



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

207
210M
5-1985

REVISION DEL GENERO PHYLLOPHAGA

HARRIS, EN MEXICO (INSECTA,
COLEOPTERA, MELOLONTHIDAE).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

PRESENTA

EL

M. EN C. MIGUEL ANGEL MORON RIOS

MEXICO, D.F.

1985.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

La presente tesis fué realizada en el Departamento de Biosistemática y Ecología de Insectos del Instituto de Ecología, A.C., como una contribución al proyecto "Biosistemática y Zoogeografía de Vertebrados e Invertebrados, en zonas desérticas, templadas y tropicales de México ", apoyado por la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico, del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) México (convenio PCCBBNA-021128).

El presente trabajo está respetuosamente dedicado a la memoria de los finados Doctores Alfredo Barrera y Raúl MacGregor, maestros de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. y de la Facultad de Ciencias, UNAM.; quienes en diversas formas me motivaron para desarrollar esta investigación, otorgando su calificado apoyo académico y honrándome con su amistad.

C O N T E N I D O

Agradecimientos	2
I.- INTRODUCCION	5
a) Análisis histórico	10
b) Materiales y métodos	38
II.- ESTUDIO MORFOLOGICO DEL IMAGO.	
a) Morfología externa	50
Cabeza	58
Tórax.....	73
Abdomen.....	96
b) Endoesqueleto.....	101
c) Genitales.....	104
d) Dimorfismo sexual.....	114
III.- ESTUDIO MORFOLOGICO DE LAS FORMAS INMADURAS	
a) Larvas.....	119
b) Pupas.....	128
IV.- EVALUACION DE CARACTERES TAXONOMICOS Y ANALISIS CLADISTICO DE LOS SUBGENEROS Y GRUPOS DE ESPECIES DE <u>Phyllophaga</u>	134
V.- TRATAMIENTO SISTEMATICO.....	154
a) Diagnósis del género <u>Phyllophaga</u> Harris.....	157
b) Clave para separar los subgéneros, grupos y complejos de especies presentes en México.....	159
c) El subgénero <u>Chlaenobia</u> Blanchard.....	181
d) El subgénero <u>Phytalus</u> Erichson.....	186
e) El subgénero <u>Chirodines</u> Bates.....	199
f) El subgénero <u>Phyllophaga</u> Harris.....	201
g) El subgénero <u>Triodonyx</u> Saylor	257
h) El subgénero <u>Tostegoptera</u> Blanchard.....	258
i) El subgénero <u>Eugastra</u> LeConte.....	261
j) El subgénero <u>Listrochelus</u> Blanchard.....	264
VI.- BIOLOGIA, ECOLOGÍA Y DISTRIBUCION DE <u>Phyllophaga</u> EN MEXICO.....	282
a) Ciclo de vida.....	282
b) Comportamiento.....	285
c) Huéspedes.....	289
d) Enemigos Naturales.....	291
e) Diversidad y predominio locales.....	301
f) Distribución altitudinal.....	312
g) Distribución latitudinal.....	314
h) Patrones de distribución.....	319
VII.- LITERATURA CITADA.....	336
VIII.- INDICE TAXONOMICO.....	363

Con 298 figuras y 9 mapas distribuidos en XCVIII láminas

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi reconocimiento a las personas e instituciones que, de diversas maneras me proporcionaron apoyo para realizar este trabajo. Quiero agradecer en forma especial a los señores Dr. Gonzalo Halffter y M. en C. Pedro Reyes-Castillo del Instituto de Ecología, México, D.F., quienes me otorgaron todas las facilidades para desarrollar esta investigación; a Mr. M.E. Bacchus y Mr. P.M. Hammond (BMNH), así como al Dr. Roger Paul Dechambre (MNHN), quienes me facilitaron la revisión de la colección de tipos de Phyllophaga descritos por H.W. Bates y E. Blanchard; al Dr. D.H. Kavanaugh (CAS) quien me envió en préstamo la colección L.W. Saylor; y al Dr. M. Uhlig (ZMHU) por el préstamo de los tipos de Phyllophaga descritos por J. Moser.

Al Dr. L.H. Herman, Jr. (AMNH); Dr. F.F. Hasbrouck (ASU); Bióls. V. Hernández O. y S. Rodríguez N. (DGSV); M. en C. Jorge Llorente B. (FCUNAM); Dr. E. H. Smith (FMNH); Dr. D.W. Webb (INHS); Dr. H.J. Muller (IPK); Biól. G. Quintero (MHNCM); Dr. Harry Brailovsky y Biól. J. García F. (IBUNAM); Dr. R.D. Gordon (NMNH); Dr. R. R. Snelling (NHMLA); Dr. R. Krause (SMTD); Biól. R. Terrón S. (UAM-X); y Dr. W.F. Barr (UI); quienes como encargados de las colecciones de sus respectivas instituciones me facilitaron en préstamo gran cantidad de especímenes de Phyllophaga.

También reconozco la ayuda del Dr. C.D. Michener (Univ. of Kansas, Lawrence); Dr. M. Uhlig (ZMHU); Dr.D. H. Kavanaugh (CAS); Dr. B.C. Ratcliffe (Univ. of Nebraska-Lincoln); Dr. R.D. Gordon (NMNH) y del Dr. D.W. Webb (INHS), quienes me facilitaron copias de numerosos trabajos sobre Phyllophaga americanos.

Los Dres. M. W. Sanderson (Flagstaff, Arizona) y H.F. Howden (Ottawa, Canadá) aportaron valiosas sugerencias para corregir el enfoque del trabajo. Agradezco a Mr. D. Claugher y al Dr. N.G. Stork (BMNH) su cooperación durante el trabajo con el microscopio electrónico de barrido de su institución.

Por otra parte agradezco la ayuda prestada por el Biól. Roberto Terrón, el M. en C. Rodolfo Novelo (UAM-X) y el Dr. Jorge Valenzuela (CIES-Tapachula, Chis.) durante los trabajos de campo realizados en Hidalgo, Veracruz, Tamaulipas y Chiapas; así como las aportaciones de especímenes colectados por el Biól. A.C. Deloya, el C.D.L. González-Cota, el Sr. Eduardo C. Welling, el Biól. Oscar Canul, el Biól. Alejandro Morón, el Ing. L.A. Rodríguez del Bosque y el M. en C. Bert Kohlmann. A este último también debo la asesoría en los aspectos de taxonomía numérica incluidos. Asimismo, reconozco la paciente y excelente labor de la Sra. Teresa Palma durante la transcripción mecanográfica de este trabajo.

Finalmente se agradece la asesoría y revisión del presente trabajo al Dr. Gonzalo Halffter, cuya opinión, conjuntamente con las sugerencias del maestro Pedro Reyes-Castillo, el Dr. Alfonso N. García Aldrete, el Dr. Jerzy Rzedowski, el Dr. W.D. Edmonds, la Dra. Leonila Vázquez García, el Maestro Rafael Martín del Campo, la Dra. Anita Hoffmann M. y la Dra. Julieta Ramos E., me permitieron mejorar su versión final.

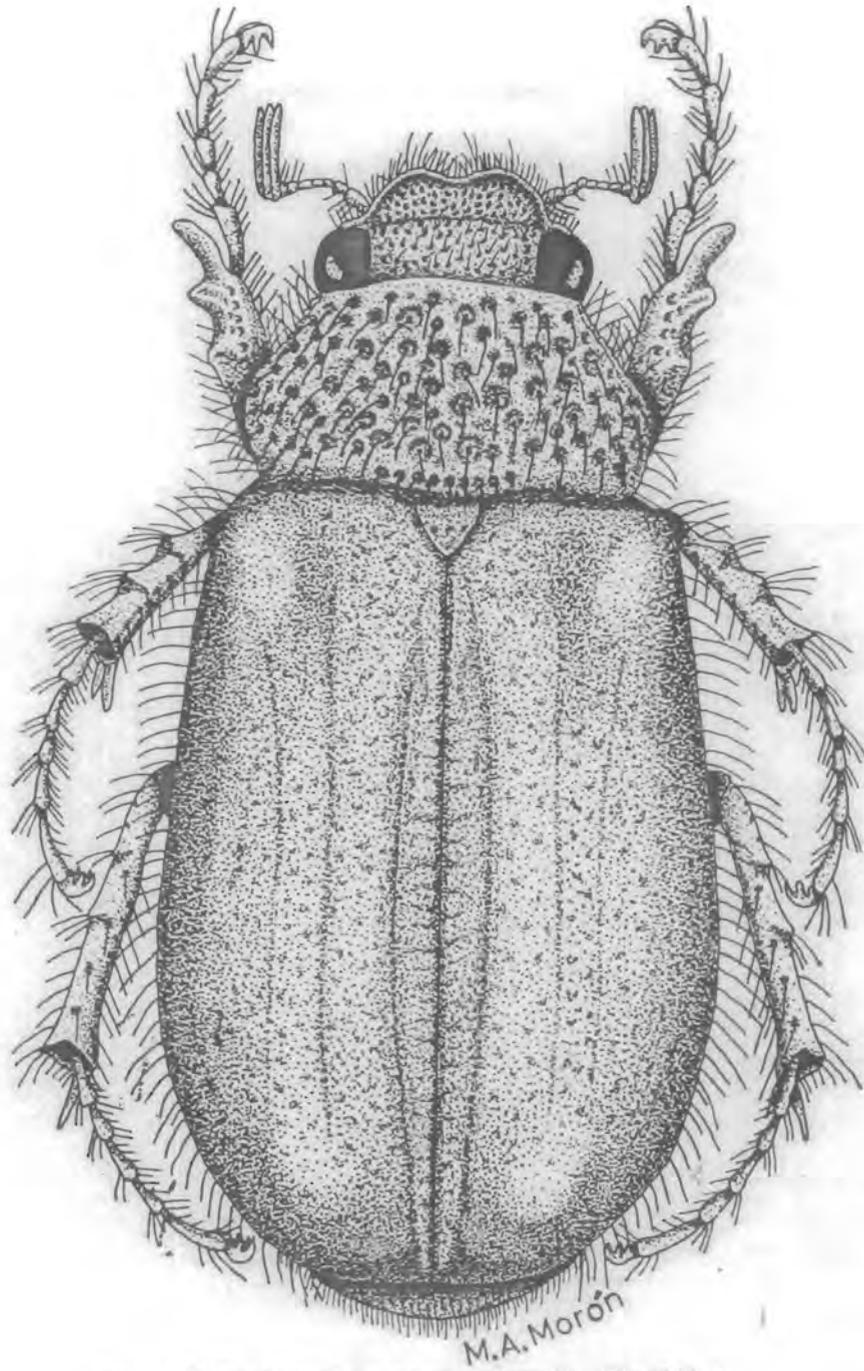


Fig. 1. *Phyllophaga (Phyllophaga) cribricollis* (Blanch.) ♂.

I.- INTRODUCCION.

Los adultos de las especies del género Phyllophaga son conocidos popularmente en México como "mayates de mayo", "escarabajos sanjuaneros" o "escarabajos de junio" y sus larvas se denominan como "gallinas ciegas", "gusanos blancos" o "nixticuiles".

Los adultos son una plaga importante que ataca el follaje de numerosas plantas frutales, forrajeras y de ornato. Las larvas tienen aún mayor importancia económica, puesto que se alimentan de las raíces de numerosas especies de plantas, causando su deterioro.

Entre los muchos ejemplos de cultivos afectados se han citado: pastos, trigo, rosal, plántulas de viveros, papa, frijol, fresa, chile, maíz, caña de azúcar, acelga, camote, arroz, durazno, garbanzo, haba, jitomate, manzano, betabel, zanahoria, espinaca, cebolla y sorgo (Gibson y Carrillo, 1959; S.A.G. 1950; García-Martell, 1977).

Entre los datos más recientes de los perjuicios ocasionados por estas especies tenemos los de Michel (1978) que indican la destrucción de 13,784 hectáreas sembradas de maíz, frijol, trigo y sorgo en el estado de Jalisco; y la información de Ríos y Romero (1982), también para el estado de Jalisco, en donde por una parte se comprobó durante 1978, una mortalidad en plántulas de maíz cercana

al 50%, atribuída a Phyllophaga dentex (Bates), P. ravid
(Blanch.) y a Diabrotica virgifera zea Krysan & Smith; así
como por otra parte también se observó durante 1977, una
disminución en el rendimiento de grano de maíz B-666, e-
quivalente a 2,796 Kg/ha, ocasionada por el complejo de
plagas del suelo integrado por Phyllophaga-Diabrotica-
Colaspis; del cual un 47% (1,314 Kg/Ha) fue causado por
las citadas especies de Phyllophaga.

Para efectuar el control químico de estos insectos
se han empleado en México recientemente varios tipos de
insecticidas (Heptacloro, Dytonate, Basudín, Volatón,
Tokutión, Oftanol, Birlane, Counter, Furadan, Lorsban,
Hudson, Toxicloro, Tox-DDT-PM) en diversas formulaciones,
dosis y aplicaciones (Escamilla, 1978; Fregoso. 1978);
ante las cuales se han observado diferentes comportamien-
tos de la plaga, desde el fenómeno común de resistencia
o selección artificial para los tóxicos que tienen mayor
tiempo en el mercado, hasta el fenómeno de mortalidades
porcentuales satisfactorias o totales bajo el efecto de
los compuestos recientemente ensayados, ante los cuales
aún no desarrollan resistencia. El resultado global a
nivel nacional indica que sólo se logran abatir temporal
y regionalmente las poblaciones de Phyllophaga que afec-
tan a estos cultivos básicos. Y además, como se ha hecho
cada vez más patente, el control químico lleva a una

carrera entre la capacidad tecnológica de síntesis de tóxicos y la capacidad de adaptación de las poblaciones de insectos; por lo cual, la única alternativa actual para lograr una reducción significativa y constante de estas plagas, con una disminución en la contaminación del suelo, es el perfeccionamiento del Control Integrado, el cual precisa de estudios taxonómicos, ecológicos, etológicos, biogeográficos y socioeconómicos profundos para obtener resultados alentadores; conclusión a la que, afortunadamente, han estado llegando los profesionistas y técnicos relacionados con la producción agrícola nacional (Mem. Mesa Red. Plagas Suelo, 1978).

Es muy probable que uno de los factores que impiden el control adecuado de la "gallina ciega" es la falta de identificación precisa de las especies involucradas en el daño, sin la cual los métodos de control químico pueden resultar parcial o totalmente infructuosos; porque a la fecha, con muy pocas excepciones¹, desconocemos cuál es el comportamiento de cada especie de Phyllophaga ante diferentes tóxicos, debido a que la mayoría de los ensayos se efectúan contra "gallina ciega" o "Phyllophaga spp."²;

¹ Por ejemplo: Islas, 1964; Rodríguez, 1981 y Ríos y Romero, 1982.

² Por ejemplo: Fregoso, 1978; Bentley, 1978 y Escamilla, 1978.

ya que se ha mantenido la idea de que "sólo existen unas cuantas clases de gallina ciega"³, cuando en realidad, en México, existen más de 600 especies de melolontidos que presentan larvas de tipo escarabiforme con hábitos edafícolas, rizófagas estrictas o facultativas y eurífagas o estenófagas, y consecuentemente plagas vigentes o potenciales. Y en el caso opuesto existen más de 230 especies de melolontidos con el mismo tipo de larva, pero con hábitos saprófagos estrictos, que tienen gran importancia como degradadoras y de ninguna manera son nocivas para la agricultura, y que también padecen los efectos del control químico indiscriminado.

Hasta la fecha se han citado 229 especies de - - - Phyllophaga para México (Blackwelder y Arnett, 1974) distribuidas en todo el país, desde el nivel del mar hasta arriba de los 3,000 m de altitud, en casi cualquier tipo de bioma (de las cuales sólo a P. dentex Bates, P. ravidula Blanch., P. rubella Bates y P. crinita Burm. se les ha demostrado relación directa con algún cultivo).

Por otra parte, se piensa que las especies de - - - Phyllophaga pueden llegar a considerarse como elementos indicadores ecológicos y zoogeográficos, porque se ha ob

³Comentario de la dirección del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, SARH, Chapingo, México. 1976.

servado la gran importancia ecológica que tienen como con-
sumidores primarios y como fuente de alimento para espe -
 cies mayores, lo cual deriva primordialmente de su enorme
 abundancia y su gran capacidad de adaptación (Morón,1981b).
 Asimismo, desde el punto de vista zoogeográfico y siste-
 mático se ha considerado que Mesoamérica, y en especial
 México, ha reunido durante los últimos 25 millones de años
 las condiciones necesarias para propiciar los procesos de
 diversificación de estas especies con ancestría Paleárti-
 ca, cuyas diferentes líneas han colonizado otras áreas
 americanas en tiempos más recientes, lo cual ha sido re-
 saltado por el autor en varios análisis faunísticos y zoo-
 geográficos parciales (1979, 1981 a,b; 1982 a,b).

De este modo, el objetivo terminal de la presente re-
 visión es el de analizar, y reordenar en grupos y comple-
 jos, a las especies mexicanas del género Phyllophaga, con
 el fin de obtener un conocimiento taxonómico y sistemáti-
 co básico de éstas, apropiado como referencia fundamental
 para desarrollar investigaciones ecológicas, biológicas,
 conductuales y zoogeográficas.

del género: Phyllophaga - Phyllophaga "complejo de hojas"
 Gr.: Phyllophaga - Phyllophaga "estirpe Jansón"
 Gr.: Phyllophaga - Phyllophaga "nuez curvada"

a) ANALISIS HISTORICO.

El nombre genérico Phyllophaga⁴, fué propuesto por el entomólogo norteamericano Dr. Thaddeus W. Harris en 1827, para agrupar a las especies neárticas hasta entonces incluidas en el género Melolontha Fabricius: M. quercina Knoch, M. hirsuta Knoch, M. hirticula Knoch y M. balia Say; pero en virtud de que no se realizó la definición genérica, otros autores posteriores ignoraron este nombre, lo consideraron como un sinónimo o como un nomen nudum.

De este modo, F.W. Hope ignorando este nombre, describe y define el género Lachnosterna⁵ en 1837, designando como genotipo a Melolontha fervida Fabricius, con distribución norteamericana. En tanto que en 1845, C.E. Blanchard ofrece una breve diagnosis del género Ancylonycha⁶, nombre propuesto por Dejean en 1833 sin descripción y sin incluir ninguna especie, que el mismo Blanchard en 1850 además de considerarlo válido le asigna 51 especies americanas, 41 de las cuales son descritas como nuevas, citando

⁴Del griego: Phyllos - phagos; "comedor de hojas".

⁵Gr.: Lachnos - sternon; "esternón lanudo".

⁶Gr.: Ankylos - onychos; "uñas curvadas".

como sinónimos de este género a Lachnosterna Hope,
Phyllophaga Harris y Melolontha Fab.

También F.W. Erichson (1847-48) acepta como válido el nombre Ancylonycha y cita a Phyllophaga como sinónimo, omitiendo a Lachnosterna; mientras que en los Estados Unidos J.L. LeConte (1854) ubica a sus 65 especies nuevas en Lachnosterna, argumentando que Phyllophaga y Ancylonycha carecen de una descripción técnica que defina sus límites genéricos.

Dos años después T.J. LaCordaire, en su famosa compilación "Genera des Coleopteres" propone lo contrario, considerando a Phyllophaga, y a Lachnosterna como sinónimos de Ancylonycha y recomienda no utilizar Phyllophaga porque Latreille (1825) llamó "Phyllophagi" a una de sus "tribus" de Lamellicornia, que abarcaba a los "Melolonthidae" de MacLeay, (1819).

Asimismo, en la Biología Centrali Americana, H.W. Bates (1888-89) no menciona en absoluto el nombre de Phyllophaga dentro de sus "Rhizotroginae" y describe 54 especies mesoamericanas, ubicándolas en Lachnosterna, bajo el cual sinonimiza a Ancylonycha Blanchard, Trichestes Erichson (1848), Endrosa⁷ LeConte y Gynnis⁸ LeConte

⁷Gr.: Endrosos; "afelpado", "piloso".

⁸Gr.: Gynes; "afeminado".

(1878). En Norteamérica, G.H. Horn en diversos trabajos fechados entre 1878 y 1894 también había estado considerando la validez de Lachnosterna, dentro del cual describió más de 40 especies, a las cuales incluso organizó en 17 "grupos" incluidos en su revisión de Lachnosterna de Norteamérica (1887); ésta se mantuvo como referencia obligada en los Estados Unidos durante más de 50 años.

Es importante recordar que todos los nombres genéricos mencionados hasta aquí se refieren a especies de melolontinos que presentan las uñas tarsales dentadas con diversos grados de variación (figs. 140-180), pero no abarcan a especies morfológicamente similares pero dotadas de uñas bífidas (fig. 142) o pectinadas (fig. 139), las cuales fueron situadas en otros géneros, que en ocasiones se consideraron cercanos a Ancylonycha, a Lachnosterna o a Phyllophaga, o bien llegaron a situarse en otras "tribus" o "grupos".

El primer género que abarca especies similares a Phyllophaga, pero con las uñas bífidas, fué establecido por Erichson en 1847 como Phytalus⁹ e incluido en una clave para los géneros de Melolonthini entonces conocidos, agrupando dos especies de Mannerheim (1829): Melolontha pubereus y M. saginata, pero sin designar genotipo.

⁹Gr.: Phytalos; "procreator".

Blanchard acepta este género e incluye siete especies propias centro y sudamericanas en su "Catálogo" de 1850. Así también, LaCordaire lo considera válido, pero con cierta reserva, ya que hace notar que la forma de las uñas es el único caracter, de poco valor, que diferencia a Phytalus de Ancylonycha.

Por su parte, Bates sigue el mismo criterio y discute con mayor amplitud la utilidad del caracter unguinal como elemento para identificar a este género, exponiendo que existe un gradiente de continuidad entre la forma de las uñas bífidas o hendidas de Phytalus y las de algunas especies de Lachnosterna, y que incluso las hembras de algunas especies de Phytalus tienen las uñas casi dentadas, en tanto los machos las presentan bífidas. Sin embargo, mantiene la validez genérica con base en la necesidad de fragmentar el "gran género" Lachnosterna, para lo cual debería considerarse a Phytalus dentro de "una definición más restringida". Con esta consideración el mismo Bates describe 22 especies nuevas dentro de este grupo.

El otro género que presenta las uñas hendidas o bífidas es Chlaenobia¹⁰, definido por Blanchard en 1850 y basado en la especie C. ciliatipes, cuya distribución no es

¹⁰Gr.: Chlaina - bios; " el que vive encubierto ".

indicada por el autor en cuestión. LaCordaire considera a este género como válido, pero lo incluye en la "subtribu Macroductylides", "grupo Philochlenides" debido a una falsa apreciación de la disposición de las coxas anteriores, ya que las considera "cónicas y prominentes", en vez de "transversales" como en la "subtribu Melolonthides vrais", "grupo Rhizotrogides", en el cual reúne a Ancylonycha y a Phytalus, asumiéndolo como monoespecífico y nativo de Bra
sil.

Chlaenobia también es reconocido por Gemminger & Harold (1869) en su "Catalogus Coleopterorum" sin agregar otras especies, quedando dentro de los "Melolonthini", flanqueado por géneros macrodactiliformes y alejado de Lachnosterna (al cual da prioridad sobre Phyllophaga Harris; Ancylonycha Blanch.; Holotrichia¹¹ Hope; Trichestes Erich. y - - - Tostegoptera¹² Blanch.).

En 1888, Bates es el primero que considera a Chlaenobia dentro de los "Rhizotroginae", incluso lo coloca a la cabeza de la "subfamilia", discute sus características y ofrece una diagnosis más clara; asimismo describe ocho especies mesoamericanas. - ~

¹¹Gr.:Holo - trichos; "todo peludo"

¹²Gr.:Tosos - tegos - pteron; " alas muy cubiertas ".

Debido a la distribución americana intertropical de Phytalus y Chlaenobia, tanto G. Horn como J. LeConte no mencionan en sus trabajos a ninguna especie con estas características.

Otro género cercano a los antes mencionados fué descrito por Blanchard (1850:141) como Listrochelus¹³, con base en L. laportaei de México, haciendo notar la estructura "denticulada-aserrada" de las uñas. LaCordaire (1856:287) a su vez lo acepta y agrega algunos caracteres más a la diagnosis, indicando su similitud con Ancylonycha. El número de especies se eleva a nueve con las aportaciones de LeConte quien describe en 1856 y 1863 ocho especies del suroeste de los Estados Unidos y noroeste de México. Hecho que registran Gemminger & Harold (1869:117) al ubicar a Listrochelus entre Lachnosterna y Phytalus. Durante 1878, Horn agrega cinco especies norteamericanas y H. Bates (1888:169) lo sitúa entre Chlaenobia y Phytalus, describiendo ocho especies de México.

Con respecto a otros nombres genéricos menos extendidos, propuestos durante el siglo XIX, y que comprenden a pocas especies afines a Phyllophaga, encontramos los propuestos por LeConte en 1856: Endrosa y Gynnis (que fueron

¹³Gr.: Listros - chelus; " uñas como cuchillas ".

sinonimizados bajo Lachnosterna por Bates en 1888), así como a Eugastra¹⁴, que durante más de 80 años mantuvo su estatus genérico para posteriormente ser considerado por L.W. Saylor (1942:161) como un subgénero de Phyllophaga.

En el mismo caso encontramos a Chirodines¹⁵ Bates (1888:169) que mantuvo su posición como género monobásico durante más de 50 años, cuando el mismo Saylor también lo redujo a nivel subgenérico (1942:161).

A manera de resumen de lo que hasta aquí se ha expuesto encontramos que, antes del siglo XX, 26 autores describieron 352 especies "phyllophagiformes" (cuadro 1); destacando la tendencia a la multiplicación de nombres genéricos sustentados principalmente en un carácter morfológico poco confiable para utilizarse como elemento de separación genérica, como lo es la estructura de las uñas tarsales, sujetas a variación sexual y a una gradación en su nivel de desarrollo o complejidad.

Además, es notable que, sin un criterio geográfico particular, Ancylonycha y Lachnosterna estuvieron reuniendo tanto especies americanas como asiáticas, tropicales

¹⁴Griego: Eu - gaster; " con abdomen grande ".

¹⁵Gr.: Cheir-deinos; " el de manos admirables ".

CUADRO 1

AUTORES QUE HAN DESCRITO ESPECIES DE Phyllophaga sensu lato,
 en AMERICA (basado en Blackwelder, 1944 y
 Blackwelder & Arnett, 1973).

AUTOR	AÑO o PERIODO	ESPECIES VALIDAS	ESPECIES EN SINONIMIA	TOTALES
Arrow, G.J.	1933	7	4	11
Barret, R.E.	1933-35	3	-	3
Bates, H.W.	1888-89	87	9	96
Blanchard, C.E.	1845-50	35	7	42
Bloecker, J.C.	1936	-	6	6
Burmeister, H.C.	1855	19	10	29
Cartwright, O.L.	1935-46	9	-	9
Casey, T.L.	1884	1	-	1
Chapin, E.A.	1932-37	4	2	6
Davis, J.J.	1919	5	-	5
Erichson, F.W.	1847-48	3	1	4
Fabricius, J.C.	1775-92	2	-	2
Fall, H.C.	1908-37	7	4	11
Froelich, J.A.	1801-02	2	-	2
Harold, E.	1869	1	-	1
Glasgow, R.D.	1925	1	1	2
Gryllenthal, L.	1817	1	2	3
Harris, T.W.	1827-63	1	-	1
Hentz, N.M.	1830-84	-	1	1
Horn, G.H.	1875-94	43	8	51
Howden, H.F.	1960	1	-	1
Illiger, J.C.	1802	-	1	1
Kirby, W.	1837	1	-	1
Kirsh, T.F.	1873-85	1	-	1

AUTOR	AÑO o PERIODO	ESPECIES VALIDAS	ESPECIES EN SINONIMIA	TOTALES
Knoch, A.W.	1801	6	2	8
Langston, J.M.	1924-27	1	-	1
LeConte, J.L.	1850-83	35	30	65
Linell, M.L.	1896-97	3	6	9
Luginbill, P.	1941	1	1	2
Mannerheim, C.G.	1829	2	-	2
Melsheimer, F.E.	1844-45	1	3	4
Moser, J.	1918-26	84	2	86
Nonfried, A.F.	1891-94	4	2	6
Olivier, A.G.	1789	-	1	1
Paulian, R.	1933	3	-	3
Reinhard, H.J.	1939-50	14	1	15
Robinson, M.	1938-48	4	1	5
Ritcher, P.O.	1937	1	-	1
Sanderson, M.W.	1937-65	39	2	41
Say, T.	1824-35	5	1	6
Saylor, L.W.	1935-48	155	5	160
Schaeffer, C.F.	1907-09	5	2	7
Schauffuss, L.W.	1858	1	-	1
Smith, J.B.	1889	5	8	13
Smyth, E.G.	1915-17	2	-	2
Tanner,		2	-	2
Walker, F.	1866	-	1	1
Wickham, H.F.	1903	-	1	1

TOTALES

607	125	732
válidas hasta 1973	sinónimas hasta 1973	descritas entre 1775 y 1965.

y extratropicales, en tanto que Phyllophaga, Gynnis, Tostegoptera, Endrosa, Eugastra y Listrochelus sólo fueron propuestas para especies americanas septentrionales, Chlaenobia, Phytalus y Chirodines se establecieron con especies americanas intertropicales.

Asimismo puede constatarse que durante el siglo XIX, el nombre Phyllophaga estuvo invalidado y olvidado durante 70 años; Ancylonycha tuvo igual suerte, ya que sólo se mantuvo como válido durante alrededor de 50 años, para los entomólogos franceses y alemanes. En cambio, Lachnosterna fué utilizado ampliamente durante 60 años por los autores ingleses, norteamericanos y alemanes (cuadro 2-A).

En el presente siglo, 21 autores han descrito otras 380 especies más, nativas de América (cuadro 1) siguiendo prácticamente los mismos criterios de separación genérica, aunque con una cierta tendencia a la reducción de nombres, basada en la sinonimización, el uso del concepto subgenérico y el empleo de las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) desarrollado entre 1905 y 1964.

En 1916 R.D. Glasgow propone la restitución de Phyllophaga como nombre genérico, válido para las especies americanas, basándose en la regla de prioridad y argumentando que si bien no existía una descripción técnica que

y extratropicales, en tanto que Phyllophaga, Gynnys, Tostegoptera, Endrosa, Eugastra y Listrochelus sólo fueron propuestas para especies americanas septentrionales, Chlaenobia, Phytalus y Chirodines se establecieron con especies americanas intertropicales.

Asimismo puede constatarse que durante el siglo XIX, el nombre Phyllophaga estuvo invalidado y olvidado durante 70 años; Ancylonycha tuvo igual suerte, ya que sólo se mantuvo como válido durante alrededor de 50 años, para los entomólogos franceses y alemanes. En cambio, Lachnosterna fué utilizado ampliamente durante 60 años por los autores ingleses, norteamericanos y alemanes (cuadro 2-A).

En el presente siglo, 21 autores han descrito otras 380 especies más, nativas de América (cuadro 1) siguiendo prácticamente los mismos criterios de separación genérica, aunque con una cierta tendencia a la reducción de nombres, basada en la sinonimización, el uso del concepto subgenérico y el empleo de las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) desarrollado entre 1905 y 1964.

En 1916 R.D. Glasgow propone la restitución de Phyllophaga como nombre genérico, válido para las especies americanas, basándose en la regla de prioridad y argumentando que si bien no existía una descripción técnica que

indicara los límites del género (como lo había dicho LeConte), Harris si relacionó este nombre con una serie de nombres específicos válidos (al menos cuatro), y agrega que en ausencia de genotipo para Phyllophaga, él designa a Melolontha hirticula Knoch como tal.

Sin embargo, esta propuesta no fué aceptada de inmediato, sobre todo por los autores europeos, quienes continuaron utilizando Lachnosterna, Phytalus, Listrochelus o Chlaenobia para referir o describir nuevas especies, como es el caso de J. Moser (1918-1926) y G.J. Arrow (1920-1948); éste último en especial se mantuvo como un tenaz defensor del nombre Lachnosterna y en varios trabajos (1920:189; 1944:631; 1948:49) insiste en la invalidez de Phyllophaga, recordando que al no existir descripción genérica, era un "nomen nudum", como lo establecían las reglas de nomenclatura vigentes en 1944, y que incluso existía una mala interpretación de lo que constituía una "indicación"¹⁶ en el sentido del CINZ, ya que, según Arrow y otros autores, la simple inclusión de los nombres de especies descritas no era suficiente para validar el género sin haber nombrado el genotipo.

¹⁶De acuerdo con el CINZ (1964): Art. 12. "Los nombres publicados antes de 1931 además de satisfacer las previsiones del Art. 11 deberán ser acompañadas por una descripción, definición o indicación". (Art. 16).

Art. 16 (a) (v). Indicaciones. "Constituye una indicación el hecho de que un nuevo nombre del grupo género sea citado en combinación con uno o más nombres específicos legítimos o efectivamente publicados"

Sin embargo, pese a su meticuloso manejo de las reglas, Arrow incurre en contradicciones y en inconsistencias, ya que en 1920 acepta la escasez de elementos no geográficos para delimitar los géneros Lachnosterna Hope (Phyllophaga Harris), Holotrichia Hope, Phytalus Erichson y Brahmina Blanchard, y propone tratar a todas las especies hasta entonces incluídas en ellos como Lachnosterna; y describen cinco especies antillanas bajo éste nombre genérico. En 1944 indica que Ancylonycha Dejean no puede ser revalidada por las mismas razones que Phyllophaga y que no ha encontrado elementos suficientes para separar a Holotrichia de Lachnosterna, pero que el primero tiene prioridad de página sobre el segundo y describe cuatro especies orientales dentro de Holotrichia y dos especies asiáticas bajo Brahmina. En 1948 corrige lo anterior, expresando que la descripción de Holotrichia en página precedente a la descripción de Lachnosterna no es una prioridad real¹⁷; sinonimiza a Holotrichia y a Brahmina bajo Lachnosterna; y por otra parte, reconsidera como válido el nombre Ancylonycha para 85 especies antillanas y crea un nuevo género (Neodontocnema) para las especies afines en la región oriental, antes incluídas en Ancylonycha.

¹⁷ Art. 24. Recomendación 24 A. (Publicación simultánea en el mismo trabajo). "un zoológico deberá seleccionar el nombre que mejor asegure la estabilidad y universalidad de la nomenclatura. Si ninguno de los nombres en cuestión tiene ventajas en este aspecto..él seleccionará el nombre que tenga precedencia de posición en el trabajo en cuestión".

Estos argumentos de Arrow principalmente intentaron contradecir las ideas del entomólogo norteamericano L.W. Saylor (1937-1948) quien además de describir 160 especies americanas dentro de Phyllophaga (sensu lato), consolidó el empleo de este nombre como entidad genérica, dándole prioridad sobre Lachnosterna, con base en el mismo criterio que Glasgow, y propuso el empleo de los nombres Phytalus, Eugastra, Chlaenobia, Listrochelus, Tostegoptera, Chirodines y Phyllophaga sensu stricto, en un nivel subgenérico para reagrupar a las especies americanas continentales, inter y extratropicales, concretando así las ideas que LaCordaire y Bates habían expuesto referentes al esca-so valor genérico de la estructura unguinal. Asimismo describe tres géneros más, Cnemarachis y Clemora, para reunir a 87 especies de las Antillas, y Triodonyx¹⁸, basado en tres especies de México y E.U.A. Este autor, principalmente en sus trabajos de 1937, 1940 y 1942, hace una detallada relación de los elementos a considerar para integrar este gran complejo de especies bajo el nombre Phyllophaga, analizando cada una de las propuestas de Erichson (1847), Burmeister (1855), Arrow (1933), Brenske (1892-96), Moser (1918-26) y Chapin (1935) para mantener la validez genérica de Phytalus, Brahmina, Holotrichia,

¹⁸ Griego: Tri-odontos-onychos; " uñas con tres dientes ".

Chlaenobia y Listrochelus, plantea las objeciones pertinentes para cada caso y concluye que la idea de manejar por separado estas entidades llamadas "géneros", que difieren en caracteres no constantes y están ligadas por todo tipo de especies intermedias debe ser eliminada, como ya había sido propuesto por otros autores. Por lo cual, en 1937 propone utilizar Phyllophaga para las especies orientales descritas en Brahmina y Holotrichia, aunque en 1942 reconsidera válido el nombre Ancylonycha para las especies orientales descritas bajo Holotrichia.

En general, Saylor muestra más consistencia en sus ideas, durante sus 33 trabajos referentes a estos grupos, que otros autores que le precedieron o contemporizaron en el estudio de este difícil grupo de melolontinos.

Durante principios del siglo se empezaron a utilizar en la taxonomía de las especies americanas otros caracteres morfológicos más precisos, tales como los genitales del macho, cuyo estudio fué iniciado por J.B. Smith en 1889, y continuado por R.D. Glasgow, E.A. Chapin (1935), L. W. Saylor (1938-43), H.V. Reinhard (1939-50), P. Luginbill & H.R. Painter (1953) y M.W. Sanderson (1958-65); así como los genitales de la hembra, considerados en forma menos extensiva por Saylor, Reinhard, Luginbill & Painter¹⁹ y

¹⁹ Aunque es el único trabajo de tipo revisionario integral para las especies de Norteamérica, contiene numerosas confusiones y actualmente está en desuso.

Sanderson; (caracteres que fueron omitidos por Arrow y Moser).

El mismo Saylor, en su sinopsis de 1942, hace hincapié en otros caracteres, que si bien han sido sujetos de discusión, se consideran como elementos complementarios para definir los grupos americanos que integran Phyllophaga sensu lato, tales como: la estructura del borde latero-dorsal de las meso y metatibias; la presencia, número y forma de las carinas tibiales externas; el desarrollo de las alas y la ausencia de dimorfismo sexual acentuado.

Por otra parte, el estudio de las formas larvales de los melolontinos, principalmente desarrollado por A.G. Boving (1942) y por P.O. Ritcher (1938-66) aportó valiosa información para establecer las posibles relaciones inter e intragenéricas de estas especies, y aunque muchos de estos datos aún no han sido debidamente analizados, parecen reforzar en algunos casos las ideas de separación genérica o subgenérica (como en el caso de Cnemarachis, Clemora y Listrochelus); y en otros casos parecen apoyar la unificación de supuestos géneros (como en Ancylonycha, Brahmina y Phyllophaga).

Con posterioridad a Saylor, Arrow y Sanderson, aún cuando en las recopilaciones, claves, catálogos y trabajos generales de autores americanos como Blackwelder (1944),

Arnett, (1973), Blackwelder y Arnett (1973) y Morón (1976-82), y algunos europeos como Frey (1975-76) se acepta la validez genérica de Phyllophaga, ningún autor ha vuelto a abordar el problema de conjunto, por lo cual aún continúa vigente y se dificulta por la cantidad, dispersión y diversidad de las publicaciones existentes que, desde diferentes ángulos, abordan el nombre Phyllophaga, sus actuales sinónimos o afines, lo que se patentiza en el trabajo de recopilación bibliográfica de Pike et al. (1976) que abarca un período de 200 años e involucra 680 referencias, repartidas en 221 revistas periódicas y numerosos libros conocidos hasta esa fecha.

En principio, el autor del presente estudio considera como base de trabajo las proposiciones de Saylor y Sanderson, y espera que del estudio de las numerosas especies mexicanas, surjan bases objetivas y criterios útiles para abordar el problema del complejo Phyllophaga en América, y posteriormente en otras regiones del Viejo Mundo.

Ahora bien, por lo que respecta a la historia del complejo Phyllophaga en México, puede decirse que la primera especie descrita corresponde al entomólogo norteamericano Thomas Say, quien la denominó en 1835 como Melolontha integra, sólo con la referencia "México". Años después, un segundo grupo de especies fué descrito por Blanchard en su "Catálogo" (1850:130-138) como Ancylonycha cribricollis,

A. cinnamomea, A. stipitalis, A. ravida, A. rugulosa, A. testaceipennis (estas últimas dos obtenidas en el viaje de Giesbreght a México), A. laticeps (donada por Laporte) y A. mexicana de "Vera-Cruz"; en tanto que en su género monobásico describe a Listrochelus laportaei (donado por Laporte), y en Phytalus Erichson, ubica a P. obsoletus, P. pubicollis y P. pruinosus (las dos primeras también co-lectadas por Giesbreght y depositadas sucesivamente en las colecciones de Sturm y de Sallé).

Un poco después, Burmeister (1855:331) describe Ancylonycha setifera de "México" y Schauffuss (1858) sólo contribuye con la especie nominada Ancylonycha rugipennis.

La mayor aportación al estudio de los "Rhizotroginae" de Centroamérica y principalmente de México durante el si- glo XIX, fué sin duda la de Henry Walter Bates (1888-89), quien trabajó con los ejemplares obtenidos para elaborar la gran obra "Biologia Centrali Americana" por medio de la compra de las colecciones de Sallé, Hoge, Janson, Forster, Van Patten, Gaumer, Flohr, Belt, Baron, Trotsch, Conradt, Rodríguez, Ribbe y Palmer; o por los colectores especialmente enviados a mesoamérica como: G.C. Champion, H.H. Smith y H. Rogers; con lo cual se reunieron al menos 800 especímenes provenientes de 18 estados de la antigua República Mexicana (Mapa 1).

titulo

Género y Autor	Autores y Fechas de									
	Harris 1827	Dejean 1833	Hope 1837	Blanchard 1845	Erichson 1847	Blanchard 1850	Burmeister 1855	LaCordaire 1856	LeConte 1856	Gemm & H: 1
Phyllophaga Harris										
Lachnosterna Hope										
Ancylonycha Dej.										
Phytalus Erichson										
Chlaenobia Blanch.										
Listrochelus Blanch.										
Endrosa LeConte										
Gynnis LeConte										
Eugastra LeConte										
Tostegoptera Blanch.										
Trichestes (Er.)										
Chirodines Bates										
Triodonyx Saylor										

Nota: ||||| indica una etapa de validez para el nombre genérico.

