandes grupos al llamado sexual femenino, y pelean entre sí por montar a la hembra. La competencia puede consistir simplemente en empujones con sus cabezas, pronotos y patas, o de aplicar palancas con sus proyecciones cefálicas o pronotales, o con las tibias y fémures alargados o engrosados, propios del dimorfismo sexual de cada género (Morón 1986). Bajo tasas sexuales equilibradas o menos extremosas, también es común que los machos custodien a las hembras como parte del comportamiento precopulatorio, para lo cuál el macho selecciona una hembra no receptiva sexualmente, la cubre con su cuerpo y patas mientras ella se alimenta o reposa, y espera la señal femenina para iniciar el acoplamiento, en tanto rechaza agresivamente a otros machos, como se registró en el cetonino *Neoscelis dobrni* (Westwood) (Nogueira *et al.* 2004).

En otras especies los machos son quienes atraen a las hembras, emiten compuestos atractivos o construyen túneles nupciales, como ocurre con el dinastino *Podischnus agenor* (Olivier) que excava la base de los tallos de gramíneas grandes para formar un túnel corto, donde se instala para atraer a una hembra, tal vez con una mezcla de los jugos del vegetal y sus propias emisiones. Cuando la hembra acude, el macho la deja pasar al túnel, intercambian estímulos táctiles y se acoplan antes de salir y dispersarse (Eberhard 1979). Los machos de los dinastinos del género *Golofa* producen un olor penetrante durante las primeras horas de la noche, mientras están posados en las ramas de los árboles o en los tallos de gramíneas esperando la llegada de la hembra (Morón, obs. pers.). En América del Sur se ha documentado un comportamiento reproductivo interesante en el dinastino *Diloboderus*

abderus Sturm, al que con frecuencia se atribuyen daños agrícolas, cuyos machos son ápteros y las hembras pueden volar durante el crepúsculo. El macho construye un túnel en el suelo y desde la entrada atrae a la hembra, quién pasa al interior del agujero mientras el macho protege la entrada con su cabeza y pronoto armados con grandes proyecciones, y mientras se realiza el acoplamiento, el macho bloquea la boca del túnel. Las hembras se dispersan y buscan un sitio adecuado para excavar un túnel donde empañan restos vegetales de la superficie antes de colocar los huevos (Silva y Salvadori 2004).

CICLOS DE VIDA

El conocimiento sobre la biología y ciclo de vida de los escarabajos rizófagos en México fue limitado hasta los 1980's (Morón 1986). A partir de entonces, estos estudios se han incrementado por la necesidad de generar información básica para diseñar estrategias de prevención y combate de las especies plaga, además de dilucidar las interacciones entre especies concurrentes (Rodríguez-del-Bosque 2003). De acuerdo a la especie y el patrón climático de la región, se reconocen tres tipos de ciclo vital de "gallinas ciegas" en México: anual, bianual y bivoltino (Cuadro 2). El tamaño de la especie no parece tener una relación directa con la duración de su ciclo vital, ya que una de las especies más grandes de México, *P. lalanza*, tiene un ciclo anual, parecido al de otras especies 4-5 veces más pequeñas (Morón *et al.* 1999).

Ciclo Anual

Es el ciclo de vida más común en las especies de "gallinas ciegas" en México, entre las que se encuentran los géneros de importancia agrícola *Phyllophaga*, *Cyclocephala*, *Paranomala* y *Macro-dactylus*. Aunque con algunas diferencias, el patrón en el ciclo vital es semejante entre las especies anuales (Morón 1986, Rodríguez-del-Bosque 1988, Aragón *et al.* 2005, Ramírez y Castro 2006). Los adultos emergen en mayo o junio, pocos días después de iniciado el período de llu-

vias o riegos. Las especies que habitan en altitudes elevadas tienden a emerger de julio a septiembre, aparentemente por la acumulación lenta de unidades calor para completar su ciclo (Arce y Morón 2000). Después del apareamiento, las hembras depositan los huevos en grupos en suelo húmedo a una profundidad de 10 a 20 cm, normalmente al final de la primavera o al inicio del verano. La eclosión ocurre después de dos a cuatro semanas. La duración promedio de las larvas de primer y segundo estadio es de aproximadamente 30 y 40 días, respectivamente. El tercer estadio, el más voraz y longevo, ocurre desde mediados del verano hasta mediados de la primavera siguiente, cuando construye una celda para pupar. El estadio pupal tiene una duración de 15 a 30 días. Una vez que completan el ciclo, los imagos permanecen en la celda pupal hasta que existan las condiciones apropiadas de humedad en el suelo para emerger. Aunque la longevidad de los adultos varía de 15 a 30 días, algunas hembras pueden permanecer en el suelo hasta tres meses, esperando la lluvia para emerger (Rodríguez del Bosque 1996a).

Ciclo Bianual

En E.U.A. y Canadá, donde los inviernos son más fríos que en México, la mayoría de las especies de escarabajos edafícolas tienen ciclos de vida que duran dos, tres, cuatro y hasta cinco años (Ritcher 1958, Forschler y Gardner 1990). Algunas especies como *Phyllophaga crinita* (Burmeister), que tienen un ciclo anual en México, pueden tener un ciclo bianual en E.U.A. debido a las condiciones más frías (Teetes *et al.* 1976). En México, sólo *Phyllophaga trichodes* (Bates) ha sido reportada como una especie con ciclo bianual en el centro de Tamaulipas, aunque una pequeña proporción de la población puede tener un ciclo anual (Villalobos 1998). Los adultos emergen en abril y mayo después de iniciadas las lluvias, aunque el período de apareamiento puede extenderse hasta agosto. Los huevos y larvas de primer estadio se observan normalmente en junio y julio, respectivamente. El segundo

Cuadro 2. Ciclo de vida para algunos escarabajos rizófagos en México.

Ciclo de vida	Especie	Referencias
Anual	<i>Paranomala atomogramma</i> (Bates)	Gómez <i>et al.</i> 1999
	<i>Pa. inconstans</i> (Burmeister)	Ramírez y Castro 2000
	<i>Pa. sticticoptera</i> (Blanchard)	Ramírez y Castro 2000
	<i>Cyclocephala comata</i> Bates	Marín y Bujanos 2003
	<i>C. lunulata</i> Burmeister	Aragón y Morón 2000
	<i>C. lurida coahuilae</i> Bates	Marín y Bujanos 2003
	<i>Macroductylus mexicanus</i> Burmeister	Carrillo y Gibson 1960
	<i>Phyllophaga brevidens</i> (Bates)	Aragón y Morón 2000
	<i>P. crinita</i> Burmeister	Rodríguez-del-Bosque 1982, 1988
	<i>P. ilhuicaminai</i> Morón	Aragón <i>et al.</i> 2005, 2006
	<i>P. lalanza</i> Taylor	Morón <i>et al.</i> 1996, 1998
	<i>P. macrocera</i> Bates	Aragón <i>et al.</i> 2005, 2006
	<i>P. menetriesi</i> (Blanchard)	Ramírez y Castro 2000
	<i>P. misteca</i> Bates	Villalobos 1998
	<i>P. obsoleta</i> Blanchard	Aragón <i>et al.</i> 2005, 2006
	<i>P. polyphylla</i> Bates	Marín y Bujanos 2003
	<i>P. porodera</i> Bates	Marín y Bujanos 2003
	<i>P. ravida</i> (Blanchard)	Ramírez y Castro 2006
	<i>P. rubella</i> Bates	Islas 1964
	<i>P. tenuiplis</i> Bates	Ramírez y Castro 2006
<i>P. testaceipennis</i> Blanchard	Ramírez y Castro 2000	
<i>P. tumulosa</i> Bates	Ramírez y Castro 2000	
<i>P. setifera</i> (Burmeister)	Marín y Bujanos 2003	
<i>P. vetula</i> Horn	Aragón <i>et al.</i> 2005, 2006	
Bianual	<i>P. trichodes</i> Bates	Villalobos 1998
Bivoltino	<i>Paranomala cavifrons</i> (LeConte)	Rodríguez-del-Bosque <i>et al.</i> 1995
	<i>Pa. flavipennis</i> (Burmeister)	Rodríguez-del-Bosque 1993, 1998
	<i>Pa. foraminosa</i> (Bates)	Rodríguez-del-Bosque <i>et al.</i> 1995