CURT

DRO 2

ubicaciones más importantes

Horn 1885	Bates 1888	Dalla Torre 1912	Glasgow 1916	Moser 1918-1926	Arrow 1920-1948	Chapin 1935	Saylor 1939-1948	Boving 1942	Blackwelder 1944	Luginbill & Painter 1953	Sanderson 1958-1965	Arnett 1973
							válido para spp. asiáticas					

indica una etapa de invalidez para ese nombre.

indica una etapa de validez pero como subgénero.

Los resultados obtenidos por Bates fueron la descripción y comentarios para ocho especies de Chlaenobia, 12 especies de Listrochelus y 25 especies de Phytalus, a las cuales primero separó en dos grandes grupos, con base en la longitud de los artejos antenales; a su vez, dividió al primer grupo en tres secciones, empleando la longitud y proporción de los dientes unguinales y la condición de los espolones tibiales posteriores; en tanto que al segundo grupo lo separó en tres secciones de acuerdo con el número de artejos antenales. En Lachnosterna, el mismo autor describe 65 especies, a las cuales organiza en seis grupos utilizando la posición, forma y estructura de los dientes unguinales; al 4° de estos grupos lo subdividió en dos secciones con base en la condición del espolón inferior de las metatibias; y al 6° grupo lo subdividió en tres secciones por medio del número de segmentos antenales que presentasen. (Cuadro 3).

De esta manera Bates subordina para Phytalus, el valor taxonómico del número de artejos antenales, la forma de las uñas y la condición de los espolones tibiales, ante la longitud de los artejos antenales; en tanto que para Lachnosterna no emplea la longitud de los antenitos, pero subordina también el valor de los espolones y el número de antenitos bajo el valor de la estructura unguinal.

CUADRO 3 - A

GRUPOS DE ESPECIES DE PHYTALUS PROPUESTOS POR BATES (1888)

I. Artejos antenales 3° a 7° cortos	a.- Diente inferior de las uñas no mucho más corto que el superior y al menos un poco deflexo en los machos. Ambos espolones metatibiales libres	<u>P. obsoletus</u>
		<u>P. punctuliceps</u>
		<u>P. nubipennis</u>
		<u>P. ambigenus</u>
		<u>P. pubicollis</u>
		<u>P. cometes</u>
	b.- Diente inferior de las uñas no mucho más corto que el superior. Espolones metatibiales fusionados.	<u>P. pruinosus</u>
		<u>P. prolixus</u>
		<u>P. trichodes</u>
c.- Diente inferior de las uñas mucho más corto que el superior, algunas veces paralelo a éste y un poco recurvado.	<u>P. macrocerus</u>	
	<u>P. platyrhinus</u>	
	<u>P. batillifer</u>	
	<u>P. hogei</u>	
	<u>P. pentaphyllus</u>	
II. Artejos antenales 3° a 5° alargados y subcilíndricos	a.- Antenas con 10 artejos	<u>P. seniculus</u>
		<u>P. xanthocomus</u>
		<u>P. bolacoides</u>
	b.- Antenas con 9 artejos, el 6° muy corto	<u>P. bucephalus</u>
		<u>P. aegrotus</u>
		<u>P. lineatus</u>
		<u>P. stramineus</u>
		<u>P. ciudadensis</u>
		<u>P. fissilabris</u>
	c.- Antenas con 8 artejos, el 5° muy corto	<u>P. poculifer</u>

CUADRO 3 - B

GRUPOS DE ESPECIES DE LACHNOSTERNA PROPUESTOS POR BATES (1888)

Uñas ampliamente hendidas, diente intermedio situado atrás de la mitad; base dilatada o dentada. Los 3 procesos cercanos entre sí.	<u>L. castaniella</u> ; <u>L. heteronycha</u> ; <u>L. tridens</u> ; <u>L. piceola</u> ; <u>L. scabrifrons</u> ; <u>L. leonina</u> ; <u>L. pubicauda</u> ; <u>L. dulcis</u> ; <u>L. xanthe</u> ; <u>L. cribricollis</u> ; <u>L. rugicollis</u> ; <u>L. foveicollis</u> ; <u>L. punctulicollis</u> ; <u>L. parumpunctata</u> . (21)
I.- Uñas como en (I) pero las intermedias masculinas deformadas.	<u>L. ravida</u> ; <u>L. dentex</u> ; <u>L. anomaloides</u> ; <u>L. macrophylla</u> ; <u>L. dasypoda</u> ; <u>L. polyphylla</u> ; <u>L. heterophylla</u>
II. Uñas ampliamente hendidas; diente medio muy recurvado y denticulado.	<u>L. testaceipennis</u> (22)
V. Diente unguinal medio largo, agudo y separado del ápice. El basal pequeño.	1. Espolón inferior poste - rior fusionado. <u>L. rorulenta</u> ; <u>L. chiriquina</u> (23) <u>L. parvisetis</u> ; <u>L. cinnamomea</u> .
	2. Espolón inferior poste - rior articulado. <u>L. sturmi</u> ; <u>L. gigantea</u> ; <u>L. setifera</u> ; <u>L. crinalis</u> ; <u>L. setidorsis</u> ; <u>L. trichia</u> .
Diente unguinal situado atrás de la mitad inclinado hacia la gran dilatación basal.	<u>L. rugipennis</u> ; <u>L. lissopyge</u> ; <u>L. hemilissa</u> ; <u>L. schizorhina</u> ; <u>L. tenuipilis</u> ; <u>L. scissa</u> ; <u>L. angulicollis</u> ; <u>L. rugulosa</u> ; <u>L. submetallica</u> .
I. Diente inferior pequeño, recto. cercano a la mitad. Base sin dilatación	1. Antena con 10 artejos <u>L. euryaspis</u> ; <u>L. molopia</u> ; <u>L. segregans</u> ; <u>L. divertens</u> ; <u>L. setipennis</u> ; <u>L. nigerrima</u> ; <u>L. integra</u> ; <u>L. anodontata</u> ; <u>L. rubella</u> ; <u>L. misteca</u> ; <u>L. longipilosa</u> ; <u>L. brevidens</u> ; <u>L. glabricula</u> ; <u>L. microdon</u> . (24).
	2. Antena con 9 artejos <u>L. porodera</u> ; <u>L. multipora</u> .
	3. Antena con 8 artejos <u>L. mexicana</u> .

¹ Adenda Bates (1889): L. baroni; L. rostripyga; L. crinipennis.² Adendum Bates (1889): L. godmani.³ Adenda: L. parilis; L. gaumeri.⁴ Adendum Bates (1889): L. yucateca.

Al parecer Bates es el primero en trabajar con series de machos y hembras en muchas de sus especies, o al menos con una pareja, ya que solamente un 5% de sus descripciones se basan en un sólo ejemplar masculino o ra ra vez femenino; por lo cual, tuvo oportunidad de comentar aspectos de variación intraespecífica y de precisar el di morfismo sexual. También en esta obra encontramos citas geográficas más precisas, incluso algunos con datos de al titud sobre el nivel del mar expresados en pies (sobre to do en los ejemplares colectados por H. H. Smith; que ade más fueron fechados con mes y año) (Cuadro 4).

Tanto en el mapa 1 como en el cuadro 4 es posible ob servar que las colectas que fundamentaron el trabajo de Bates se concentran principalmente en los estados de Vera cruz, Oaxaca y México, siguiendo los caminos de aquel en tonces entre la Ciudad de México y el Puerto de Veracruz, la Cd. de Oaxaca, la Cd. de Toluca y el Puerto de Acapulco; por lo cual, grandes zonas del territorio no quedaron representadas en las muestras. Sin embargo, considerando los medios de la época puede decirse que esta obra fué un magnífico esfuerzo, conservándose como un elemento impres cindible para los estudios con Lamellicornios mexicanos.

Ya para finalizar el siglo pasado el franco-mexicano Eugenio Dugés realiza algunas observaciones y apuntes sobre especies de Listrochelus, Lachnosterna, Phytalus y

Ancylonycha, inéditas en el manuscrito sobre Coleópteros mexicanos formado por 10 volúmenes ilustrados que se conservan en el Instituto de Biología, UNAM. Villada (1901) en su catálogo de la Colección del Museo Nacional, cita una especie de Listrochelus, seis de Ancylonycha y cuatro de Phytalus, identificadas por Dugés, cuatro de las cuales son nomina nuda. Todo el material de estas citas procedía de los estados de Guanajuato, Michoacán y Veracruz.

Durante el siglo XX las dos mayores contribuciones para el conocimiento de los Phyllophaga sensu lato en México fueron las de Moser y Saylor, aunque dispersas en ocho publicaciones del primero y en 19 trabajos del segundo.

J. Moser describió 32 especies mexicanas entre 1918 y 1924, basándose en material antiguo depositado en el Berliner Zoologische Museum, procedente de las colecciones Bang-Hass, Von Staudinger, Becker, Flohr, Hoge, Conradt, Heine y Ohaus, por lo cual, desafortunadamente sólo el 40% de sus especies tiene localidad típica precisa, referida a Colima, Durango, Michoacán, Oaxaca, Puebla y Yucatán; y el restante 60% sólo indica "México" o localidades muy vagas como "Sierra Cueva" y "Buenavista", asimismo, estas descripciones se demeritan debido a que en general no revisó series grandes de machos y hembras, lo cual aumenta la posibilidad de sinonimias.

CUADRO 4

NUMERO DE ESPECIES CITADAS PARA CADA ESTADO MEXICANO EN LA
BIOLOGIA CENTRALI AMERICANA. BATES (1888 -1889)

Estado o Territorio (t) (1869 - 1888)	número de especies del género			
	Chlaenobia	Listrochelus	Phytalus	Lachnosterna
Aguascalientes	-	-	-	-
Baja California (t)	-	-	-	-
Campeche	-	-	-	-
Coahuila	-	-	-	-
Colima	-	-	-	-
Chiapas	-	1	3	1
Chihuahua	-	-	-	2
Durango	-	2	3	7
Guanajuato	-	-	1	5
Guerrero	-	1	5	8
Hidalgo	-	1	-	5
Jalisco	-	-	-	1
México	-	2	2	15
Michoacán	-	-	-	1
Morelos	-	-	1	2
Nuevo León	-	-	-	1
Oaxaca	1	1	8	20
Puebla	-	2	1	5
Querétaro	-	-	-	-
San Luis Potosí	-	-	-	1
Sinaloa	-	-	-	-
Sonora	-	2	-	-
Tabasco	1	-	-	4
Tamaulipas	-	-	-	-
Tlaxcala	-	-	-	-
Veracruz	2	3	7	25
Yucatán	1	-	-	3
Zacatecas	-	-	-	-

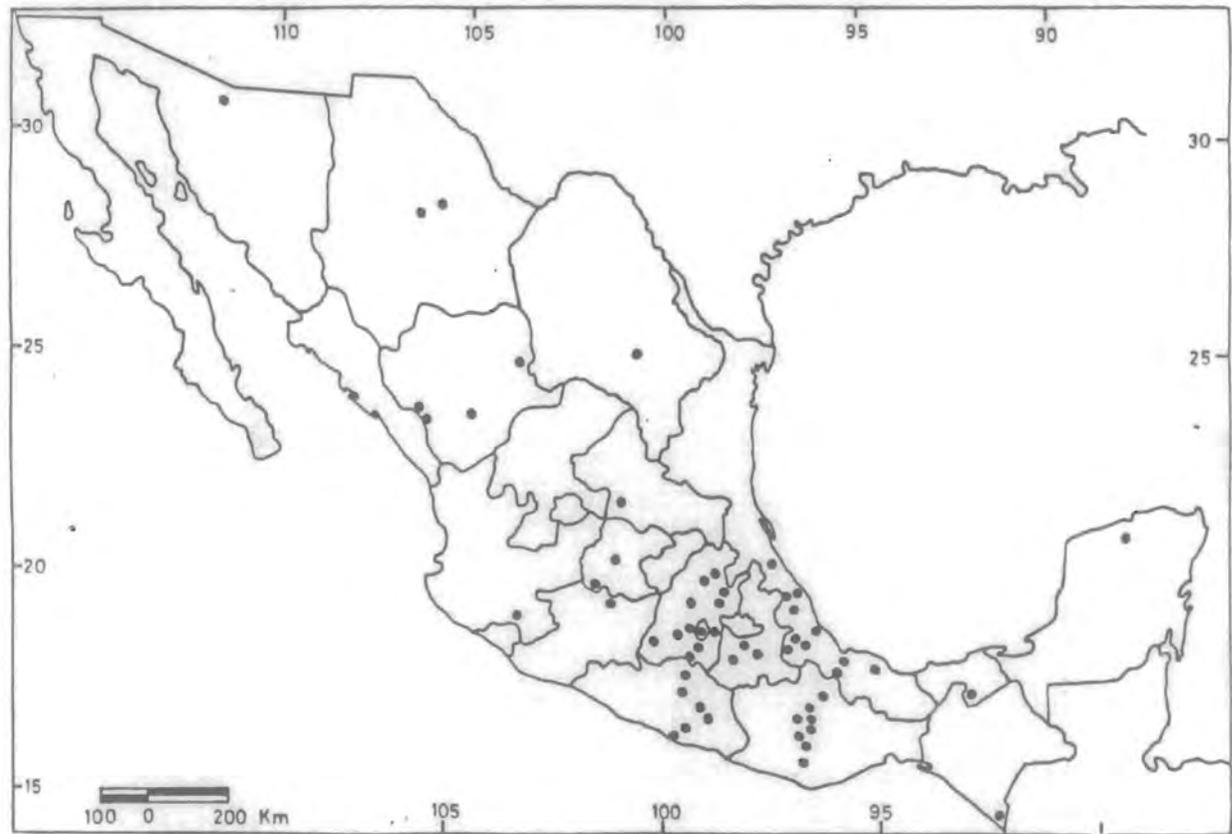
Por su parte L.W. Saylor describió 83 especies mexicanas entre 1935 y 1948, basándose en material depositado en el U.S. National Museum, Washington, el British Museum (Natural History), la California Academy of Sciences, San Francisco y en su colección particular, la cual fué enriquecida entre 1930 y 1941 por colectas propias y donaciones valiosas de H.E. Hinton, M. Embury, H. Gentry, H.F. Wickham, R.H. Baker, A. Meade, H. Hoogstraal, A.E. Michelbacher y E.S. Ross. El 88% de sus descripciones tienen localidad típica precisa ubicada en 16 estados de México, y el restante 12% sólo se refiere a México".

Como puede observarse en el cuadro 5 y el mapa 2, las especies estudiadas por Saylor representan principalmente a las áreas del país no consideradas en el trabajo de Bates; por lo cual si superponemos los mapas se observa que con excepción de Aguascalientes, Campeche, Quintana Roo, Querétaro, Tamaulipas, Tlaxcala y Baja California Norte, estos autores estudiaron muestras de Phyllophaga de casi toda la República.

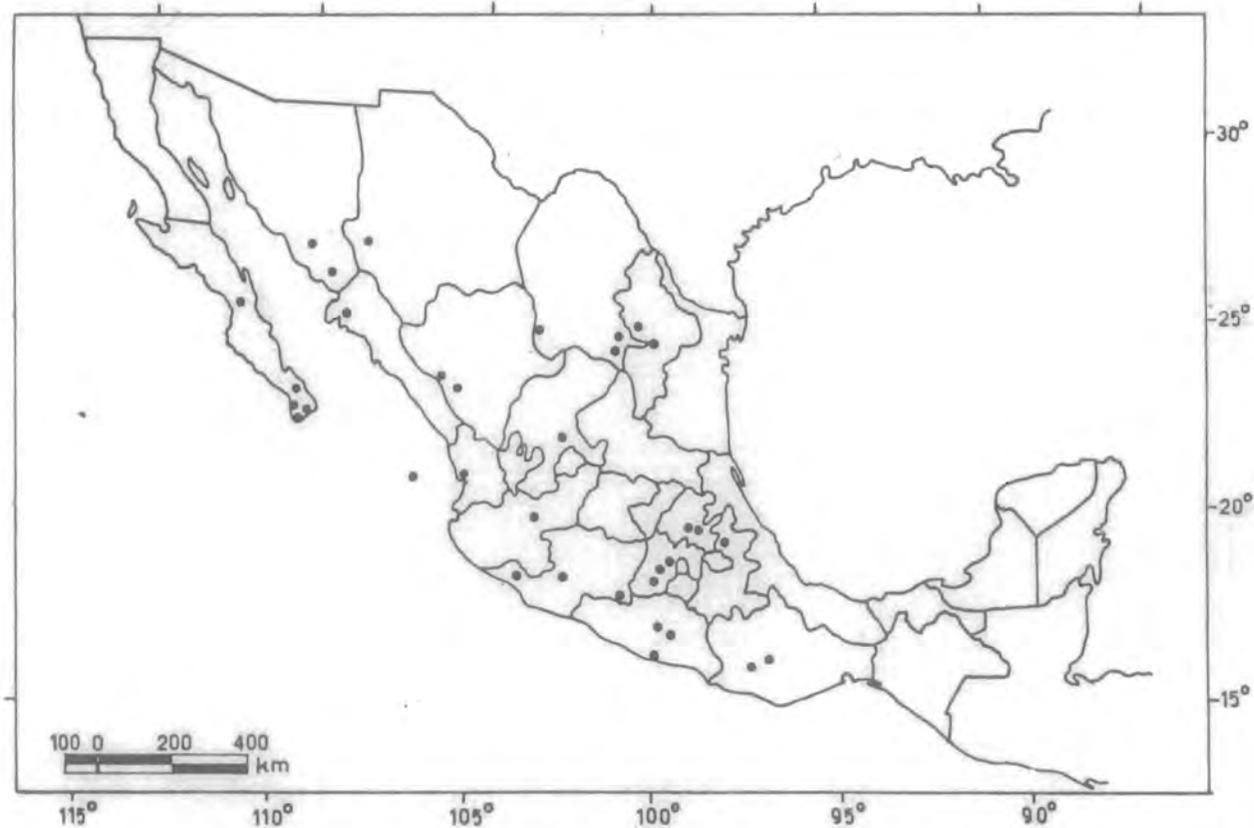
Como ya se dijo anteriormente, Saylor a diferencia de Moser si atendió a la estructura de los genitales, aún cuando sólo los describe e ilustra para un 32% de sus especies; pero, por otra parte los datos ecológicos o fenológicos que refiere son muy pobres. Este autor tuvo la oportunidad de revisar varios miles de ejemplares de

Phyllophaga americanos, por lo cual posiblemente fué la persona que mejor llegó a conocer la fauna mexicana de éste género; sin embargo, nunca integró una revisión global para ella, aunque al publicar la revisión del subgénero Listrochelus de los E.U.A. (1940) incluye las especies mexicanas de éste, y en sus revisiones de los grupos "rorulenta" y "testaceipennis" (1943) de Centroamérica también considera algunas especies mexicanas.

Con posterioridad a Saylor, solamente M.W. Sanderson (1958-1965) ha publicado tres descripciones de especies mexicanas, procedentes de Guerrero, Nayarit y Nuevo León, con algunos comentarios sobre su posición en complejos específicos, incluyendo ilustraciones muy detalladas de los genitales del macho y de la hembra. Recientemente (1980-82) el autor de estas líneas ha publicado cuatro contribuciones breves concernientes a la taxonomía, sistemática y zoogeografía de los Phyllophaga (sensu lato) en México, incluyendo las designaciones de lectotipos para las especies descritas en la Biología Centrali Americana.



Mapa 1. Localización de los sitios en donde fueron recolectados los especímenes de *Phyllophaga* que habrían de ser estudiados y descritos en la Biología Central Americana por H. W. Bates. La división política que se muestra corresponde a la expresada por la Constitución política de 1857. (Mapa base modificado de García y Falcón, 1974.)



Mapa 2. Localización de los sitios en donde fueron recolectados los especímenes de *Phyllophaga* descritos por L. W. Saylor entre 1935 y 1948. La división política corresponde a la establecida en 1917. (Mapa base modificado de García y Falcón, 1974.)

CUADRO 5

NUMERO DE ESPECIES CITADAS PARA CADA ESTADO MEXICANO EN
LAS PUBLICACIONES DE L.W. SAYLOR (1935-1948)

Estado o Territorio (t) (1935-1948)	número de especies del subgénero		
	Listrochelus	Phytalus	Phyllophaga s.str.
Aguascalientes	-	-	-
Baja California Norte	-	-	-
Baja California Sur (t)	4	-	-
Campeche	-	-	-
Coahuila	2	-	1
Colima	-	-	1
Chiapas	-	-	1
Chihuahua	1	-	-
Durango	2	-	1
Guanajuato	-	-	-
Guerrero	-	-	4
Hidalgo	-	-	3
Jalisco	-	-	1
México	-	3	9
Michoacán	-	3	2
Morelos	-	-	-
Nayarit	1	-	1
Nuevo León	-	-	3
Oaxaca	1	2	2
Puebla	-	-	1
Querétaro	-	-	-
Quintana Roo (t)	-	-	-
San Luis Potosí	-	-	-
Sinaloa	1	-	3
Sonora	2	-	1
Tabasco	-	-	-
Tamaulipas	-	-	-
Tlaxcala	-	-	-
Veracruz	-	-	-
Yucatán	-	-	-
Zacatecas	1	-	-

b) MATERIALES Y METODOS.

Los resultados de este estudio, llevado a cabo entre 1977 y 1985, se basan en la revisión de 52,154 especímenes de Phyllophaga sensu lato, depositados en 20 colecciones institucionales y en una colección particular. En la lista siguiente se indican entre paréntesis las abreviaturas que se citarán durante este trabajo para indicar la localización del material revisado:

American Museum of Natural History, New York
(AMNH)

Arizona State University, Temple (ASU)

British Museum (Natural History) London
(BMNH)

California Academy of Sciences, San Francisco (CAS)

Canadian National Collection, Ottawa
(CANACOL)

Dirección General de Sanidad Vegetal,
SARH, México, D.F. (DGSV)

Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.,
(FCUNAM)

Field Museum of Natural History, Chicago
(FMNH)

Illinois Natural History Survey, Urbana
(INHS)

Institut für Pflanzenschutzforschung,
Eberswalde-Finow, DDR (IPE)

Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
(IBUNAM)

Instituto Nacional de Investigaciones
Agrícolas, SARH, Chapingo, Méx. (INIA)

Miguel Angel Morón (M)

Museo de Historia Natural de la Ciudad
de México (MHNCM)

Museum National d'Histoire Naturelle
París (MNHN)

National Museum of Natural History-
Smithsonian Institution, Washington (NMNH)

Natural History Museum of Los Angeles
County, California (NHMLA)

Staatliches Museum für Tierkunde,
Dresden, DDR (SMTD)

Universidad Autónoma Metropolitana-
Xochimilco, México, D.F. (UAM-X)

University of Idaho, Moscow (UI)

Zoologisches Museum der Humboldt
Universität, Berlin, DDR (ZMHU)

Una tercera parte del material estudiado se obtuvo du-
rante ocho años de colectas realizadas en los estados de
Chiapas, Durango, Hidalgo, México, Morelos, Oaxaca, Pue-
bla, Quintana Roo, Tamaulipas, Tlaxcala y Veracruz, em-
pleando la trampa de luz tipo pantalla, con luz fluo-
rescente blanca, luz ultravioleta o luz incandescente amari-
lla; así como la colecta directa sobre el follaje de di-
versas plantas, especialmente en los meses de abril, mayo
y junio. En el segundo caso se tomaron las muestras per-
tinentes para su identificación y posterior correlación
planta - insecto.

Por otra parte, numerosos ejemplares se capturaron bajo el alumbrado público de diversas localidades.

Para obtener los estados inmaduros se realizaron muestreos de suelo en pastizales y en terrenos agrícolas o forestales, procurando conservar como unidad de muestreo el suelo contenido en una área de 1 m^2 con 40 cm. de profundidad (400 dm^3), el cual se pasó por una malla del número 6 (apertura 3.03 mm). Una parte de las larvas así colectadas se fijó en Líquido de Kahle y otra parte se mantuvo en recipientes con un dm^3 de suelo humificado, mezclado con estiércol bovino seco en partes iguales y semillas de trigo germinadas, para conocer la relación larva-adulto.

La clave artificial convencional que se propone para separar los subgéneros y complejos específicos está basada en caracteres morfológicos seleccionados por su objetividad y constancia entre los diferentes morfotipos supra-específicos, y que pueden ser observados fácilmente mediante los procedimientos comunes. Dichos caracteres, amplamente descritos y comentados en la sección de morfología de este trabajo, son utilizados siempre en combinaciones, ya que rara vez pueden hacerse separaciones basadas en un sólo carácter, e incluyen, para el nivel subgenérico: el número de procesos dentiformes en cada uña tarsal; la presencia de carinas en la parte externa de las meso y metatibias; la estructura del propigidio; la presencia de

escamas como parte de la vestidura dorsal; longitud del metaesternón en relación con la longitud del 2° esternito; tipo de microestructuras en el borde inferior de las uñas; la estructura de los estigmas mesotorácicos y la presencia de carina transversal en el vértice.

En tanto que para los niveles de grupo y complejo específicos, se consideran los siguientes caracteres: la microestructura de la superficie elitral; desarrollo proporcional de los parámetros en relación con la pieza basal; simetría o asimetría del aparato copulador masculino; fusión o independencia de los parámetros; estructura de las uñas mesotarsales masculinas; número de artejos antenales; estructura del 6° esternito y placa anal; relación de proporción entre el ancho de la cabeza y el ancho basal del pronoto; tipo de puntuación pronotal; la ausencia de vestidura dorsal; la condición de los espolones metatibiales masculinos y en algunos casos la distribución latitudinal y altitudinal.

En el nivel específico principalmente se utilizan: las características peculiares del dimorfismo sexual; la estructura detallada de los parámetros y las placas genitales femeninas; la microornamentación del edeago; la forma del labro; la densidad y tamaño de la puntuación dorsal; la densidad y longitud de la vestidura dorsal; la microestructura del 6° esternito y placa anal masculinos; el nú

mero de lamelas de la maza antenal; las proporciones de los antenitos; la estructura del pigidio; la distancia interocular y la distribución geográfica y ecológica.

Las características de talla corporal, coloración y longitud de la maza antenal masculina se consideran en un plano secundario debido a la gran variación intraespecífica observada en series grandes con distintas procedencias; incluso también en ocasiones, es posible apreciar variación en las características de la vestidura dorsal.

La terminología empleada es la propuesta por Hayes (1922), Böving (1942), Sanderson (1958), Ritcher (1966, 1968-69) Edmonds (1972) y Berberet & Helms (1972) con ligeras modificaciones del autor (las abreviaturas correspondientes se detallan en el cuadro 6). Los mapas utilizados para ilustrar la distribución de los subgéneros, grupos y complejos de especies que exponen la simplificación de los principales sistemas montañosos de México, están adaptados de Halffter (1964), mientras que los que contienen división política, tipos de clima o curvas de nivel, proceden de García y Falcón (1974) y de DETENAL (1970), y los de tipos de vegetación están adecuados de Rzedowski (1978).

Los especímenes fueron estudiados con ayuda de un estereomicroscopio Zeiss, IV-B empleando aumentos de 8.0 a

100.0. Las medidas fueron obtenidas con el micrómetro ocular y se expresan en mm. Los habitus dorsales y ciertos detalles de las especies representativas de cada complejo o grupo se ilustran por medio de fotografías tomadas con el equipo Reflex-Contax RTS integrado al estereomicroscopio, o con dibujos del natural. Los genitales masculinos y femeninos los ápices tibiales, las uñas tarsales y otras estructuras pequeñas son ilustradas con dibujos detallados o esquemáticos realizados con ayuda de la cámara clara Zeiss 1-1.8 x para estereomicroscopio. Las observaciones y fotografías de estigmas respiratorios y otras estructuras montadas en laminillas con Bálsamo de Canadá se realizaron con el Fotomicroscopio III Carl Zeiss del Instituto de Ecología. En tanto que las ilustraciones de ultraestructura fueron obtenidas con un microscopio electrónico de barrido ISI-60A del Departamento de Microscopía Electrónica del British Museum (Natural History) mediante el detector Robinson BSE- 15 KV con cámara ambiental para material sin cubierta (figs. 46-53; "SEM"), o con el SED para material cubierto con Au-Pd en ambiente de argón (figs. 20-45).

Nota: En el pie de algunas figuras se utiliza el término "homotipo" únicamente para señalar que el ejemplar ilustrado fue comparado con el holotipo o el lectotipo.

CUADRO 6 - A

ABREVIATURAS EMPLEADAS EN LAS ILUSTRACIONES

(ADULTOS).

AE	edeago	cjs	Conjuntivo
apa	Area pleural del abdomen	cm	Cóndilo mandibular
ann	Antenifero	ca	Cardo
app	Area paraocular parietal	CmCx	Cavidad Mesocoxal
am	Articulación mandibular	C	Vena costal
aPSt	Apófisis proesternal	Cu	Venta cubital
Axe	Esclerito axilar del élitro	Cus	Sector cubital
ala	Inserción alar	cb	Celda basal
abdm	Apodemas abductores mand.	cp	Clípeo
adm	Apodemas aductores mand.	cth	Canto ocular
ago	Aleta glosal	cah	Callo humeral
a	Ala metatorácica	caa	Callo apical
Ax1	Esclerito axilar 1	cMet	Carinas mesotibiales
Ax2	Esclerito axilar 2	cMtt	Carina metatibial
Ax3	Esclerito axilar 3	coc	Carina occipital
aoc	Area occipital		
avcx	Articulación ventral coxa	diba	Disco basalar
aat	Abertura atrial		
at	Atrio	eY	Esclerito "Y"
asat	Abertura subatrial	ef	Epifaringe
aepl	Area escutelar posterolateral	eel	Esclerito estipital I
AEO	ornamentos del edeago	eeII	Esclerito estipital II
		eeIII	Esclerito estipital III
		eeIV	Esclerito estipital IV
baSt	Basiesternón	efa	Esclerito faríngeo
bafu	Base Metafurca	el	Élitro
brful	Brazo metafurcal lateral	es II	Esternito II
brfua	Brazo metafurcal anterior	es III	Esternito III

CUADRO 6 - B

(ADULTOS)

eab I	Estigma abdominal I	loMep	Lóbulo postero-ventral
eab II	Estigma abdominal II, etc.		Mesopleuron.
eMt	Estigma metatorácico	MD	membrana dorsal genital
eMe	Estigma mesotorácico	mt	Mentón
esba	Esclerito basalar	MeSt	Mesoesternón
empe	Extensión media del peritrema	MtSt	Metaesternón
epl	Epipleura	Meno	Mesonoto
eom	Espacio oculo malar o pleurostomal.	Mees	Mesoepisterno
fh	Fulcro epifaríngeo	Meem	Mesoepímero
foo	Foramen óptico	Mtsa	Meta-anepesterno
foc	Foramen occipital	Mtesk	Meta-catepisterno
F	Frente	Mtemk	Meta-catepimero
FB	falobase	Mtema	Meta-anepeimero
FA	flagelo edeago	Mtno	Metanoto
ga	Galea	Mtcx	Metacoxa
go	Glosa	Mecx	Mesocoxa
gu	Gula	Metr	Mesotrocanter
hfg	Hipofaríngeo	Mefe	Mesofémur
i.a	Inserción antenal	Mttr	Metatrocánter
J	Vena yugal	Mtfe	Metafémur
lim	Lóbulo incisivo mand,	M	Vena mediana
lmm	Lóbulo molar mand.	Mtsc	Metaescudo
lac	Lacinia	Mtso	Metaescutelo
lr	Labro	Meso	Mesoescutelo
loMtp	Lóbulo postero-ventral del Metapleuron	Mesc	Mesoescudo
		MeEe	Mesoendosternito
		Mtfg	Metafragma
		ma	Mandíbula
		mx	Maxila
		mupcx	Músculo pleuro-coxal
		Mtfst	Metafurcasterno
		mat	Margen anterior del tentorio

CUADRO 6 - C

(ADULTOS)

MV	membrana ventral genital	pba	Proceso basalar
ML	membrana lateral genital	pMt	Proceso Metaepimeral
MA	membrana apical genital	paMe	Proceso alar del Mesoepisterno
		pe	Peritrema
PI	placa inferior	psat	Apodema subatrial
PS	placa superior	PA	parámero
pbm	pieza basal mandibular	PV	punteo ventral
pgo	Paraglosa		
Papn	Proceso alar posteronotal	qMtp	Quilla metapleurale
pama	Proceso alar metanotal anterior.		
		R	Vena radial
pge	Postgena	Rs	Sector radial
P	Parietal		
pd	Pedicelo	smt	Submentón
Pno	Pronoto	Sc	Vena subcosta
Ppl	Propleuron	SV	Sutura en "V" metanotal
Pfe	Profémur	so	Sutura oblicua metanotal
Ptr	Protrocánter	sca	Escapo
Pcx	Procoxa	sps	Sutura pleurostomal
Pti	Protibia	sMtt	Espolón superior Metatibial
PT	proceso interior	sMet	Espolón superior Mesotibial
PP	proceso púbico	spt	Espolón protibial
PB	pieza basal	sat	Subatrio
PStl	Proesternelo		
ppg	Placa pigidial	T	tecto
pepg	Prepigidio	to	<u>Tormae</u>
plan	Placa anal	te I	Terguito I
pmx	Palpo maxilar	te II	Terguito II, etc.
paMt	Proceso alar del metaepisterno	tab	Trabéculas
pmte	Proceso metaepimeral	Tba	Brazo anterior tentorio

CUADRO 6 - D

(ADULTOS)

Tbp	Brazo post. tentorio	v.a.	Vestigio alar
Tbd	Brazo dorsal tentorio	V1	Vena anal 1
Tpp	Puente tentorial posterior	V2	Vena anal 2

CUADRO 6 - E

Abreviaturas empleadas en las ilustraciones de larvas y pupas

AA	seda ángulo frontal anterior	CO	<u>corypya</u>
ACP	<u>acantoparia</u>	CA	<u>calx mandibular</u>
ACR	<u>acroparia</u>	CAR	cardo
AI	área incisiva mandibular		
AC	<u>acia</u>	DM	palidio
AL	primer antenito larvario	DM ₁₀	dorso X segmento abdominal
2AL	segundo antenito larvario	DP	<u>dexiophoba</u>
3AL	tercer antenito larvario	DX	<u>dexiotorma</u>
4AL	cuarto antenito larvario		
E	abertura estigma	EZ	<u>epizygum</u>
	<u>barbula</u>	E	epicranio
U	<u>bullae</u>	F	frente
R	<u>brustia mandibular</u>		
	<u>campus</u>	H	<u>heli</u>
RA	cráneo	HM	<u>haptomero</u>
PA	<u>chaetoparia</u>	HL	<u>haptolachus</u>
R	<u>crepis</u>	HS	<u>hamate sedas</u>

CUADRO 6 - F

Abreviaturas empleadas en las ilustraciones de larvas y pupas

LCL	clípeo larva	PLA	labro pupa
LLA	labro larva	PMD	mandíbula pupa
LMD	mandíbula larva	PAN	antena pupa
LAN	antena larva	PPM	palpo maxilar pupa
LAP ₃	área pedal 3er. segmento	PPP	propleuron pupa
LAS ₅	área estigmal 5° segmento	PPT	protibia pupa
LLI ₆	lóbulo pleural 6° segmento	PMT	mesotibia pupa
LAI	labio anal inferior	PMAT	metatibia pupa
LAU	labio anal superior	PE	élitro pupa
LPS ₃	metaprescudo	PAL	ala pupa
LSM ₃	metascudo	PMTA	metatarsómero pupa
LS ₃	metascutelo	PS	placa esclerosada
LPS ₇	prescudo 7° segmento	PTL	<u>pternotorma</u>
LT	<u>laeotorma</u>	PC	preclypeo
LPH	<u>laeophoba</u>	PSC	postclypeo
LM ₁	primer lóbulo molar	PV ₃ A	proceso ventral 3er. antenita
LM ₂	segundo lóbulo molar	PVM	proceso ventral mandibular
LM ₃	tercer lóbulo molar	PTA	<u>postartis</u>
LCx	coxa larva	PA	<u>preartis</u>
LTr	trocánter larva	PM	palpo maxilar
LFe	fémur larva		
LTi	tibia larva	S	<u>septula</u>
LA	lacinia	SAC	seda clipeal anterior
		SEC	seda clipeal exterior
P	<u>palus</u>	SVM	superficie ventral mandíbula
PR	placa respiratoria	SDM	superficie dorsal mandíbula
PD	<u>pedium</u>	SPL	sedas postlabiales
PLM	<u>plegma</u>	SF	sutura frontal
POC	ojo pupa	SE	sutura epicraneal
PCL	clípeo pupa	SDE	sedas dorso-epicraneales

CUADRO 6 - G

Abreviaturas empleadas en las ilustraciones de larvas y pupas

SPF	sedas frontales posteriores
SEF	seda frontal externa
SAF	seda frontal anterior
SSD	área sensorial dorsal del último antenito.
1ST	primer segmento torácico
3ST	tercer segmento torácico
IISA	segundo segmento abdominal
IVSA	cuarto segmento abdominal
VISA	sexto segmento abdominal
VIIISA	octavo segmento abdominal
XSA	décimo segmento abdominal
SE	sensila
TE	<u>tegillum</u>
TUN	<u>tarsungulus</u>
UG	<u>uncus galea</u>
UL	<u>uncus lacinia</u>
VE ₁₀	venter 10° segmento abdominal
VE ₉	venter 9° segmento abdominal

II.- ESTUDIO MORFOLOGICO DEL IMAGO.

a) Morfología externa.

El estudio más completo sobre este aspecto es el de W.P. Hayes (1922) quien describe con bastante exactitud la morfología adulta de Lachnosterna crassissima Blanchard, con base en abundante material colectado en Kansas, presentando ilustraciones un tanto simplificadas junto con un buen glosario morfológico; a la fecha no se ha realizado ningún estudio en América que exponga los rangos de variación de cada estructura entre diferentes especies.

Forma y tamaño.- La forma del cuerpo en las especies de Phyllophaga sensu lato, varía en proporciones dentro de un contorno ovalado-alargado, con sección sub-cilíndrica; en las especies del subgénero Chlaenobia se encuentran las formas más alargadas y estrechas, mientras que en las especies de los subgéneros Phyllophaga sensu stricto, Eugastra y Triodonyx se observan los perfiles más robustos, redondeados, e incluso piriformes, debido al engrosamiento del abdomen y al ensanchamiento de la mitad posterior de los élitros. Las superficies dorsales presentan un grado variable de convexidad, sin existir tendencia a la forma deprimida. El abdomen generalmente es robusto y convexo, aunque en los machos de muchas especies existen depresiones o concavidades variables en extensión y profundidad. (figs. 1-3).

CUADRO 7

ESPECIE DE	largo total mm	ancho humeral mm	relación de proporción
<i>Phyllophaga s. lato</i>			
<i>P. (Phyllophaga) baroni</i> (Bates)	14.4	5.6	2.57
<i>P. (Phyllophaga) crinipennis</i> (Bates)	18.8	7.6	2.47
<i>P. (Phyllophaga) godmani</i> (Bates)	17.1	6.4	2.67
<i>P. (Phyllophaga) gaumeri</i> (Bates)	13.9	5.4	2.57
<i>P. (Phyllophaga) nubipennis</i> (Bates)	13.6	5.6	2.42
<i>P. (Phyllophaga) ambigenus</i> (Bates)	13.2	6.4	2.06
<i>P. (Phytalus) hogei</i> (Bates)	14.4	6.6	2.18
<i>P. (Phytalus) seniculus</i> (Bates)	11.3	4.6	2.45
<i>P. (Phytalus) xanthocomus</i> (Bates)	12.9	4.8	2.68
<i>P. (Phytalus) bolacoides</i> (Bates)	13.4	6.0	2.23
<i>P. (Phyllophaga) nosa</i> Blackwelder	11.2	4.4	2.54
<i>P. (Listrochelus) maximus</i> (Bates)	19.6	10.2	1.92
<i>P. (Phytalus) fissilabris</i> (Bates)	9.2	3.4	2.70
<i>P. (Phytalus) omiltemus</i> (Bates)	9.9	4.4	2.25
<i>P. (Phyllophaga) castaniella</i> (Bates)	10.4	4.4	2.36
<i>P. (Phyllophaga) heteronycha</i> (Bates)	11.2	5.0	2.24
<i>P. (Phyllophaga) piceola</i> (Bates)	12.3	5.4	2.27
<i>P. (Phyllophaga) leonina</i> (Bates)	14.2	6.6	2.15
<i>P. (Phyllophaga) pubicauda</i> (Bates)	14.7	7.6	1.93
<i>P. (Phyllophaga) xanthe</i> (Bates)	11.2	5.6	2.00
<i>P. (Phyllophaga) microcerus</i> (Arrow)	14.0	5.4	2.59
<i>P. (Phyllophaga) rugicollis</i> (Bates)	14.4	6.6	2.18
<i>P. (Phyllophaga) punctulicollis</i> (Bates)	14.5	5.7	2.54
<i>P. (Phyllophaga) anomaloides</i> (Bates)	11.5	6.0	1.91
<i>P. (Phyllophaga) scissa</i> (Bates)	16.8	7.0	2.40
<i>P. angulicollis</i> (Bates)	17.9	7.2	2.48
<i>P. (Phyllophaga) euryaspis</i> (Bates)	15.3	6.7	2.28
<i>P. (Phyllophaga) segregans</i> (Bates)	15.5	6.7	2.31
<i>P. (Phyllophaga) nigerrima</i> (Bates)	14.4	6.6	2.18
<i>P. (Phyllophaga) rubella</i> (Bates)	12.8	6.4	2.00
<i>P. rugulosa</i> (Blanchard)	16.8	8.8	1.90
<i>P. (Phyllophaga) testaceipennis</i> (Blanch.)	16.2	7.3	2.21
<i>P. (Phyllophaga) tridens</i> (Bates)	17.2	7.0	2.45
<i>P. (Phyllophaga) ravidata</i> (Blanch.)	16.1	7.5	2.14
<i>P. (Phyllophaga) dentex</i> (Bates)	16.0	7.0	2.28
<i>P. (Listrochelus) scuticeps</i> (Bates)	13.0	6.0	2.16
<i>P. (Listrochelus) disparilis</i> (Horn)	16.8	7.2	2.33
<i>P. (Listrochelus) cavatus</i> (Bates)	13.7	5.5	2.49
<i>P. (Chlaenobia) latipes</i> (Bates)	13.2	5.1	2.58
<i>P. (Chalenobia) aequata</i> (Bates)	13.2	5.1	2.58
<i>P. (Chalenobia) tumulosa</i> (Bates)	14.9	6.4	2.32
<i>P. (Triodonyx) lalanza</i> Saylor	25.0	11.0	2.27
<i>P. (Phyllophaga) tenuipilis</i> (Bates)	24.2	9.8	2.46
<i>P. (Phyllophaga) gigantea</i> (Bates)	26.4	11.2	2.35
<i>P. (Tostegoptera) lanceolata</i> LeConte	19.0	9.0	2.11
<i>P. (Phyllophaga) schizorhina</i> (Bates)	28.1	13.0	2.16
<i>P. (Phyllophaga) molopia</i> (Bates)	17.8	8.0	2.22
<i>P. (Phytalus) ciudadensis</i> (Bates)	11.6	4.3	2.69
<i>P. (Listrochelus) praesidii</i> (Bates)	16.9	6.5	2.60
PROMEDIOS	15.0	6.5	2.27

La relación de proporción largo - ancho obtenida para los machos y hembras de 50 especies mexicanas ofrece un valor medio de 2.27; esto es, que en la mayor parte de las especies la longitud total del cuerpo es un poco mayor del doble del ancho humeral. (Cuadro 7). (figs.4-19).