estadio larvario se presenta a partir de agosto, hiberna de noviembre a febrero del siguiente año. El tercer estadio se observa comúnmente a partir de junio, cuando se presentan los daños más severos en cultivos como maíz; estas larvas hibernan desde noviembre hasta principios de marzo

del segundo año, pupan a fines de marzo y el adulto emerge en abril para iniciar otro ciclo bianual (Villalobos 1998). King (1984) observó que en ambientes tropicales con período de sequía amplio en Costa Rica y Honduras, *Phyllophaga elenans* Saylor, *P. hondura* Saylor y *P. par-*

visetis (Bates) tienen un ciclo bianual. En México habitan *P. parvisetis* y otras especies del grupo “rorulenta” (Morón 2003), pero no existe información sobre su biología.

Ciclo Bivoltino

Como un caso excepcional, se ha reportado un ciclo bivoltino para *Paranomala cavifrons*, *Pa. flavipennis* y *Pa. foraminosa* en el norte de Tamaulipas (Rodríguez-del-Bosque 1993, Rodríguez-del-Bosque *et al.* 1995). Los adultos de la primera generación (primavera) emergen desde mediados de abril a mediados de mayo; los huevos y larvas (primer, segundo y tercer estadio) se observan desde mayo hasta julio y las pupas a partir de agosto. Los adultos de la segunda generación (otoño) emergen de fines de agosto hasta fines de septiembre. Los huevos y larvas de primer y segundo estadio se observan de septiembre a principios de octubre. Las larvas de tercer estadio se presentan desde octubre hasta marzo del año siguiente, cuando pasan a estado de pupa. En contraste, el ciclo vital de *Pa. flavipennis* es anual en Nebraska, Kansas y Georgia, E.U.A, donde la acumulación anual de unidades calor es aproximadamente la mitad que en el norte de Tamaulipas. Lo anterior indica que *Pa. flavipennis*

se ha adaptado para explotar la mayor acumulación de calor en el norte de Tamaulipas al reproducirse dos veces por año (Rodríguez-del-Bosque 1998).

La determinación del ciclo de vida de diversas especies de “gallina ciega” ha permitido ofrecer a los productores mejores tecnologías de control en agroecosistemas de Chiapas (Ramírez y Castro 2000, 2005), Puebla (Aragón 2005, 2006), Guanajuato (Marín y Bujanos 2003) y Tamaulipas (Rodríguez-del-Bosque 1982, 1988, 1993, 1998). En la Fig. 1 se presenta una síntesis de la información más importante para asociar el conocimiento del ciclo vital de dos especies de “gallina ciega” con las acciones para prevenir sus daños en tres ciclos de producción agrícola en el norte de Tamaulipas.

LAS LARVAS ESCARABAEIFORMES, UN DISEÑO MULTIFUNCIONAL

A primera vista el diseño exterior de una “gallina ciega” no parece adecuado para excavar porque, con excepción de la cabeza, no tiene una cutícula dura, sus patas parecen delgadas en proporción al cuerpo y no lucen fuertes. Sin

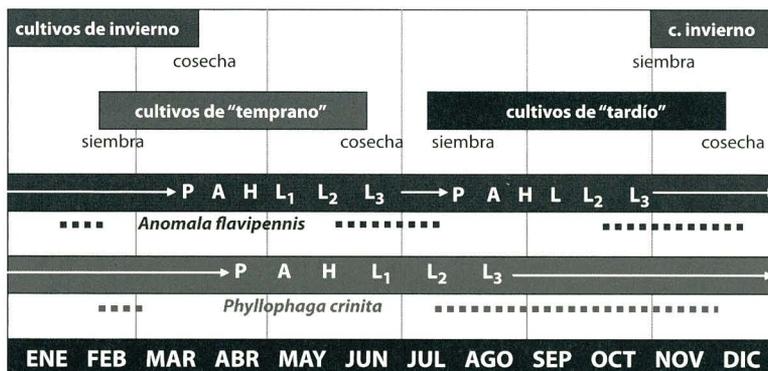


Figura 1. Ciclo vital de *Paranomala flavipennis* (bivoltino) y *Phyllophaga crinita* (anual) y su relación con tres sistemas de producción en el norte de Tamaulipas, México. H= Huevo; L₁, L₂ y L₃= Larva de 1er, 2do y 3er instar, respectivamente; P= Pupa; y A= Adulto. Las líneas punteadas representan los periodos de mayor actividad alimenticia de cada especie. Adaptado de Rodríguez-del-Bosque 1982, 1988, 1993, 1996b, 1998.

embargo es posible encontrar larvas enterradas a 1 m de profundidad, y también en galerías dentro de troncos de madera dura. Las larvas de Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae, Cetoniinae, Trichiinae y Aphodiinae que habitan en el suelo son parecidas superficialmente, y las larvas de muchos Scarabaeinae y Geotrupinae muestran diferencias en las patas o el abdomen relacionadas con su confinamiento en los nidos que les facilitan los adultos.

El prototipo morfológico es versátil, ya que con un par de mandíbulas accionadas por los potentes músculos que ocupan la mayor parte del volumen craneal son capaces de procesar sustratos suaves o duros en ambientes variables, pero siempre ocultos de la luz. El equipo sensorial está basado en un sistema de fosetas quimiorreceptoras y abundantes tangoreceptores setiformes, que hasta donde sabemos puede ser muy especializado y eficiente, como se ha demostrado con los estudios de la ultraestructura de los elementos que componen el raster del melolontino australiano *Antitrogus consanguineus* Blackburn (Cribb *et al.* 1998). Sin embargo permanecen poco conocidos los recursos utilizados por las larvas para detectar la humedad, la temperatura y, posiblemente algunos tipos de radiación solar que pueden atravesar el suelo o la madera, y que les permiten ajustar sus ciclos vitales con los cambios estacionales (Villani & Wright 1990). También es notable su capacidad para estridular con las maxilas y las mandíbulas, un comportamiento común, pero con función desconocida (Zhang *et al.* 2003).

La anatomía interna también está adaptada para desempeñarse con versatilidad, especialmente el aparato digestivo (Fig. 2). Este posee un estomodeo tubular simple, reducido a un esófago corto; un mesenterón complejo provisto con uno a tres anillos de papilas o divertículos gástricos (con funciones aún desconocidas) donde en primera instancia se absorbe el agua y se digieren o asimilan los nutrientes con estructuras sencillas (azúcares, aminoácidos). En la cámara extensible ubicada en el colon del proctodeo (Areekul 1957),

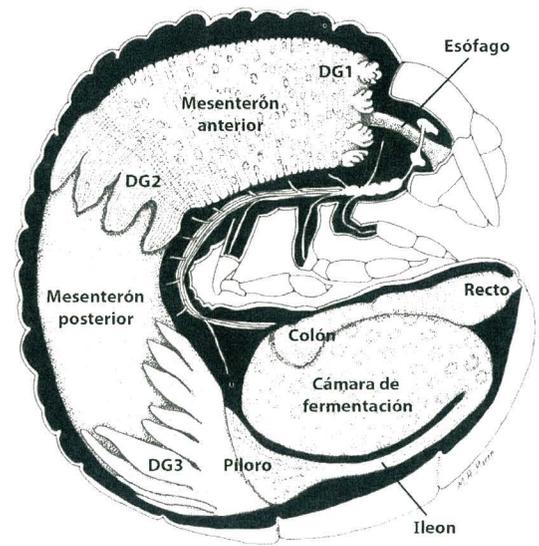


Figura 2. Aparato digestivo de una larva de Melolonthinae. DG1, DG2 y DG3 corresponden a los tres anillos de divertículos gástricos del mesenterón

característica de la “gallina ciega”, se produce la base de la nutrición larvaria para el crecimiento y almacenaje de reservas imprescindibles para la formación del adulto durante el estado de pupa.

Independientemente del sustrato masticado o ingerido por la larva, la papilla que llega a la cámara del colon es sujeta a un proceso de fermentación anaeróbica a cargo de una flora principalmente bacteriana, que aprovecha los elementos celulósicos y hemicelulósicos para multiplicarse hasta saturar la cámara con sus cuerpos y los desechos del proceso (Bayon 1981). Por medio de un mecanismo de regurgitación aún poco estudiado, el contenido de la cámara regresa al mesenterón, donde muchos de los componentes microbianos son digeridos y absorbidos, hasta dejar un bolo formado por elementos poco digeribles, pero aún rico en compuestos nitrogenados. El bolo pasa por el ileon y el colon y llega al saco rectal donde se le extrae la mayor parte del agua, antes de ser expulsado por la abertura anal.

En apariencia no existe especificidad en cuanto a los microbios que pueden ocupar la cámara de fermentación, y la larva simplemente ingiere las bacterias o los hongos que se encuentran en el mismo sustrato donde se está alimentando, pero el tema se ha estudiado poco. Tal vez la presencia de diferentes especies de microorganismos otorgue a la larva la capacidad para cambiar el tipo de sustrato que ingiere, en la condición llamada hábito facultativo. Al respecto, se ha observado que las larvas de primer estado de algunas especies de *Phyllophaga* se desarrollan consumiendo solo materia orgánica degradada (suelo humificado o composta), pero al pasar al segundo estadio comen raíces vivas, tal vez aún mezcladas con humus, y en el tercer estadio solo ingieren raíces y, si es necesario, tejidos del tallo o tubérculos (Morón *et al.* datos inéditos). También se han obtenido registros contradictorios sobre los hábitos alimentarios de algunas especies comunes, que en alguna región se consideran rizófagas y en otra se califican como saprófagas. Esto puede derivarse de errores de evaluación, o de cambios en la dieta larvaria adecuados a las condiciones de cada tipo de terreno y de su flora microbiana.

No está de más el insistir sobre la importancia ecológica que tienen las distintas especies de “gallina ciega”. Aparte de sus preferencias alimentarias y de la amenaza que representan cuando sus poblaciones se incrementan en los monocultivos, las larvas cumplen una función importante como removedoras de suelo al acarrear hacia arriba elementos minerales más abundantes en las capas inferiores del edafón o arrastrar hacia abajo elementos orgánicos depositados cerca de la superficie, y al crear túneles temporales por los cuales circulan mejor el agua y el aire. También se ha comprobado (Martínez-Virués, 2000) que en las excretas de las larvas de cetóninos saprófagos se incrementan la concentración de amonio (de 0.018 a 0.090 g/100g), de fósforo inorgánico (de 1.86 a 2.12 mg⁻¹), la relación carbono/nitrógeno (de 10.16 a 10.89) y la capacidad de intercambio catiónico (de 144.66 a

153.58 meq/100g), además de que se reduce la acidez del sustrato (de pH 5.83 a pH 6.52).

ADAPTACIONES DE LAS PUPAS

El estado pupal es tan importante como los otros estados del ciclo de vida de los escarabajos y es el menos estudiado (Morón 1993). Las pupas permanecen inmóviles durante la mayor parte de los 15 a 60 días que requieren los notables cambios histológicos, anatómicos y fisiológicos de sus partes internas, iniciados desde la fase de prepupa. Cuando la pupa se desprende de la exuvia de la larva de tercer estado ya tiene una morfología externa característica, similar a la de un adulto, con sus regiones corporales bien definidas, y sus apéndices incipientes incluidos en las tecae o estuches cuticulares provisionales. Además presenta estructuras que no existen ni en las larvas, ni en los adultos, las cuales se han interpretado como adaptaciones específicas para la vida pupal. Tal es el caso de los órganos dioneiformes o “gin-traps” situados entre los bordes de los terguitos abdominales primero a sexto, cuya función se desconoce, aunque se cree que son utilizados por la pupa para limpiar el interior de su celda pupal, debido a que pueden abrirse y cerrarse ligeramente con ayuda de contracciones intersegmentales. Los órganos dioneiformes están más desarrollados en los Dynastinae y Rutelinae, que en los Melolonthinae, y no se han observado en los Cetoniidae.

Por otra parte, en las pupas de Melolonthinae son comunes los urogomphi, un par de estructuras digitiformes situadas en el último terguito abdominal, que pueden estar provistas de estructuras terminales aguzadas o recurvadas, cuya función también se desconoce. Tal vez sirven como puntos de apoyo para facilitar los movimientos rotatorios de la pupa en el interior de la celda, sobre todo cuando da inicio la ecdisis previa a la emergencia del adulto.

La forma de los orificios respiratorios pupales también es distinta a la de los otros estados, pues carecen de placa respiratoria cribosa, y con fre-

cuencia están situados sobre tubérculos. También, es común que solo los primeros 3-4 pares de orificios respiratorios sean funcionales, mientras que los dos o tres posteriores estén cerrados. Estas modificaciones pueden relacionarse con una demanda reducida de aire para la musculatura esquelética, aún no funcional.