Las medidas extremas de las especies mexicanas se encuentran entre 28.1 y 9.2 mm de longitud total y entre 13 y 3.4 mm de ancho humeral. Siendo la especie más pequeña Phyllophaga (Phytalus) fissilabris (Bates) y la especie de mayor tamaño P. (Phyllophaga) schizorhina (Bates)

La mayoría de las especies estudiadas (76%) tienen una longitud que varía entre 11 y 17mm. La variación intraspecífica de la talla generalmente es pequeña, aunque en algunas especies como P. (Phyllophaga) cribricollis (Blanch.) puede ser notable, ya que fluctúa entre 11 y 16mm en una muestra de 1,000 ejemplares de la misma localidad.

Coloración.- La coloración superficial de estas especies generalmente es pardo-amarillenta o pardo-rojiza, aunque incluye toda una gama de tonos que abarcan el castaño oscuro, el castaño-rojizo, amarillo-pajizo, pardo - acanelado; algunas especies son negras (v.g. P. nigerrima) e incluso existen otras que tienen coloración metálica iridiscente tenue, bronce-verdosa (v.g. P. rugulosa Blanch.).

En la mayoría, la coloración dorsal es casi igual a la ventral, aunque en algunos casos una de las dos es más oscura que la otra. También se observa que, por el dorso, la coloración puede ser más oscura en las partes anteriores, llegando incluso a contrastar notablemente, como en P. sturmi (Bates) y en P. (Listrochelus) praesidii (Bates). (figs. 6 y 11).

Vestidura y puntuación. - La presencia, tamaño, abundancia, estructura y color de las sedas de cobertura dorsales y ventrales, así como la microestructura del tegumento, proporcionan notables efectos de coloración y de textura al combinarse con la coloración básica del exoesqueleto. De este modo, es posible distinguir especies que tienen un aspecto brillante y coloración parduzca o amarillenta, como P. (Chlaenobia) aegrota y P. (Phytalus) obsoleta, resultado de la ausencia de microescultura tegumentaria compleja (figs. 20-23).

Otras especies como P. (Listrochelus) cavata ofrecen una coloración elítral con aspecto mate escabriculoso que es el resultado de la deposición de capas cerosas tegumentarias con patrones "almohadillados" casi hexagonales (figs. 24-25); en tanto que el mismo aspecto escabriculoso, pero brillante, que presenta P. molopia también corresponde a un patrón de microescultura "almohadillado" pero más fino y semibotroidal (figs. 26-27).

Las especies que exhiben un aspecto "aterciopelado" como P. rugipennis, tienen una microescultura compleja en los élitros, con laminillas transversales festonadas con microtriquias orientadas en un mismo sentido (figs. 28-29) ("redes de difracción", según Hinton, 1969).

El aspecto "tomentoso" de P. setifera es el resultado de la combinación de una microescultura laminar festonada del tegumento con macroscaldas microescamosas (figs. 30-31).

El aspecto "iridiscente-aterciopelado" marcado en los élitros de P. sturmi se atribuye a la microescultura laminar festonada muy fina (con distancia interlaminar de 2.5 micrones) cuyas microtriquias mantienen una alternancia de longitud y posición, desarrollada sobre una pigmentación muy oscura (figs. 32-33); mientras que la disminución de la iridiscencia de los élitros aterciopelados de P. testaceipennis parece debida al aumento de la distancia interlaminar (de 4.5 micrones) y a la constancia en posición y longitud de las microtriquias laminares desarrolladas sobre una pigmentación castaño-claro (figs. 34-35).

Por otra parte, el escaso desarrollo de la microestructura papulosa en P. cribricollis (figs. 36-37) y los incipientes crecimientos semi-escamosos del tegumento de P. ravidia (figs. 38-39) sobre una coloración parduzca, proporcionan un brillo moderado sin reflejos especiales.

En la mayoría, la coloración dorsal es casi igual a la ventral, aunque en algunos casos una de las dos es más oscura que la otra. También se observa que, por el dorso, la coloración puede ser más oscura en las partes anteriores, llegando incluso a contrastar notablemente, como en P. sturmi (Bates) y en P. (Listrochelus) praesidii (Bates). (figs. 6 y 11).

Vestidura y puntuación.- La presencia, tamaño, abundancia, estructura y color de las sedas de cobertura dorsales y ventrales, así como la microestructura del tegumento, proporcionan notables efectos de coloración y de textura al combinarse con la coloración básica del exoesqueleto. De este modo, es posible distinguir especies que tienen un aspecto brillante y coloración parduzca o amarillenta, como P. (Chlaenobia) aegrota y P. (Phytalus) obsoleta, resultado de la ausencia de microescultura tegumentaria compleja (figs. 20-23).

Otras especies como P. (Listrochelus) cavata ofrecen una coloración elitral con aspecto mate escabriculoso que es el resultado de la deposición de capas cerosas tegumentarias con patrones "almohadillados" casi hexagonales (figs. 24-25); en tanto que el mismo aspecto escabriculoso, pero brillante, que presenta P. molopia también corresponde a un patrón de microescultura "almohadillado" pero más fino y semibotroidal (figs. 26-27).

Las especies que exhiben un aspecto "aterciopelado" como P. rugipennis, tienen una microescultura compleja en los élitros, con laminillas transversales festonadas con microtriquias orientadas en un mismo sentido (figs. 28-29) ("redes de difracción", según Hinton, 1969).

El aspecto "tomentoso" de P. setifera es el resultado de la combinación de una microescultura laminar festonada del tegumento con macrosetas microescamosas (figs. 30-31).

El aspecto "iridiscente-aterciopelado" marcado en los élitros de P. sturmi se atribuye a la microescultura laminar festonada muy fina (con distancia interlaminar de 2.5 micrones) cuyas microtriquias mantienen una alternancia de longitud y posición, desarrollada sobre una pigmentación muy oscura (figs. 32-33); mientras que la disminución de la iridiscencia de los élitros aterciopelados de P. testaceipennis parece debida al aumento de la distancia interlaminar (de 4.5 micrones) y a la constancia en posición y longitud de las microtriquias laminares desarrolladas sobre una pigmentación castaño-claro (figs. 34-35).

Por otra parte, el escaso desarrollo de la microestructura papulosa en P. cribricollis (figs. 36-37) y los incipientes crecimientos semi-escamosos del tegumento de P. ravida (figs. 38-39) sobre una coloración parduzca, proporcionan un brillo moderado sin reflejos especiales.

Otra característica típica del género es la microes
cultura del VI esternito y de la placa anal masculina, en
donde se desarrolla una gran diversidad de microestructu-
ras, desde granulaciones y rugosidades mezcladas con pun-
tos setíferos, como es el caso de P. cribricollis (figs.
41, 43, 45), hasta proyecciones lamelares presetíferas,
como en P. obsoleta (figs. 40, 42, 44).

El tamaño de las sedas es muy variable, encontrándo-
se macrosedas gruesas y erectas de más de 3 mm de longi-
tud, como las que se localizan en la base de los élitros
de P. longipilosa; así como sedas microscópicas delgadas
y recurvadas de menos de 0.025 mm de longitud como las
que exhibe P. sturmi (fig. 32). En cuanto a su microes-
trutura superficial también existe mucha variación; algu-
nas son lisas (figs. 21, 45, 49 y 51), "astilladas" (fig.
37) o "escamosas" (fig. 31).

Una modificación importante la constituyen las se-
das escamiformes del subgénero Tostegoptera (fig. 18),
que recubren tanto la región dorsal como las ventro-late-
rales.

La distribución y densidad de las sedas es muy va-
riable y muestra toda una gradación; en algunas especies
como P. cometes se presentan en toda la superficie (fig.
14) desde el clípeo hasta el pigidio; en otras como P.

(Listrochelus) parilis sólo existen en los élitros o sólo en la cabeza y pronoto, como en P. foveicollis; y en cierto número de especies como P. farcta (fig. 16) y P. (Chlaenobia) scabripyga faltan por completo (fig. 4).

Pero la mayor diversidad se encuentra en la mezcla de los diferentes tipos y longitudes de estas sedas dorsales, cuando en un extremo encontramos que cada región tiene macrosedas de diferente tamaño y macrosedas intercaladas, como en P. heteronycha; y en el otro extremo se observan especies con un sólo tipo de sedas en toda la superficie, como P. tenuipilis.

La puntuación en general está asociada con los alveolos setales y muestra una gran variación en su distribución, densidad, profundidad, diámetro y microestructura. En numerosas especies estos alvéolos poco profundos tienen un diámetro muy pequeño (0.03 mm) y sostienen sedas cortas y finas, tal como en el caso del disco pronotal de P. (Listrochelus) cavata (fig. 46), en donde la distancia interalveolar promedio es de 0.1 mm y es homogénea (la distancia promedio entre puntos es de tres diámetros). Otras especies como P. obsoleta y P. ravidia (figs. 48 y 50) tienen una puntuación pronotal pequeña, poco profunda, heterogénea (de 0.04 a 0.06 mm de diámetro) con distancias interalveolares variables entre 0.10 y 0.28 mm (con separación de 2 a 5 diámetros). En estos casos espe

cíficos la puntuación puede considerarse como poco marcada o fina y dispersa.

En una secuencia de complejidad progresiva encontramos la puntuación pronotal de P. crinnipennis (fig. 47), P. sturmi (fig. 52) y P. punctulicollis (fig. 53); todas ellas con sedas cortas y finas. La primera tiene puntos moderadamente profundos con los bordes suavemente marcados, con diámetro promedio de 0.15 mm, distribuidos homogéneamente, con distancias interalveolares de 0.45 mm (separados tres diámetros); la segunda presenta puntos moderadamente profundos con bordes marcados, cuyo diámetro promedio es de 0.06 mm, con distribución heterogénea y distancia interalveolar de 0.24 mm (separación de cuatro diámetros); y la tercera tiene puntos muy profundos, con bordes muy marcados, cuyo diámetro es de 0.05 mm, distribución homogénea y distancia interalveolar promedio de 0.03 mm (esto es, 0.6 diámetros).

Por otra parte, al parecer no existe una relación directa entre el diámetro de los alveolos y el grosor y longitud de las sedas, ya que aún cuando P. crinnipennis tiene alveolos amplios (0.15mm) presenta sedas finas y cortas, en tanto que P. xanthe presenta puntos moderadamente profundos, con bordes marcados (fig. 49) con diámetros de 0.16mm, separados 0.1 mm, heterogéneamente distribuidos con sedas largas y gruesas; y P. heteronycha (fig.

51) que exhibe sedas aún más gruesas y largas, tiene alveolos de 0.1 mm de diámetro, distanciados 0.05 mm, profundos y con los bordes marcados. Estos dos últimos ejemplos corresponderían a un tipo de puntuación densa, tosca y muy marcada.

Esta puntuación también varía en densidad y profundidad en las distintas regiones corporales, aumentando o disminuyendo de adelante hacia atrás, del centro a la periferia o de dorsal a ventral. Sin embargo, en algunas especies, como P. heteronycha puede ser casi igual en diferentes áreas, como el clípeo y el disco pronotal (fig. 51).

Cabeza.- Morfológicamente corresponde al tipo prognato, aunque funcionalmente se puede situar entre esta posición y la hipognata (figs. 3, 58 y 59). Generalmente es más ancha que larga y un poco deprimida. Se le encuentra retraída parcialmente en el pronoto, exhibiendo de dos terceras partes a tres cuartas partes durante el reposo; por lo cual normalmente, el vértice y la mayor parte de las genas y del área gular están ocultas. En todas las especies corresponde al tagma de menores dimensiones y volumen, como lo demuestra el análisis de 20 especies, en las cuales se encontró que la distancia interocular varía en un rango de 1.7 a 4.8 mm, conservando una relación de proporción con el ancho máximo del pronoto que va des-

de 1: 1.8 hasta 1: 2.8. (Cuadro 8).

Clípeo.- En todos los casos el clípeo es más ancho que largo, generalmente tres veces más ancho (Cuadro 9); aún cuando en los machos de algunas especies como P. batillifer y P. (Listrochelus) praesidii puede ser más alargado; algunos complejos de especies como "blanchardi" pueden caracterizarse por su clípeo corto. La superficie dorsal en la mayor parte de las especies es cóncava, y en otros casos puede ser ligeramente convexa, o casi plana en pocas especies. El efecto de concavidad se acentúa por la elevación de los márgenes laterales y anterior; esta reflexión puede ser muy acentuada en algunas especies como P. batillifer (la cual además presenta una pequeña dentición mesial en el borde).

El margen anterior y el borde correspondiente con frecuencia se presentan sinuados o escotados en grados muy variables, aunque otras especies exhiben este borde redondeado, parabólico o semicircular pero rara vez se observa completamente recto.

El área de contacto entre el borde latero-posterior del clípeo y el borde antero-mesial del canto ocular puede tener una amplitud variable, desde casi nulo (P.(L) praesidii) hasta el equivalente de un tercio del diámetro ocular dorsal (P. (Chlaenobia) scabripyga), lo cual en

apariciencia no guarda relación directa con el desarrollo ocular, ni clipeal (figs. 60-68).

Canto ocular.- Representa una proyección del área paraocular del parietal (de acuerdo con DuPorte, 1960 y Edmonds, 1972) que penetra en la porción anterior del ojo (fig. 69-72). A primera vista, externamente parece tener una relación estrecha con el clipeo, aunque la observación detallada en especímenes aclarados permite apreciar una sutura que delimita el área paraocular del ángulo anterior de la frente y del ángulo posterior del clipeo.

Precisamente por debajo de la base del canto se localiza la inserción antenal (fig. 70). Este esclerito paraocular se prolonga hacia abajo constituyendo el pleurostoma o espacio oculo-malar, delimitado posteriormente por la sutura pleurostomal, inmediata a la articulación mandibular y anterior a la postgena (figs. 59, 70-72).

En la mayor parte de las especies la porción anterobasal del canto esta situada ligeramente por debajo del ángulo postero-lateral del clipeo, aún cuando pueden encontrarse extremos en los que el canto está situado muy por abajo del ángulo clipeal (P. (Triodonyx) lalanza) o en los que se desarrolla casi a nivel de éste (P. scabripyga). (Figs. 60-68).

La longitud de esta estructura anteocular es varia

ble y tiene relación directa con el diámetro ocular dorsal, alcanzando en general los dos tercios de éste diámetro; su grosor y anchura también varían mucho entre especies, encontrándose en un extremo el canto muy fino como en P. (Phytalus) ciudadensis (fig. 66) y en el otro, canto grueso y tosco, como el de P. gigantea (fig. 63).

La sutura fronto-clipeal está presente en todas las especies como un surco estrecho y fino, que varía en forma, pudiendo apreciarse casi recta, amplia o estrechamente sinuada, y en las especies con puntuación tosca y cobertura setosa densa, puede resultar poco conspicua.

Frente.- Es más ancha que larga, generalmente más larga que el clípeo, y en algunas especies, tan larga como éste. Es muy convexa en la mayoría, aunque en algunas del subgénero Listrochelus casi es plana. Sobre todo en las especies que tienen muy marcada la sutura fronto-clipeal puede apreciarse una ligera depresión frontal anteromesial. El límite posterior de la frente no siempre está claramente definido, en algunas especies de Listrochelus se observa una carina occipital bien marcada que delimita con claridad el área frontal, pero en otras sólo existe un reborde ligero, o únicamente se aprecia un cambio notable en la microestructura que indica el borde frontal posterior.

CUADRO 8

Algunas medidas y proporciones de 20 especies mexicanas de Phyllophaga

Especie <u>Phyllophaga</u>	Distancia interocular.(mm)	Ancho máximo del pronoto. (mm)	Relación de proporción.
P. baroni	2.8	5.2	1 : 1.8
P. rostripyga	3.1	6.4	1 : 2
P. crinipennis	3.3	7.3	1 : 2.2
P. godmani	2.4	6.2	1 : 2.5
P. gaumeri	2.2	5.6	1 : 2.5
P. nubipennis	2.7	5.6	1 : 2
P. ambigenus	2.2	5.2	1 : 2.3
P. hogei	2.5	6.0	1 : 2.4
P. xanthocomus	1.8	4.8	1 : 2.6
P. bolacoides	2.4	4.9	1 : 2
P. bucephalus	2.1	4.4	1 : 2
P. nosa	1.9	4.4	1 : 2.3
P. lineatus	2.0	5.1	1 : 2.5
P. stramineus	1.8	4.3	1 : 2.3
P. maximus	2.8	8.0	1 : 2.8
P. castaniella	2.0	4.4	1 : 2.2
P. piceola	2.2	4.8	1 : 2.1
P. fissilabris	1.7	4.0	1 : 2.3
P. xanthe	1.8	4.6	1 : 2.5
P. schizorhina	4.8	11.4	1 : 2.3

CUADRO 9

Dimensiones en 20 especies de Phyllophaga (en mm.) Machos

Especies Phyllophaga	ancho base cípeo	largo máx. cípeo	diámetro ocular dorsal	largo pronoto -	ancho pro noto	largo maza antena	largo flagelo antena
batillifer *	2.8	1.3	0.8	4.5	7.5	1.4	1.3
platyrihinus *	2.7	0.7	0.5	3.5	6.4	2.1	1.1
pentaphylla *	2.5	0.8	0.9	3.0	6.2	1.9	0.6
macrocerus	1.8	0.5	0.5	3.0	5.1	2.2	1.0
tridens	2.4	0.7	0.7	3.5	6.2	2.5	1.3
sturmi	3.3	1.0	0.7	4.4	7.1	1.4	1.2
heteronycha	2.3	0.6	0.4	3.0	5.0	1.1	0.9
tenuipilis	3.2	0.9	0.9	4.5	7.4	1.9	1.3
dasyпода	3.3	1.0	1.0	4.9	7.7	2.1	1.3
parvisetis	3.6	1.0	1.0	4.5	8.3	0.9	1.0
foveicollis	2.5	0.7	0.4	3.9	5.4	0.8	0.8
xanthe	2.7	0.7	0.6	3.2	5.7	1.3	0.8
setidorsis	3.4	0.9	0.7	4.6	7.8	1.9	1.2
molopia	3.2	1.0	0.5	4.0	7.3	1.1	1.0
ciudadensis *	2.2	0.6	0.6	2.5	4.8	1.7	1.0
setifera	3.2	0.9	0.8	4.7	8.3	1.3	1.1
misteca	2.7	0.6	0.5	3.7	6.7	1.2	1.0
gigantea	4.0	0.9	1.3	6.1	10.3	3.5	1.5
praesidii **	2.8	1.0	0.8	4.0	6.1	1.4	1.1
latipes ***	2.2	0.8	0.7	3.1	4.8	1.4	1.0

* subgénero Phytalus** subgénero Listrochelus*** subgénero ChlaenobiaSin asterisco, subgénero Phyllophaga

Area occipital.- De acuerdo con Reyes-Castillo(1970) se considera como tal el área dorsal posterior a los ojos que en todas las especies estudiadas es más amplia que la frente y su mayor parte se oculta bajo el pronoto. Aun - que normalmente es casi lisa y brillante puede presentar puntuación poco profunda y dispersa. En ninguna de las especies estudiadas se aprecian suturas occipitales.

Ojos.- Tienen forma globular semiesférica, que el canto divide parcialmente en dos tercios latero-ventrales y un tercio dorsal. En muchas especies de los subgéneros Phytalus y Chlaenobia representan cerca de la mitad del volumen cefálico, mientras que en otras, como P. Tostegoptera) lanceolata apenas ocupan una décima de éste volumen.

Las omatidias son pequeñas, semihexagonales, y su número es elevado, ya que según Hayes (1922: 6) P. crassissima presenta 380 unidades por mm^2 , con 0.021 mm de diámetro individual.

Postgenas.- Se desarrollan ampliamente por detrás y abajo de los ojos, delimitadas por éstos, la sutura gular y la sutura pleurostomal (fig. 59). La mayor parte de la superficie carece de puntuación notable en las especies revisadas y se encuentra retraída en el protórax.

Gula.- Carece de vestidura y de puntuación conspicua, tiene forma semitrapezoidal, con dos brazos anterior-

res que consolidan su unión con el submentón, representada por la sutura labio-gular (fig. 59).

Submentón.- Hayes (1922:8) considera al submentón de P. crassissima constituido por dos partes, la placa anterior y la posterior, de acuerdo con la terminología de Kadic (1902); lo cual parece fundamentado en que algunas especies como P. crassissima y P. (Listrochelus) cavatus presentan una línea transversal que divide superficialmente en dos partes a esta estructura (fig. 78); mientras que, Snodgrass (1935:292-94) argumenta que Phyllophaga tiene una estructura labial poco común, ya que el "submentón" se encuentra retraído entre el "mentón" y la gula.

En este trabajo se considera como submentón sólo a la placa posterior (de Hayes) o mentón (de Snodgrass) como lo propone Edmonds (1972:753), ya que la musculatura de dicho esclerito (ilustrada por el mismo Snodgrass) revela la inexistencia de una placa intermedia, porque los músculos submento-prementales tienen origen en la parte posterior, retraída y recurvada, del submentón y se insertan en la porción posterior interna del prementón.

El submentón en las especies estudiadas es más ancho que largo y se observa claramente delimitado por la sutura labio-gular, la membrana articular de las maxilas y por el mentón (fig. 59).

Piezas Bucales.- Son fuertes y compactas, en vista dorsal sus extremos apicales apenas sobresalen a los bordes del clípeo, con excepción de los artejos distales de los palpos maxilares.

Labro-epifaringe.- Se ubica por debajo del clípeo, sobresaliendo ligeramente; su forma varía mucho de especie a especie, pero en general es reniforme, más ancha que larga y más alta que larga. Su borde antero-inferior está proyectado, su cara frontal con frecuencia se observa muy excavada o cóncava, definiendo dos lóbulos laterales (fig. 75). La puntuación y la cobertura también varían mucho en tamaño y densidad. La epifaringe es reducida, como Hayes lo indica, y presenta un área semi-triangular mesial con densa cubierta de sedas, en tanto que las áreas laterales membranosas tienen sedas cortas, finas y esparcidas. Los tormae son proporcionalmente largos y estrechos.

Mandíbulas.- Son piezas muy fuertes, cortadoras-moladoras, asimétricas, que siguiendo la terminología de Edmonds (loc. cit.) presentan una pieza basal amplia y esclerosada cuyas principales estructuras son el acetábulo mandibular dorsal y el cóndilo mandibular ventral (figs. 73-74); latero-basal a éste cóndilo se encuentra la inserción del apoderma del músculo abductor, en tanto que el opuesto abductor se localiza cerca del lóbulo molar.

El lóbulo molar izquierdo en P. longipilosa presenta en su área oclusal una serie de cinco laminillas, mal definidas y no siempre completas, tres de las cuales se orientan casi transversalmente en la parte basal, y dos se orientan en diagonal sobre la parte media, todas las cuales se encuentran cubiertas por una densa vestidura de sedas cortas y finas. El lóbulo molar derecho de esta especie carece de dicha vestidura en el área oclusal, en donde tiene un conjunto de quillas finas que delimitan seis fosetas periféricas-mesiales y dos amplias fosetas centrales.

El lóbulo incisivo de ambas mandíbulas (al cual Hayes llama "galea") se extiende lateralmente desde la pieza basal, doblándose mesialmente en su porción ventro-apical para constituir un área cortante con bordes irregulares. En la pieza derecha la porción latero-dorsal anteapical de éste lóbulo exhibe un proceso dentiforme y una quilla transversal recurvada que delimita una concavidad preapical amplia; en tanto que en la pieza izquierda estas estructuras se observan menos marcadas.

Entre ambos lóbulos se presenta el "conjuntivo" membranoso y cubierto de abundantes sedas cortas dirigidas mesialmente.

Al parecer la estructura mandibular varía de especie

a especie en la disposición y número de quillas, lamini -
llas y fosetas del lóbulo molar, así como en la amplitud
y proporciones del área cortante incisiva.

Maxilas.- Están constituídas por cinco escleritos
(de acuerdo con la terminología de Edmonds, 1972): en vis -
ta ventral se aprecia el cardo, que presenta en su por -
ción basal los proceso articulares orientados mesialmente;
el esclerito estipital I (= estipe) con forma semitrian -
gular alargada, que lateralmente toma contacto con el es -
clerito estipital IV (= palpiger) que presenta la inser -
ción del palpo maxilar. Mesialmente el estipital I se
articula con el estipital II, de contorno subtriangular,
del cual se proyecta la lacinia, laminar, digitiforme, re -
curvada, provista con una línea de sedas largas oclusa -
les. (Fig. 77).

Por la parte dorso-mesial de la maxila se observa el
esclerito estipital III, pequeño, alargado, con sedas fi -
nas y largas en su borde oclusal.

La galea exhibe en su cara ventral tres proces^{os} den -
tiformes, y en su cara dorsal un proceso alargado y bífido
(fig. 76):

El palpo maxilar consta de cuatro artejos, el prime -
ro pequeño y redondeado; el segundo alargado y subcilín -
drico; el tercero es semejante pero más corto que el pre -

cedente y el distal es fusiforme, tan largo como los tres anteriores. La longitud, forma y proporciones de éstos varía bastante entre las especies estudiadas.

Labio-Hipofaringe.- Se observa constituido por una sola placa, equivalente al mentón, de acuerdo con lo antes indicado al referirnos al submentón. En general tiene un perímetro semihexagonal o subrectangular, cuyos detalles varían considerablemente de una especie a otra. El borde anterior puede presentarse amplia o estrecho, sinuado, escotado, hendido o casi recto (figs. 54-57). La parte antero-ventral de los bordes laterales lleva las escotaduras o fosetas de inserción para los palpos, los cuales también varían en exposición y amplitud. La superficie del mentón generalmente es un tanto cóncava, aunque no es raro encontrarla convexa, con una inclinación anterior marcada. Dicha superficie nunca se aprecia uniforme y varía mucho en su micromorfología y cobertura.

En algunas especies se observa una línea transversal o líneas convergentes recurvadas superficiales, que han sido interpretadas como los límites del mentón y la porción anterior del submentón, lo cual como ya se explicó carece de fundamento.

Los palpos labiales están formados por tres artejos, cortos, robusto, que varían en sus proporciones, aunque

siempre el artejo distal es el más largo.

De acuerdo con Edmonds, (op.cit.) la interpretación de las áreas dorsales allegadas a la hipofaringe y al prementón es difícil por el alto grado de fusión de los escleritos originales, común en la mayoría de los Scarabaeidae y Melolonthidae. Sólo es posible interpretar que existen áreas paraglosales que flanquean a la glosa, constituida frontalmente como dos hileras de sedas rígidas que convergen en la hipofaringe, provista de dos aletas glosales multisetosas bien desarrolladas que se continúan posteriormente dentro de la cavidad oral, como el fulcro de la hipofaringe, hasta alcanzar los escleritos faríngeos (fig. 78).

Antenas.- Las antenas de Phyllophaga (sensu lato) pueden estar constituidas por ocho artejos en unas cuantas especies, como P. (Phytalus) poculifer (fig. 80); por nueve artejos en una minoría de especies, sobre todo de los subgéneros Phytalus, Listrochelus y Chlaenobia (figs. 79, 81); en tanto que la gran mayoría presenta diez artejos antenales (figs. 82-87).

La estructura antenal es típicamente lamelada, muy variable entre las especies, entre los sexos y aún entre poblaciones de una misma especie, con un escapo alargado y distalmente ensanchado, cuya longitud en general es e-

equivalente a la del pedicelo y dos o tres artejos más.

El pedicelo, es corto y ancho, tan o más largo que el artejo basal del flagelo.

El flagelo presenta de tres a cinco artejos subcilíndricos alargados o cortos, sencillos o provistos de tubérculos o prominencias en su cara anterior; en ocasiones algunos de ellos pueden carecer de articulación, conservando sus líneas de unión (lo cual ocasionalmente dificulta precisar el número exacto de antenitos). La maza antenal puede estar constituida por tres a seis lamelas, con longitud y anchura homogéneas o heterogéneas (figs. 81-86).

Frecuentemente los machos exhiben lamelas hasta tres veces más largas que las hembras, de manera que la maza tiene una longitud superior al resto de la antena (figs. 84-85); con sensilas abundantes y conspicuas (fig. 88).

Como ya se indicó al hablar del canto, las antenas se insertan ventralmente en posición ante-ocular, por medio de un antenifero bien desarrollado ubicado en la fose- ta antenal (figs. 70-72).

Cuello.- Hayes (1912:7) identifica seis escleritos cervicales en L. crassissima, dos dorso-laterales y cua- tro ventro-laterales, pero no precisa su homología. En las especies aquí estudiadas también se observan seis pla- cas cervicales: dos superiores dorso-laterales, estrechas,

alargadas, con sedas finas en su cara exterior, colocadas en posición oblicua convergente hacia el foramen occipital (fig. 89); dos placas ventrolaterales de cada lado, una anterior mayor, alargada, con la superficie exterior un poco cóncava y plurisetosa, seguida por una menor, ligeramente subexpuesta, carente de sedas (fig. 90) que convergen hacia la gula.

Existen discrepancias en la interpretación, homología y nomenclatura de las placas cervicales dorso-laterales de los Coleoptera-Lamellicornia; Halffter (1961) y Reyes-Castillo (1970) las denominan como escleritos cervicales anteriores o superiores, respectivamente en Canthon y en Passalidae; en tanto que Edmonds (1972) considera que en los Phanaeina estas placas representan solamente engrosamientos cuticulares, ya que siguiendo a Snodgrass (1935), no se observa musculatura asociada con ellos.

Sin embargo, de acuerdo con Matsuda (1970) estas placas dorsales sirven de apoyo a los músculos cervico-dorso-tergales (cv (d) -t 1) en algunas especies de pterigotos por lo cual, funcionalmente estas placas pueden ser equiparables a los escleritos ventro-laterales que apoyan hasta 11 juegos de músculos cervicales (occipito-cervicales; cervico-coxales; tergo-cervicales; cervico-externales).

En Phyllophaga no se observan músculos asociados a las placas dorsales, pero sin embargo pueden considerarse como escleritos vestigiales (con origen secundario, derivados de la misma inserción muscular ancestral en la membrana cervical, como propone Matsuda, loc. cit.).

TORAX.- El tórax representa cerca de la mitad del volumen corporal en las especies de Phyllophaga, y se divide claramente en protórax y pterotórax.

Protórax.- Su forma general es la de un medio ovoide, ligeramente deprimido, más ancho que largo y más ancho que alto; la relación de proporción largo-ancho es variable entre diferentes grupos de especies (Cuadro 9) y en promedio puede expresarse como 1 : 1.8.

El pronoto es convexo, con diversos grados de curvatura y generalmente no se observan las fosetas laterales. Su perfil es subtrapezoidal o subhexagonal; los ángulos anteriores pueden ser agudos, rectos u obtusos, y estar proyectados o solamente redondeados; al igual que los ángulos posteriores, los cuales en las especies del subgénero Chlaenobia se inclinan ventralmente. (Figs. 1,3,4,6,10, 13 y 18).

El borde anterior puede ser casi recto (v.g. P. Chlaenobia spp.), ligeramente sinuoso (v.g. P. Listrochelus spp.), sinuoso moderado (v.g. P. Phyllophaga spp.),

sinuoso marcado (v.g. P. Tostegoptera lanceolata). El margen respectivo generalmente está completo y bien indicado, aunque puede estar ausente (v.g. P. (Phytalus) trichodes) o apenas marcado (v.g. P. Chlaenobia spp.) Figs. 1 y 3).

Los bordes laterales en la mayor parte de las especies presentan una proyección angulada, marcada, cercana a su parte media, la cual permite dividir al borde en una parte anterior y una posterior, aunque una minoría los tiene uniformemente recurvados (v.g. P. Triodonyx lalanza). En general, en vista dorsal, la parte anterior del borde se aprecia recurvada y proyectada, en tanto que la posterior se observa casi recta (v.g. P. Phytalus ciudadensis; P. Phyllophaga dasypoda) o moderadamente sinuosa (v.g. P. Listrochelus disparilis; P. Tostegoptera lanceolata).

Los márgenes laterales del pronoto tienen una estructura muy variable, desde finos y estrechos hasta toscos y anchos. En muchas especies (v.g. P. Phyllophaga macrophylla) se aprecia fina y uniformemente crenulado; en otras (v.g. P. Chlaenobia spp.) es liso; en algunas es denticulado (v.g. P. crinalis); y no es raro que la parte anterior tenga estructura diferente a la posterior (v.g. P. Phytalus lineatus; P. molopia). (Figs. 101-104).

El margen basal puede estar completo (v.g. P. Listrochelus scuticeps); incompleto en la porción antescutelar (v.g. Chlaenobia latipes); solo presente cerca de los ángulos posteriores (v.g. P. plairi); o ausente (P. crinalis; P. schizorhina); y es frecuente que este margen solo esté representado por una hilera de puntos setíferos con distanciamiento variable (v.g. P. Phytalus xanthocomus).

La vestidura, puntuación, micro-estructura y coloración del pronoto son muy variables de especie a especie, e incluso difieren entre los sexos y poblaciones diferentes de una misma especie.

La morfología de las propleuras de Phyllophaga revela un alto grado de fusión y reducción de los escleritos ancestrales (trocantín + epimeron + episterno: Matsuda, 1970; Crowson, 1981) similar al descrito por Edmonds (1972) en los Phanaeina, excepto que en la mayoría de las especies aquí estudiadas no presentan definida la sutura pleuro-basiesternal, la cual sólo se insinúa en algunas especies del subgénero Phytalus²⁵ (figs. 93-96).

²⁵ Hayes (1912), Halffter (1961) y Reyes-Castillo (1970) consideran a las propleuras de Lachnosterna, Canthon y Passalidae respectivamente, divididas en proepisterno y proepimero, aún cuando en Canthon sólo se observa una quilla secundaria, no homóloga de la sutura pleural, y en los otros no existe vestigio alguno de sutura.

Toda esta superficie es ligeramente convexa, y en general está cubierta por puntos setífero variables en diámetro, densidad y distribución.

Lo que el mismo Edmonds denomina "pared posterior del protórax" en Phanaeus (y que Hayes en 1912 llama "postfragma") es más breve y estrecha en Phyllophaga, también presenta vestidura variable y se delimita parcialmente de cada propleura por una quilla incompleta o un simple borde (figs. 93-96).

La región proesternal está constituida por un basiesternón amplio, cuyos puentes precoxales y las depresiones coxales difieren en amplitud y grosor entre las especies de los distintos subgéneros. La porción antero-mesial del basiesternón no presenta quilla longitudinal y generalmente es casi plana o cóncava, aunque puede estar situada un poco sobre el nivel de los puentes precoxales.

El esternelo se encuentra firmemente unido con la parte posterior del basi-esternón, es mucho más ancho que largo y a sus lados exhibe las hendiduras de articulación de las apófisis mesiales de los puentes postcoxales de las propleura (figs. 97-100, 107). Esta articulación postcoxal varía ligeramente entre las especies estudiadas, y como Ritcher (1969 a) refiere, aunque son uniones débiles, si cierran completamente la cavidad coxal, y no en forma parcial como expone Hayes (loc. cit.)

En la membrana intersegmental pro-mesotorácica se encuentran los estigmas mesotorácicos, en posición latero-ventral; considerablemente esclerosados, ovalado-alargados, cuya morfología fina varía entre los subgéneros y especies de Phyllophaga; el peritrema puede ser amplio, como en P. longipilosa y P. (Listrochelus) trochanter (figs. 101-106); o estrecho como en P. (Eugastra) cribosa (fig. 103); y en todos los casos presenta una extensión mesial esclerosada de forma variable; la abertura atrial en las especies estudiadas sigue el contorno aproximado del peritrema; la cavidad atrial es amplia e internamente está delimitada por los dos labios del aparato filtrador constituidos por trabéculas dendriformes, las cuales bordean la hendidura subatrial que comunica, a través del subatrio, con el tronco traqueal lateral.

Esta hendidura subatrial puede encontrarse aparentemente cerrada por el contacto distal de las trabéculas, formando entonces dos labios porosos, como en P. (Phytalus) ciudadensis y P. (Eugastra) cribosa (figs. 103 y 105), lo cual puede corresponder con el tipo de aparato filtrador 6-A, de acuerdo con la clasificación propuesta por Ritcher (1969 c) para los estigmas de Scarabaeoidea. Sin embargo en Phyllophaga la estructura más común parece ser la del tipo 6-B, que presenta los labios esclerosados con las trabéculas fusionadas en una línea conspicua, pero que conserva una hendidura lateral bien definida, como en P.

longipilosa, P. (Chlaenobia) spp., P. (Listrochelus)
trochanter y P. (Tostegoptera) lanceolata (figs. 101, 102,
104).

Los escleritos intersegmentales solo están represen-
tados por una placa impar, ventro-mesial, moderadamente
esclerosada, plurisetosa, con forma alargada o semitrape-
zoidal (fig. 92) situada entre los estigmas mesotorácicos.

Pterotórax. - En la mayor parte de las especies estu-
diadas solo un tercio de éste está constituido por el me-
sotórax, como es común para los Melolonthidae y Scarabaei-
dae; pero en las especies braquípteras o ápteras el meso
y el metatórax tienen volúmenes equivalentes.

El mesotórax presenta un mesonoto corto, del cual
destaca principalmente el mesoescutelo, cuya parte poste-
rior, con forma subtriangular redondeada, in situ, está
expuesta mesialmente entre las bases de los élitros; el
mesoescudo queda limitado a los lados del escutelo, cu-
bierto por la base de los élitros (figs. 109, 111).

Tanto el mesoepisterno como el epímero correspon-
diente presentan la mayor parte de la superficie expuesta
cuando los élitros están plegados (figs. 111-112); en ge-
neral son alargados dorso-ventralmente y el mesoepímero
de muchas especies tiene un perfil semitriangular, con el
vértice dirigido hacia la cavidad mesocoxal, aunque en

otras especies, como P. (Eugastra) cribosa y P. (Listrocheilus) cavatus tiene forma irregular (figs. 113-116).

El mesoesternón en la mayoría de las especies revisadas es dos veces más ancho que largo, convexo, y tiene el perfil aproximado de un heptágono irregular, que varía un poco en sus proporciones entre los distintos subgéneros (figs. 111-116). Las cavidades mesocoxales, con posición oblicua, son del tipo epimeral, y ofrecen un perímetro ovalado-piriforme que también varía entre los subgéneros y grupos de especies (figs. 113-116); el espacio intercoxal respectivo es muy estrecho y la sutura de unión con el metaesternón es breve y conspicua.

El metatórax de las especies aladas (fig. 111) tiene un metaescutelo estrecho y alargado, y en cambio un escudo muy amplio, convexo, multisetoso, dividido por las suturas oblicuas en dos áreas escutelares anteromesiales y dos áreas escutelares postero-mesiales. De acuerdo con la terminología de Edmonds (1972) el metaescudo y el escutelo están claramente separados por la sutura en "v" (llamada por Hayes: "surco notal").

A los lados del escudo se aprecian los procesos alares anteronotal y posteronotal, que delimitan el área dorsal de la inserción alar. La pared anterior del metanoto se forma con el metaprescudo, en tanto que la pared posterior está constituida por el metapostnoto, angosto y cor-

to, que está replegado ventralmente y oculto en vista dorsal, asociado con el metafragma (formando un conjunto al que Hayes denomina postescutelo).

En las especies ápteras y braquípteras, como P. (Eugastra) cribosa y P. (Tostegoptera) lanceolata, respectivamente, todas las áreas mencionadas se reducen notablemente. (figs. 108, 112, 121).

El metaepisterno de las especies aladas es grande, más largo que ancho, tiene forma irregular y está claramente dividido en un anepisterno subtriangular y en un catepisterno, que presenta una quilla longitudinal en el nivel de contacto con la epipleura elitral, que delimita dos facetas angulares, una dorsal oculta cuando el élitro está plegado y una ventral que siempre está expuesta (figs. 111, 117, 118).

El metaepímero de las mismas especies es un poco más pequeño que el episterno respectivo y está formado por un anepímero con forma irregular, poco esclerosado, y un catepímero más esclerosado, con forma semicuadrangular. Cuando los élitros están plegados solo es visible una pequeña porción triangular del catepímero delimitada por el catepisterno y la metacoxa (figs. 111, 117).

En las especies ápteras como P. (Eugastra) cribosa (fig. 120) el anepisterno está muy reducido, el catepis -

terno es más estrecho y adopta una forma subtriangular, en tanto que el anepímero es más membranoso y el catepímero se observa estrecho. Cuando los élitros de estas especies están cerrados solo se aprecia la porción ventral del catepisterno.