También, en los machos es posible observar estructuras dimórficas bastante desarrolladas en la cabeza y el pronoto pupal, que en ocasiones alcanzan dimensiones tales, que la larva tiene que definir una celda pupal alargada, tan grande como el escarabajo adulto, y suficiente para que las proyecciones ceratiformes, mal llamadas cuernos, puedan extenderse correctamente, como ocurre con los machos de las especies de *Dynastes* (Onore y Morón 2004). El desarrollo de proyecciones dimórficas pupales de dimensiones notables es frecuente en dinastinos, cetonidos, y escarabaeinos, cuyos adultos exhiben estructuras de ese tipo. En cambio es poco común la existencia de proyecciones en la cabeza y el pronoto de pupas de los dos sexos cuyos adultos carecen por completo de tales ornamentos, como ocurre en el melolontino colombiano *Astaena valida* Burmeister (Fig. 3) y en el hibosorino *Ceratocanthus relucens* (Bates) (Pardo-Locarno *et al.* 2007, Morón y Arce 2003). Éste tipo de observaciones han sido empleadas como evidencias para explicar el origen de las estructuras ceratiformes en los adultos. Se argumenta que en las pupas pueden ser accesorios útiles para evitar un contacto directo con las paredes de la cámara pupal (Halffter y Matthews 1966), pero que los adultos de muchas especies las fueron perdiendo, y que algunos machos no solo las conservaron, sino que incrementaron su tamaño y complejidad. Lo anterior tal vez como parte de un proceso de selección evolutiva, debido a las ventajas conferidas por estas estructuras durante la competencia sexual durante la cual se defienden territorios para la alimentación y el apareamiento (Eberhard 1979).

Otro aspecto interesante de la biología pupal es la forma en que se dispone de la exuvia larvaria. Algunas especies de Melolonthinae y Ceto-

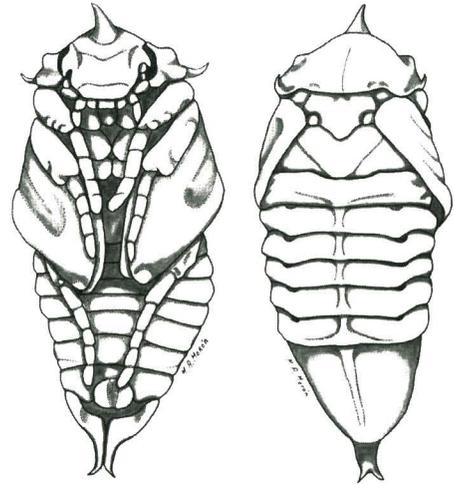


Figura 3. Aspectos dorsal y ventral de una pupa de *Astaena valida* Burmeister mostrando las proyecciones ceratiformes de la cabeza y el pronoto. Adaptado de Pardo-Locarno *et al.* 2007.

niidae pliegan completamente la exuvia a lo largo de su cuerpo hasta que es compactada al final del abdomen, o en la pared de la celda. Las especies de Dynastinae salen de la exuvia sin plegarla y la dejan a su lado, mientras que las pupas de Rutelinae extienden la exuvia holgadamente en torno de su cuerpo, rotan sobre su eje longitudinal hasta descansar sobre su región dorsal (Fig. 4), y quedan parcialmente envueltas por la exuvia (Morón 1993).

Finalmente, también es importante recordar que las pupas de algunas especies de escarabajos están adaptadas para soportar los períodos invernales, más secos o más fríos que el promedio anual. Para esto, en apariencia, se ayudan al formar sus celdas pupales a una mayor profundidad del suelo donde la temperatura y la humedad son más estables, o engrosando o reforzando las paredes de la celda con una mezcla de tierra y sus últimos excrementos de manera que se ubican dentro de una verdadera cápsula pupal rígida bien definida, y no en un espacio excavado en la tierra compacta.

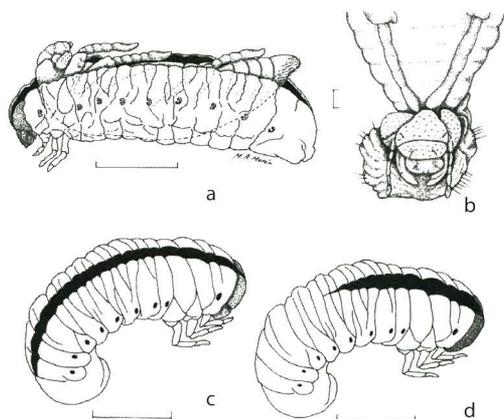


Figura 4. Exuvias y ecdisis en Melolonthidae. a) Esquema de una pupa de rutelino edafícola rodeada por la exuvia de la larva de tercer estadio. b) Aspecto ventral del extremo posterior del abdomen de una pupa de *Phyllophaga* que muestra la exuvia larval plegada sobre los urogomphi. c) Esquema de una larva de rutelino que muestra la extensión de la abertura ecdisial. d) Esquema de una larva de dinastino que muestra la extensión de la abertura ecdisial. Adaptados de Morón 1993.

ENEMIGOS NATURALES

Actualmente existe poca información de campo sobre los enemigos naturales de la “gallina ciega”. Morón y Aragón (2003) publicaron una breve síntesis sobre los principales simbiosntes de los Scarabaeoidea en América, entre ellos los depredadores y parásitos. Los depredadores de larvas de *Phyllophaga* incluyen especies de aves, mamíferos, Coleoptera y Diptera (Hanson 1994). Entre los coleópteros depredadores se incluyen adultos y larvas de Carabidae (Lim *et al.* 1981 en Hanson 1994); las larvas del elatérico *Pyrophorus luminus* Illiger se registraron como depredadores de *Phyllophaga* en Puerto Rico (Wolcott, 1950 en Hanson 1994); las larvas de algunas especies de Asilidae (*Promachus yesonicus* Bigot) y de Tabanidae se citaron como depredadores de *Phyllophaga* en los E.U.A. (Davis 1919 en Hanson 1994).

Los adultos de *Phyllophaga* son depredados por una gran cantidad de especies de mamíferos, aves, reptiles y anfibios. En los bosques templados de México muchos pájaros tienen una habilidad especial para desprender el abdomen de los adultos de *Phyllophaga*, dejando intacto el resto del cuerpo, por lo cual en ocasiones pueden encontrarse numerosos restos con estas características esparcidos en el suelo (Morón, 1986). Se ha confirmado que los adultos de *Phyllophaga lineata* (Bates), *Diplotaxis simillima* Moser, *Cotinis mutabilis* (Gory & Percheron) y *Dichotomius colonicus* (Say) son depredados por pájaros “empaladores” del género *Lanius* (Morón 1997). En las heces fecales de búhos barbudos (*Megascops barbarus*) capturados en Chiapas, México, se hallaron restos de Melolonthidae (72.3%) y Carabidae (7.7%), Orthoptera (9.2%), Lepidoptera (3.1%) y arácnidos (1.5%); en restos de alimentos del mismo búho se encontraron restos de *Phyllophaga* sp, además de otros insectos (Enríquez, 2007). El sapo *Bufo marinus* L. fue introducido en Puerto Rico y fue efectivo en el control de adultos de *Phyllophaga* en cultivos de caña de azúcar (Wolcott, 1950 en Hanson 1994). Los principales enemigos naturales de los Melolonthidae observado en Balún Canal, Chiapas son el zorrillo *Mephitis macroura* L. el armadillo *Dasypus novemcinctus* L., el cerdo doméstico *Sus scrofa* L., las gallinas *Gallus domesticus* L. y el zanate *Cassidix mexicanus* L. se alimentan con las larvas; el gato, perro, y el gato de monte *Linx rufus* L. se alimentan de los adultos (Gómez *et al.* 2000).