El metaesternón de las formas aladas es dos a tres veces más largo y dos veces más ancho que el mesoesternón; siempre se aprecia convexo, con un surco mesial variable en longitud y profundidad. La cobertura setígera presenta toda una gama de variación entre las especies, desde glabra hasta densa y largamente setosa. En su borde anterior se destacan dos senos simétricos, (cuya penetración y amplitud varía entre las especies estudiadas) que corresponden a las paredes posteriores de las cavidades mesocoxales; sus ángulos antero-laterales siempre tienen contacto con los mesoepímeros y los bordes laterales divergen caudalmente (figs.113-116). El borde posterior tiene una proyección mesial laminar, entera o hendida, con anchura variable, que indica la presencia de las articulaciones ventrales de la metacoxa y el metafurcasternon; las porciones laterales de este borde, que constituyen la pared anterior de las "cavidades" metacoxales tienen un perfil sinuoso, variable entre especies, que concluye en el ángulo postero-lateral del metaesternón, que se proyecta ligeramente indicando la presencia de las articulaciones dorsales de

la metacoxa. (figs. 122-124).

En las especies ápteras y braquípteras, la longitud del metaesternón se reduce hasta cinco veces, con lo cual se observa mucho más corto que el mesoesternón, y tan o más estrecho como las metacoxas (fig. 112).

Patas.- Los apéndices de algunas especies aquí consideradas difieren de la morfología detallada por Hayes (1922) para P. crassissima.

Patas protorácicas.- Presentan un trocántin oculto, con forma casi triangular equilátera y la superficie caudal excavada, que está articulado con el borde antero-lateral de la coxa y cuya anchura máxima representa cerca de un tercio de la longitud de ésta.

Las coxas son alargadas, con posición transversal, y su extremo mesial sobresale en un grado variable entre las especies revisadas, pudiendo ser bastante notable, pero sin presentar un aspecto cónico. En su cara frontal tiene una quilla fuerte, oblicua, cercana al borde articular del trocánter, el cual es alargado, con longitud equivalente a la base del fémur (fig. 107).

El fémur es robusto, deprimido, y tan largo como la coxa. Las tibias están bastante aplanadas, son un poco más largas que el fémur (35: 32) y su relación largo-ancho es variable entre las especies de los distintos sub-

géneros (cuadro 10). En su borde externo presentan dos o tres procesos dentiformes, cuya longitud y anchura son variables entre las especies y los sexos.

La superficie dorsal puede ser casi lisa, ligeramente punteada, o con una quilla longitudinal media y quillas ramificadas hacia los procesos dentiformes medio y distal. La superficie ventral presenta una quilla longitudinal media, débil o fuertemente marcada, y en su porción distal se encuentra la inserción del primer tarsómero, con posición y profundidad variable. Cerca del ápice del borde interno y en posición ventral se localiza la inserción del espolón tibial anterior, cuya forma, longitud y grosor son variables entre las distintas especies, e incluso en algunas, como P. poculifer, puede estar ausente (figs.125-130).

Los cuatro primeros tarsómeros en general son semejantes en forma y tamaño, aunque el proximal puede ser más fuerte, incluyendo alguna proyección afilada sobre su borde (vg. P. trichodes, fig. 126)

El quinto tarsómero, o distal, generalmente es más largo que cualquiera de los precedentes, aunque en algunas especies de Chlaenobia éste es tan largo como el segundo (cuadro 10). Una característica muy notable de los tarsómeros es la cantidad y longitud de sedas ubicadas en sus regiones ventrales, que puede variar desde algunas cuantas sedas cortas esparcidas, como en P. (Eugastra)

cribosa, hasta densos "cojinetes" setíferos en los machos de P. (Chlaenobia) spp.

CUADRO 10

Dimensiones de algunos artejos de las patas de siete especies de Phyllophaga

especie (machos)	relación largo- -ancho protibia	long. tarsómeros (mm)		
		I	II	V
<u>P. (Eugastra) cribosa</u>	2.7 : 1	1.1	0.7	1.3
<u>P. (Tostegoptera) lanceolata</u>	2.8 : 1	0.8	0.7	1.2
<u>P. (Phyllophaga) dasypoda</u>	3.3 : 1	1.6	1.4	1.7
<u>P. (Triodonyx) lalanza</u>	3.4 : 1	1.4	0.9	1.6
<u>P. (Listrochelus) disparilis</u>	4.1 : 1	1.0	0.9	1.2
<u>P. (Phytalus) ciudadensis</u>	4.1 : 1	0.8	0.5	0.9
<u>P. (Chlaenobia) sp.</u>	4.6 : 1	1.1	1.5	1.5

En general el protarso (excluyendo a las uñas) puede tener una longitud equivalente a la protibia, o 0.6 veces superior a ésta (Cuadro 11).

Patas mesotorácicas.- No presentan un trocántin diferenciado, las coxas son ovaladas o alargadas, piriformes, deprimidas, con posición oblicua, convergente mesial, poco sobresalientes de sus cavidades. El trocánter es alargado, estrecho, afilado hacia el extremo distal, y con amplio contacto con el fémur, el cual es alargado, esbelto, con

la cara dorsal aplanada y la ventral convexa. La tibia es un poco más larga que el fémur (35:32), generalmente subcilíndrica, estrecha en la articulación proximal y ensanchada en una "corona" distal, de borde irregular, crenulado, o finamente festonado, con sedas espiniformes; la cara apical se aprecia muy excavada, con una profunda fosa articular central para el primer tarsómero y dos pequeñas fosas ventrales en las que se articulan los espolones mesotibiales. Estos espolones son alargados, estrechos, afilados y en general de longitud similar. La cara externa de la tibia puede presentar una o dos carinas oblicuas o transversales, completas o incompletas, provistas con sedas espiniformes características, o con espinas fuertes en lugar de las quillas (vg. P. Triodonyx lalanza).

Longitudinalmente su borde dorsal interno puede estar marcado por una quilla fina que en algunas especies tiene aspecto aserrado, por estar provista con espinas recurvadas o inclinadas distalmente. La forma de los cuatro tarsómeros proximales es semejante, subcilíndrica o semicónica. El primer tarsómero es el más largo en la mayor parte de las especies, en tanto que el segundo artejo tiene la misma longitud que el primero o es menor que éste; y el quinto tarsómero generalmente es menor que el primero, aún cuando en algunas especies puede ser tan largo como éste o un poco mayor. El mesotarso puede tener una longitud total casi igual o hasta 1.4 veces superior

a la tibia respectiva (cuadro 11).

Patas metatorácicas.- No existe trocánter diferenciado; las coxas son alargadas, subrectangulares, muy deprimidas, con la cara exterior casi plana, caudalmente laminares situadas en posición transversal un poco oblicua, convergente caudal. Como es común en la familia, son mayores que las otras coxas y abarcan desde el extremo pleural hasta la línea media del cuerpo, quedando escasamente separadas una de la otra por la proyección mesial del metaesternón. Su ángulo posterior externo puede ser obtuso, recto o agudo; en éste último caso es frecuente el desarrollo de un proceso dentiforme.

El metatrocánter tiene forma semejante al mesotrocánter, pero es un poco más largo que éste (15 : 12). El fémur es robusto, deprimido, mayor que su homólogo intermedio (45 : 35) y también aplanado por su cara dorsal.

La metatibia puede ser tan larga como el fémur, o un poco mayor que él (49 : 41); y siempre es más larga que las intermedias (7:5, 5:3, 5:4). Su forma es parecida a la mesotibia pero el ápice generalmente está más expandido, con su borde festonado y provisto con sedas espiniformes; el ápice es excavado, con la foseta articular central del tarsómero y dos pequeñas fosetas ventrales bien marcadas, en las cuales articulan los espolones metatibiales. Estos espolones pueden diferir entre sí en

longitud, anchura y agudeza apical, así como también suelen ser diferentes entre los sexos. En algunas especies uno de estos espolones puede estar fusionado con el ápice de la tibia (vg. P. rorulenta) o en casos extremos puede estar ausente alguno de ellos (figs. 134-131).

Normalmente, la ornamentación de las caras externa y dorsal de la metatibia es semejante a la que exhibe la tibia intermedia, aunque puede existir variación en el número de quillas transversales u oblicuas, y en el número o tamaño de las espinas. La forma de los tarsómeros es similar a la de sus homólogos intermedios, aún cuando las proporciones entre estos tarsómeros varían de especie a especie (cuadro 11).

Las uñas tarsales de Phyllophaga merecen un comentario especial, puesto que exhiben toda una gama de formas, que pueden ser ordenadas en series continuas de variación gradual. Las especies del subgénero Chlaenobia presentan las uñas hendidas, con un patrón estructural más o menos constante (fig. 182). Las especies de P. (Phytalus) tienen las uñas bífidas o hendidas, con un amplio grado de variación (figs. 140-149). En tanto que las especies de Phyllophaga "sensu stricto" muestran las uñas dentadas, con la mayor gama de variación dentro del género, ya que el proceso dentiforme puede estar situado en la mitad del borde inferior (figs. 150-152, 161, 172, 178); en otros

casos se aproxima al proceso basal (figs. 153, 156, 160, 162, 181); o bien está cercano al ápice (figs. 158, 160, 177, 179, 180). En algunas especies el diente, el ápice y el proceso basal están muy cercanos entre sí (figs. 136, 173, 175) o considerablemente espaciados (figs. 138, 162, 164, 172, 178). Además la curvatura de estos dientes es muy variable. Ciertas especies muestran el borde inferior de las uñas fina o moderadamente aserrado (figs. 147, 149, 152, 157, 163, 164, 172, 179) en su mitad proximal o en toda su longitud. El subgrupo de especies "ravida" se caracteriza porque los machos exhiben las uñas intermedias exteriores deformadas, al superponerse entre sí el ápice afilado, el largo diente intermedio y el desarrollado proceso basal (figs. 173-174). Por otra parte las especies del subgénero Listrochelus exhiben gran variación de la estructura unguinal entre las especies y entre los sexos, con uñas pectinadas (fig. 139), bipectinadas (fig. 137); aserrado-dentadas (fig. 135) o aserradas (fig. 171).

Finalmente, como un caso extremo, encontramos que las uñas anteriores e intermedias de los machos del subgénero Chirodines son sencillas, sin denticiones o bordes aserrados, mientras que las uñas posteriores son bífidas.

Las superficies laterales de las uñas en Phyllophaga pueden ser lisas, ligeramente rugosas, estriadas o mixtas.

CUADRO 11

Dimensiones y proporciones de algunos artejos de las patas de siete especies de Phyllophaga

E S P E C I E (machos)	relación longitud protibia_ tarso.	relación longitud mesotibia_ tarso.	longitud (mm) mesotarsómeros			relación longitud metatibia- tarso.	longitud (mm) metatarsómeros		
			I	II	V		I	II	V
P. (<u>Eugastra</u>) <u>cribosa</u>	1 : 1	1 : 1.4	2.2	1.9	1.9	1 : 1.3	1.9	2.0	1.7
P. (<u>Tostegoptera</u>) <u>lanceolata</u>	1 : 1.1	1 : 1.2	1.4	1.0	1.3	1 : 1.1	1.4	1.3	1.4
P. (<u>Phyllophaga</u>) <u>dasy-poda</u>	1 : 1.6	1 : 1.3	1.4	1.1	1.3	1 : 1.3	1.8	1.8	1.7
P. (<u>Triodonyx</u>) <u>lalanza</u>	1 : 1	1 : 1.1	1.3	1.1	1.6	1 : 0.8	1.1	0.9	1.6
P. (<u>Listrochelus</u>) <u>disparilis</u>	1 : 1.2	1 : 1.4	1.3	1.1	1.2	1 : 1.1	1.2	1.5	1.3
P. (<u>Phytalus</u>) <u>ciudadensis</u>	1 : 1.2	1 : 1.3	0.6	0.6	0.8	1 : 1.1	0.6	0.8	0.9
P. (<u>Chlaenobia</u>) <u>sp.</u>	1 : 1.6	1 : 1.4	1.5	1.3	1.3	1 : 1.2	1.4	1.5	1.5

Todas las especies estudiadas de los diferentes subgéneros tienen el empodio bisetoso (figs. 177-182).

ALAS.- Los élitros cubren completamente el metano to y los metaepímeros, así como los terguitos y pleuritos abdominales. En la mayoría de las especies dejan expuesto parte del VII terguito, y por el contrario, en otras también alcanzan a cubrir parte de la placa pigidial.

La relación largo-ancho de cada élitro varía entre 3.1 : 1 (en las especies de Chlaenobia) y 2.1:1 en P. (Eugastra) cribrosa; y al parecer no guarda relación con el desarrollo de las alas metatorácicas, ni es constante dentro de los subgéneros (cuadro 12).

La superficie elitral es muy convexa y redondeada, sobre todo en las especies ápteras o braquípteras, y está marcada por un número variable de estriás longitudinales (de 3 a 10), profundas o superficiales, completas o incompletas, que en general están señaladas con una hilera de puntos. Las interestriás normalmente son anchas y ofrecen toda una diversidad en su microescultura y vestidura, como la indicada al referirnos al tegumento. La interestriá más notable es la primera (mesial o sutural) que se ensancha y eleva progresivamente hacia el ápice, formando una costilla prominente en la mayor parte de las especies estudiadas.

Con excepción de las especies ápteras o braquípteras, todas muestran los callos humerales bien marcados, prominentes; en tanto que los callos apicales varían considerablemente en su convexidad.

El epipleuron es muy angosto en todas las especies, se expone latero-ventralmente solo en el cuarto anterior del borde elitral y se estrecha poco a poco hasta el nivel de las metacoxas, en donde se continúa o se confunde con el margen exterior del élitro, el cual, en general, alcanza hasta el ápice elitral.

CUADRO 12

Dimensiones y proporción de los élitros de diez especies de Phyllophaga

E S P E C I E	E l i t r o s		Relación de proporción.
	largo máx. (mm)	ancho máx. (mm)	
<u>P. (Listrochelus) cavata</u>	7.2	3.2	2.2 : 1
<u>P. (Phytalus) ciudadensis</u>	8.0	2.6	3 : 1
<u>P. (Chlaenobia) sp.</u>	11.0	3.5	3.1 : 1
<u>P. (Phyllophaga) plairi</u>	11.0	3.6	3 : 1
<u>P. (Tostegoptera) lanceolata</u>	12.3	5.3	2.3 : 1
<u>P. (Phyllophaga) dasypoda</u>	15.0	5.0	3 : 1
<u>P. (Eugastra) cribosa</u>	13.1	6.2	2.1 : 1
<u>P. (Triodonyx) lalanza</u>	18.2	7.2	2.5 : 1
<u>P. (Phyllophaga) macrophylla</u>	10.4	4.4	2.3 : 1
<u>P. (Phyllophaga) crinalis</u>	13.1	4.7	2.7 : 1

De acuerdo con Snodgrass (1909) las especies revisadas tienen tres escleritos axilares independientes en cada élitro.

Entre las 300 especies aquí estudiadas existe gran variación en el espesor y grado de esclerosamiento de los élitros, desde muy delgados y frágiles, como en las especies del subgénero Chlaenobia y algunas otras de Phytalus, hasta otros élitros gruesos y duros, propios de las especies de Eugastra, Tostegoptera y algunas de Phyllophaga (s. str.)

En las especies ápteras o braquípteras, los élitros pueden presentarse firmemente unidos entre sí, pero no están fusionados, de modo que con cierto esfuerzo es posible separarlos, como en el caso de P. (Eugastra) cribosa LeConte.

Las alas metatorácicas son siempre membranosas, de color amarillento translúcido o sencillamente hialinas. Cuando están completamente desarrolladas, como por ejemplo en P. (Phyllophaga) longipilosa (fig. 183) muestran bien desarrolladas las venas Costa, Subcosta, Radial, Cubital, Anal₁ y Yugal (de acuerdo con la terminología y homología de Jeannel, 1949 y Edmonds, 1972); en tanto que las venas Mediana y Anal₂ están incompletas o deformadas. La Subcosta y la Radial se fusionan distalmente

después del punto de flexión del margen anterior, y los sectores Radial y Cubital son sencillos y monopódicos. Con excepción de Sc + R, ninguna de las venas alcanza el margen posterior. Entre la $Anal_1$ y la $Anal_2$ se forma una "celda basal" abierta distalmente. Esta venación difiere considerablemente de la presente en el género Melolontha (Jeannel, 1949) que tiene la vena Mediana completa, el Rs convergente con Sc + R y la celda basal cerrada entre V1 y V2.

Cuando existe reducción alar en las especies de Phyllophaga, se conservan todas las venas a escala reducida, con excepción de la Yugal, que desaparece. (Figs. 184-185). De esta manera, en P. longipilosa (fig. 183) tenemos una longitud alar de 19 mm, con una anchura humeral de 8 mm (relación 2.3:1); en P. farcta (hembra) observamos una reducción alar considerable (fig. 184) que implica una longitud alar de 14 mm, con una anchura humeral de 10 mm (relación 1.4:1); y en P. (Tostegoptera) lanceolata (hembra) tenemos una mayor reducción alar, con longitud de 6 mm y anchura humeral de 9 mm (relación 0.6:1). La ausencia total de alas metatorácicas se encuentra en pocas especies, como P. (Eugastra) cribrosa (hembra) que solo conserva unos "muñones" en la inserción original del ala (fig. 112).

Al parecer la reducción alar se presenta principal-

mente en las hembras de los subgéneros Tostegoptera, Eugastra y Phyllophaga, cuyos machos generalmente tienen alas bien desarrolladas, aún cuando algunos son incapaces de volar. En las hembras de P. (Eugastra) cribrosa existe correlación entre el apterismo y la reducción del endoesqueleto del metatórax (figs. 119, 121, 124), además de la reducción en el metanoto, el metasterno y los pleuritos respectivos.

En Phyllophaga este fenómeno es digno de un análisis especial, porque entre los Scarabaeidae y Melolonthidae (sensu Endrodi, 1966) son escasos los géneros con especies braquípteras o ápteras: Neosisyphus rotundatus, (Scarabaeini, Vinson, 1946); Lethrus apterus, Geotrupes martensi, (Geotrupinae, Krikken, 1981); Onthophagus microp-terus (Onthophagini, Zunino, 1981); Termitaxis holmgreni (Aphodiinae, Krikken, 1970); Scarabaeinus termitophilus (incerta sedis, Howden, 1971), entre otros, y la hembra de Pachypus candidae (Melolonthinae, Paulian, 1943) considerada como el extremo áptero de los Lamellicornia, ya que incluso carece de élitros. En tanto que entre las otras familias afines, Lucanidae (Holloway, 1963) y Passalidae (Reyes-Castillo, 1970) la reducción alar está mucho más extendida entre sus especies, aunque no de manera tan frecuente y extrema como en los Carabidae, Curculionidae, Tenebrionidae y Ptinidae (Smith, 1964).

En las especies braquípteras de Passalidae y Lucanidae la reducción alar implica la supresión paulatina de venas, celdas, lóbulos y la disminución de la superficie membranosa del apéndice, que como en los casos extremos de los Passalidae-Proculini, conduce a la formación de una estructura bacular integrada por las venas Costa, Subcosta y Radial fusionadas, que incrementan su pigmentación y esclerosamiento (Reyes-Castillo, loc. cit.). El braquipterismo de Phyllophaga sigue una línea diferente porque, como ya se indicó, implica principalmente la miniaturización del órgano hasta llegar a su desaparición, sin la presencia de etapas intermedias en las cuales se conserve la superficie membranosa con escasa venación (como en Carabidae y Curculionidae), o solo exista un paquete compacto de venas (como en Passalidae y Lucanidae).

La condición braquíptera o áptera en diferentes familias de Coleoptera se puede tratar de explicar como un fenómeno de convergencia asociado con la especialización para un microhabitat particular (Smith, 1964:108), como el subcortícola (Passalidae, Lucanidae, Tenebrionidae, Ptinidae, Curculionidae); el endogeo y troglobio (Tenebrionidae, Carabidae, Curculionidae); o el xerófilo (Tenebrionidae, Cerambycidae, Curculionidae, Carabidae). La reducción alar de Phyllophaga podría corresponder al último caso, ya que la mayor parte de las especies braquípteras o ápteras se distribuyen en zonas semiáridas del Norte de

México y Sur de los E.U.A., pero, como ya fué señalado, éste fenómeno es casi exclusivo de las hembras, por lo cual es necesario abordar otra explicación, que será convenientemente discutida en la parte sobre biología y ecología de este trabajo.

Como es común a otros grupos de Melolonthidae, las especies macrópteras de Phyllophaga presentan tres escleritos axilares metatorácicos, (figs. 109, 117, 183), los cuales también sufren modificaciones en el braquipterismo (figs. 184-185) y prácticamente desaparecen en los individuos ápteros.

ABDOMEN.- El abdomen de Phyllophaga es de tipo haplogastro, escarabeoide, y representa cerca de la mitad del volumen corporal y alrededor de tres quintas partes del peso total en vivo.

Consta de ocho segmentos evidentes, cuyos terguitos se distinguen con claridad (fig. 189), en tanto que solo se observan seis de los esternitos, debido a la reducción y fusión de los pleuritos y los esternitos de los dos primeros segmentos con sus homólogos del tercer segmento²⁶ (Figs. 2 y 3). De acuerdo con Edmonds (1972), la placa pigidial de los escarabajos representaría el tergo del VIII segmento, y el sexto esternito visible representa el sterno del mismo VIII segmento. Por motivos de simplificación, a lo largo de éste trabajo, el VI ester-

nito visible será denominado como "placa anal", y la placa pigidial será referida como "pigidio".

El primer terguito está poco esclerosado, en ocasiones se aprecia totalmente membranoso, y queda oculto en forma parcial entre el segundo terguito y el metañoto. Los terguitos II a VI están un poco más esclerosados y conservan claramente definidas las suturas de articulación intersegmentales, sin presentar acroterguitos muy conspicuos; en conjunto forman una depresión amplia, delimitada por sus propias áreas pleurales y latero-esternales, con parte del VII terguito, en la cual se aloja durante el reposo, parte del volumen de las alas metatorácicas plegadas. Como ha sido observado en otros coleópteros braquípteros que tienen atrofiada la sutura elitral, también las especies ápteras y braquípteras de Phyllophaga presentan aún menos esclerosados estos terguitos, que nunca se exponen al exterior durante la vida del insecto.

²⁶De acuerdo con los datos de Menees (1963) y Graber (1890), analizados por Matsuda (1976), el abdomen de los adultos del género afín Amphimallon, está formado por diez segmentos; dos de los cuales están reducidos e invaginados en la zona perigenital. En éste sentido, Edmonds (1972) señala que en los machos de Phanaeus, el IX sternum persiste como una placa interna o crip-tosternito asociado a la cápsula genital.

El VII terguito es el más amplio y esclerosado, y frecuentemente no está cubierto por los élitros, al menos en su tercio posterior, al cual denominaremos "prepigidio". En la mayoría de las especies revisadas presenta micro-omamentación y cobertura setífera fina, que puede ofrecer un aspecto opaco, aterciopelado, o brillante (fig. 189).

El pigidio en general tiene forma semiovalada o semideltoide, con el disco uniformemente convexo, aún cuando su perfil y superficie varían de manera considerable entre las especies y aún entre los sexos, pudiendo existir tumescencias, depresiones o prolongaciones muy peculiares, como las que presentan las hembras de P. (Chlaenobia) spp. o P. (P.) rostripyga (Bates). Asimismo puede presentar un margen latero-distal bien desarrollado, estrecho o amplio, y en algunas especies existe un margen basal, menos pronunciado y en ocasiones interrumpido mesialmente.

Como en otros miembros de la superfamilia Scarabaeoidea, los pleuritos están reducidos y aparentemente fusionados a los bordes laterales de los esternitos. La unión entre estos bordes y los terguitos forma un surco membranoso, que llamaremos "área pleural del abdomen" (fig. 189, apa), que recorre desde el primero hasta el sexto segmento, en tanto que el VII terguito está unido firmemente al esternito respectivo por medio de una sutura esterno-

tergal, que puede estar completa en algunas especies, mientras que en otras solo se aprecia parcialmente, debido a un mayor grado de fusión entre ambos escleritos.

Como ya se indicó, el primer esternito se ha reducido y fusionado al segundo esternito, del cual sólo se aprecian los extremos laterales por encima del borde externo de las metacoxas (condición haplogastra), en tanto que el resto de la superficie está fusionada con el tercer esternito, formando una "cara anterior" de la región ventral del abdomen, que constituye la mitad posterior de las cavidades metacoxales, dividida parcialmente por una proyección antero-mesial del mismo esternito III (fig. 2), que ajusta entre las bases de las metacoxas.

Todos los esternitos visibles (del tercero al séptimo), con excepción de la "placa anal", se encuentran fusionados entre sí en toda su anchura²⁷. En algunos casos es posible distinguir con claridad las suturas intersegmentales completas, y en otros sólo se observan los extremos laterales de estas, presentando toda la región media constituida como una sola placa (fig. 2), que con frecuencia es ampliamente cóncava en los machos y convexa en las hembras. En esta área media de los esternitos caudales

²⁷ Condición que los autores anglosajones denominan "connate".

y en la "placa anal" pueden encontrarse estructuras diversas, como prominencias, concavidades, rugosidades, escotaduras, grupos de sedas especializadas, surcos y quillas muy diferentes entre los sexos y entre las especies (figs. 40-41, 190-192). Uno de los casos extremos lo observamos en P. (Listrochelus) cristagalli (Arrow) cuyos machos presentan una quilla mesial muy esclerosada sobre los cuatro primeros esternitos visibles, la cual además ofrece cuatro lóbulos que semejan una cresta de gallo. Estas modificaciones serán convenientemente discutidas en el inciso (d) de esta sección y en la sección IV de este trabajo.

El primero de los siete pares de estigmas respiratorios abdominales se encuentra en la zona membranosa situada en el ángulo que forman el borde posterior del metanepímero y el borde superior del metakatepisterno; la forma de su peritrema es más alargada y la amplitud de su atrio es mayor que en los otros estigmas abdominales, los cuales reducen su diámetro progresivamente hacia el VII segmento (figs. 187-189). Los dos pares siguientes (II-III) se localizan sobre el área pleural membranosa; el IV se sitúa en el borde del esternito, en tanto que los pares V y VI están consolidados sobre la parte esclerosada media del borde lateral de los esternitos, de la cual únicamente destaca el peritrema anular semiovalado o circular (fig. 188). Cuando los élitros están plegados solo quedan expuestos los estigmas del VII segmento, situa

dos entre la sutura tergo-external respectiva, de la cual en ocasiones sobresalen ligeramente sobre un pequeño túberculo redondeado (fig. 3). La posición de estos estigmas corresponde con la estructura "Pleurosticti" discutida por Janssens (1949) y Ritcher (1969), o con la condición "Orthosticti" propuesta por Iablokoff (1977). El aparato filtrante de estos estigmas corresponde al tipo 7 descrito por Ritcher (1969:878).

b) Endoesqueleto.

Como la mayor parte de estas estructuras internas ya han sido brevemente reseñadas e ilustradas para P. crassissima por W.P. Hayes (1922), en este trabajo sólo se mencionarán brevemente algunos de los apodemas más destacados o aquellas estructuras en las que existen modificaciones particulares que no fueron señaladas por Hayes, realizando la comparación pertinente con sus homólogas de un lamelicornio más especializado como Phanaeus, cuyo endoesqueleto fué descrito detalladamente por W.D. Edmonds (1972).

En la cabeza localizamos un tentorio (fig. 91) con los brazos anteriores, dorsales y posteriores bien desarrollados (tb d, tba, tpb), aunque poco esclerosados; el puente posterior (tpp) tiene forma de arco, el margen anterior (mat) está claramente definido, y no existe un

proceso dorsal como en Phanaeus.

El protórax tiene bien desarrolladas las apófisis proesternales (fig. 107, apSt), con forma bacular, no pectinadas como las de Phanaeus. El interior del mesonoto difiere bastante del mismo en los Phanaeina, ya que el fragma I está menos extendido y los "brazos" laterales de la inflexión posterior del mesonoto, que Hayes consideró como "praescutal phragma-metatergum", son largos y delgados (fig. 110). En el interior del metanoto destacan los entodorsa, que cruzan oblicuamente desde la porción anterior interna del metaescutelo hasta las partes caudales de la quilla oblicua, formada por la sutura del mismo nombre (fig. 110) de modo que constituyen un soporte cruzado, que no se evidencia desde el exterior.

El metaendosternito o metafurca (fig. 122) está bien desarrollado, consta de dos brazos laterales largos (fig. 123, brful) y un brazo anterior (brfua) derivado de su ápice, el cual sólo está presente en las especies macrópteras o braquípteras, ya que en las ápteras, como P. (Eugastra) cribosa, no existe (fig. 124), tal vez como una consecuencia del acortamiento del mismo metasterno (fig. 112), ya que en las especies que presentan este brazo metafurcal alargado sólo apoya un par de músculos que alcanzan la mesofurca, pero no sostiene musculatura asociada con las funciones del vuelo.

En este sentido sí encontramos modificaciones importantes en el endoesqueleto asociado con los escleritos pleurales de las especies ápteras, como P. (Eugastra) cribrosa, ya que comparando sus mesoepímeros y mesoépisternos con los de la especie macróptera P. longipilosa puede apreciarse una simplificación considerable, sobre todo en el episterno, que carece de los soportes asociados con los escleritos axilares del élitro (figs. 108-121). Estas diferencias se acentúan en el metaepímero y el metaepisterno de las mismas especies (figs. 117-120), en donde el metacatepisterno conserva aproximadamente la misma forma, aunque pierde algunas quillas pequeñas asociadas con la quilla metapleural, pero se robustece el proceso alar y se reduce el metanepisterno. El disco basalar y el proceso respectivo desaparecen por completo y el metacatepímero y el metanepímero se conservan con escasa reducción.

Finalmente podemos considerar como parte del endoesqueleto al esclerito situado en la membrana perigenital del abdomen masculino, cuyos brazos rodean a la cápsula genital, apoyando los movimientos de salida y retracción del órgano copulador (fig. 237, eY), y al cual Hayes denominó como "Y-shaped supporting structure"; que parece corresponder a una modificación del IX esternito retraído, según lo han sugerido Sharp & Muir (1912:603) y

Crowson (1981:63).

La inexistencia de este esclerito "Y" en las hembras de Coleoptera hace suponer a Crowson que el IX segmento se ha integrado a los genitales externos, dividiéndose en un par de valviferos.

c) Genitales

La morfología y la nomenclatura de los genitales externos de Phyllophaga han sido revisadas por numerosos autores, entre los que destacan: Sharp & Muir (1912), Boving (1942) y Snodgrass (1957); en el presente estudio se atenderá la terminología de Boving, que ofrece mayor detalle y precisión.

Con pocas excepciones, tanto los genitales externos masculinos, como los femeninos están considerablemente esclerosados, si el imago ha alcanzado su madurez sexual, lo cual facilita su análisis cuidadoso.

Genitales masculinos.- La cápsula genital masculina de las especies revisadas consta de una pieza basal, una falobase, dos parámetros y el edeago extensible, relacionados por diferentes membranas articulares (figs. 193-202). Como cada una de estas estructuras varía considerablemente entre las especies, tanto en forma como en proporciones y ornamentos, a continuación se presenta un re-

súmen de estas variaciones referidas a cada estructura.

La longitud total de la cápsula esclerosada, sin considerar al edeago extendido varía entre 7.5 y 2.5 mm, de manera que la relación: largo cápsula genital/largo total del cuerpo abarca desde 1 : 2.5 hasta 1 : 5 (cuadro 13).

La pieza basal está moderadamente esclerosada y representa desde un 40% hasta un 89% de la longitud total de la cápsula genital (sin considerar al edeago) (cuadro 14). Es de forma subcilíndrica, en ocasiones deprimida y ensanchada hacia su base; la cara ventral está cerrada por una membrana poco esclerosada (MV) que basalmente delimita un foramen por el cual penetran los conductos eyaculadores y la musculatura asociada. En vista dorsal el perímetro del área proximal es semicircular o semiovalado, y en algunos casos, como el de P. cinnamomea (fig. 193) está marginado; hacia los extremos de éste perímetro pueden encontrarse las apófisis latero-ventrales, como en P. tenuipilis (fig. 194), aunque en la mayoría están ausentes (figs. 193, 195, 197, 217). A este nivel basal puede existir un "cuello" más o menos marcado que delimita proximalmente el tecto, como en P. testaceipennis, o en P. (Chlaenobia) latipes (figs. 196, 199), que en otras especies como P. sturmi y P. misteca falta por completo (figs. 195, 197).

CUADRO 13

Dimensiones y proporciones de los genitales masculinos de 12 especies de Phyllophaga

ESPECIE DE <u>Phyllophaga</u> ♂♂	long. cápsula genital.mm	ancho máx. falobase mm.	longitud corporal mm.	relación cápsula- cuerpo.
(<u>Phytalus</u>) <u>ciudadensis</u>	3.0	0.9	12	1 : 4
(<u>Phytalus</u>) <u>trichodes</u>	5.4	1.2	20	1 : 3.7
(<u>Phytalus</u>) <u>cometes</u>	6.0	2.4	20	1 : 3.3
(<u>Listrochelus</u>) <u>praesidi</u>	5.1	1.4	17	1 : 3.3
(<u>Listrochelus</u>) <u>scuticeps</u>	3.3	1.0	13	1 : 3.9
(<u>Chlaenobia</u>) <u>latipes</u>	4.1	1.5	13	1 : 3.1
(<u>Chlaenobia</u>) <u>tumulosa</u>	4.7	1.4	15	1 : 3.1
(<u>Phyllophaga</u>) <u>gigantea</u>	7.3	2.6	27	1 : 3.6
(<u>Phyllophaga</u>) <u>molopia</u>	6.6	1.7	17	1 : 2.5
(<u>Phyllophaga</u>) <u>tridens</u>	5.1	1.6	18	1 : 3.5
(<u>Phyllophaga</u>) <u>ravida</u>	3.9	2.0	18	1 : 4.6
(<u>Phyllophaga</u>) <u>blanchardi</u>	2.6	0.8	11	1 : 4.2

CUADRO 14

Proporciones de los genitales masculinos de 12 especies de Phyllophaga

ESPECIE DE <u>Phyllophaga</u> ♂♂	long. proporcional %		long. proporcional % del edeago con respecto a la cápsula completa.
	pieza basal.	parámetros + falobase	
(<u>Phyllophaga</u>) <u>sturmi</u>	56	44	76
(<u>Phyllophaga</u>) <u>testaceipennis</u>	83	17	57
(<u>Phyllophaga</u>) <u>tenuipilis</u>	78	22	74
(<u>Phyllophaga</u>) <u>cinnamomea</u>	77	23	40
(<u>Phyllophaga</u>) <u>misteca</u>	89	11	125
(<u>Chlaenobia</u>) <u>latipes</u>	89	11	38
(<u>Phyllophaga</u>) <u>schencklingi</u>	68	32	55
(<u>Phytalus</u>) <u>ciudadensis</u>	40	60	79
(<u>Phyllophaga</u>) <u>cribricollis</u>	88	12	74
(<u>Phyllophaga</u>) <u>dentex</u>	74	26	33
(<u>Listrochelus</u>) <u>cavata</u>	82	18	80
(<u>Phyllophaga</u>) <u>molopia</u>	80	20	68

Aún cuando en la mayoría de las especies la superficie del tecto es uniformemente convexa, algunas como P. (Phytalus) lineatus presentan un "collar" o quilla transversal semianular muy marcada (fig. 207). El borde distal del tecto puede ser casi recto, como en P. misteca (fig. 202); amplia y moderadamente sinuoso, como en P. bolacoides y P. rubella (figs. 210, 227); o profundamente sinuoso-escotado, como en P. hogei y P. divertens (figs. 213, 230).

En los extremos latero-distales más endurecidos de esta misma estructura se forman los "cóndilos articulares del tecto", que apoyan las partes latero-proximales de la falobase.

La falobase tiene una anchura variable entre los 2.8 y 0.5 mm, y está muy esclerosada. Puede constituirse por dos unidades contiguas, pero no siempre fusionadas (vg. P. hogei, P. rubella, P. divertens, P. gaumeri, P. segregans; figs. 213, 227, 230, 231, 233), y a través de un sinnúmero de etapas intermedias puede encontrarse formada por una sola unidad, muy desarrollada, como en P. (Phytalus) omiltemius (fig. 212) o muy estrecha, como en P. (Phytalus) xanthocomus (fig. 209). Como parte de la falobase normalmente se encuentra presente un puente ventral (PV) que delimita la membrana ventral (MV) de la membrana apical (MA) formando, lo que Boving (1942) denominó "trema", y

que constituye el foramen distal por donde sale el edeago; puente que puede ser ancho (fig. 212), o angosto (figs. 198, 208), y que inclusive puede exhibir procesos dentiformes, como los que son característicos de P. testaceipennis (figs. 196, 200), de P. rubella y P. heynei (figs. 227, 236); este puente puede faltar en ocasiones, como como en P. tenuipilis (fig. 202).

Los parámetros inician su desarrollo desde la falobase en forma divergente, para converger hacia sus ápices después de formar una "herradura" o ensanchamiento intermedio (figs. 205, 208-210). La forma puede variar enormemente, observándose algunos con bases anchas y ápices delgados (figs. 215, 225), otros con bases estrechas y ápices engrosados (figs. 198, 235), o con "ornamentos" espiniformes (figs. 217, 218), e incluso con desarrollos apicales tan largos como el mismo cuerpo del parámetro (figs. 216, 229). Asimismo pueden estar fusionados en sus bases (figs. 205-206), o en sus ápices (fig. 224), o por ambas partes, constituyendo una estructura tubular (fig. 195), que se acentúa cuando la falobase es larga (fig. 212).

El conjunto falobase-parámetros-puente ventral en general tiene una limitada movilidad dorso-ventral, debida a su articulación con la pieza basal por medio de los cóndilos del tecto y al sostén membranoso dorsal, lateral y ventral, que ofrece superficies con diversa extensión

(figs. 193, 194, 196, 214, 215, 223), aún cuando en ciertas especies con reducción o esclerosamiento de estas membranas la movilidad del conjunto se ve reducida e incluso desaparece (figs. 195).

En un número elevado de especies, sobre todo del subgénero Listrochelus, este complejo distal es asimétrico en mayor o menor grado, lo cual incrementa la formación de estructuras accesorias, como las ilustradas por Boving (1942:55).

El edeago de las especies de Phyllophaga es una estructura tubular o sacular, eversible y retráctil, originalmente membranosa, muy flexible, que distendida puede ser más larga que el resto de la cápsula genital (cuadro 14), la cual ha desarrollado numerosas y diversas estructuras esclerosadas "ornamentales" como: espinas, procesos dentiformes, placas, procesos baculares, sedas, gránulos, escamas, ganchos, flagelos, y aquellas formas difíciles de describir sin esquemas (figs. 195-197, 200, 202, 205, 207, 211, 220, 223, 232, 236), estructuras que se combinan sobre el edeago de cada especie, en un gradiente de complejidad, desde sáculos sencillos (fig. 193) hasta otras formas que en nada recuerdan su constitución original (figs. 196, 200, 201, 235).

Además, a grandes aumentos es posible distinguir

otro universo de "microornamentaciones", como espinitas, escamas, plaquitas, agrupadas o dispersas, que complican y diferencian aún más este órgano (figs. 250-259,).

Al parecer no existe ninguna relación entre la complejidad o simplicidad de los genitales masculinos, con algún conjunto subgenérico en particular, ya que cada uno de ellos agrupa especies con casi todos los grados de complejidad, en una o todas las partes del aparato; aún cuando en ciertos subgéneros, como Chlaenobia y Listrochelus se puede encontrar un predominio de genitales sencillos o complejos, respectivamente.

Genitales femeninos.- En contraposición con los machos, en las hembras se localiza un aparato copulador considerablemente simplificado, que consta de un par de placas inferiores (PI), un par de placas superiores (PS), de las cuales en ocasiones se deriva un proceso púbico (PP). Estas placas están parcialmente articuladas entre sí y se sostienen por un conjunto de membranas plegadizas, que bajo la tracción de una fina, pero compleja musculatura, pueden ser parcialmente extendidas y retraídas durante el proceso copulatorio.

El par de placas genitales inferiores se mantiene colindante o un poco sobrepuesto mesialmente, pero en todas las especies revisadas conserva su independencia (figs. 240, 243). El contorno de ellas varía considerable

mente de especie a especie, pudiendo apreciarse deltoidal (fig. 245), poligonal (fig. 247), trapezoidal (fig. 242), semiredondo (fig. 243) o irregular (fig. 249); su grado de esclerosamiento es variable, aunque en general son bastante consistentes. La superficie externa es convexa o casi plana, y puede exhibir puntos, rugosidades, o sedas (figs. 238, 241, 244, 247). En ciertas especies se encuentra bien marcado un proceso interior (PT) situado en el ángulo distal-medio de cada una de las placas. Todo el borde distal varía en forma, desde redondeado, sinuoso, hasta prominente, proyectado o escotado (figs. 240-243).

Berberet & Helms (1972:1047) señalan que en el interior de cada una de estas placas inferiores o subgenitales de P. anxia existe una glándula accesoria, con función incierta, cuya secreción fluye por un par de conductos tortuosos que se abren hacia la cara interna de la placa, justo en la entrada de la cámara genital; los mismos autores, que ilustran la morfología e histología de dichas glándulas, mencionan que Williams (1945) las considera como características de las especies de Phyllophaga.

Las placas superiores, o supragenitales, están situadas por encima del gonoporo; en general son más pequeñas que las placas inferiores y como aquellas varían considerablemente en forma (figs. 242, 243, 246), existiendo

diversidad en el grado de esclerosamiento, en la textura la convexidad, la ornamentación y la cobertura setífera. En muchas de las especies revisadas estas placas se observan independientes entre sí, no fusionadas, en tanto que en otro gran porcentaje de especies estas placas integran una unidad (figs. 238, 244, 248, 249), que, según Smith (1889, citado por Boving, 1942), "al desarrollarse plenamente dan origen al proceso púbico" (fig. 244, PP), con forma, tamaño y extensión específicamente variable.