La araña *Acanthepeira stellata* (Walckenaer, 1805) (Araneae: Araneidae) es un depredador de adultos de *Phyllophaga senicula* (Bates, 1888) y *P. rufotestacea* (Moser, 1918), cuyas larvas no tienen importancia agrícola. La actividad de *A. stellata* es de 7:50 pm a 5:00 am; durante una semana (entre mayo y junio) 10 arañas de *A. stellata* capturaron con sus telarañas un total de 81 escarabajos para alimentarse de ellos; de los restos que caen al suelo se alimenta la araña *Neoscona arabesca* (Walckenaer, 1842) (Pacheco-Flores *et al.*,

2006). Los coleópteros de la familia Carabidae “escarabajos del suelo”, que consumen adultos de *Phyllophaga* pertenecen a los géneros *Agonum* Bonelli 1810, *Calosoma* Weber 1801, *Chlaenius* Bonelli 1810, *Harpalus* Latreille 1802, *Pterostichus* Bonelli 1810, y *Scarites* Fabricius 1775. Los “escarabajos vagabundos” (Staphylinidae) del género *Platydracus* Thomson 1858 se han registrado depredando adultos de los géneros *Dichotomius* y *Onthophagus*. Moscas de la familia Asilidae (Diptera) “moscas ladronas” se han observado depredando adultos de los géneros *Paranomala* y *Phyllophaga* (Morón 2000). Deloya (1987) observó que los adultos de los géneros *Parachrysa*, *Euphoria* y *Canthon* son depredados por las chinches *Apiomerus venosus* Stål y *A. pictipes* Herrich & Schaeffer (Hemiptera: Reduviidae), lo cuál también ha sido confirmado en especies de *Paranomala* y *Epectinaspis* (Morón obs. pers.)

Entre los parasitoides de larvas de *Phyllophaga* se han citado himenópteros de las familias Tiphidae, Scolidae y Pelecinidae, de los géneros *Tiphia*, *Campsomeria*, *Scolia* y *Pelecinus* (Berberet & Helms, 1970; Richard & Davies, 1977 en Morón 1986). En San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, se encontró a una avispa del género *Tiphia* (Hymenoptera: Tiphidae) como ectoparasitoide de larvas de segundo estadio de *Phyllophaga obsoleta* (Blanchard). Esta avispa deposita su huevo en la parte ventral de la larva, después del tercer par de patas. En el mes de agosto parasitó un 0.035 % de las larvas recolectadas en 1998; los huevos, de color pardo claro, con forma alargada, poco evidentes, se observaron del 12 al 20 de agosto; eclosionaron después de 22 días de encontrados, la fase larval duró 24 días, las larvas son blancas, y después de consumir al hospedero tejen un capullo para pasar a pupa; el estado pupal comprendió aproximadamente 10 meses, y las pupas son de color pardo claro, con forma alargada, maciza; los adultos se observaron del 6 de julio al 9 de agosto (Castro-Ramírez y Ramírez-Salinas, 2001). En Balún Canal, municipio de Tenejapa, Chiapas, se halló una larva de

P. obsoleta atacada por el parasitoide *Pelecinus politurathor* (Hymenoptera: Pelecinidae) (Gómez et al. 1999).

En el estado de Morelos se han registrado “gallinas ciegas” con ectoparasitoides de la familia Tiphidae que atacan a *P. obsoleta*, *P. vetula* (Horn), *P. ravida* (Blanchard), *Phyllophaga* spp. y *Paranomala inconstans* (Burmeister), todas atacadas en la parte ventral del primer segmento abdominal, y una larva de *Pa. inconstans* atacada en la parte dorsal del segundo segmento del tórax. De acuerdo al sitio de anclaje del parasitoide es probable de que se trate de dos especies diferentes (Hernández-Velázquez et al. 2006).

En parcelas agrícolas y arbolado en el sur de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, se encontró a una mosca del género *Cryptomeigenia* (Diptera: Tachinidae) parasitando adultos de *Phyllophaga (Phytalus) rufotestacea* (Moser, 1918); de junio a septiembre de 2003 parasitó el 15.58 % de hembras y el 25.17 % de machos, de un total de 1,023 escarabajos; la actividad del parasitoide es nocturna como la de su huésped. El díptero ovípara de 1-45 huevos en la cavidad abdominal de los escarabajos; sin embargo, solo una larva sobrevive al alimentarse de las demás, que generalmente son más pequeñas, y de las vísceras del escarabajo, lo que provoca la muerte. La mosca *Cryptomeigenia* pasa por cuatro etapas de desarrollo. 1) Huevo: redondo, blanco cremoso, longitud promedio 0.93 mm; eclosionó 4-5 días después de recolectado el escarabajo. 2) Larva: blancocremosa, 6.25-7.91 mm de longitud y 2.49-3.16 mm de ancho; tiempo de desarrollo 3 días. 3) Pupa: café rojiza, 6.25-6.59 mm de longitud y 2.75-3.33 mm de ancho; duración 19-23 días. 4) Adulto: 5 a 8 mm de longitud y 14-17 mm de envergadura alar, el abdomen tiene tres franjas transversales negras; permanece vivo durante 6 días después de emerger del suelo, sin consumir alimento, al emerger deja un orificio circular en la parte terminal del abdomen del escarabajo. Las etapas de huevo, larva y pupa se desarrollan dentro del escarabajo, con una duración de 29-32 días bajo condiciones de laboratorio.

rio; es un endoparasitoide específico de *P. rufotestacea* en estado adulto, ya que en el mismo sitio se encuentran otras 15 especies de Melolonthidae que no son parasitadas por esta mosca (Ramírez-Salinas *et al.* 2006).

Algunos grupos de nemátodos pueden ser parásitos específicos de larvas edafícolas de escarabaeoideos, como los miembros del género *Meremis*, y sobre todo las especies de *Neoplectana*, *Heterorhabditis*, y *Steinernema* que se han registrado en larvas de *Phyllophaga*, *Cyclocephala* y *Paranomala* (Herrera-Navarro 2006). Estos gusanos redondos usualmente de tamaño microscópico o submicroscópico se establecen en la cavidad del hemocele y en condiciones adecuadas proliferan intensamente hasta cambiar el color del huésped antes de que éste muera. En Nueva Zelanda se han encontrado algunos protozoarios de los géneros *Nosema*, *Mattesia* y *Vavraia*, que causan enfermedad en las larvas de melolontinos edafícolas (Townsend 1998).

En cuanto a los hongos entomopatógenos de escarabajos, se han referido con mucha frecuencia distintas cepas de los deuteromicetos *Metarhizium anisopliae* y *Beauveria basiana*, que se han empleado y comercializado con éxito variable como medios de control para algunas especies de rutelinos y melolontinos americanos (Nájera-Rincón 2005). En forma más esporádica se ha documentado la asociación con ascomicetos, como *Cordyceps melolonthae* var. *rickii* hongo que forma impresionantes cuerpos fructíferos o estromas a partir del cadáver reseco de las larvas de dinastinos edafícolas neotropicales, como *Strategus aloeus* (L.) (Fig. 5) o *Enema endymion* Chevrolat, en tanto que *Cordyceps melolonthae* var. *melolonthae*-parasita larvas de especies de *Phyllophaga* en E.U.A. (Guzmán *et al.* 2001).

Las distintas especies de bacterias comúnmente también se encuentran asociadas con las larvas de los escarabajos. Como ya mencionamos, siempre están presentes en el tracto intestinal como inquilinos, mutualistas o comensales, pero también pueden actuar como parásitos y provocar la muerte de individuos debilitados. Entre las



Figura 5. Aspecto lateral de una larva de *Strategus aloeus* parasitada por el hongo *Cordyceps melolonthae* var. *rickii*, cuyos estromas emergen de la parte dorsal del tórax larvario. Los naturalistas del siglo XIX denominaron estas asociaciones como "animal-planta". Adaptado de Guzmán *et al.* 2001. Línea equivalente a 10 mm.

bacterias entomopatógenas mejor conocidas se encuentran distintas cepas de *Paenibacillus popilliae*, cuyas esporas se han empleado comercialmente para controlar con éxito infestaciones de larvas del escarabajo japonés *Popillia japonica* Newman en E.U.A. También se ha explorado el potencial de las especies del género *Serratia*, considerando el éxito que ha tenido el uso de *S. entomophila* contra las larvas del melolontino *Costelytra zealandica* (White) en Nueva Zelanda (Jackson 2001). Por último, los virus también se

han registrado como patógenos de los escarabajos. Entre los más citados se encuentran los baculovirus, granulovirus (GV), entomopox virus (EPV), nucleopoliedrovirus (MNPV) y vagoiavirus, los cuales por si solos o en asociación con otros cuerpos virales o bacterianos son capaces de causar la muerte de los insectos subterráneos (Graves *et al.* 1998).

RETOS Y PERSPECTIVAS

Uno de los principales retos radica en completar los estudios sobre los ciclos vitales y los hábitos de alimentación y reproducción de las especies mexicanas de melolontinos, rutelinos, dinastinos y cetoninos más frecuentes en los terrenos agrícolas, para disponer de información precisa para proponer alternativas de manejo con base en la manipulación de su reproducción y dispersión. Es imprescindible identificar puntos susceptibles y manejables en el ciclo de vida de las especies plaga para lograr más efectividad en su control. Hasta ahora los esfuerzos para combatir a la “gallina ciega” se han enfocado principalmente en su tercer estadio larval, porque es la etapa que causa mas daños pero, precisamente, es la más difícil de alcanzar con los recursos convencionales de control durante la etapa de máximo crecimiento del cultivo, sobre todo en gramíneas. Otro reto importante se refiere a la búsqueda de enemigos naturales susceptibles de multiplicarse y dispersarse en forma masiva para enfrentar las poblaciones de “gallina ciega” y que también logren establecerse como parte de los ambientes locales, para obtener una regulación de la plaga a mediano y corto plazo.

Las perspectivas para el avance de los estudios sobre biología y hábitos de los coleópteros escarabaeoideos en México y América Latina y sus aplicaciones en el control de plagas subterráneas son alentadoras, porque en la actualidad se cuenta con varios grupos de investigadores y técnicos jóvenes que están reclutando estudiantes interesados en éste tipo de estudios, que no

son costosos, pero requieren mucho trabajo de campo y bastante ingenio para generar resultados útiles.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a César Vicente Rojas Gómez (INECOL, Xalapa) por su ayuda durante la recopilación de literatura y datos útiles para completar este capítulo.

LITERATURA CITADA

- Aragón-García, A. y M. A. Morón. 2000. Los coleópteros Melolonthidae asociados a la rizosfera de la caña de Azúcar en Chietla, Puebla, México. *Folia Entomol. Mex.* 108: 79-94.
- Aragón-García, A., M. A. Morón, J. F. López-Olguín y L. M. Cervantes-Peredo. 2005. Ciclo de vida y conducta de adultos de cinco especies de *Phyllophaga* Harris, 1827 (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 21: 87-99.
- Aragón-García, A., B. C. Pérez-Torres, M. A. Morón, J. F. López-Olguín y A. M. Tapia R. 2006. Desarrollo biológico y comportamiento de cinco especies de *Phyllophaga* (Harris, 1827), (Coleoptera: Melolonthidae). En: A. E. Castro, M. A. Morón y A. Aragón (Eds), *Diversidad, Importancia y Manejo de Escarabajos Edaficolos*. Publicación Especial de El Colegio de la Frontera Sur, La Fundación Produce Chiapas, A. C. y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. pp. 49-62.
- Arce-Pérez, R. y M. A. Morón. 2000. Taxonomía y distribución de las especies de *Macrodactylus* Latreille (Coleoptera: Melolonthidae) en México y Estados Unidos de América. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 79: 123-239.
- Arekul, S. 1957. The comparative internal larval anatomy of several genera of Scarabaeidae (Coleoptera). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 50: 562-577.
- Bayon, C. 1981. Ultrastructure de l'épithelium intestinal et flore parietale chez la larve xylophage d'*Oryctes nasicornis* L. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 10: 359-371.
- Carrillo-Sánchez, J. L. y W. W. Gibson. 1960. Repaso de las especies mexicanas del género *Macrodactylus* (Coleoptera: Scarabaeidae) con observaciones biológicas de algunas especies. *Folleto Técnico No. 39*. Oficina Est. Esp. S.A.G. México. 102 p.
- Castro-Ramírez, A. E. y C. Ramírez-Salinas. 2001. Enemigos naturales de *Phyllophaga obsoleta* en San Cristóbal de las Casas, Chiapas. XXXVI Congreso Nacional de Ento-