De acuerdo con Crowson (1981), en estos Coleopteros es probable que las placas inferiores correspondan a los paraproctos derivados del noveno terguito dividido, y que las placas superiores correspondan a los valviferos derivados del noveno esternito, también dividido; por lo cual podría pensarse que las especies con las placas supragenitales fusionadas conservan un carácter primitivo, aunque la complejidad de la placa y del proceso púbico señalarían que la fusión corresponde a un estado derivado.

La cámara genital tiene una intima muy gruesa, que normalmente exhibe abundantes repliegues longitudinales, y en ocasiones presenta estructuras esclerosadas microscópicas, espiniformes o granulares, que tal vez actúen como complemento de los intrincados "ornamentos" del edeago, y que supuestamente favorecerían la unión o la retención durante la cópula solo con el macho de su propia especie ac

tuando como barrera estructural ante machos de otras especies con edeagos diferentes (figs. 254-261). En apariencia, las placas inferiores y superiores no tienen formas complementarias precisas adecuadas a los parámetros específicos, aunque en ciertos grupos sí se aprecia alguna relación entre el grado de complejidad del aparato masculino y el grado de esclerosamiento de las placas femeninas, como ocurre en P. molopia y P. cribricollis.

d) Dimorfismo sexual.

La gran mayoría de las especies de Phyllophaga establecidas en la Zona de Transición Mexicana muestran un marcado dimorfismo sexual que involucra diferencias sobre todo en las antenas, el clipeo, los esternitos, la placa pigidial, la placa anal, el volumen corporal, la estructura de las uñas, la proporción de los espolones metatibiales y la densidad de la cobertura setífera dorsal. En algunos casos también existen diferencias en la forma de las protibias y los espolones respectivos, en la longitud de los tarsos y tibias, así como en las proporciones del metaesternón, en el desarrollo de las alas y en la obliteración de la sutura elitral.

En las especies de los subgéneros Phyllophaga, Phytalus, Chlaenobia y Listrochelus el carácter dimórfico más común es la longitud de la maza antenal, que usualmen

te es más larga que el funículo, y el número de lamelas que la constituyen, que puede ser mayor de tres (cuadro 15) por ejemplo en P. (Phytalus) pentaphylla el macho presenta cinco lamelas, tres muy largas y dos progresivamente menores, incluso los artejos 4° y 5° están prolongados, en tanto que la hembra tiene cuatro lamelas, tres poco alargadas y una mas corta, cuya longitud es tres veces menor que la del macho (figs. 84-85).

Un segundo caracter dimórfico generalizado entre estos subgéneros es la modificación de la parte media de los últimos tres o cuatro esternitos, que en los machos se observan cóncavos y con las suturas menos marcadas o inclusive inexistentes, frecuentemente con granulaciones, protuberancias, espinas, quillas, depresiones o "cojinetes" de sedas (figs. 2, 42, 43, 190). El penúltimo esternito de muchos machos presenta un declive muy acentuado hacia la región caudal; y la placa anal de la mayoría también muestra gránulos, sedas abundantes, depresiones, quillas o prominencias, además de que suele ser más corta o pequeña y con su borde posterior sinuoso, escotado e incluso profundamente hendido (figs. 40, 41, 190-192); en tanto que en las hembras estos esternitos normalmente son convexos, pulidos, con escasas sedas, y la placa anal en general es más amplia, con frecuencia tumescente y en raras ocasiones también puede tener su borde posterior hendido

(v.g. P. Listrochelus cavata).

Un tercer caracter dimórfico común entre los subgéneros referidos es la forma de la placa pigidial, que en los machos puede ser más pequeña y aplanada,

CUADRO 15

Dimensiones de las antenas de diez especies de Phyllophaga

E S P E C I E DE <u>Phyllophaga</u>	longitud maza machos	antena hembras	longitud funículo machos	funículo hembras
(<u>Phytalus</u>) <u>batillifer</u>	1.4	0.9	1.3	1.1
(<u>Phytalus</u>) <u>pentaphylla</u>	1.9	0.8	0.6	0.9
(<u>Phyllophaga</u>) <u>sturmi</u>	1.4	1.1	1.2	1.1
(<u>Phyllophaga</u>) <u>heteronycha</u>	1.1	0.7	0.9	0.9
(<u>Phyllophaga</u>) <u>tenuipilis</u>	1.9	1.4	1.3	1.5
(<u>Phyllophaga</u>) <u>molopia</u>	1.1	0.7	1.0	1.0
(<u>Phyllophaga</u>) <u>setifera</u>	1.3	1.2	1.1	0.9
(<u>P.</u>) <u>ravida longiclava</u>	2.6	0.9	0.9	0.8
(<u>Chlaenobia</u>) <u>latipes</u>	1.3	1.0	0.9	1.0
(<u>Listrochelus</u>) <u>cavata</u>	1.5	0.8	0.8	0.8

todas las medidas expresadas en mm.

en tanto que en las hembras es más amplia y convexa; también los machos pueden exhibir más cobertura setífera que las hembras, y en casos extremos como en P. rostripyga,

Ch. tumulosa y Listrochelus cavata, la placa masculina es sencilla, en tanto que la femenina muestra prominencias y depresiones complejas.

En las uñas también puede expresarse el dimorfismo, como por ejemplo los machos de P. (Listrochelus) cavata tienen las uñas pectinadas y las hembras poseen uñas aserrado-dentadas (fig. 139); en tanto que los machos del grupo de especies "ravida", como P. heterophylla, tienen las uñas externas de las patas intermedias con las dentaciones alargadas y sobrepuestas, mientras que las hembras tienen estas uñas ampliamente dentadas (figs. 173-174).

Los machos de algunas especies, como P. (Phytalus) batillifer tienen el clípeo más ancho y alargado que las hembras; así como los machos de otras especies como P. setífera y P. misteca, presentan mayor número de macrose-das sobre el pronoto y la base de los élitros que sus respectivas hembras. En el caso de P. testaceipennis es común que el pronoto de las hembras se aprecie menos aterciopelado-iridiscente que el de los machos.

Otro carácter dimórfico menos frecuente es el de la fusión del espolón externo con el borde metatibial inferior, que se observa en los machos de las especies del grupo "rorulenta", como P. parvisetis (fig. 134), el cual en las hembras se conserva articulado. A este respecto también encontramos variación sexual en la longitud y an

chura de los espolones metatibiales de la mayor parte de las especies revisadas.

Generalmente las hembras de Phyllophaga son un poco más grandes y robustas que los machos, lo cual en ocasiones se acentúa a nivel abdominal, determinando un ensanchamiento progresivo en la mitad posterior del cuerpo.

Como dimorfismo sexual particular de las especies del subgénero Chlaenobia, los machos tienen los segmentos tarsales más largos y anchos que las hembras, en ocasiones deprimidos y siempre con un cojinete inferior formado por sedas cortas y aglomeradas ("ventral pads").

En muy pocas especies del subgénero Phyllophaga el escaso dimorfismo sexual hace necesaria la disección genital para determinar el sexo.

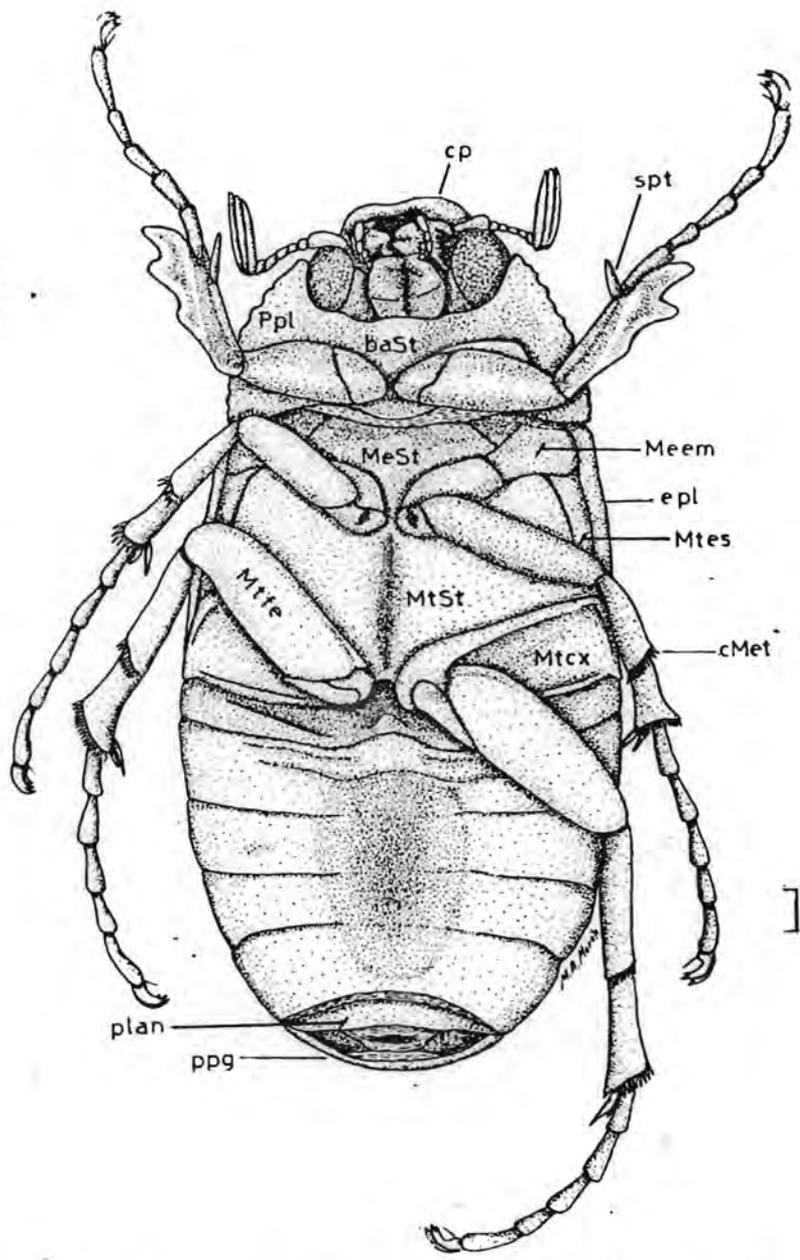


Fig. 2. *Phyllophaga (Phylalus) trichodes* (Bates) ♂. Vista ventral.

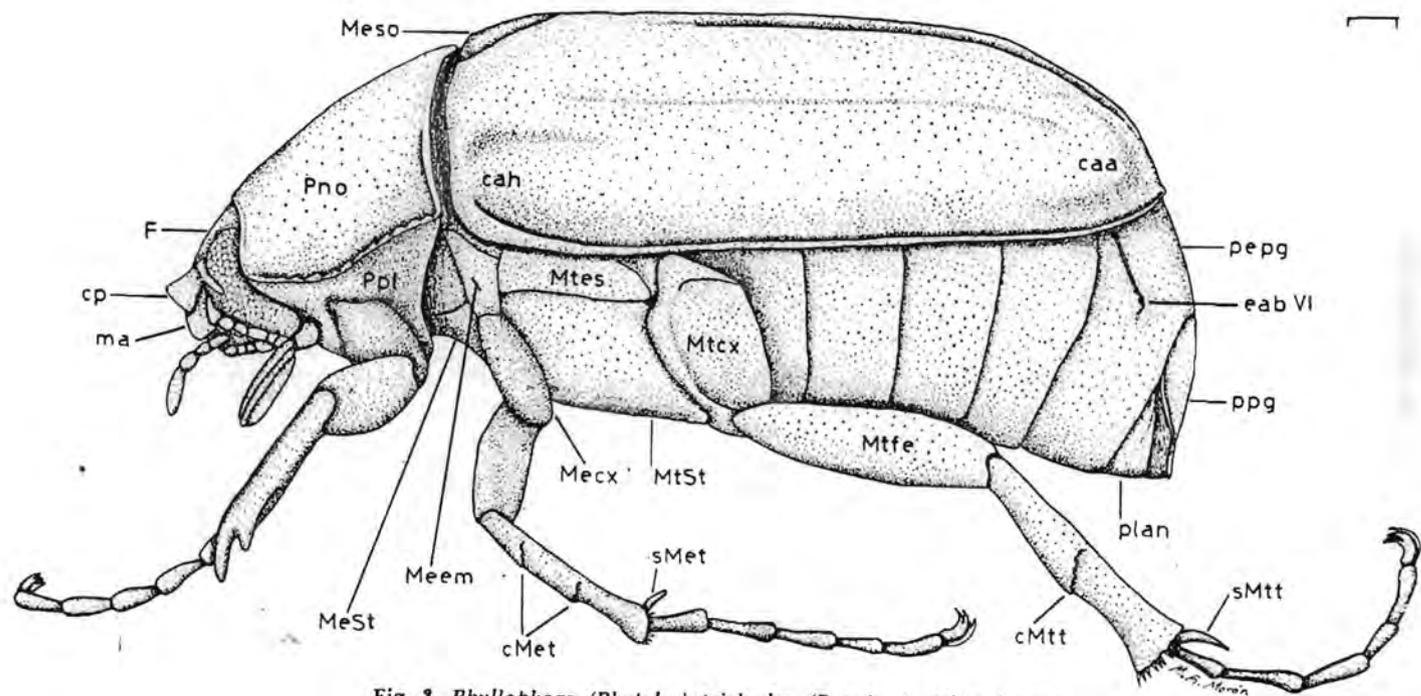
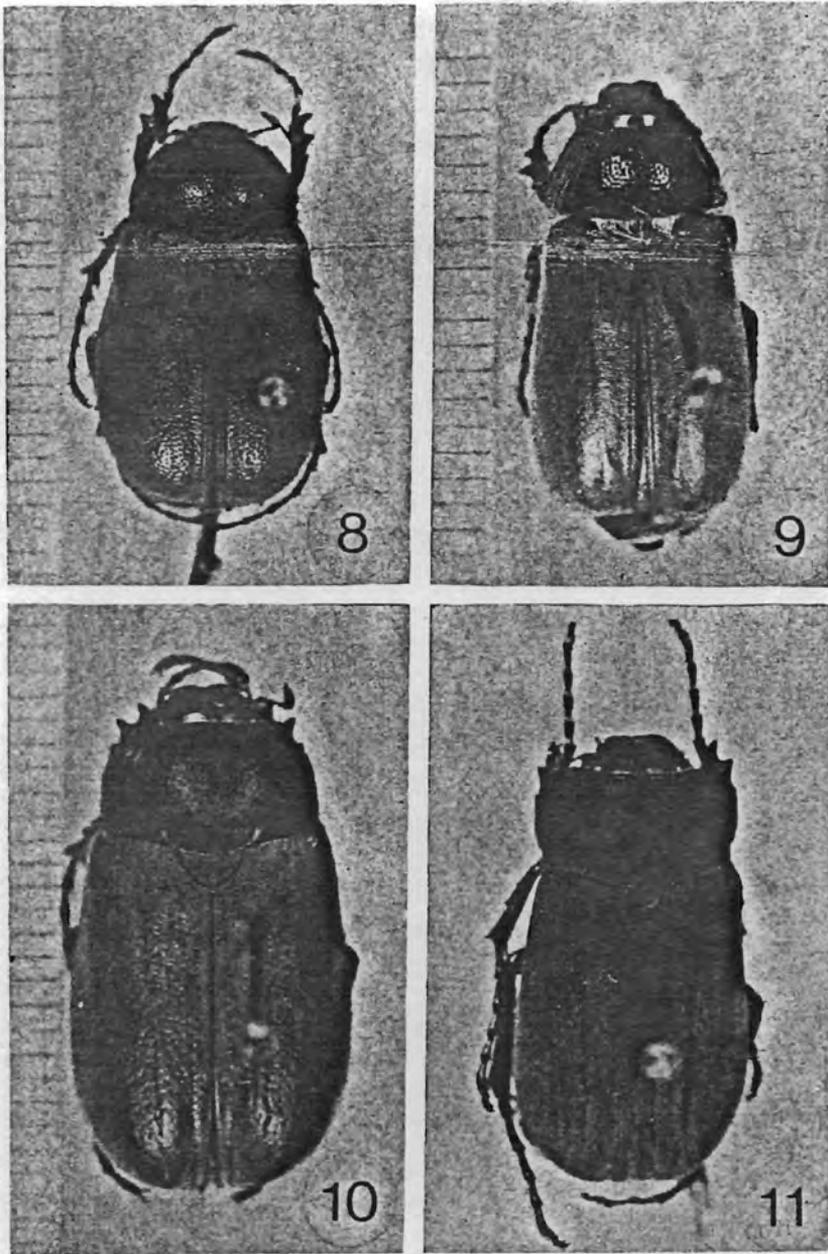
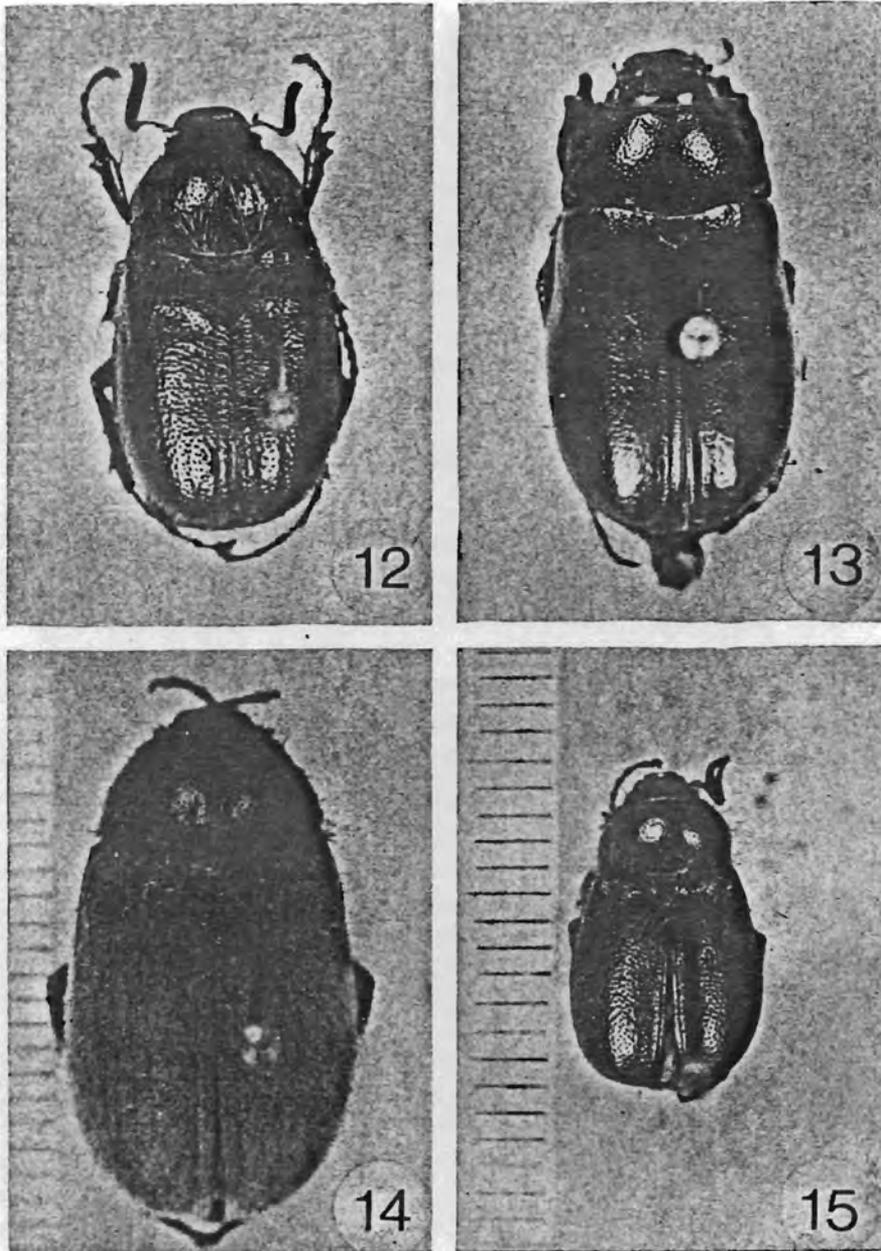


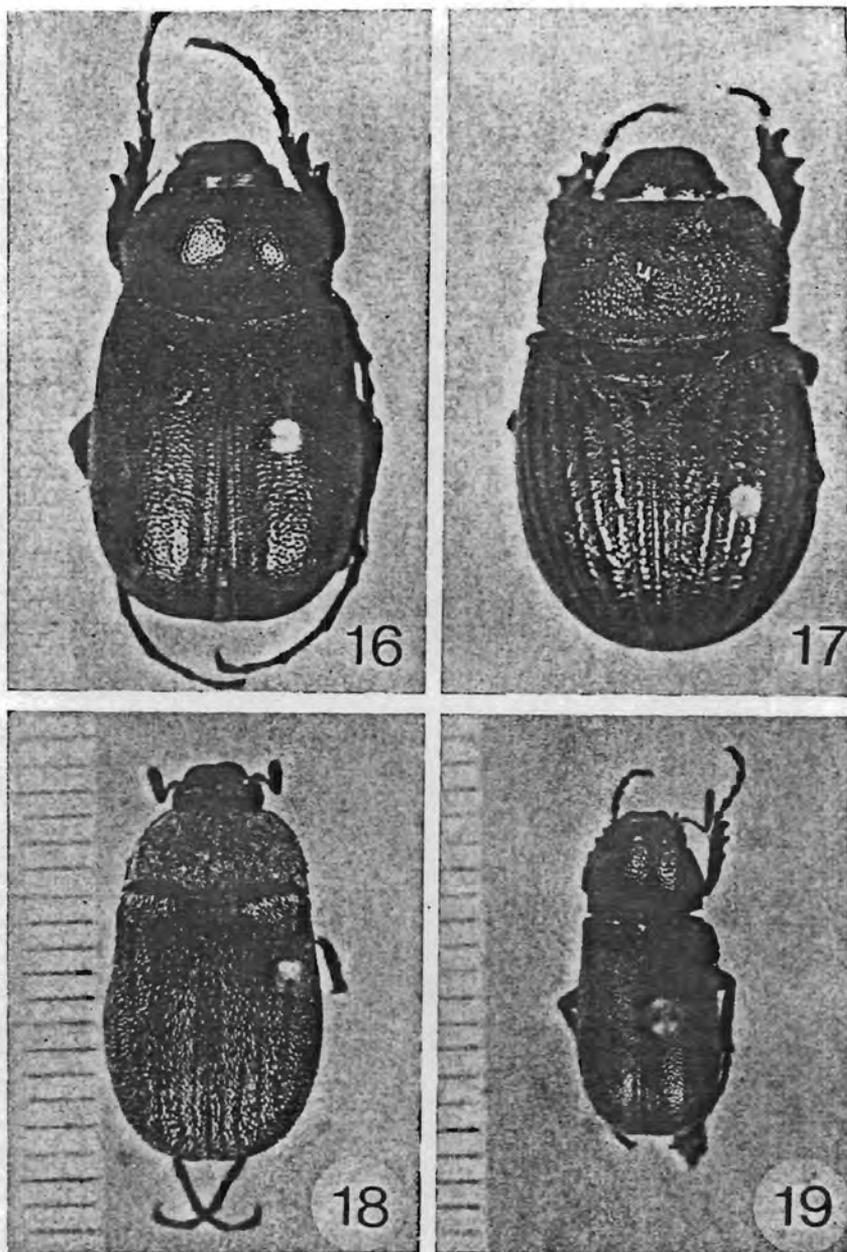
Fig. 3. *Phyllophaga (Phytalus) trichodes* (Bates) ♂. Vista lateral.



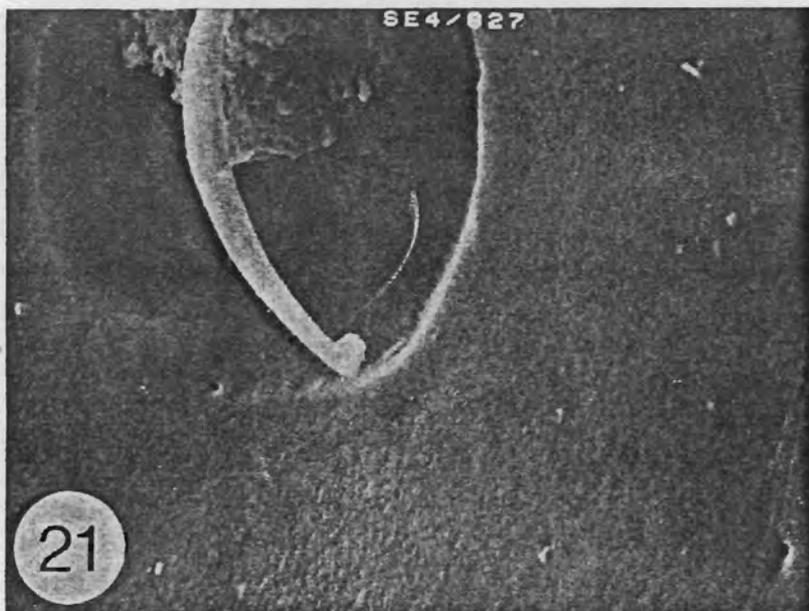
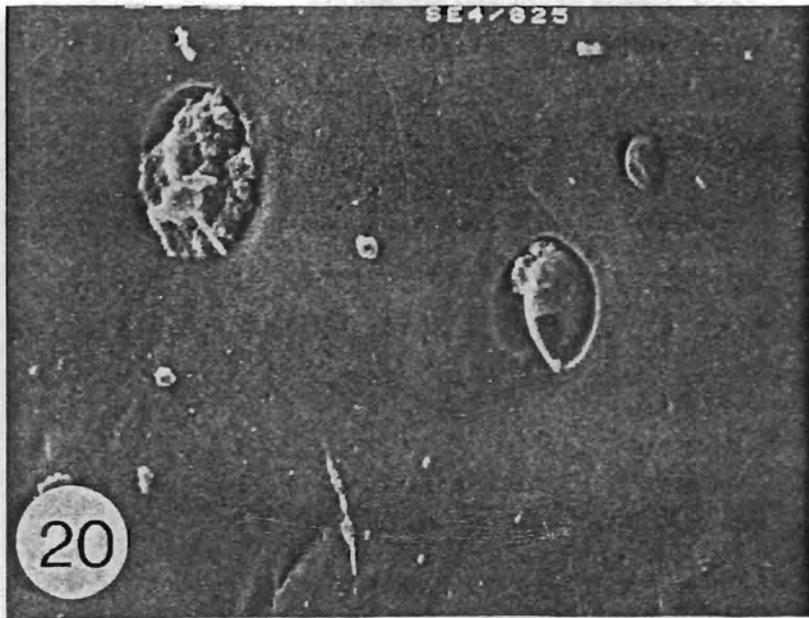
Figs. 8-11. *Phyllophaga* spp. 8) *P. (Phyllophaga) anodentata* ♂, homotipo; 9) *P. (P.) tridens* ♂, homotipo; 10) *P. (P.) parvisetis* ♂, homotipo; 11) *P. (P.) sturmi* ♂, homotipo.
 Líneas de la escala = 1 mm.



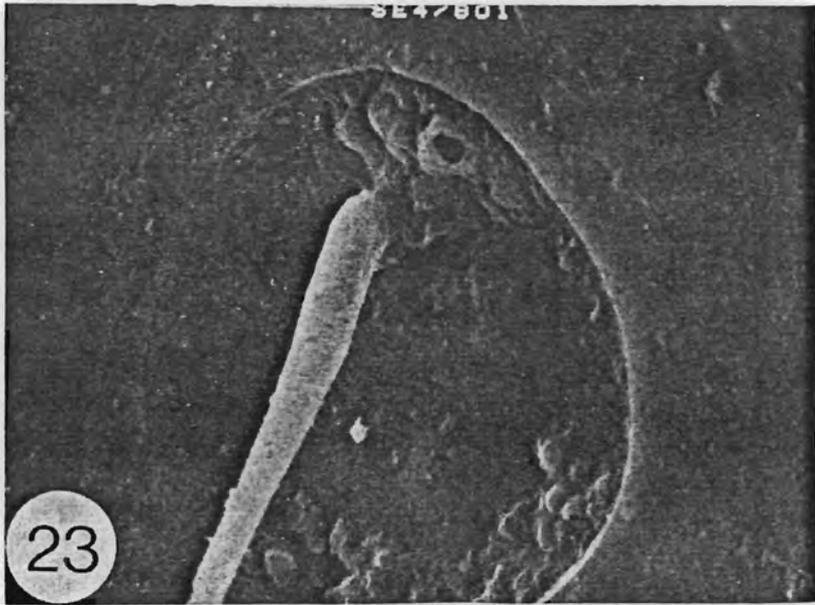
Figs. 12-15. *Phyllophaga* spp. 12) *P. (P.) macrophylla* ♂, homotipo; 13) *P. (P.) molopia* ♀, homotipo; 14) *P. (P.) cometes* ♂, homotipo; 15) *P. (Phytalus) macrocerus* ♂, homotipo. Líneas de la escala = 1 mm.



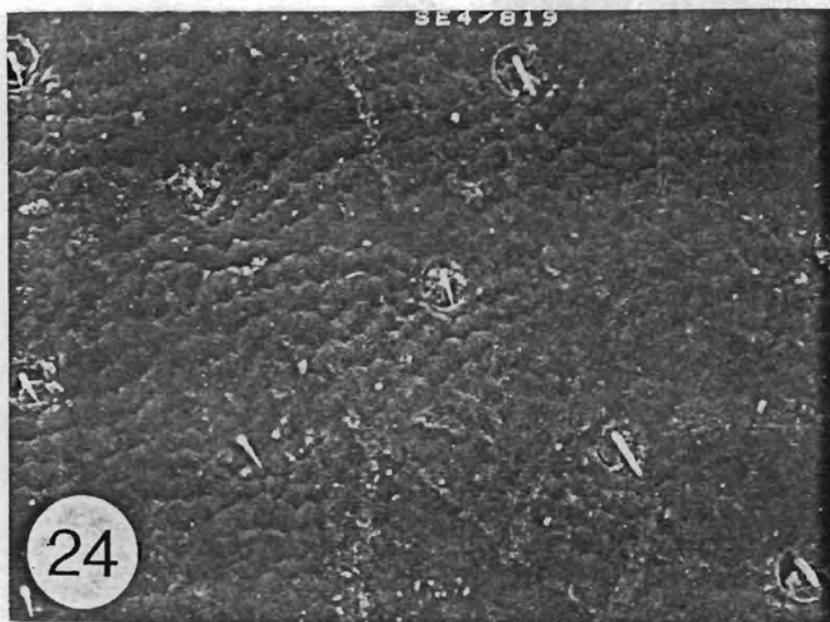
Figs. 16-19. *Phyllophaga* spp. 16) *P. farcta* ♂; 17) *P. (Eugastra) cribosa* ♂; 18) *P. (Tostegoptera) lanceolata* ♂; 19) *P. (Chirodines)* sp. ♂. Líneas de la escala = 1 mm.



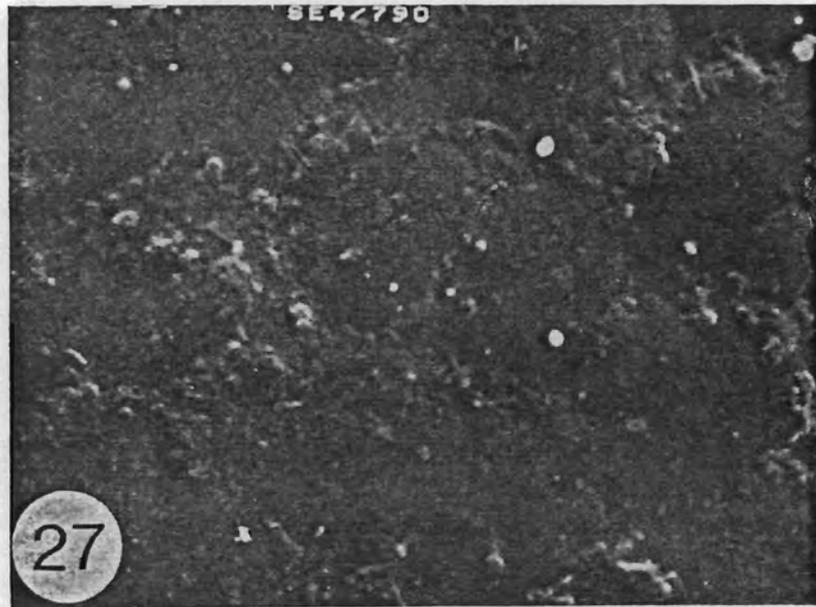
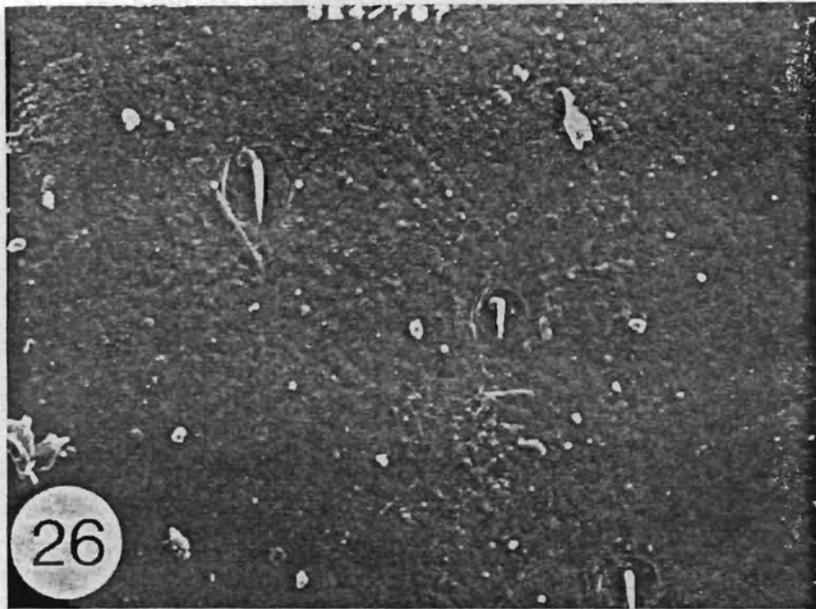
Figs. 20-21. *Phyliophaga (Chlaenobia) aegrota* ♂. Micrografías SEM mostrando la microescultura del tercio anterior del élitro izquierdo a 500 x (20) y a 2000 x (21). La dirección de las setae es antero-posterior.



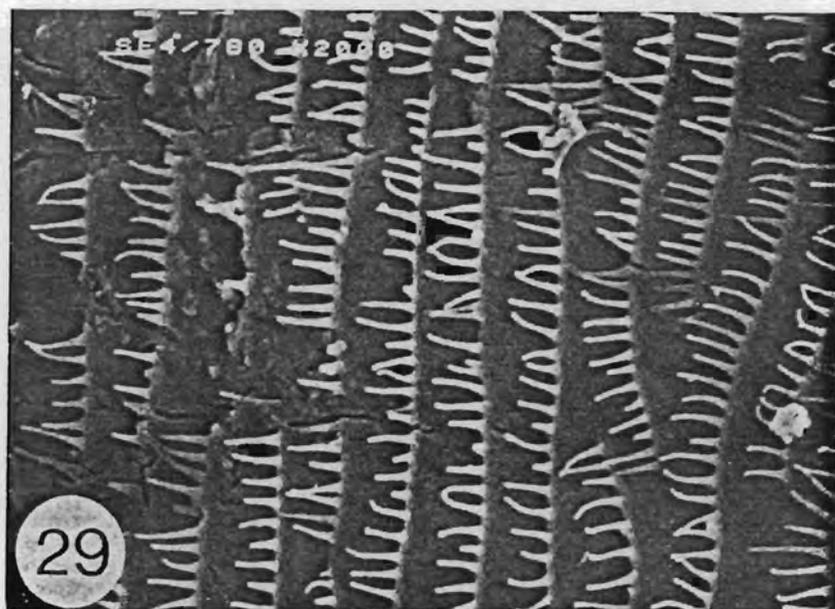
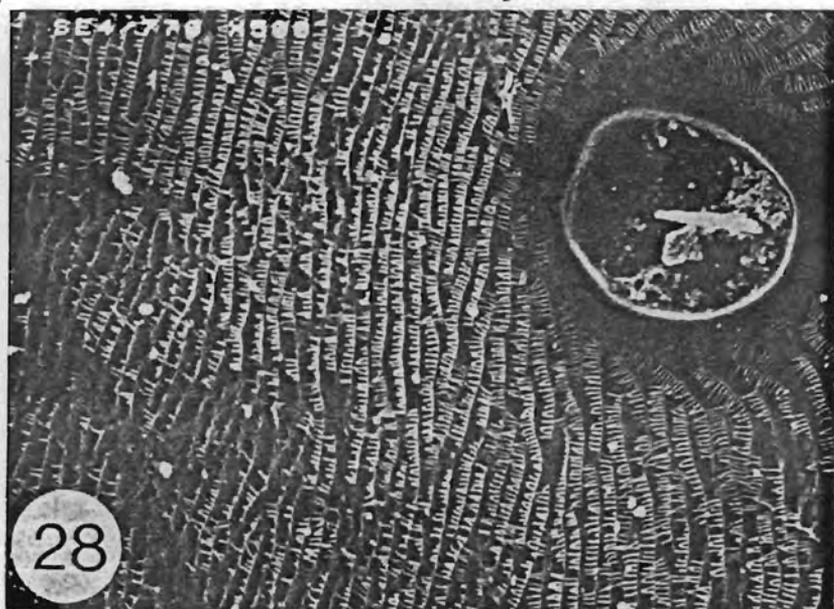
Figs. 22-23. *Phyllophaga obsoleta* ♂; micrograffas SEM mostrando la microesultura del tercio anterior del élitro izquierdo; a 200 x (22) y a 2000 x (23).



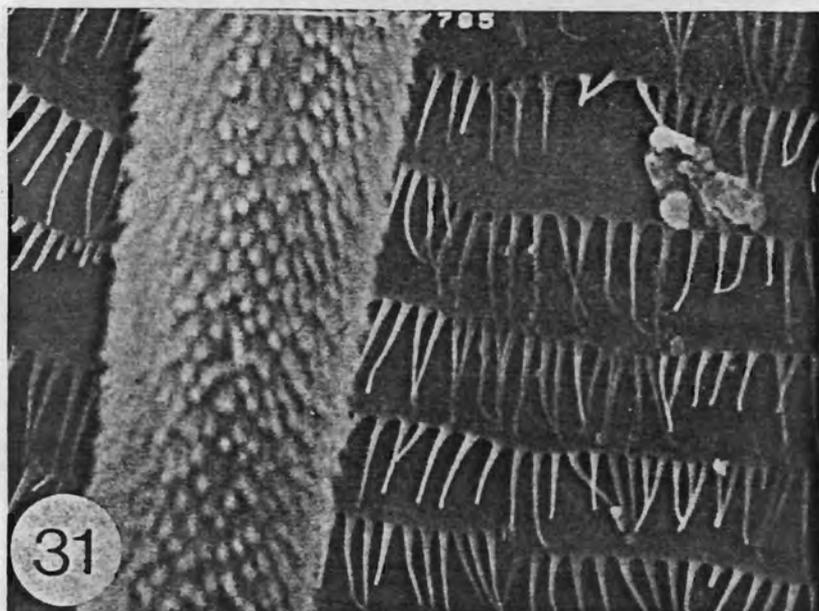
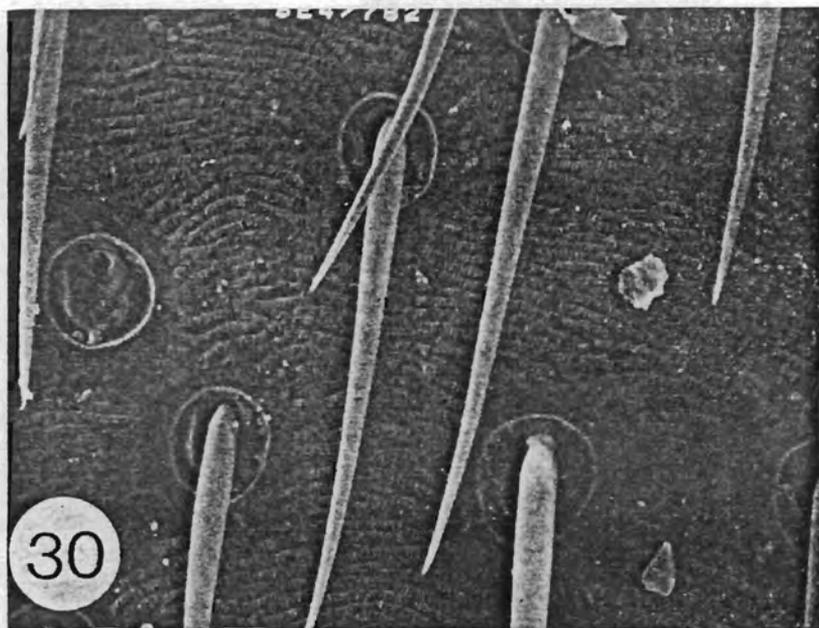
Figs. 24-25. *Phyllophaga (Listrochelus) cavata* ♂. Micrografía SEM del tercio anterior del élitro izquierdo mostrando la microescultura a 200 x (24) y a 2000 x (25). La dirección de las setae es antero-posterior.



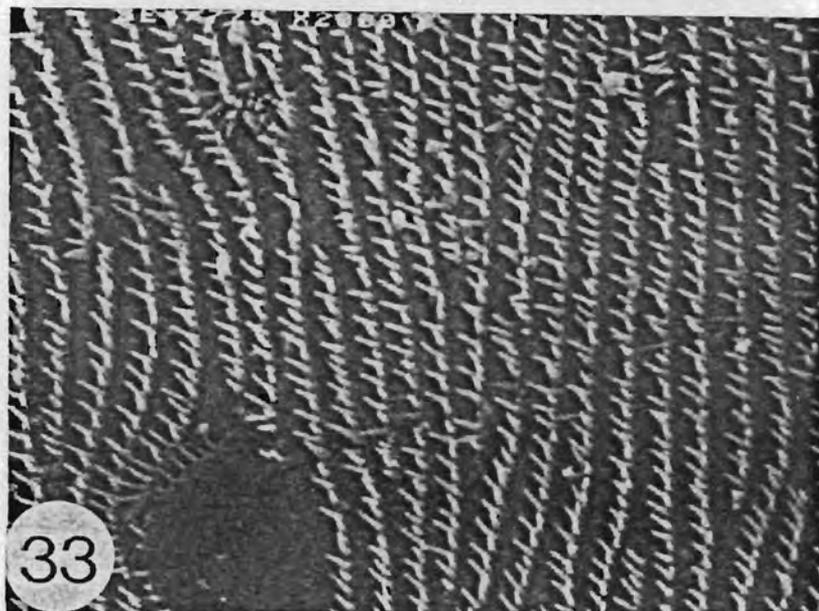
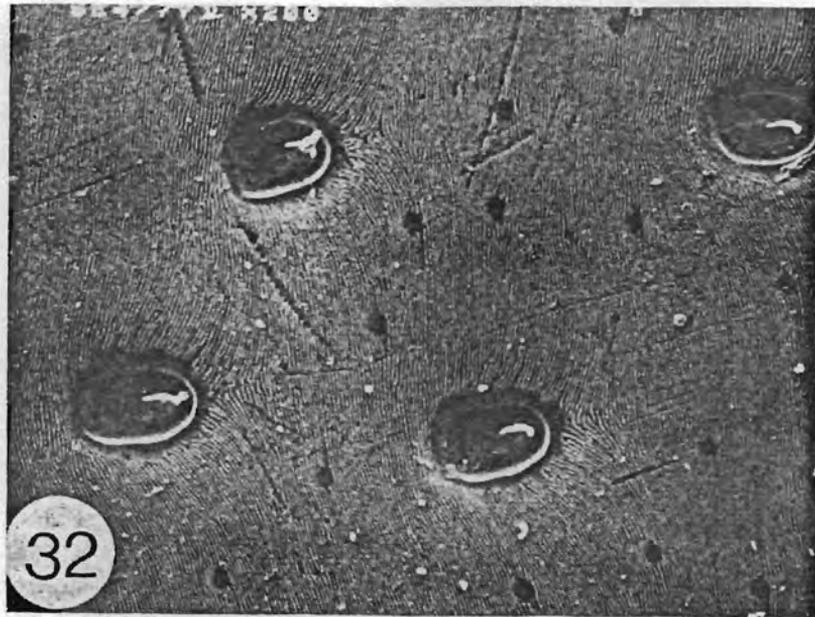
Figs. 26-27. *Phyllophaga molopia* ♀, micrografías SEM mostrando la microescultura del tegumento "botroidal" del tercio anterior del élitro izquierdo; a 200 x (25) y a 2000 x (27).



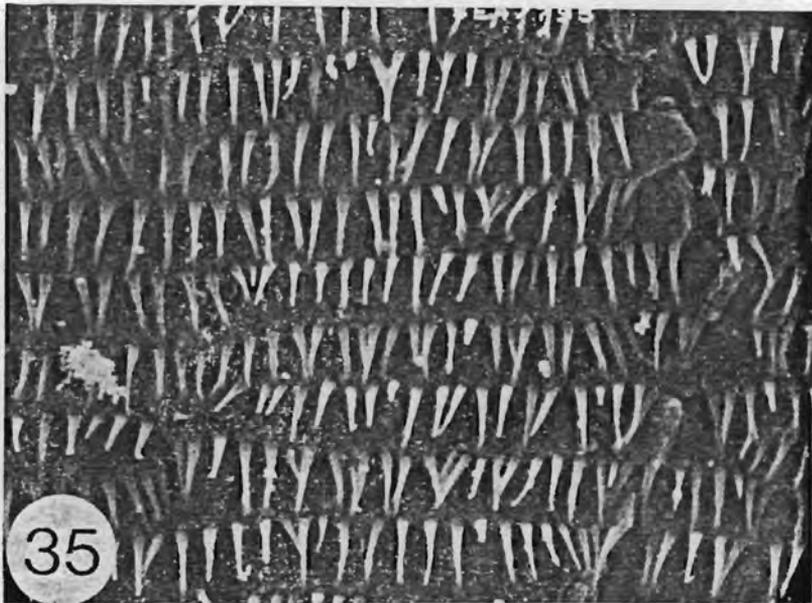
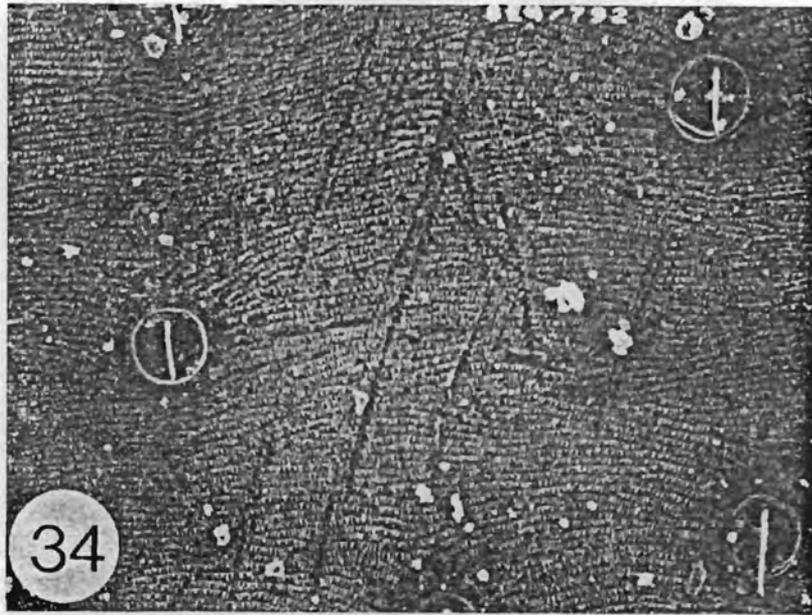
Figs. 28-29. *Phyllophaga rugipennis* ♀; micrografías SEM mostrando la microescultura del tegumento del tercio anterior del élitro izquierdo, destacando la abundancia de *microtrichia* orientadas antero-posteriormente; a 500 x (28) y a 2000 x (29).



Figs. 30-31. *Phyllophaga setifera* ♂; micrografías SEM mostrando la microestructura del tegumento y las macrochaetae del tercio anterior del élitro izquierdo; a 200 x (30) y a 2000 x (31). La orientación de las sedas y microtrichia es antero-posterior.



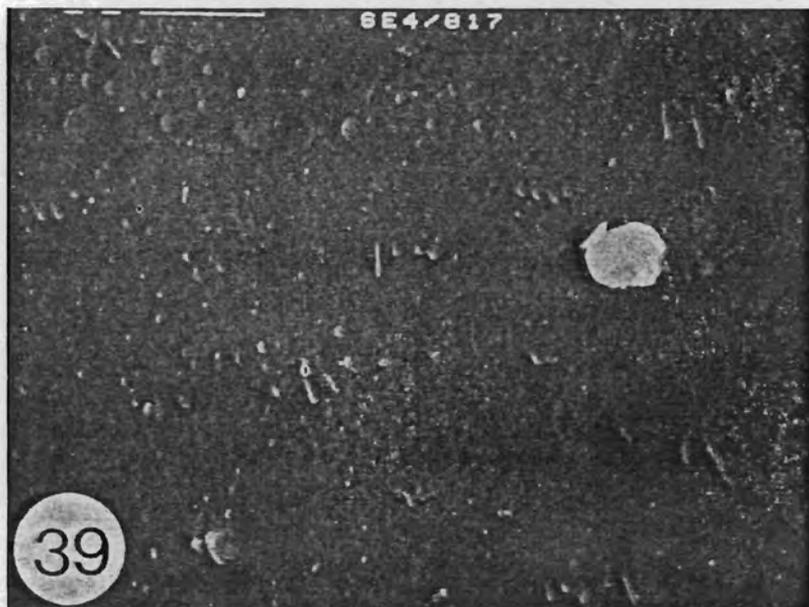
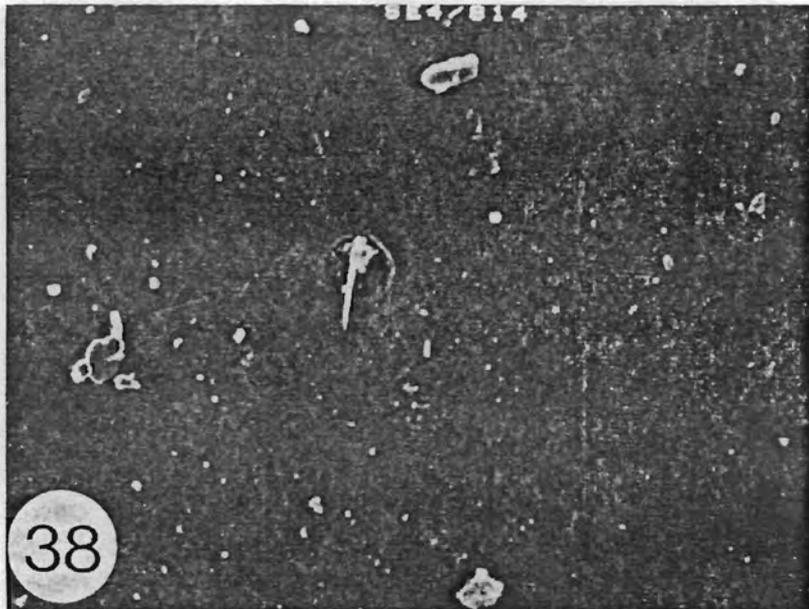
Figs. 32-33. *Phyllophaga sturmi* ♂, micrografías SEM mostrando la microestructura tegumentaria del tercio anterior del élitro izquierdo; a 200 x (32) y a 2000 x (33). La orientación de las sedas y microtrichia es antero-posterior.



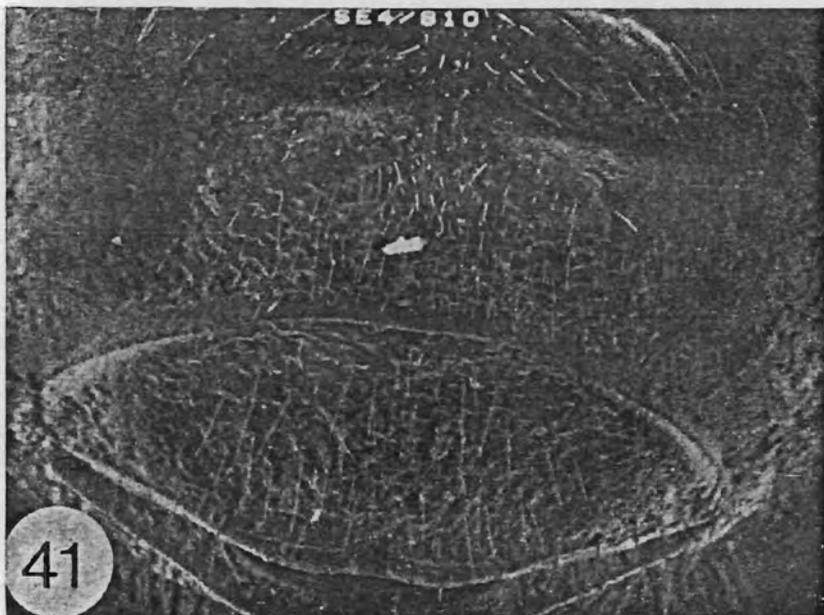
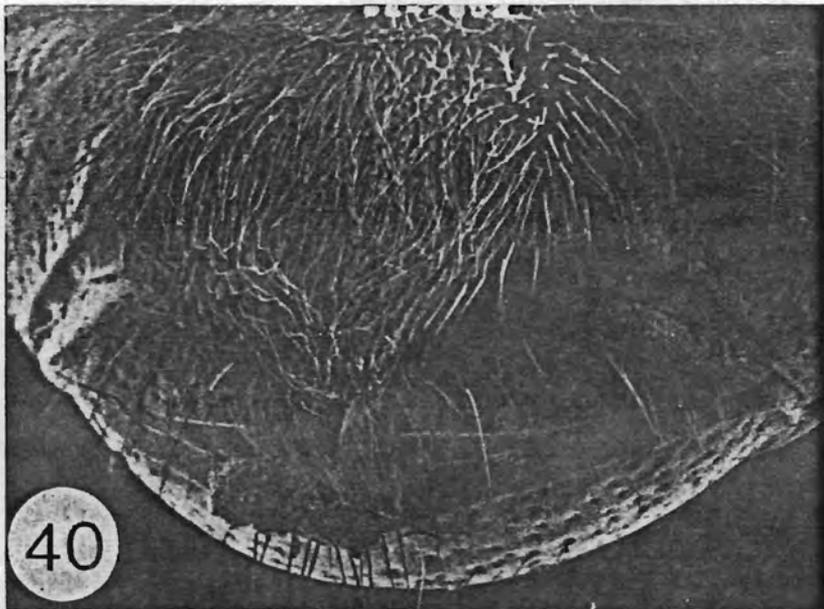
Figs. 34-35. *Phyllophaga testaceipennis*. Micrografías SEM del tercio anterior del élitro izquierdo masculino; a 200 x (34) y a 2000 x (35). La dirección de las microtrichia es antero-posterior.



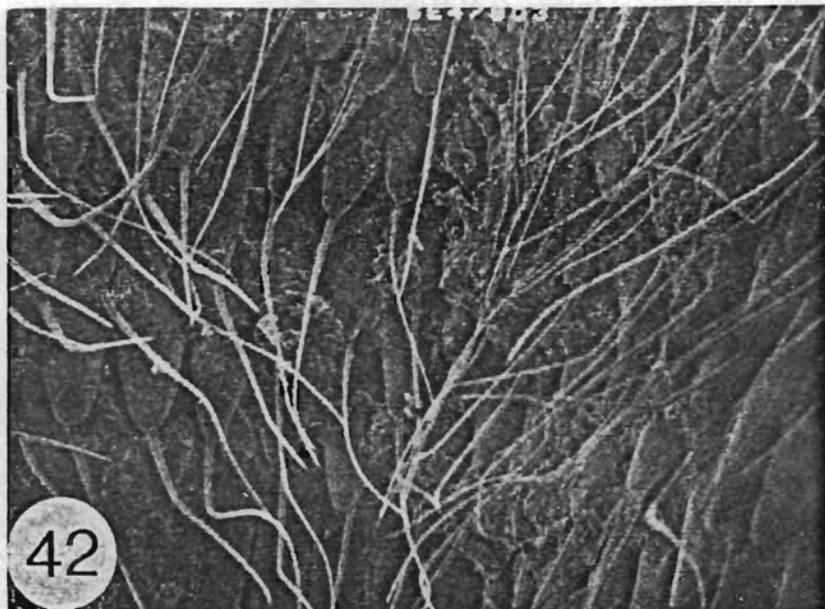
Figs. 36-37. *Phyllophaga cribricollis* ♂, micrografías SEM mostrando la microestructura tegumentaria del tercio anterior del élitro izquierdo; a 500 x (36) y a 2000 x (37).



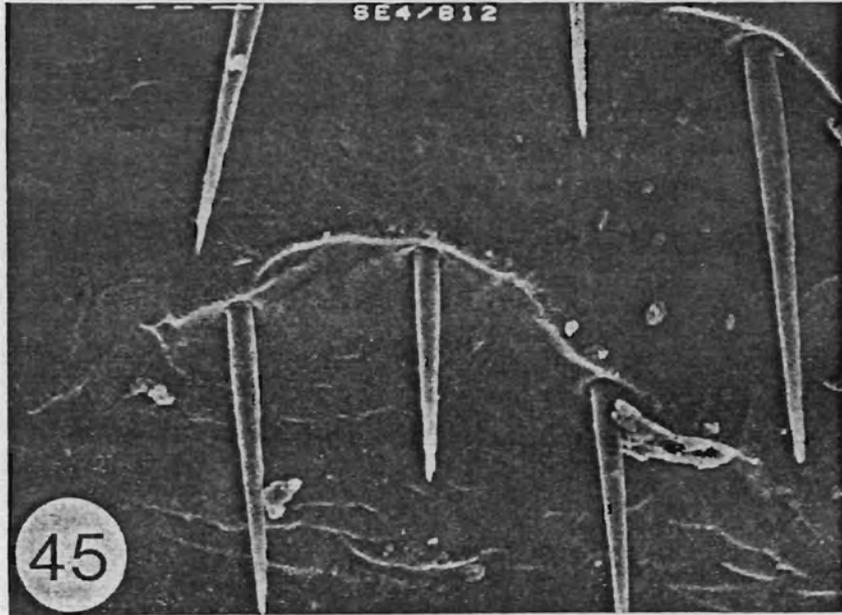
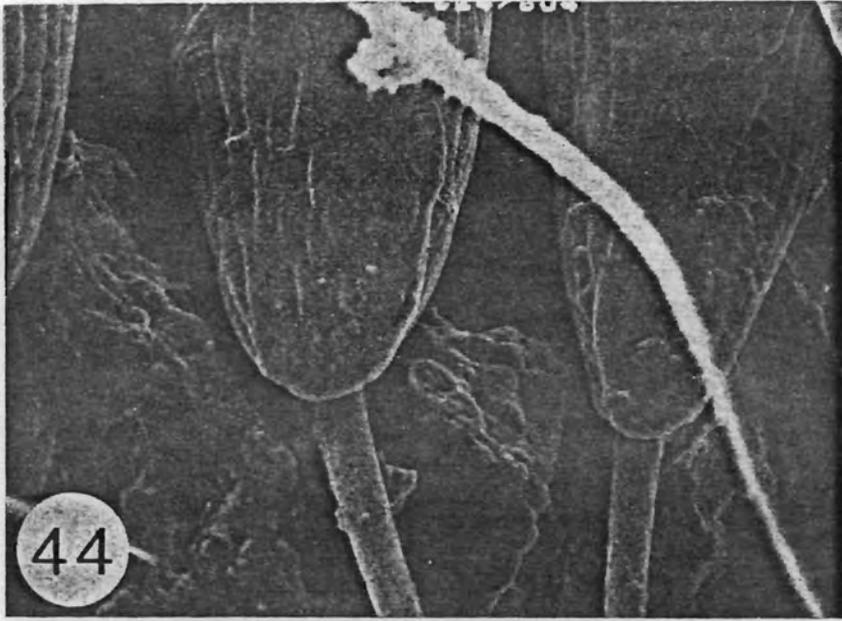
Figs. 38-39. *Phyllophaga ravida* ♀. Micrografías SEM del tercio anterior del élitro derecho mostrando la microescultura y la puntuación a 200 x (38) y a 2000 x (39). La dirección de las setae es antero-posterior.



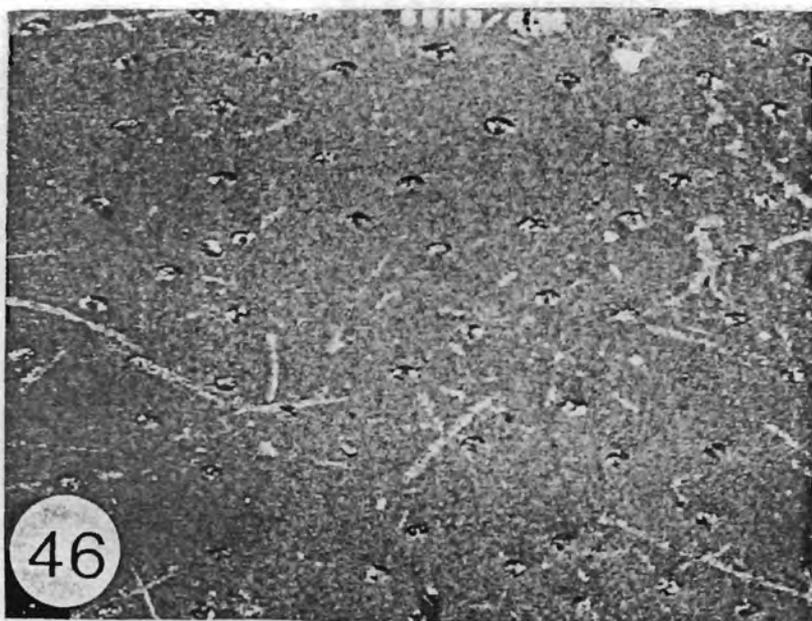
Figs. 40-41. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM mostrando detalles de la microestructura del VI esternito masculino de: 40) *P. obsoleta* x 18; y de 41) *P. cribricollis* x 18.



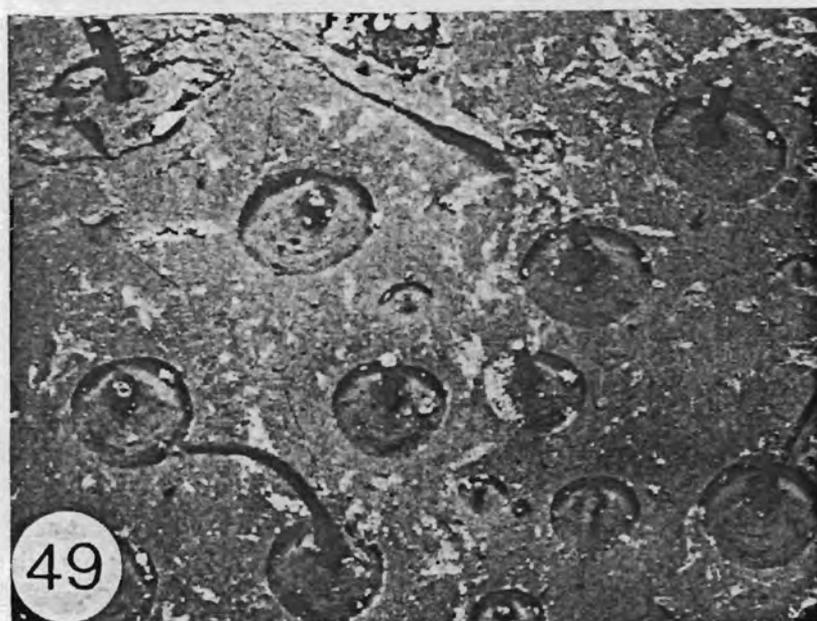
Figs. 42-43. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM 100 x mostrando detalles de la microestructura del VI esternito ♂ de *P. obsoleta* (42) y *P. cribricollis* (43).



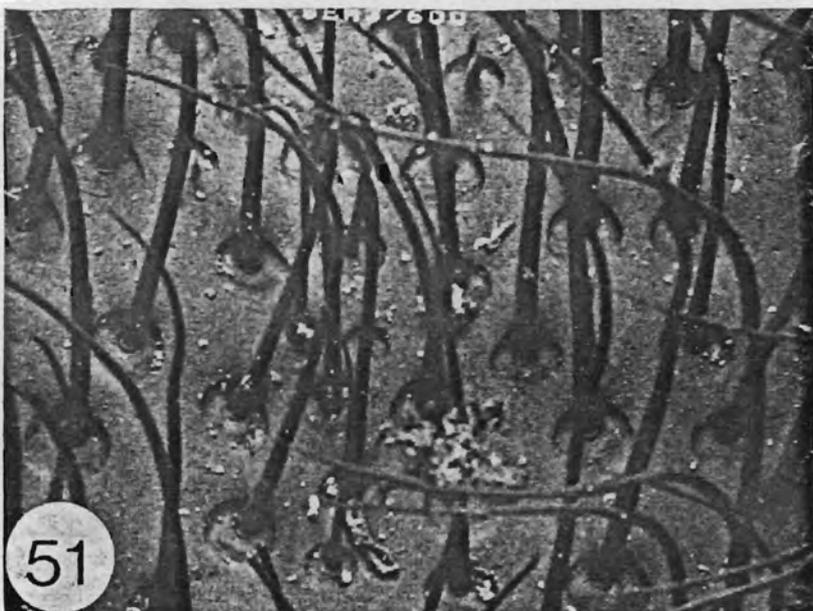
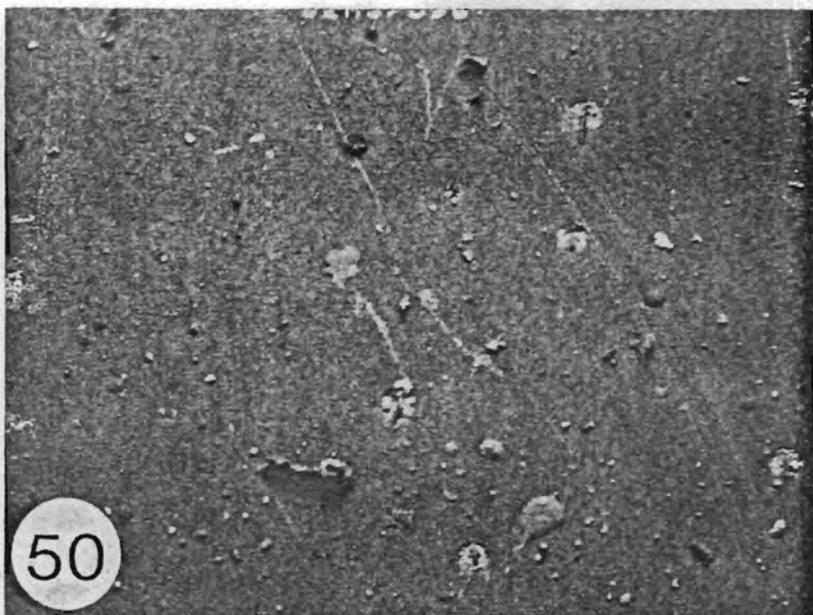
Figs. 44-45. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM 500 x mostrando mayores detalles de la microestructura setífera del VI esternito masculino de *P. obsoleta* (44) y *P. cribricollis* (45).



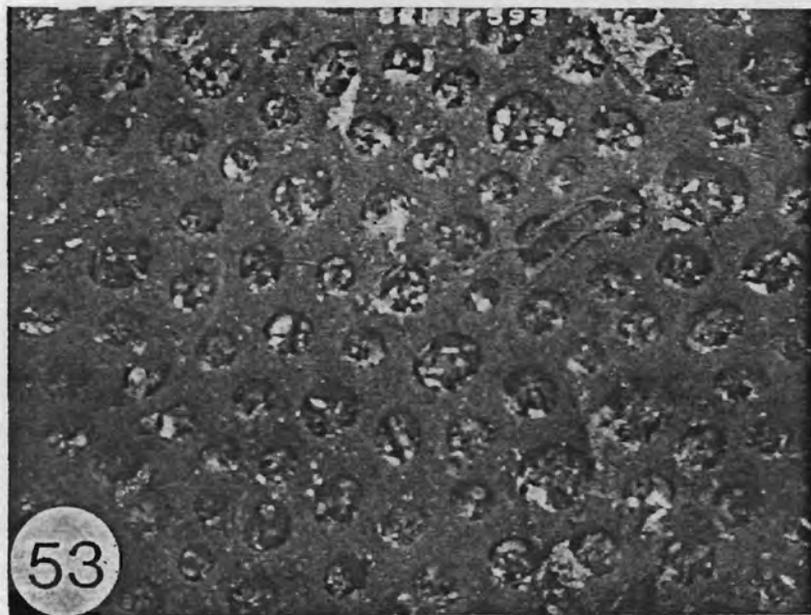
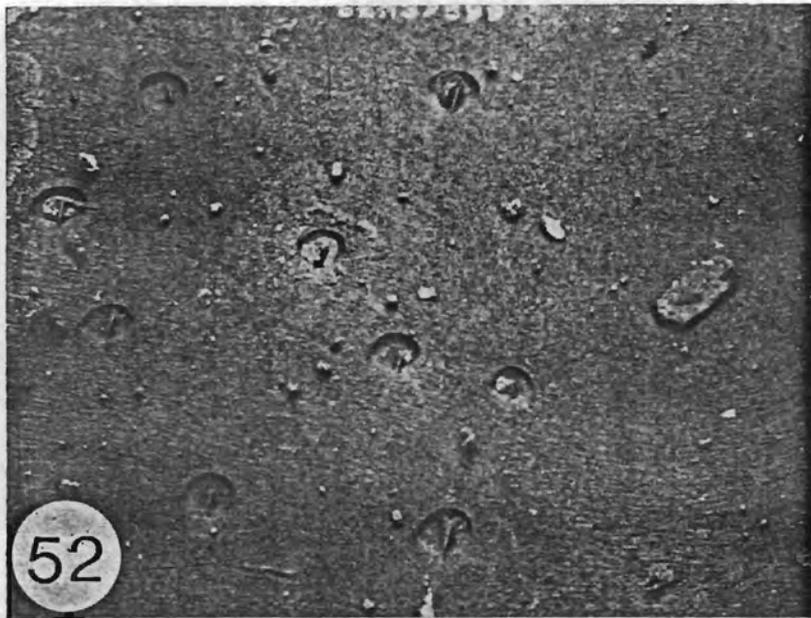
Figs. 46-47. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM mostrando la microcultura del disco pronotal de: 46) *P. (Listrochelus) cavata* ♂, x 100; y de 47) *P. crinipennis* (lectotipo ♀) x 100.



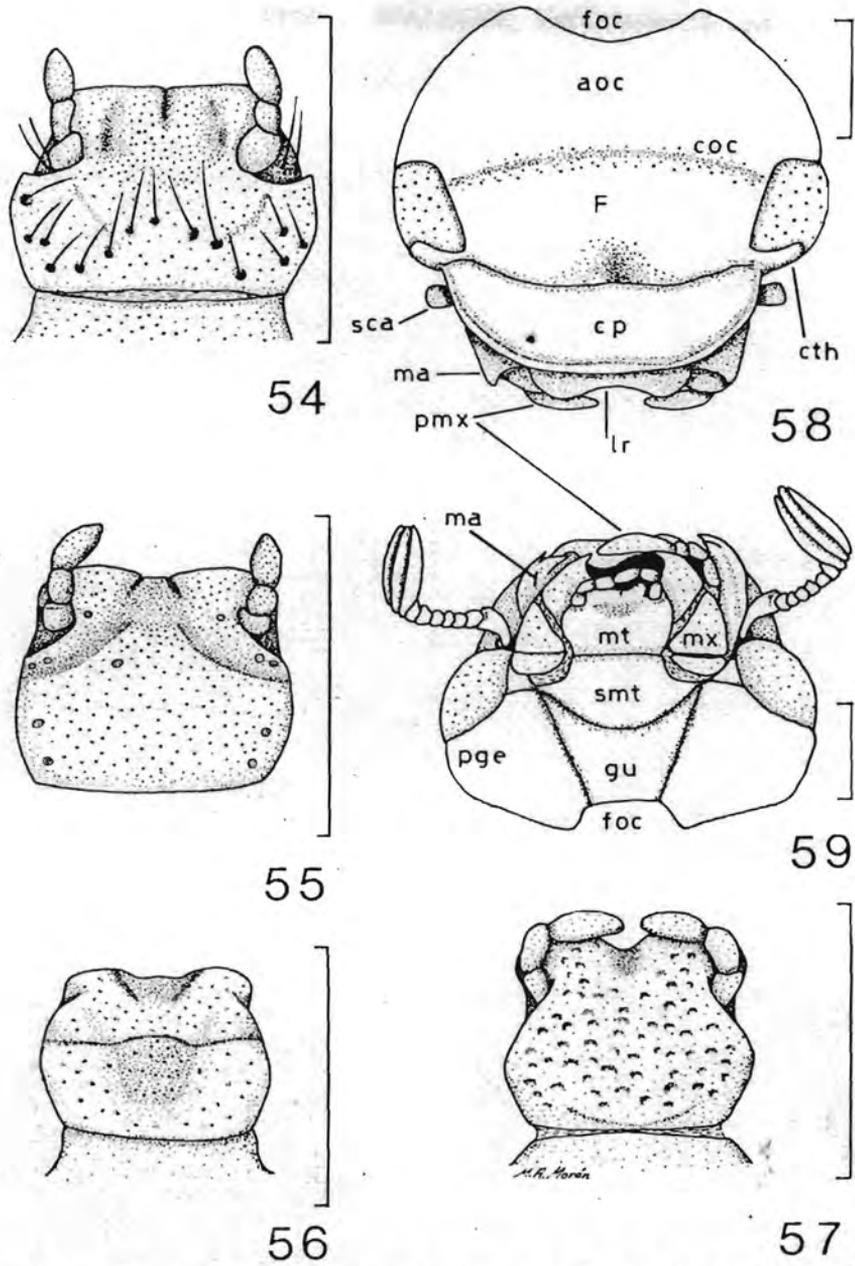
Figs. 48-49. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM mostrando la microestructura del disco pronotal en: 48) *P. (Phytalus) obsoleta* ♂, x 100 y en 49) *P. (Phyllophaga) xanthe* ♂, x 100.



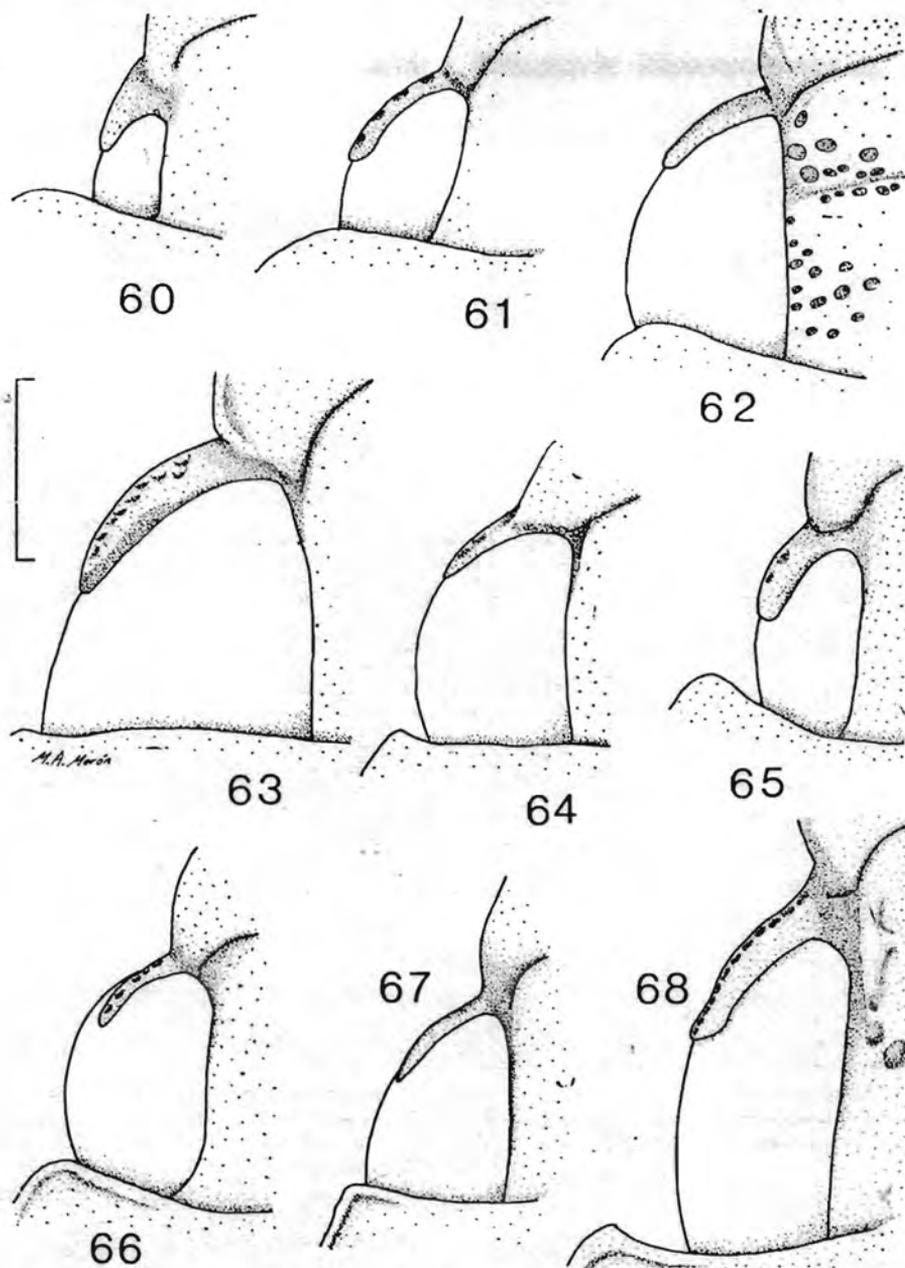
Figs. 50-51. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM mostrando la microcultura del disco pronotal en: 50) *P. ravidia longiclava* ♂, x 100; y en 51) *P. heteronycha* ♀, x 100.



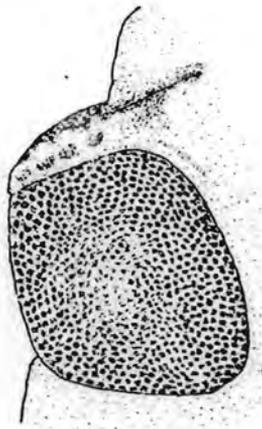
Figs. 52-53. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM mostrando la microescultura del disco pronotal de: 52) *P. sturmi* ♀, x 100; y 53) del lectotipo de *P. punctulicollis* ♂, x 100.



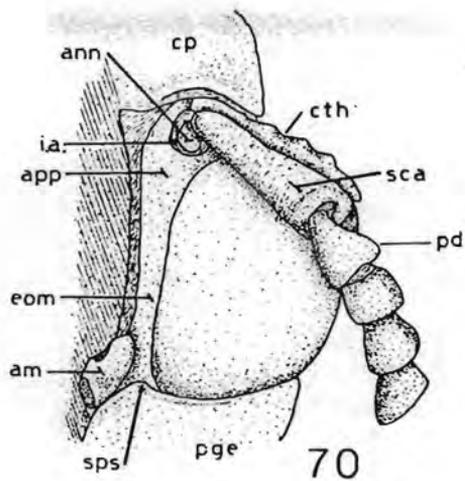
Figs. 54-59. *Phyllophaga* spp. Vistas ventrales del mentón en: 54) *P. (P.) longipilosa*; 55) *P. (Phytalus) trichodes*; 56) *P. (Listrochelus) cavata*, eliminando los palpos; 57) *P. (Chlaenobia)* sp. 58) Vista dorsal de la cabeza de *P. longipilosa*; 59) Vista ventral de la misma. Líneas = 1 mm.



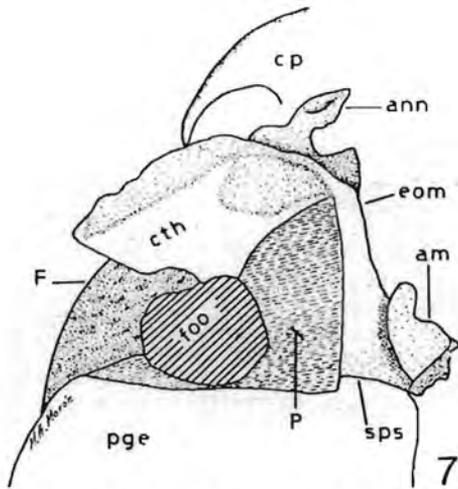
Figs. 60-68. *Phyllophaga* spp. Vistas dorsales del área ocular izquierda de: 60) *P. (Tostegoptera) lanceolata*; 61) *P. (Listrochelus) disparilis*; 62) *P. (L.) praesidii*; 63) *P. (P.) gigantea*; 64) *P. (Chlaenobia) scabripyga*; 65) *P. (P.) molopia*; 66) *P. (Phytalus) ciudadensis*; 67) *P. (Phyllophaga) xanthe*; 68) *P. (Triodonyx) lalanza*. En todas se muestra la estructura del canthus. Línea = 1 mm.