- mología y XXVIII Congreso Nacional de Fitopatología. ITSM. Querétaro, México. p. 103.
- Castro-Ramírez, A. E., J. A. Cruz-López, H. Perales-Rivera, C. Ramírez-Salinas y L. Hernández-López. 2001. Composta y rizofagia de cuatro especies de *Phyllophaga* bajo invernadero. Memorias de la V Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología. Ecuador. pp. 1-8.
- CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza). 1990. Guía para el manejo integrado de plagas del cultivo de maíz. Proyecto Regional Manejo Integrado de Plagas. Serie Técnica, Informe Técnico No. 152. 88 p.
- Cribb, B. W., C. D. Hull, C. J. Moore, L. J. Miller and D. K. Yeates. 1998. Structure of raster in Melolonthine larvae. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 202-210.
- Deloya, C. 1987. Observaciones acerca de la depredación de *Apiomerus venosus* y *A. pictipes* (Hemiptera: Reduviidae) sobre coleópteros lamelicornios adultos. *Folia Entomol. Mex.* 71: 65-66.
- Eberhard, W. G. 1979. The function of horns in *Podischnus agenor* (Dynastinae) and other beetles. En: S. M. Blum y N. A. Blum (eds.), *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Academic Press, New York. pp. 231-258.
- Eberhard, W. G. 1992. Species isolation, genital mechanics, and the evolution of species-specific genitalia in three species of *Macrodactylus* beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Evolution* 46: 1774-1783.
- Eberhard, W. G. 1993a. Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). *Journal Natural History* 27: 683-717.
- Eberhard, W. G. 1993b. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macrodactylus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Ethology, Ecology and Evolution* 5: 19-63.
- Enríquez, P. L. 2007. Ecology of the bearded screech-owl (*Megascops barbarus*) in the central highlands of Chiapas, México. PhD Thesis. The University of British Columbia, Vancouver, Canada. 112 p.
- Forschler, B. T. and W. A. Gardner. 1990. A review of the scientific literature on the biology and distribution of the genus *Phyllophaga* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Southeastern United States. *J. Entomol. Sci.* 25: 628-651.
- Gómez, B., A. E. Castro, C. Junghans, L. Ruíz y F. J. Villalobos. 2000. Ethnoecology of white grubs (Coleoptera: Melolonthidae) among the tzeltal maya of Chiapas. *Journal of Ethnobiology* 20: 43-59.
- Gómez, B., F. J. Villalobos, L. Ruiz y A. E. Castro. 1999. Observaciones sobre la biología de melolontidos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en una localidad de los Altos de Chiapas, México. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 78: 173-177.
- Graves, S., N. P. Markwick, J. M. Vickers, J. T. Christeller and V. Ward. 1998. Synergistic activities in *Wiseana* spp. viruses. En: M. O'Callaghan y T. A. Jackson (eds.), *Proceedings 4th International Workshop on Microbial Control of Soil Dwelling Pests*. AgResearch, Lincoln. pp. 31-36.
- Guzmán, G., M. A. Morón, F. Ramírez-Guillén y J. H. D. Wolf. 2001. Entomogenous *Cordyceps* and related genera from Mexico with discussions on their hosts and new records. *Mycotaxon* 78: 115-125.
- Halfpter, G. and E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Hanson, P. 1996. Control biológico de *Phyllophaga*: Depredadores y parasitoides. En: P. Shannon y M. Carballo (eds.), *Biología y Control de Phyllophaga spp.* CATIE, PRIAG. Turrialba, Costa Rica. pp. 74-79.
- Hernández-Velázquez, V. M., C. Méndez-Morales, F. J. Villalobos, L. Lina García y E. Sánchez-Salinas. 2006. Enemigos naturales de gallina ciega (Coleoptera: Melolonthidae) en agroecosistemas de maíz en el estado de Morelos. En: A. E. Castro-Ramírez, M. A. Morón y A. Aragón (eds.), *Diversidad, Importancia y Manejo de Escarabajos Edafícolas*. Publicación Especial de El Colegio de la Frontera Sur, la Fundación PRODUCE Chiapas, A. C. y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México. pp. 221-230.
- Herrera-Navarro, E. 2006. Steinerematidos nativos asociados a larvas rizófagas (*Phyllophaga*, *Cyclocephala*, *Anomala*) en Guanajuato y Estado de México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados, México.
- Islas, F. 1964. Biología y combate de la gallina ciega *Phyllophaga rubella* Bates en San Cayetano, México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México. *Boletín Tec.* 13: 1-23.
- Jackson, T. A. 2001. Máximo beneficio de los patógenos de insectos para el control biológico de plagas. Serie Ciencia y Tecnología. CIDEM, Michoacán. México. 18 p.
- King, A.B.S. 1984. Biology and identification of white grubs (*Phyllophaga*) of economic importance in Central America. *Trop. Pest Manag.* 30: 36-50.
- Marín-Jarillo, A. y R. Bujanos-Muñiz. 2003. El complejo "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae) asociado al cultivo de maíz de temporal en Guanajuato, México. En: A. Aragón, M. A. Morón y A. Marín (eds.), *Estudios sobre Coleópteros del Suelo en América Pub. Esp. de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México*. pp. 79-95.
- Martínez-Virués, A. 2000. Cambios en la calidad química de la lumbricomposta de pulpa de café ingerida por *Paragymnetis flavomarginata sallei* (Schaum, 1849) (Coleoptera: Melolonthidae). Tesis Q.F.B. Facultad de Química