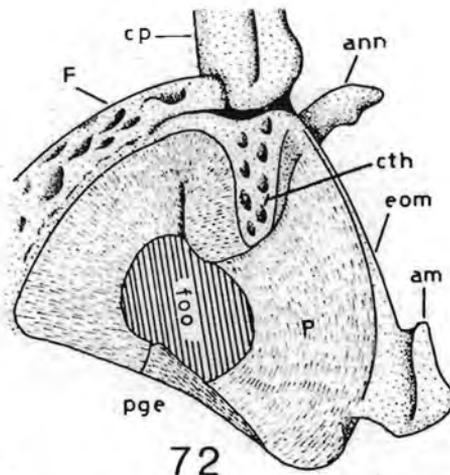
69



70

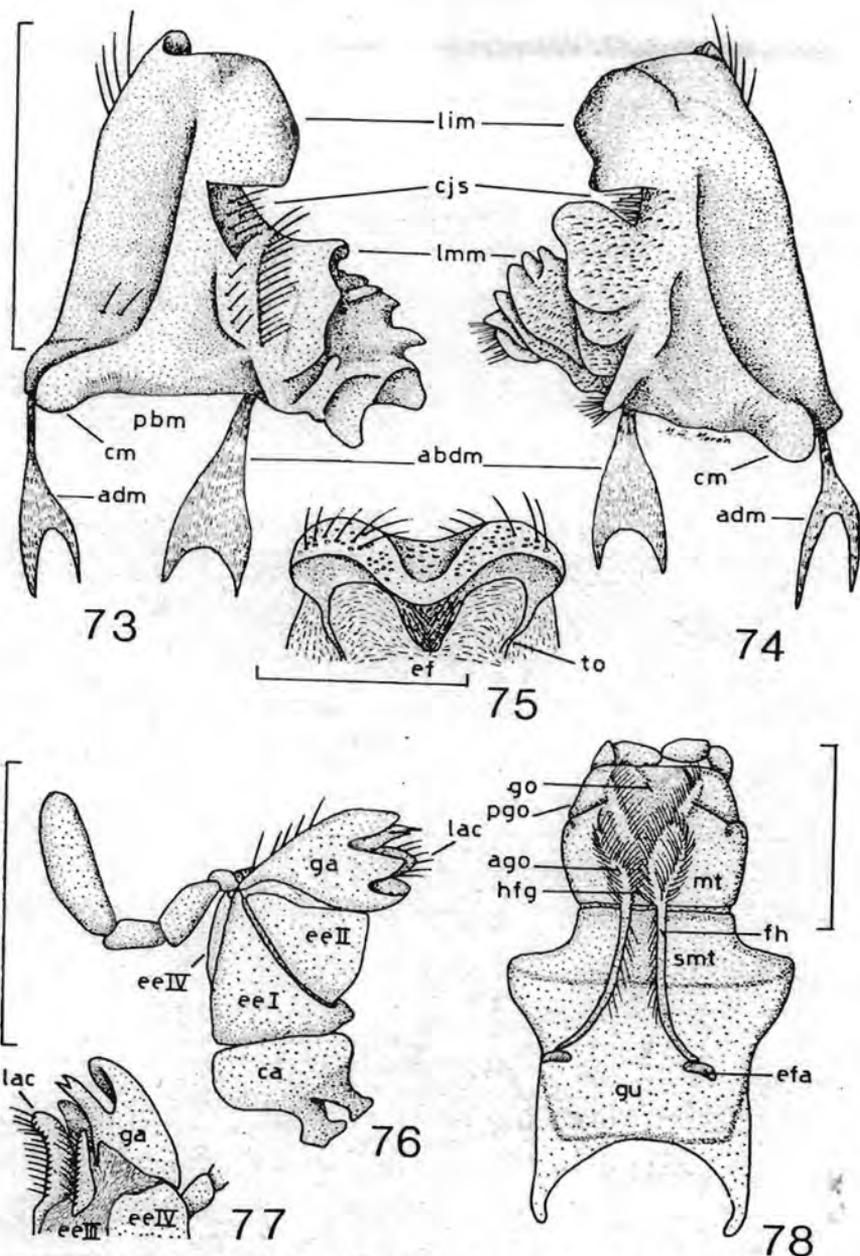


71

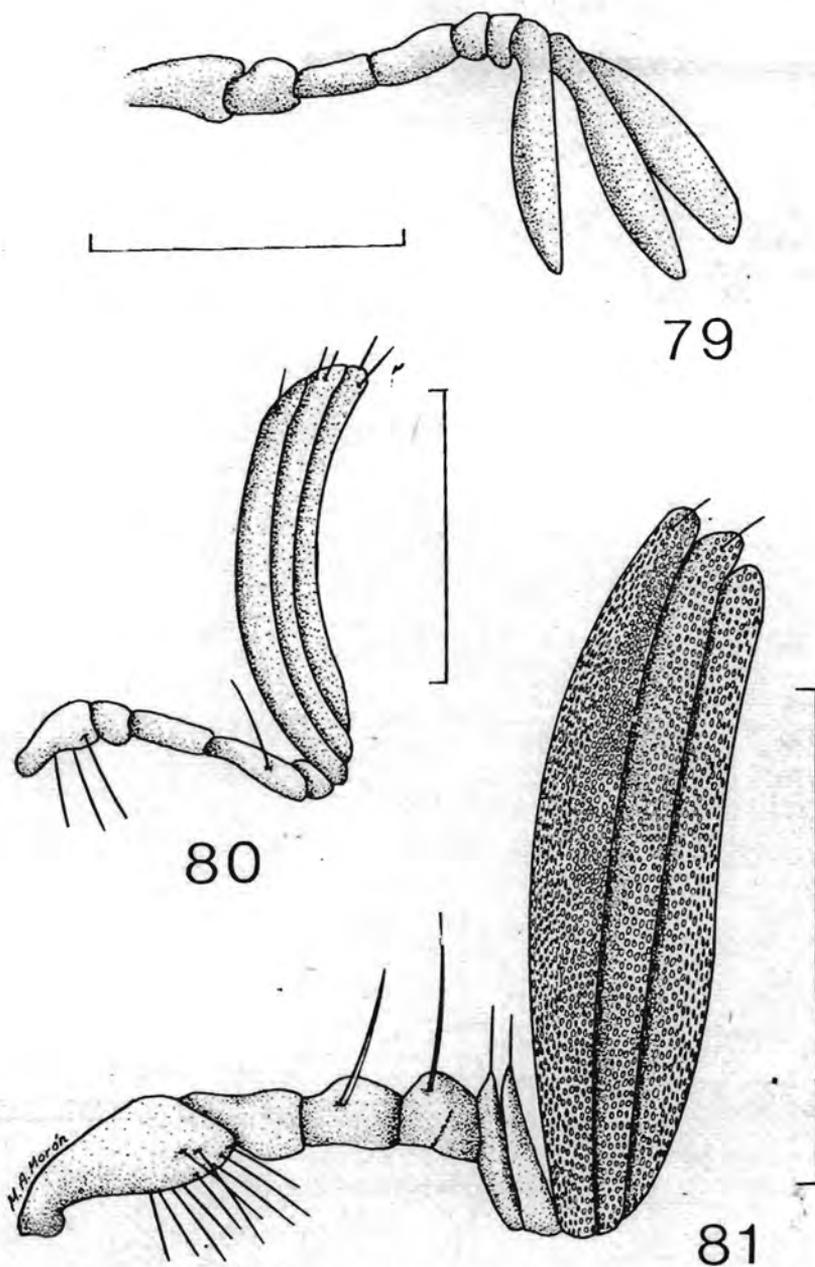


72

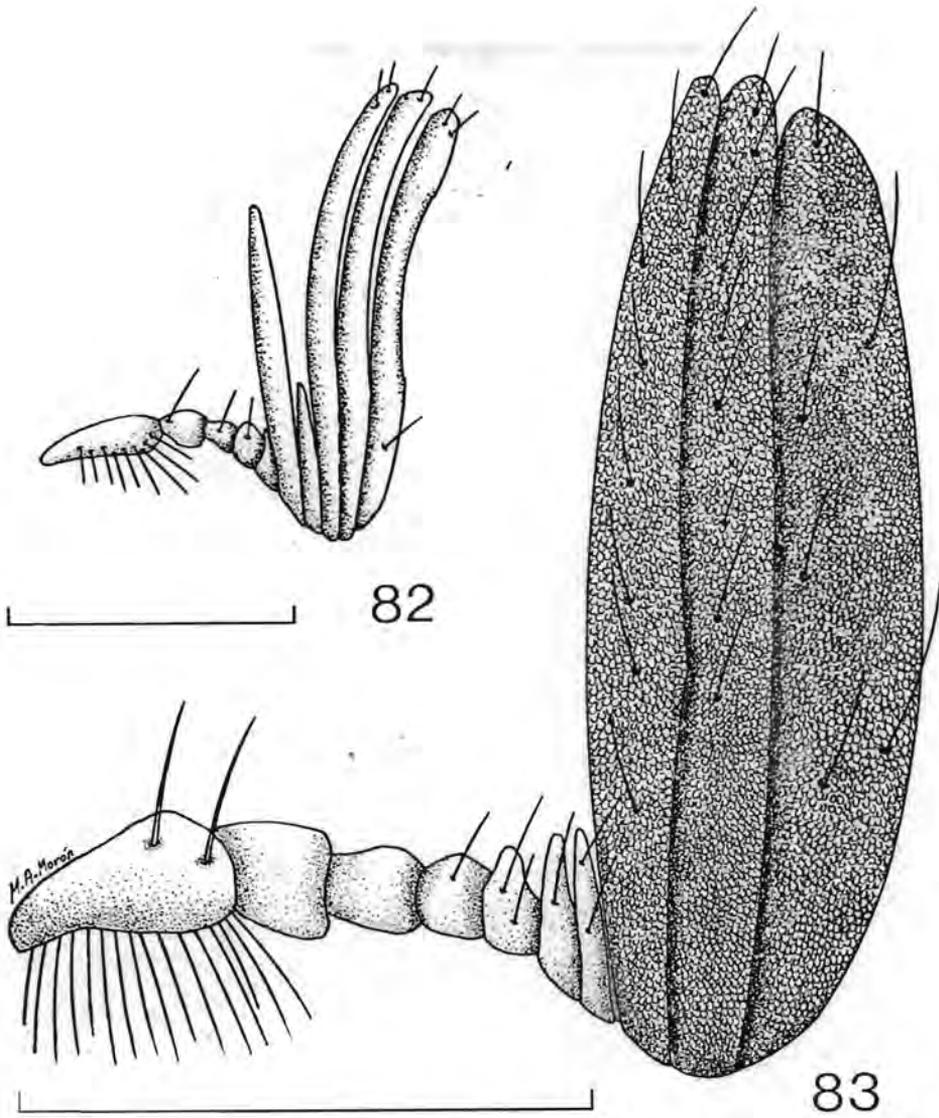
Figs. 69-72. *Phyllophaga (P.) longipilosa*. 69) Estructura del canthus ocular. 70) Vista ventral del área ocular, mostrando la inserción antenal. 71) Vista ventro-lateral de la cavidad ocular después de remover todas las unidades visuales, mostrando el foramen óptico. 72) Vista lateral de la cavidad ocular, después de remover las unidades visuales, mostrando la estructura oculta del canthus.



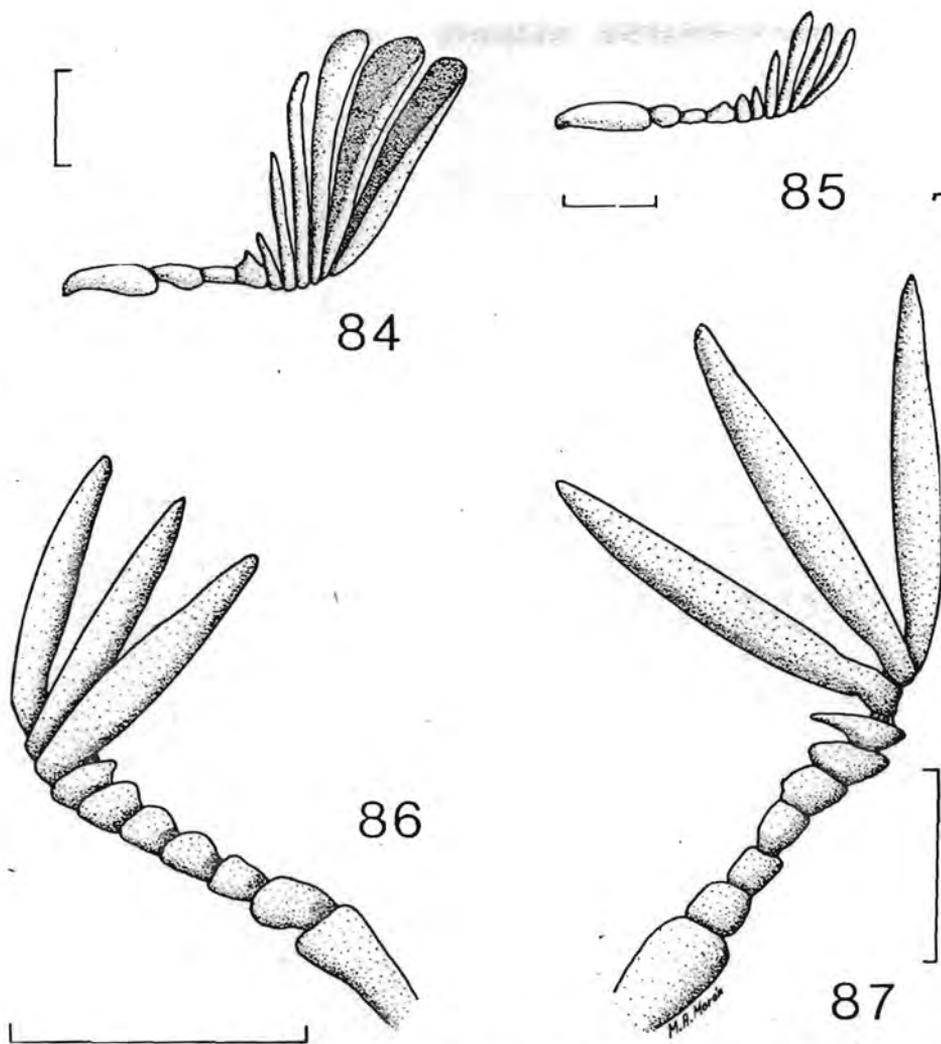
Figs. 73-78. *Phyllophaga (P.) longipilosa*. 73) Vista ventral de la mandíbula derecha. 74) Vista ventral de la mandíbula izquierda. 75) Vista fronto-ventral del labro, mostrando la epifaringe. 76) Vista ventral maxila derecha. 77) Detalle en vista dorsal del ápice de la maxila derecha. 78) Vista interna de la hipofaringe, mentón y gula.
 Líneas = 1 mm.



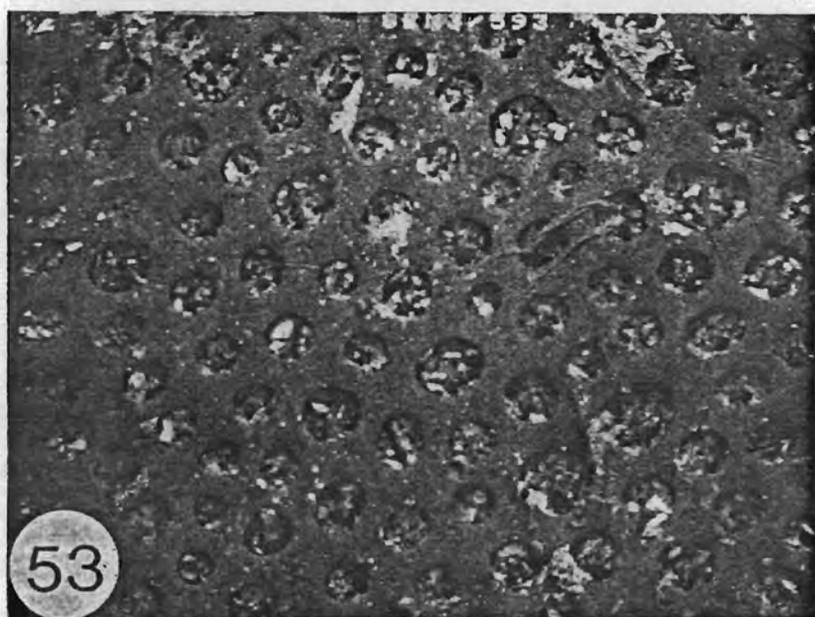
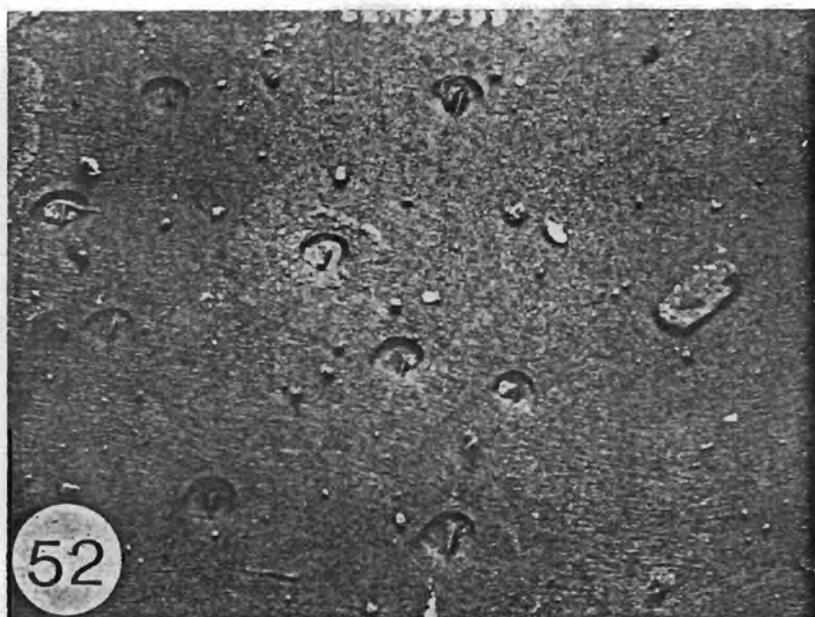
Figs. 79-81. Antenas de *Phyllophaga* spp. 79) Vista dorsal de la antena izquierda femenina de *P. (Chlaenobia)* sp. 80) Vista dorsal antena derecha masculina de *P. (Phytalus) poculifer*. 81) Vista dorsal antena derecha masculina de *P. unguicularis*. Líneas = 1 mm.



Figs. 82-83. Antenas de *Phyllophaga* spp. 82) Vista dorsal antena derecha masculina de *P. heterophylla*. 83) Vista dorsal antena derecha masculina de *P. stipitalis*.
 Líneas = 1 mm.



Figs. 84-87. Antenas de *Phyllophaga* spp. 84) Vista dorsal antena derecha masculina de *P. pentaphylla*. 85) Vista dorsal antena derecha femenina de *P. (Phytalus) pentaphylla*. 86) Vista dorsal antena izquierda masculina de *P. longipilosa*. 87) Vista dorsal antena derecha masculina de *P. (Phytalus) trichodes*. Líneas = 1 mm.



Figs. 52-53. *Phyllophaga* spp. Micrografías SEM mostrando la microescultura del disco pronotal de: 52) *P. sturmi* ♀, x 100; y 53) del lectotipo de *P. punctulicollis* ♂, x 100.

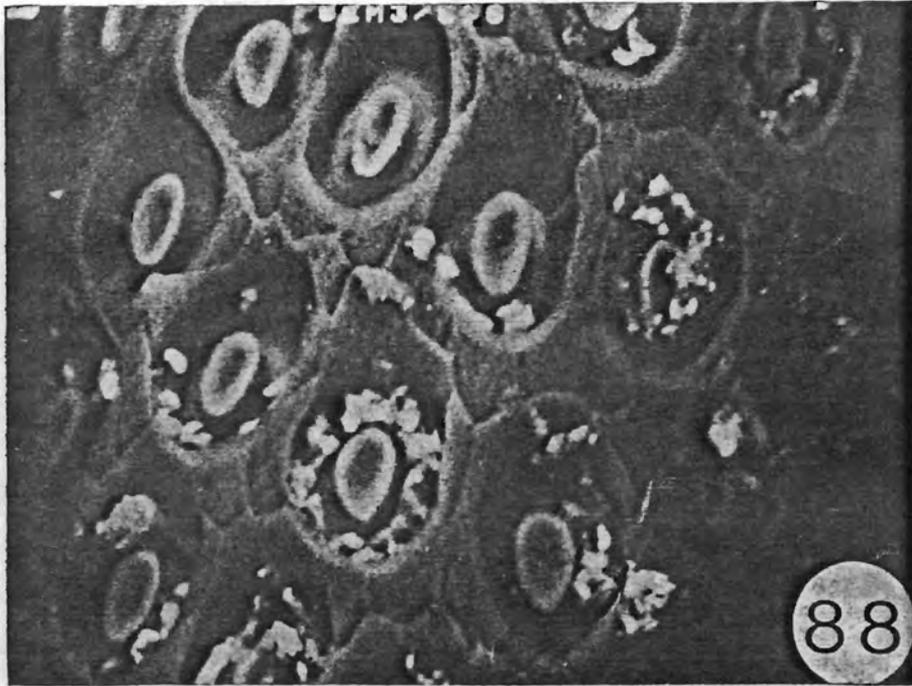
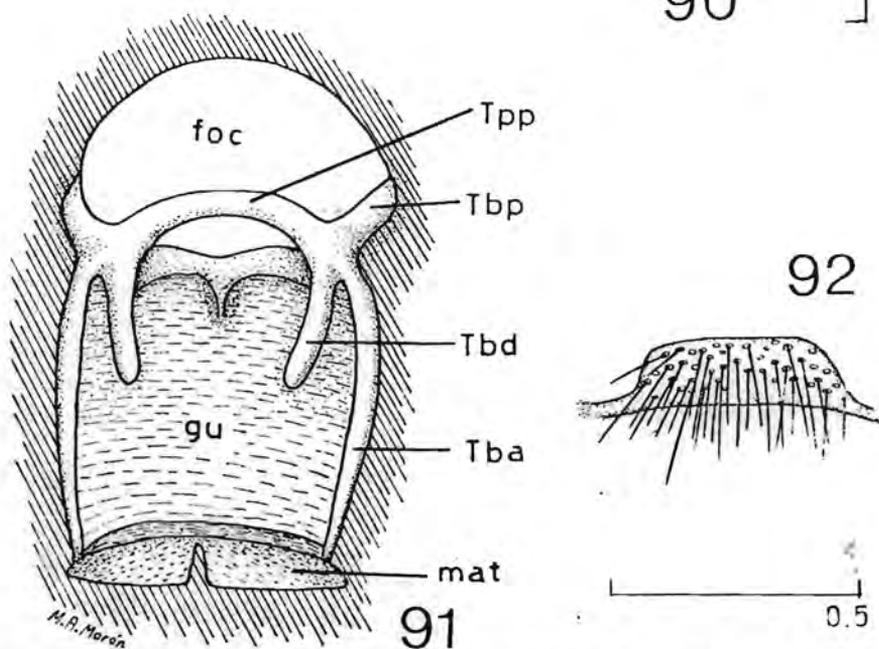
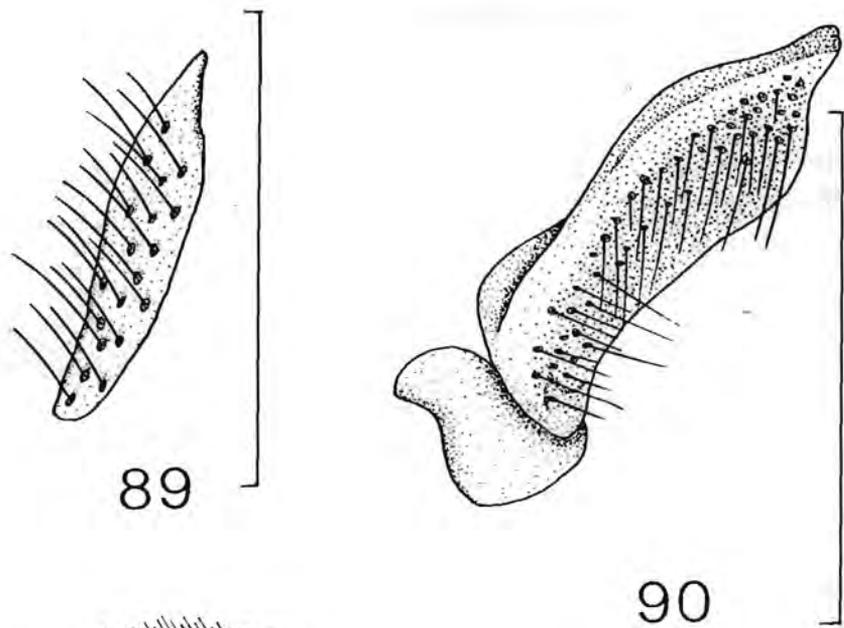
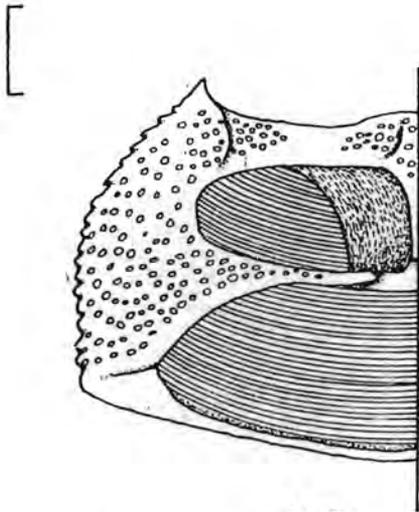


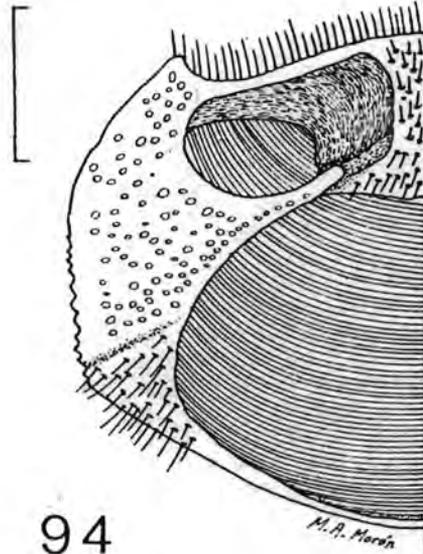
Fig. 88. Micrografía SEM mostrando la estructura de las sensillae de la lamela antenal proximal derecha de *Phyllophaga ravid longiclava* ♂, x 1000.



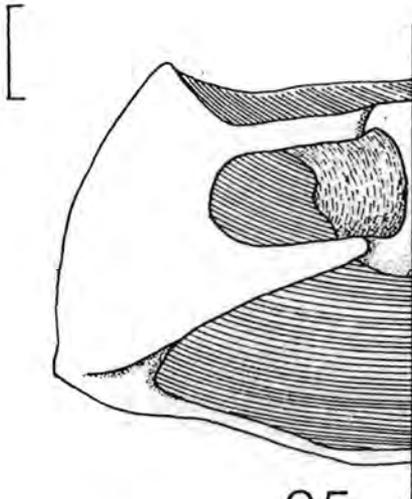
Figs. 89-92. *Phyllophaga integra*. 89) Vista externa del esclerito cervical dorsal derecho. 90) Vista externa de los escleritos cervicales ventrales derechos. 91) Vista interna anterodorsal del piso de la cavidad cefálica, mostrando el tentorium. 92) Escleritio intersegmental pro-mesotorácico de *P. (Eugastra) cribosea*; vista exterior. Líneas 89-91 = 1 mm; línea 92 = 0.5 mm.



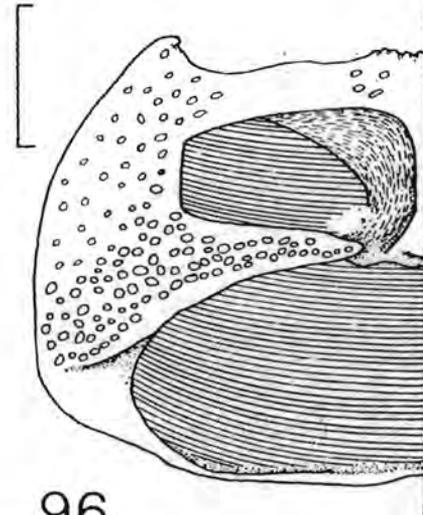
93



94

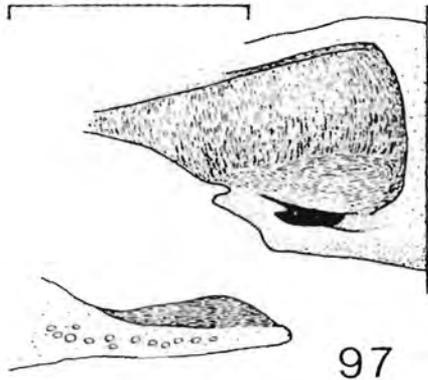


95

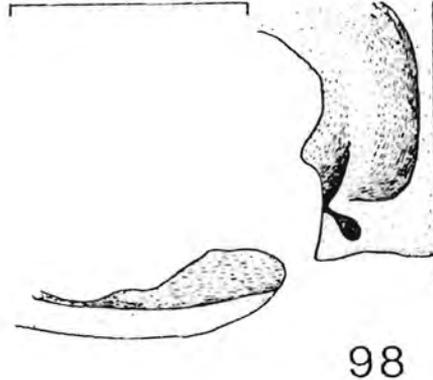


96

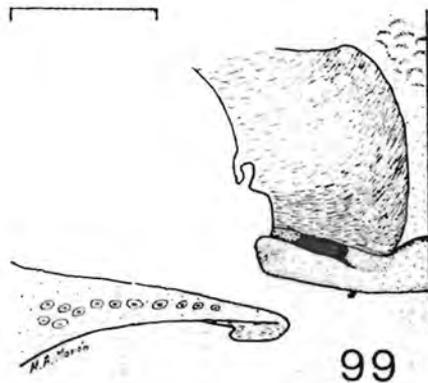
Figs. 93-96. Vistas ventrales de la mitad derecha del protórax de: 93) *P. (Phytalus) trichodes*; 94) *P. (Listrochelus) cavatus*; 95) *P. (P.) longipilosa*, eliminando los detalles de puntuación y cobertura setífera; 96) *P. (Chlaenobia) sp.* Líneas = 1 mm.



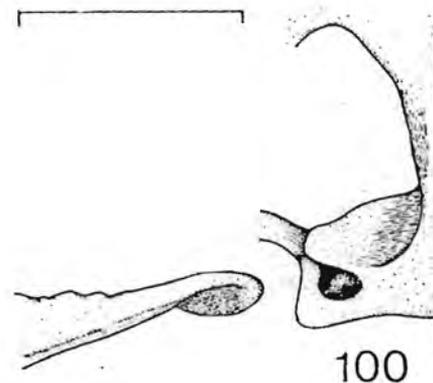
97



98

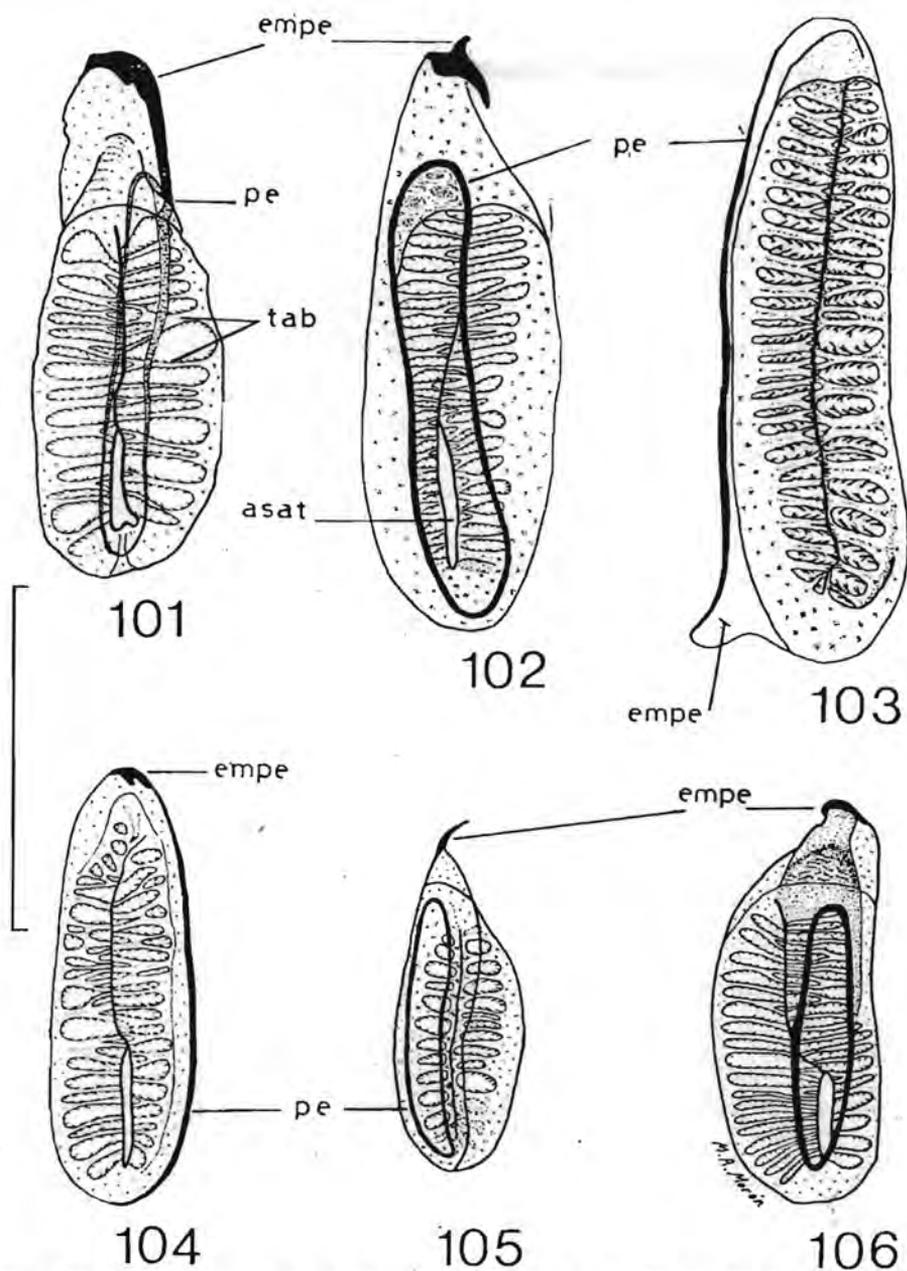


99

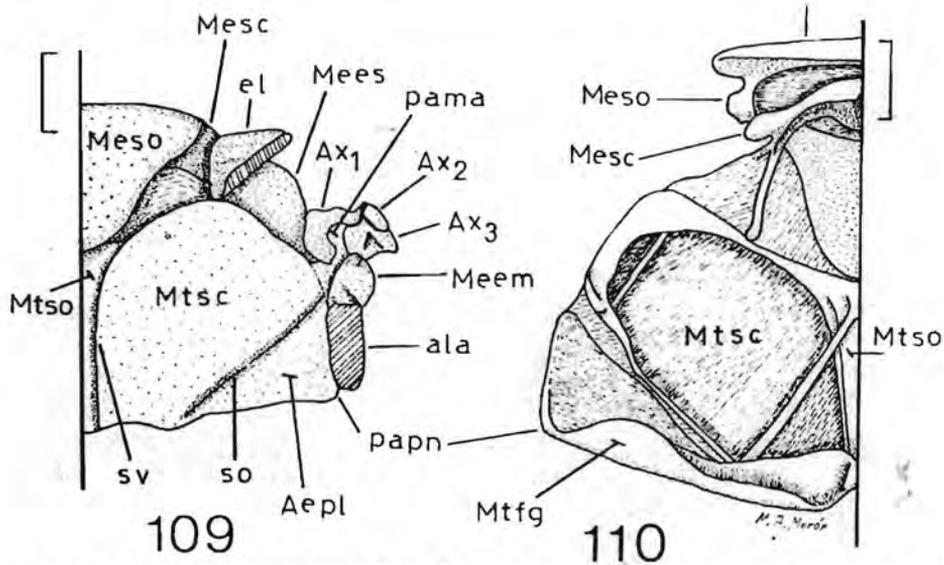
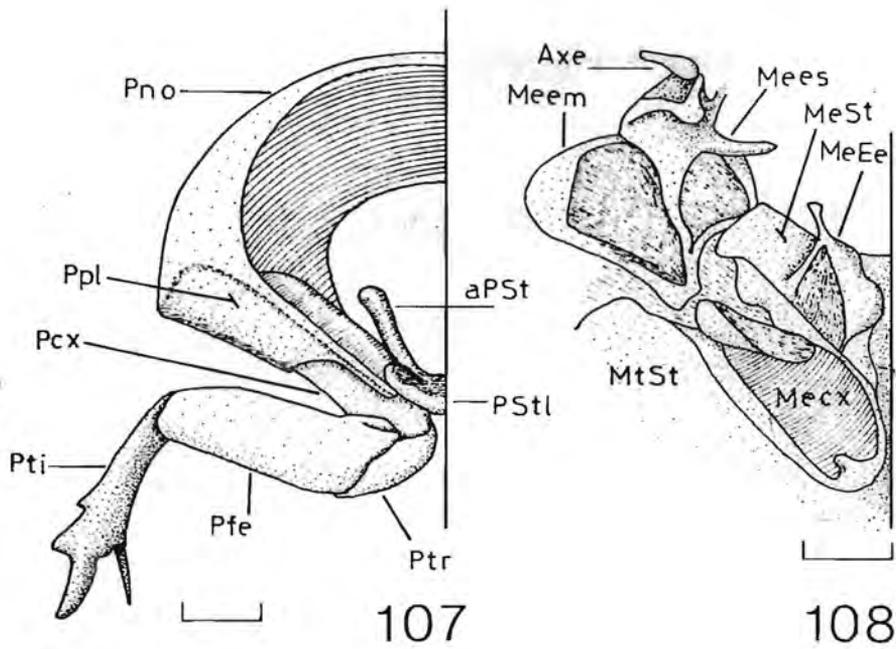


100

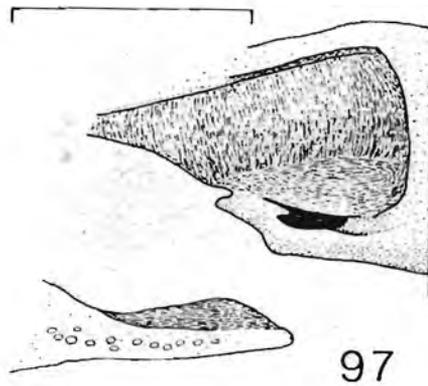
Figs. 97-100. Aspecto postero-ventral del borde posterior derecho del proesternón en: 97) *P. (Listrochetus) cavata*; 98) *P. (Chlaenobia) sp.*; 99) *P. (Phytalus) trichodes*; 100) *P. (Phyllophaga) longipilosa*. Mostrando el tipo de inserción con la estructura mesial del puente pleural. Líneas = 1 mm.



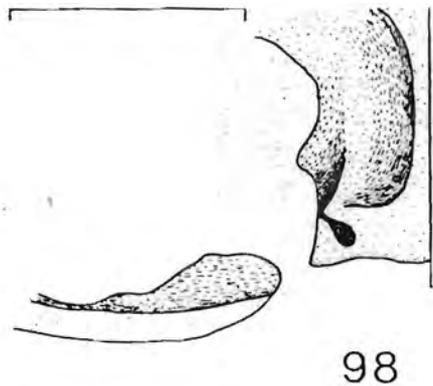
Figs. 101-106. Estructura de los estigmas mesotorácicos de: 101) *P. (P.) longipilosa*, v. interna; 102) *P. (Tostegoptera) lanceolata*, v. externa; 103) *P. (Eugastra) cribosa*, v. interna; 104) *P. (Chlaenobia)* sp. v. interna; 105) *P. (Phytalus) ciudadensis*, v. latero-externa; 106) *P. (Listrochelus) trochanter*, v. externa. Líneas = 1 mm.



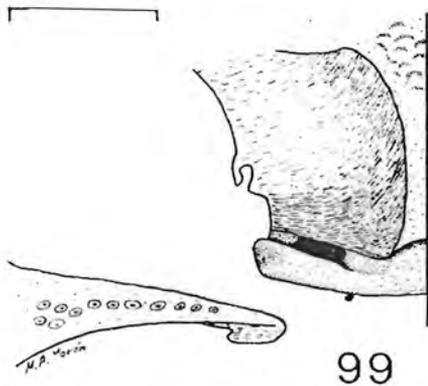
Figs. 107-110. *Phyllophaga longipilosa*, 107) Vista posterior del protórax mostrando el puente pleuro-esternal y la inserción de la procoxa. 108) Vista interna del meso-pleuron, mostrando el esclerito axilar del élitro. 109) Vista dorsal del pterotórax mostrando los escleritos axilares del ala metatorácica. 110) Vista interna del pterotórax mostrando los apodermas tergaes. Líneas = 1 mm.



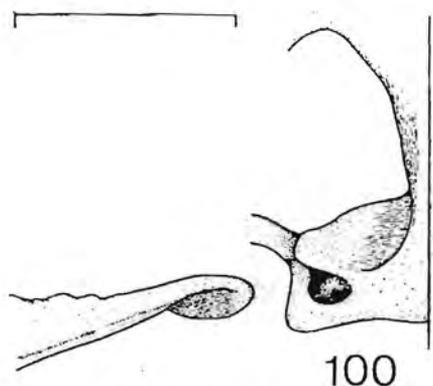
97



98

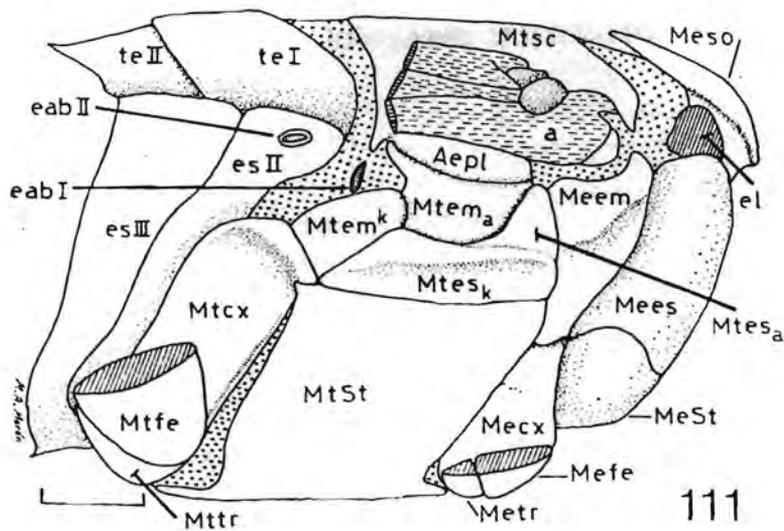


99

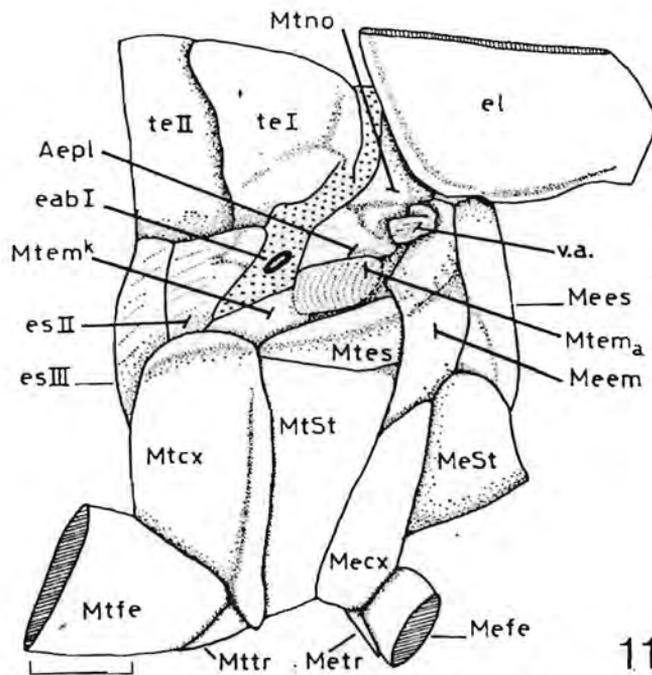


100

Figs. 97-100. Aspecto postero-ventral del borde posterior derecho del proesternón en: 97) *P. (Listrochelus) cavata*; 98) *P. (Chlaenobia) sp.*; 99) *P. (Phytalus) trichodes*; 100) *P. (Phyllophaga) longipilosa*. Mostrando el tipo de inserción con la estructura mesial del puente pleural. Líneas = 1 mm.