- Farmacéutica Biológica, Universidad Veracruzana, México.
- Morón, M. A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, Distribución y Sistemática Supraespecífica (Insecta: Coleoptera). Pub. 19. Instituto de Ecología. México. 344 p.
- Morón, M. A. 1993. Observaciones comparativas sobre la morfología pupal de los Coleoptera Melolonthidae neotropicales. *Giornale Italiano di Entomologia* 6: 249-255.
- Morón, M. A. 1997. Notas sobre coleópteros lamellicornios depredados por pájaros de la familia Laniidae. *Dugesiana* 4: 69-72.
- Morón, M. A. 2003. Diversidad, distribución e importancia de las especies de *Phyllophaga* Harris en México (Coleoptera: Melolonthidae). En: A. Aragón, M. A. Morón y A. Marín (eds.), *Estudios sobre Coleópteros del Suelo en América*. Pub. Esp. de la Benémrita Universidad Autónoma de Puebla, México. pp. 1-27.
- Morón, M. A. y A. Aragón. 2003. Importancia ecológica de las especies americanas de Coleoptera Scarabaeoidea. *Dugesiana* 10: 13-29.
- Morón, M. A. and R. Arce. 2003. Description of third instar larva and pupa of *Ceratocanthus relucens* (Bates) (Coleoptera: Scarabaeidae: Ceratocanthinae). *The Coleopterists Bulletin* 57: 245-253.
- Morón, M. A., S. Hernández-Rodríguez y A. Ramírez. 1996. El complejo "gallina ciega" (Col. Melolonthidae) asociado con la caña de azúcar en Tepic, Nayarit, México. *Folia Entomol. Mex.* 98: 1-44.
- Morón, M. A., S. Hernández-Rodríguez y A. Ramírez. 1999. Description of immature stages of *Phyllophaga* (*Triodonyx*) *lalanza* Saylor (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Pan-Pacific Ent.* 75: 153-158.
- Morón, M. A., S. Hernández-Rodríguez y A. Ramírez-Campos. 1998. Las especies de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae) con importancia agrícola en Nayarit, México. En: M. A. Morón y A. Aragón (eds.) *Avances en el Estudio de la Diversidad, Importancia y Manejo de los Coleópteros Edafícolas Americanos*. Publ. Especial Benemérita Univ. Autónoma Puebla y Soc. Mex. Entomol. Puebla, México. pp. 79-98.
- Nájera-Rincón, M. B. 2005. Control microbiano de "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae), una alternativa para el manejo agroecológico de plagas rizófagas. En: A. Aragón, J. F. López-Olguín y A. M. Tapia (eds.), *Manejo Agroecológico de Sistemas*. Publicación Especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. pp. 101-125.
- Navarro, L. G. 1986. Evaluación de insecticidas para controlar plagas del maíz en el suelo, en el estado de Nayarit. Memoria XXI Congreso Nacional de Entomología, Monterrey, N. L., México, 16-19 marzo. pp. 128-129.
- Nogueira, G., M. A. Morón, H. E. Fierros-López and J. L. Navarrete-Heredia. 2004. The immature stages of *Neoscelis dohrni* (Westwood) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae; Goliathini) with notes on adult behavior. *The Coleopterists Bulletin* 58: 171-183.
- Onore, G. and M. A. Morón. 2004. *Dynastes neptunus* Quenzel (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae); descriptions of the third instar larva and pupa with notes on biology. *The Coleopterists Bulletin* 58: 103-110.
- Pacheco-Flores, C., A. E. Castro-Ramírez, M. A. Pinkus-Rendón y C. Ramírez-Salinas. 2006. *Acanthepeira stellata* (Walckenaer, 1805) (Araneae: Araneidae), enemigo natural de especies de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae) en Chiapas, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 22: 151-152.
- Pardo-Locarno, L. C., M. A. Morón y J. Montoya-Lerma. 2007. Descripción de los estados inmaduros de *Astaena valida* (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae: Sericini). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 23: 129-141.
- Ramírez-Salinas, C. y A. E. Castro-Ramírez. 2000. El complejo "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae) en el cultivo de maíz, en El Madronal, municipio de Amatenango del Valle, Chiapas, México. *Acta Zool. Mex.* 79: 17-41.
- Ramírez-Salinas, C. y A. E. Castro-Ramírez. 2006. Ciclo de vida de dos especies rizófagas de "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae) de Los Altos de Chiapas. En: A. E. Castro-Ramírez, M. A. Morón y A. Aragón-García (eds.), *Diversidad, Importancia y Manejo de Escarabajos Edafícolas*. ECOSUR, Fundación PRODUCE Chiapas, BUAP. Puebla, México. pp. 37-48.
- Ramírez-Salinas, C., C. Pacheco-Flores y A. E. Castro-Ramírez. 2006. *Cryptomeigenia* sp. (Diptera: Tachinidae) como parasitoide de adultos de *Phyllophaga* (*Phytalus*) *rufotestacea* (Moser, 1918) (Coleoptera: Melolonthidae) en Chiapas, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 22: 1-8.
- Ritcher, P. O. 1958. Biology of Scarabaeidae. *Annu. Rev. Entomol.* 3: 311-334.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 1982. Aspectos sobre la biología y comportamiento de la gallina ciega, *Phyllophaga crinita* Burmeister (Col.: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 54: 43-44.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 1988. *Phyllophaga crinita* (Coleoptera: Melolonthidae): Historia de una plaga del suelo (1855-1988). Tercera Mesa Redonda sobre Plagas del Suelo. Publicación Especial de la Sociedad Mexicana de Entomología. México. pp. 53-79.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 1993. Abundancia estacional y ecología de coleópteros rizófagos: Un estudio durante 15 años en agroecosistemas del norte de Tamaulipas. En: M. A. Morón (ed.) *Diversidad y Manejo de Plagas Subterráneas*. Publicación Especial de la Sociedad Mexi-

- cana de Entomología e Instituto de Ecología. México. pp. 7-15.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 1996a. Pupation and adult longevity of *Phyllophaga crinita*, *Anomala flavipennis* and *A. foraminosa* (Coleoptera: Scarabaeidae). Southwest. Entomol. 21: 55-58.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 1996b. Seasonal feeding by *Phyllophaga crinita* and *Anomala* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae in northeastern Mexico. J. Entomol. Sci. 31: 301-305.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 1998. A sixteen-year study on the bivoltinism of *Anomala flavipennis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Mexico. Environ. Entomol. 27:248-252.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A. 2003. Estrategias de *Phyllophaga crinita* y *Anomala flavipennis* (Coleoptera: Scarabaeidae) para coexistir en agroecosistemas del noreste de México: Un modelo conceptual. En: A. Aragón, M. A. Morón y A. Marín (eds.), Estudios sobre Coleópteros del Suelo en América. Publicación Especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México. pp. 167-177.
- Rodríguez-del-Bosque, L. A., R. L. Crocker, and E. J. Riley. 1995. Diversity and abundance of *Phyllophaga* and *Anomala* species in agroecosystems of northern Tamaulipas, Mexico. Southwest. Entomol. 20: 55-59.
- Sánchez A, C. 2001. Entomofauna depredadora de Atlixco, Puebla. Departamento de Ingeniería en Agronomía. Universidad Popular Autónoma del Estado de Puebla. México. 51 p.
- Sifuentes, J. A. 1980. Control de plagas agrícolas en México; plagas que habitan en el suelo. Panagfa 8(74): 19-22.
- Silva, M.T.B. da y J. R. Salvadori. 2004. Coró-das-pastagens. En: J. R. Salvadori, C. J. Ávila y M. T. B. da Silva (eds.), Pragas de Solo no Brasil. EMBRAPA. Passo Fundo, RS. Brasil. pp. 191-210.
- Teetes, G. L., L. J. Wade, R. C. McInyre, and C. A. Schaefer. 1976. Distribution and seasonal biology of *Phyllophaga crinita* in the High Plains. J. Econ. Entomol. 69: 59-63.
- Townsend, R. J. 1998. A national survey for diseases of grass grub *Costelytra zealandica*. En: M. O'Callaghan y T. A. Jackson (eds.), Proceedings 4th International Workshop on Microbial Control of Soil Dwelling Pests. AgResearch, Lincoln. pp. 37-43.
- Vázquez-García M., J. R. Vázquez R., T. López P. y S. Quiñones. 2005. Efectividad biológica de Clorpirifos 75 WG para el control de la gallina ciega en una siembra comercial de maíz en suelos pesados de Jalisco, México. Entomología Mexicana 4: 625-629.
- Villalobos, F. J. 1998. Bioecology and sustainable management of white grubs (Coleoptera: Melolonthidae) pest of corn in el Cielo biosphere reserve, Tamaulipas, México. En: M. A. Morón y A. Aragón (eds.), Avances en el Estudio de la Diversidad, Importancia y Manejo de los Coleópteros Edáficos Américanos. Pub. Esp. BUAP-Soc. Mex. Entomol., Puebla, México. pp. 173-184.
- Villani, M. G. & R. J. Wright, 1990. Environmental influences on soil macroarthropod behavior in agricultural systems. Annu. Rev. Entomol. 35: 249-269.
- Zhang, M., R. L. Crocker, R. W. Mankin, K. L. Flanders and J. L. Brandhorst-Hubbard. 2003. Acoustic estimation of infestations and population densities of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) in turfgrass. J. Econ. Entomol. 96: 1770-1779.