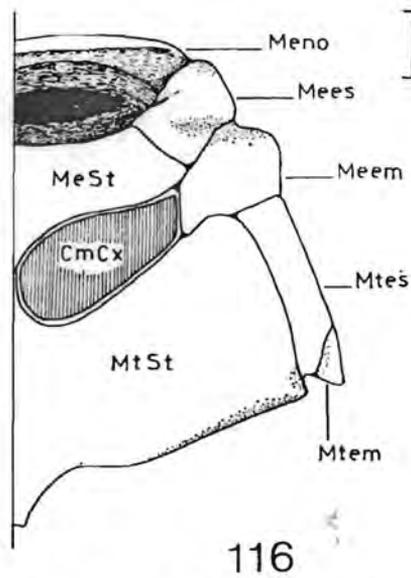
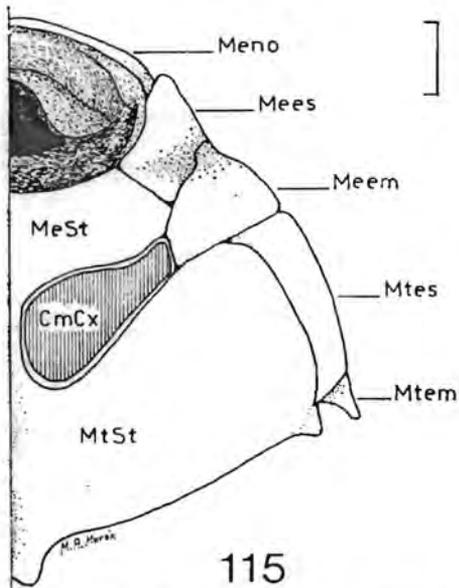
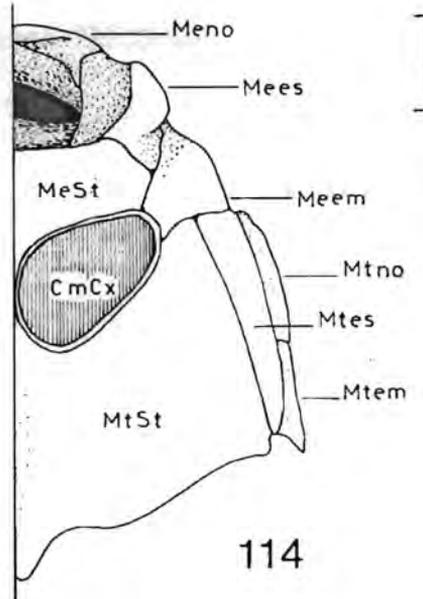
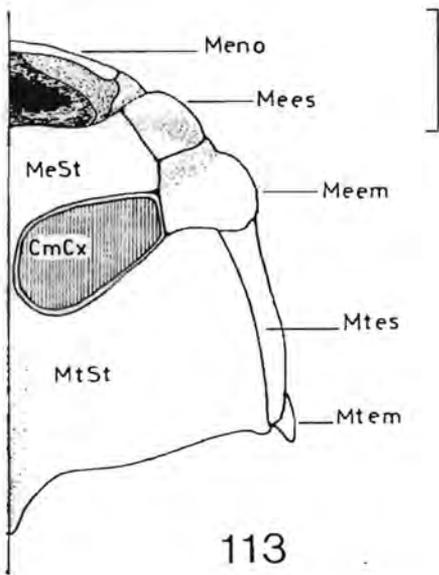


111

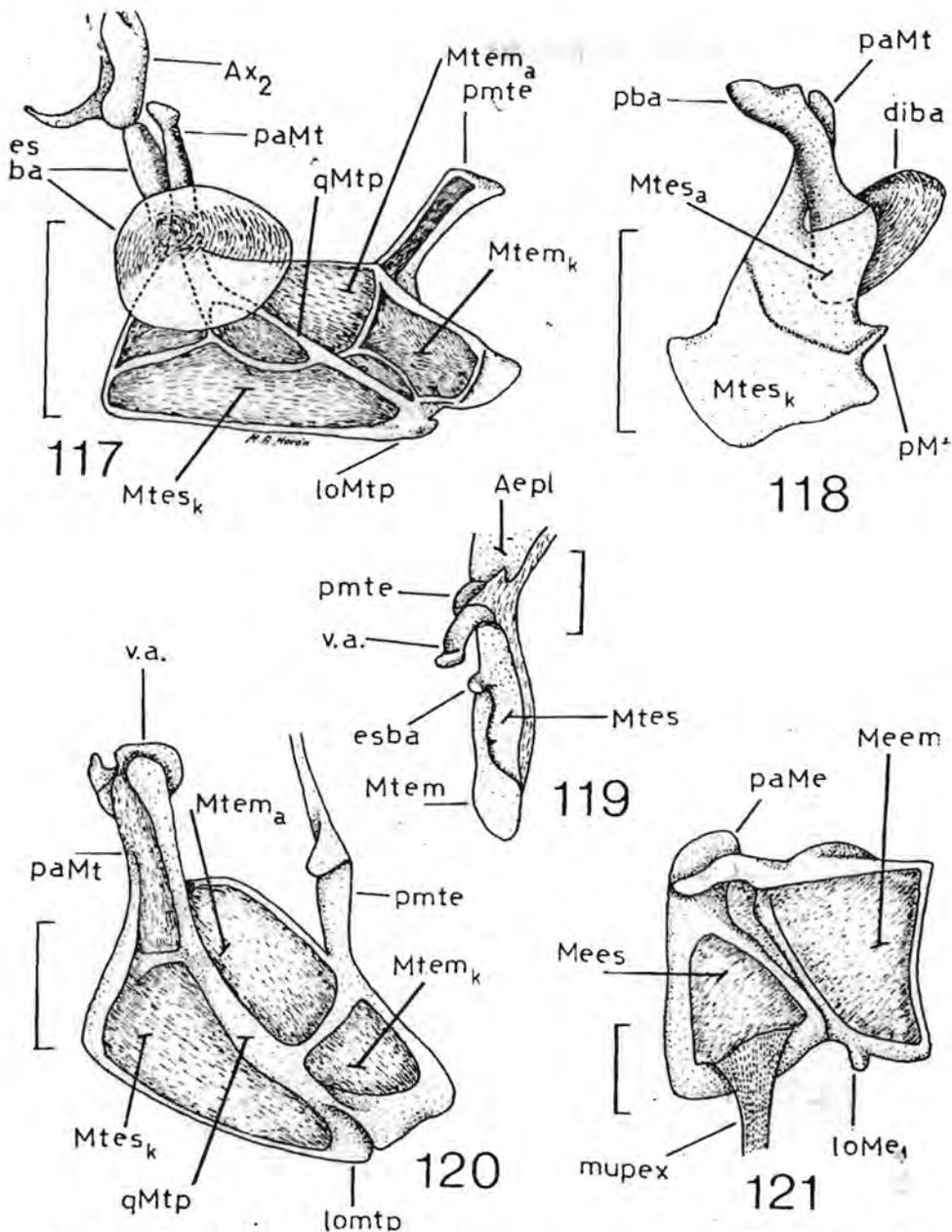


112

Figs. 111-112. *Phyllophaga* spp. vistas laterales derechas del pterotórax de la especie alada *P. (Chlaenobia) tumulosa* 111; y de la especie áptera *P. (Eugastra) cribosa* 112; las cuales muestran las modificaciones de los escleritos laterales debidas a la reducción alar. La guía de abreviaturas se presenta en el cuadro 6. Líneas = 1 mm.

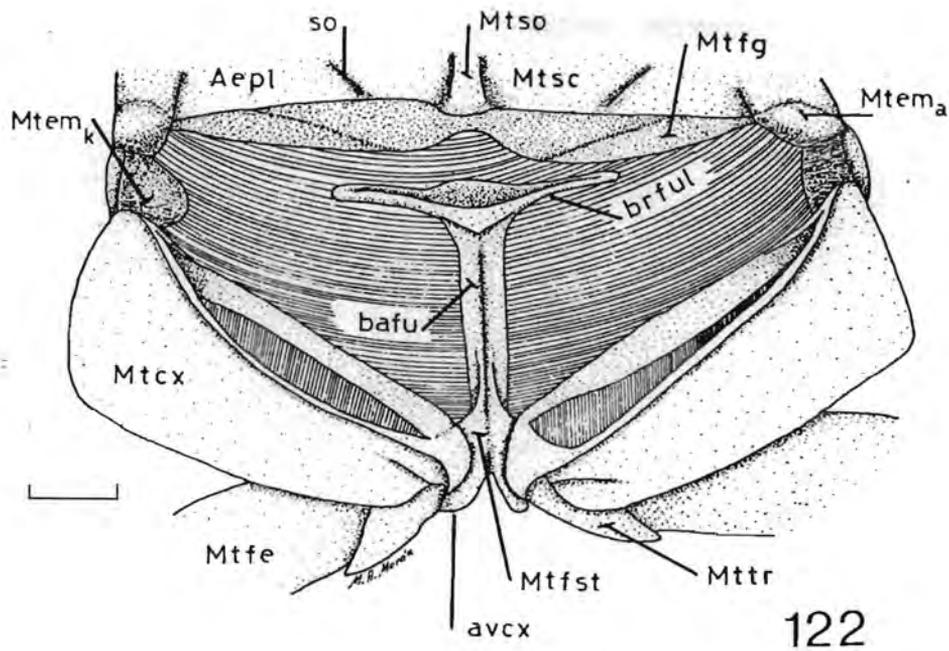


Figs. 113-116. *Phyllophaga* spp. Vistas ventrales del pterotórax de: 113) *P. (Listrochelus) cavata*; 114) *P. (Chlaenobia) sp.*; 115) *P. longipilosa*; 116) *P. (Phytalus) trichodes*. (Solo se muestra la mitad izquierda en todas las figuras). Líneas = 1 mm.

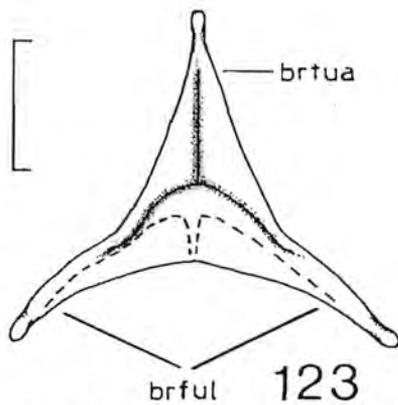


Figs. 117-121. Escleritos pterotorácicos. 117) Vista interna del metapleuron de *P. longipilosa*, mostrando los escleritos axiales de las alas; 118) Vista antero-lateral del metapleuron derecho de *P. longipilosa*; 119) Vista fronto-lateral del metapleuron derecho de *P. (Eugastra) cribosa*, mostrando la reducción de los escleritos axilares; 120) Vista interna del metapleuron derecho de *P. (Eugastra) cribosa*; 121) Vista interna del mesopleuron de *P. (E.) cribosa*, mostrando su simplificación (compárese con la fig. 108).

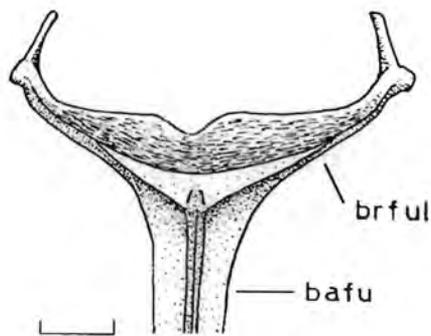
Líneas = 1 mm.



122

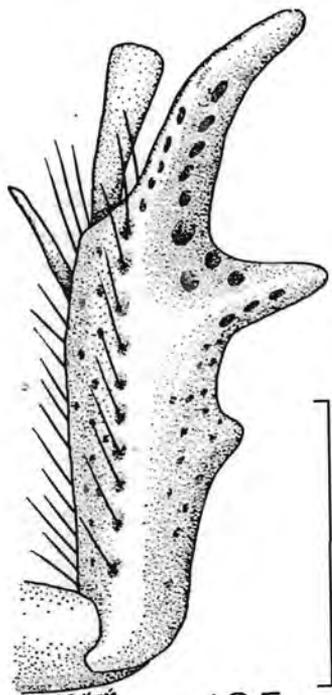


123



124

Figs. 122-124. 122) Vista postero-dorsal del metatórax de *P. longipilosa* mostrando la posición del metaendosternito y la inserción de las metacoxas. 123) Vista dorsal del metaendosternito de *P. longipilosa* mostrando los tres brazos característicos de las especies aladas. 124) Vista caudal del metaendosternito de *P. (Eugastra) cribosa* mostrando la ausencia del brazo anterior característica de las especies ápteras. Líneas = 1 mm.



125

H. A. Morón



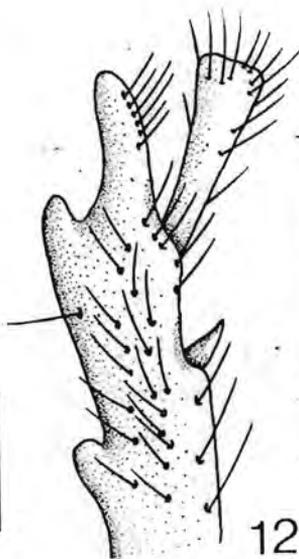
126



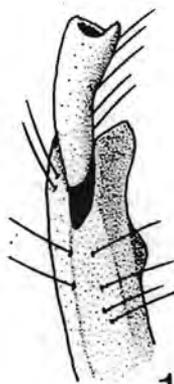
127



128

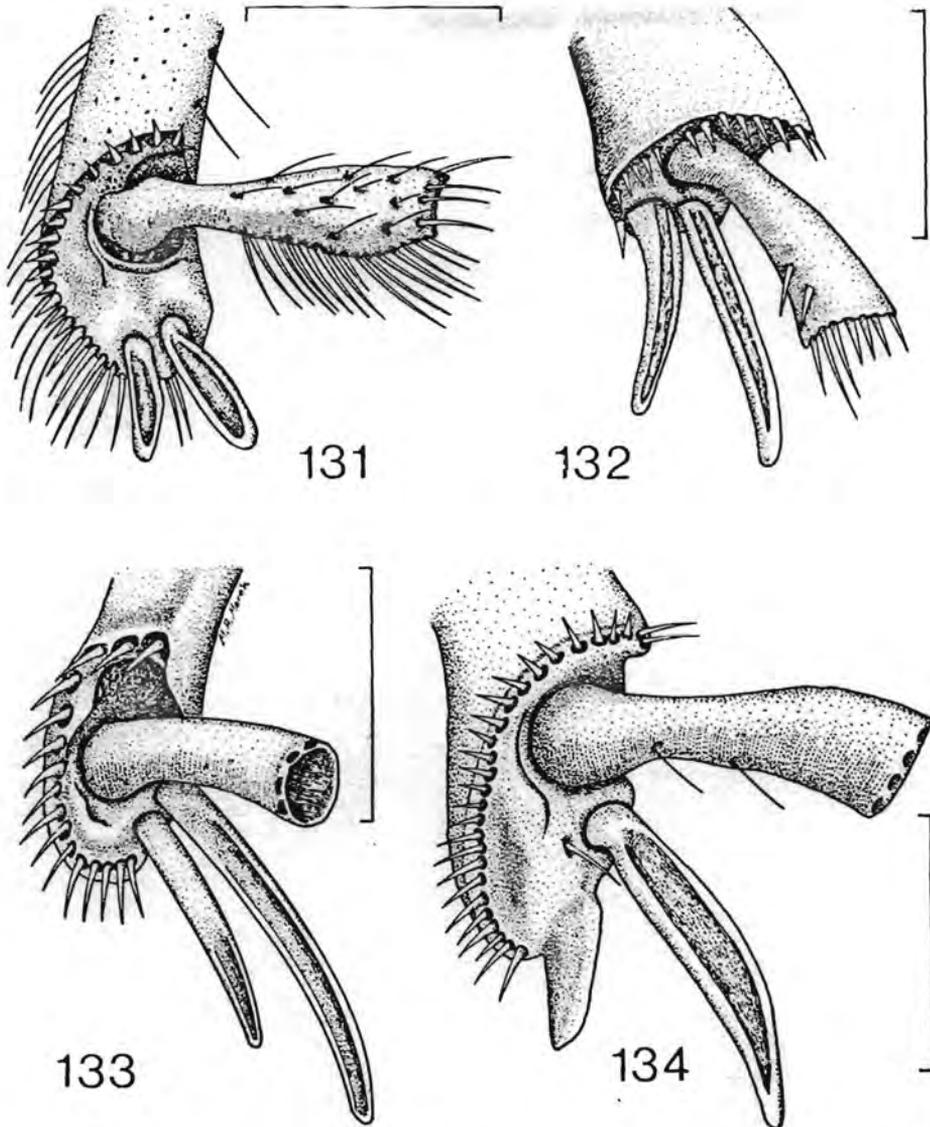


129

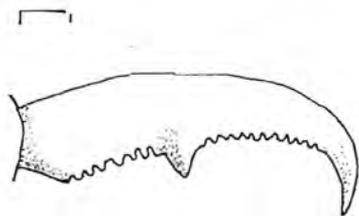


130

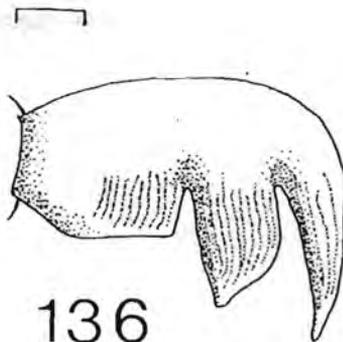
Figs. 125-130. Protibias de *Phyllophaga*. 125) *P. mexicana*, vista dorsal tibia derecha masculina. 126) *P. (Phytalus) trichodes*, vista ventral tibia masculina. 127) *P. (Listrochelus) cavatus*, vista ventral tibia femenina. 128) *P. (Chlaenobia)* sp. vista ventral tibia femenina. 129) *P. parumpunctata*, vista dorsal tibia izquierda del holotipo macho. 130) *P. (Phytalus) poculifer*, vista borde apical interno tibia izquierda del holotipo macho. Líneas = 1 mm.



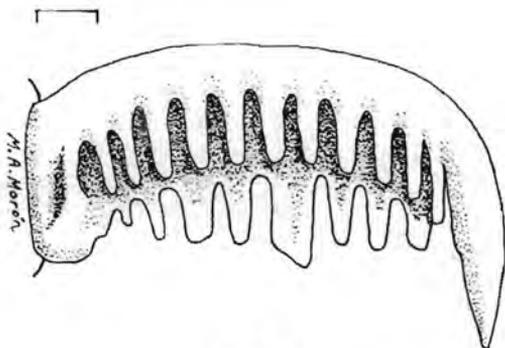
Figs. 131-134. Vistas distales de los ápices de las metatibias masculinas de *Phyllophaga* spp. 131) *P. (Chlaenobia) scabripyga*. 132) *P. longipilosa*. 133) *P. (Listrochelus) disparilis*. 134) *P. parvisetis*. Líneas = 1 mm.



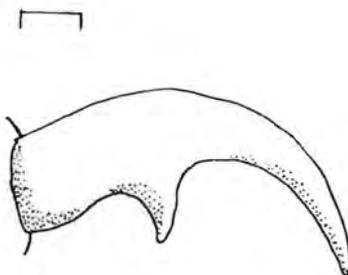
135



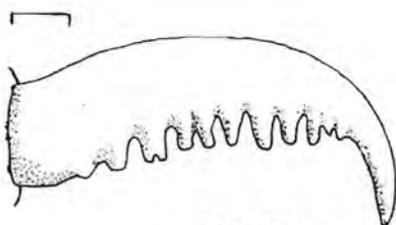
136



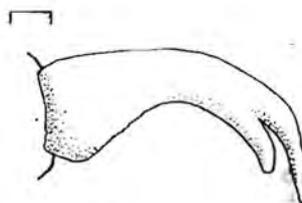
137



138

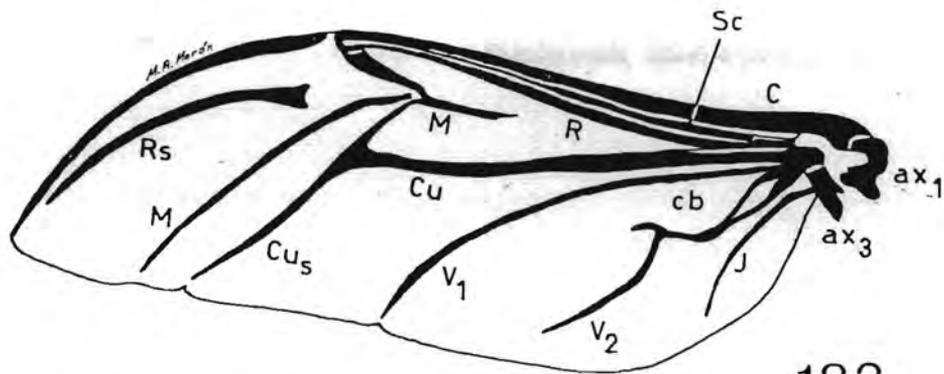


139

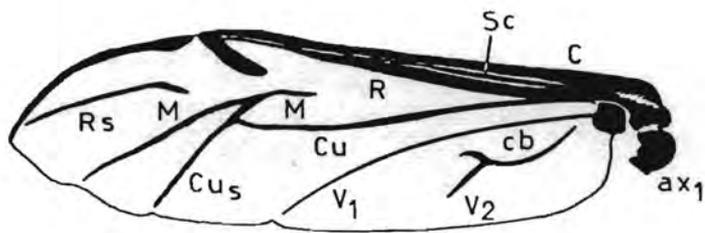


140

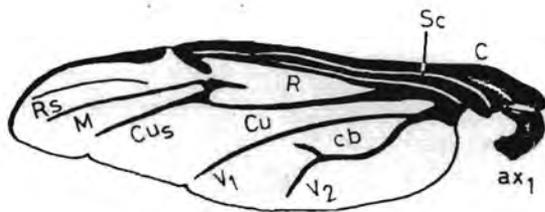
Figs. 135-140. Uñas tarsales de *Phyllophaga* spp. de Durango. 135) *P. (Listrochelus) parilis*. 136) *P. (Phyllophaga) cribricollis*. 137) *P. (Listrochelus) disparilis*. 138) *P. longipilosa*. 139) *P. (Listrochelus) cavata*. 140) *P. (Phytalus) ciudadensis*. Líneas \approx 0.1 mm.



183



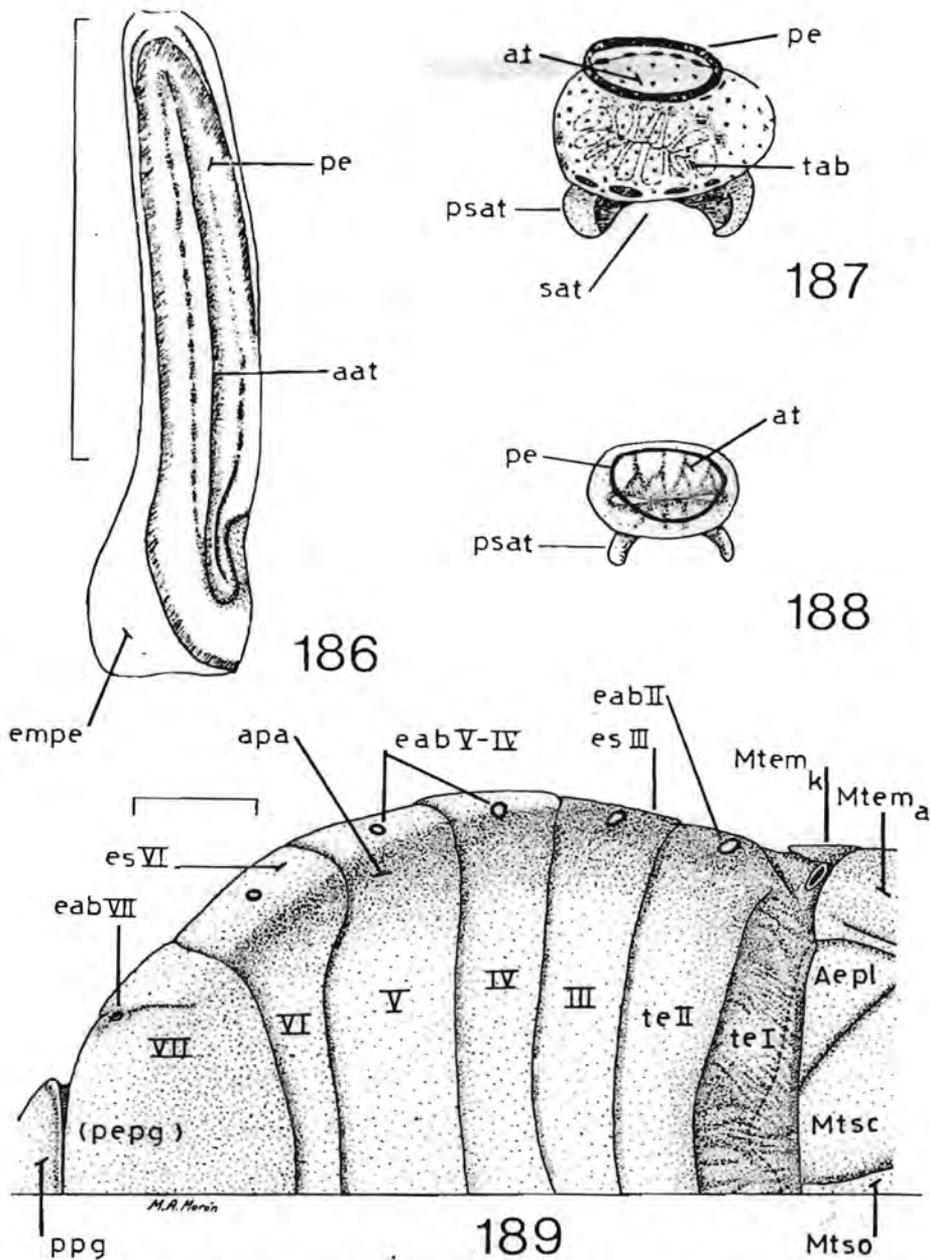
184



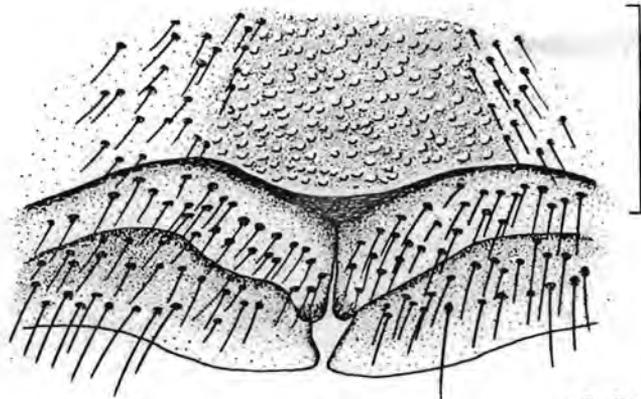
185



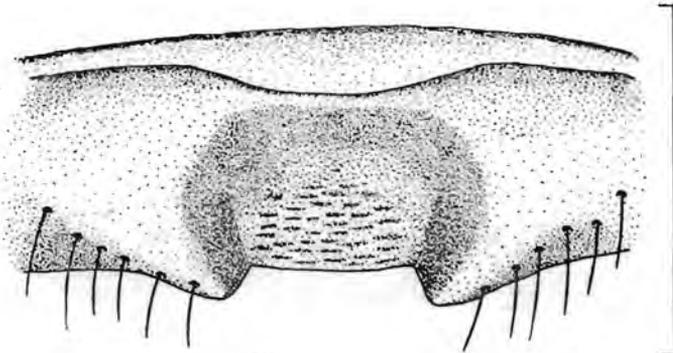
Figs. 183-185. Alas metatorácicas de *Phyllophaga* spp. 183) *P. longipilosa*, macho. 184) *P. farcta*, hembra. 185) *P. (Tostegoptera) lanceolata*, hembra. Líneas = 1 mm.



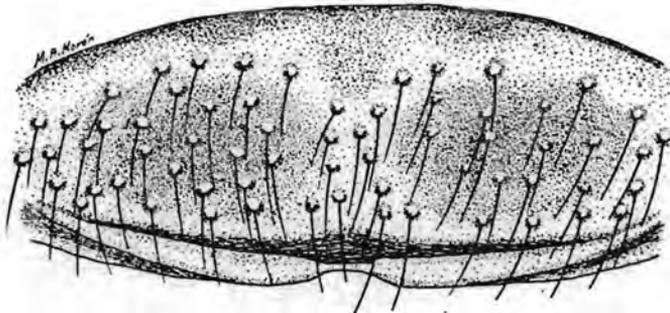
Figs. 186-189. *Phyllophaga (Eugastra) cribosa*. 186) Vista externa estigma metatorácico derecho. 187) Vista latero-externa del primer estigma abdominal derecho. 188) Vista externa del segundo estigma abdominal derecho. 189) Vista dorsal del lado izquierdo del abdomen masculino de *P. longipilosa*. Líneas = 1 mm.



190

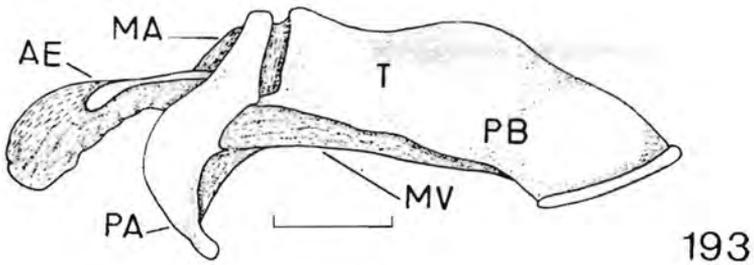


191

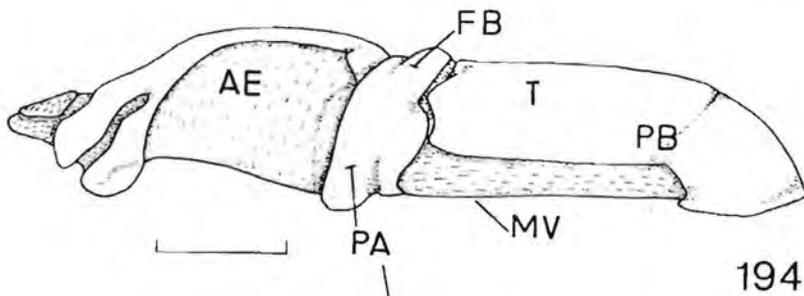


192

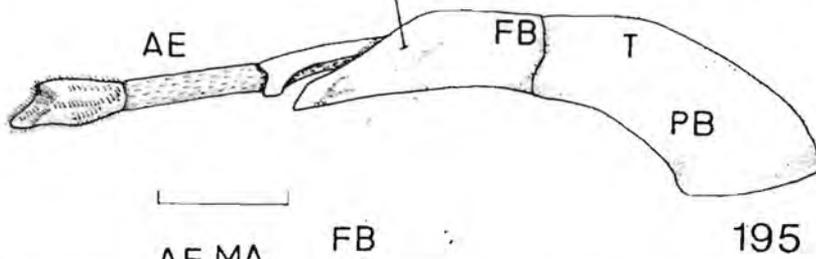
Figs. 190-192. *Phyllophaga* spp. 190) Vista ventral de los esternitos distales de *P. (Listrochelus) maximus*, ♂ lectotipo. 191) Vista ventral del último esternito masculino de *P. ephilida*. 192) Vista ventral del último esternito masculino de *P. schenklingi*.
Líneas = 1 mm.



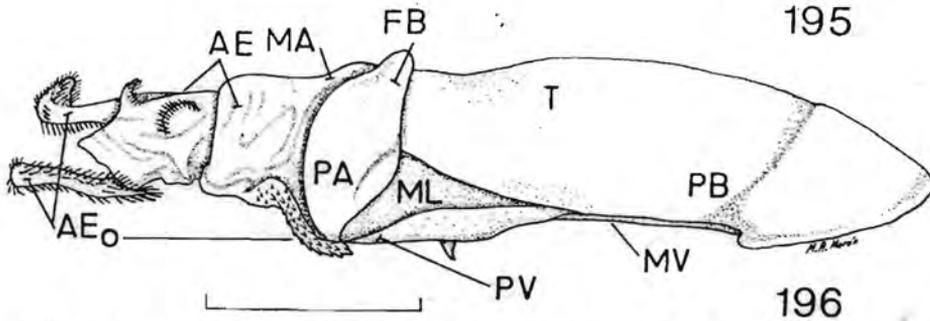
193



194

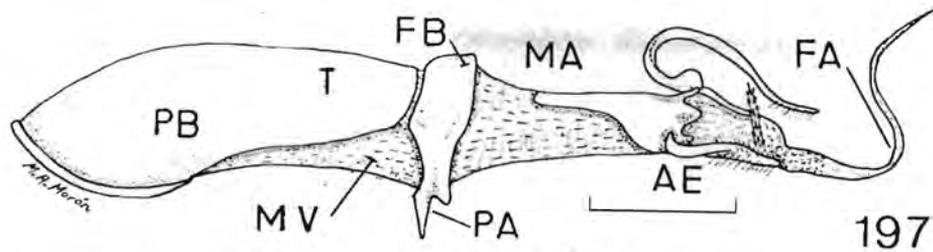


195

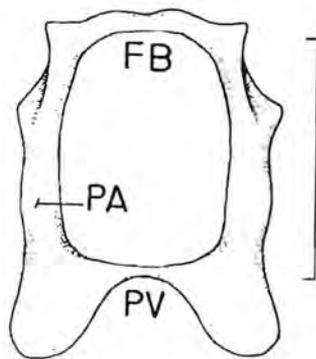


196

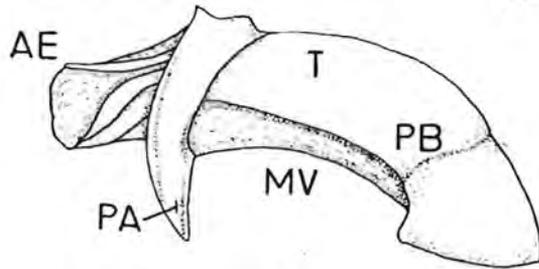
Figs. 193-196. Vistas laterales de las cápsulas genitales masculinas de: 193) *Phyllophaga cinnamomea*; 194) *P. tenuipilis*; 195) *P. sturmi*; 196) *P. testaceipennis*. La guía de abreviaturas en el cuadro 6. Líneas = 1 mm.



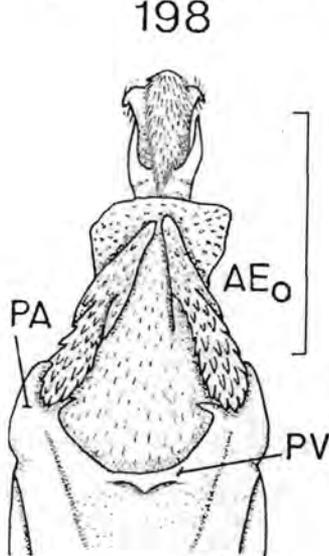
197



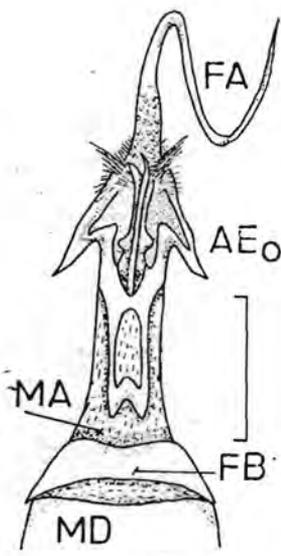
198



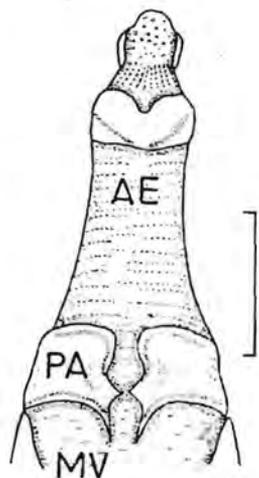
199



200

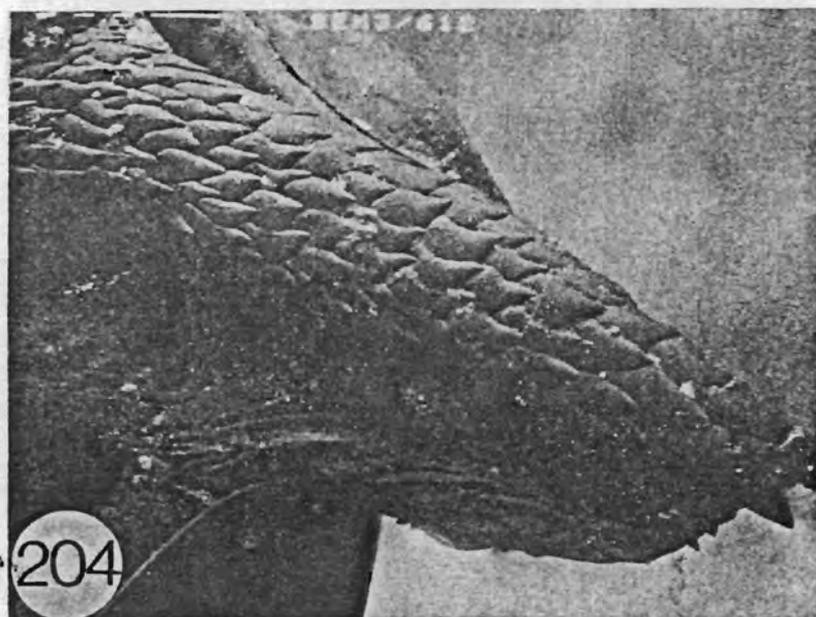
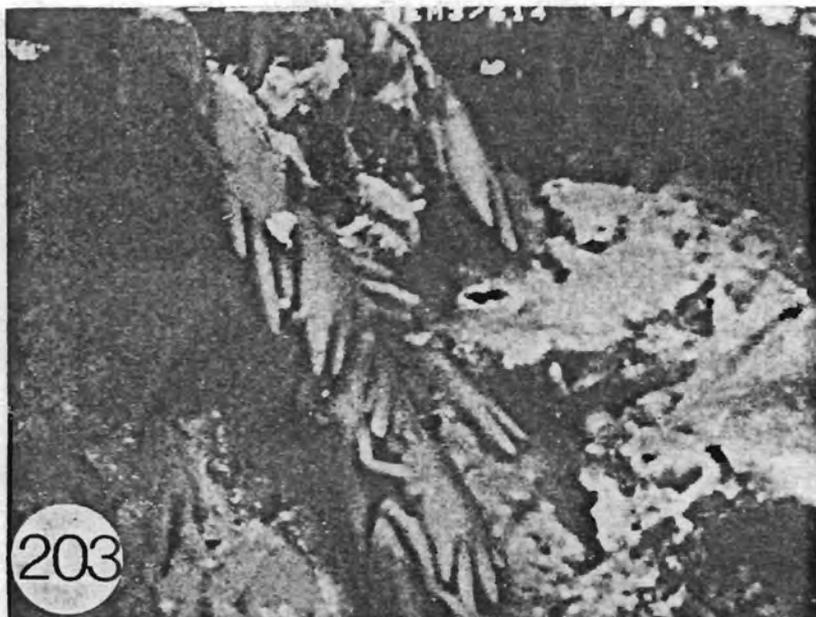


201

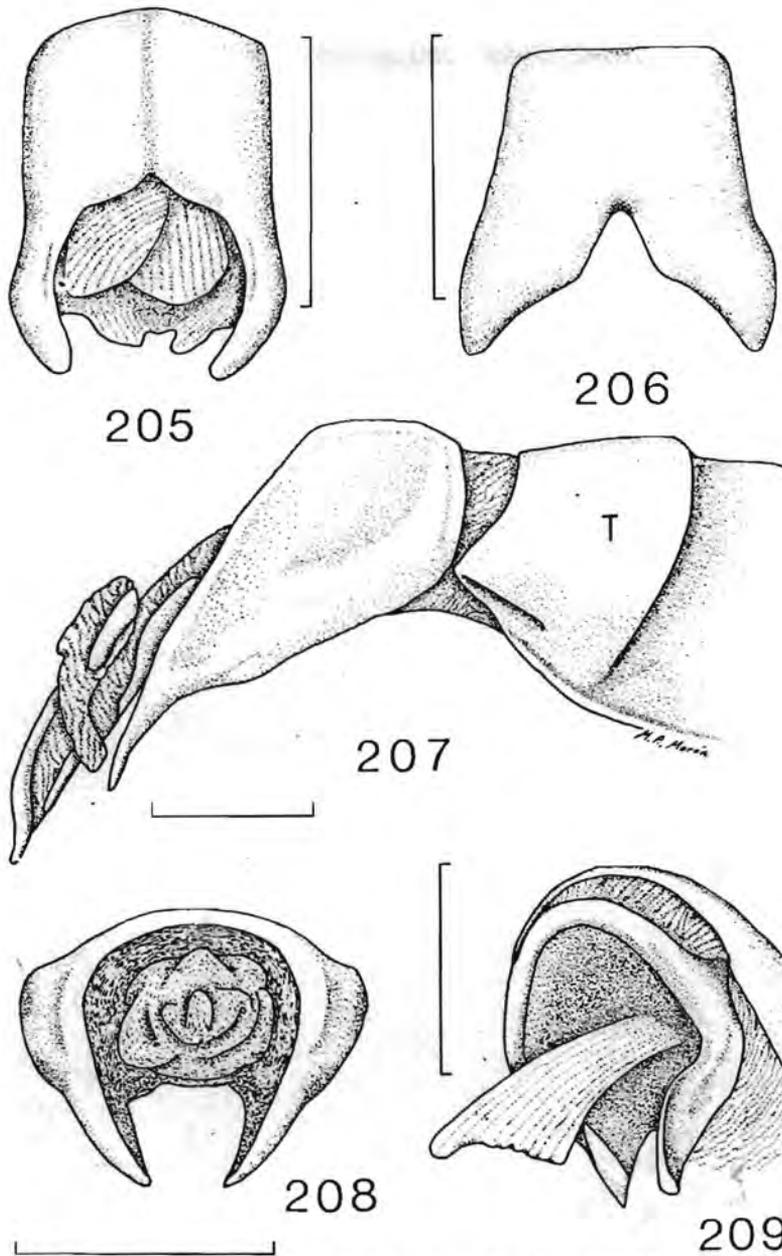


202

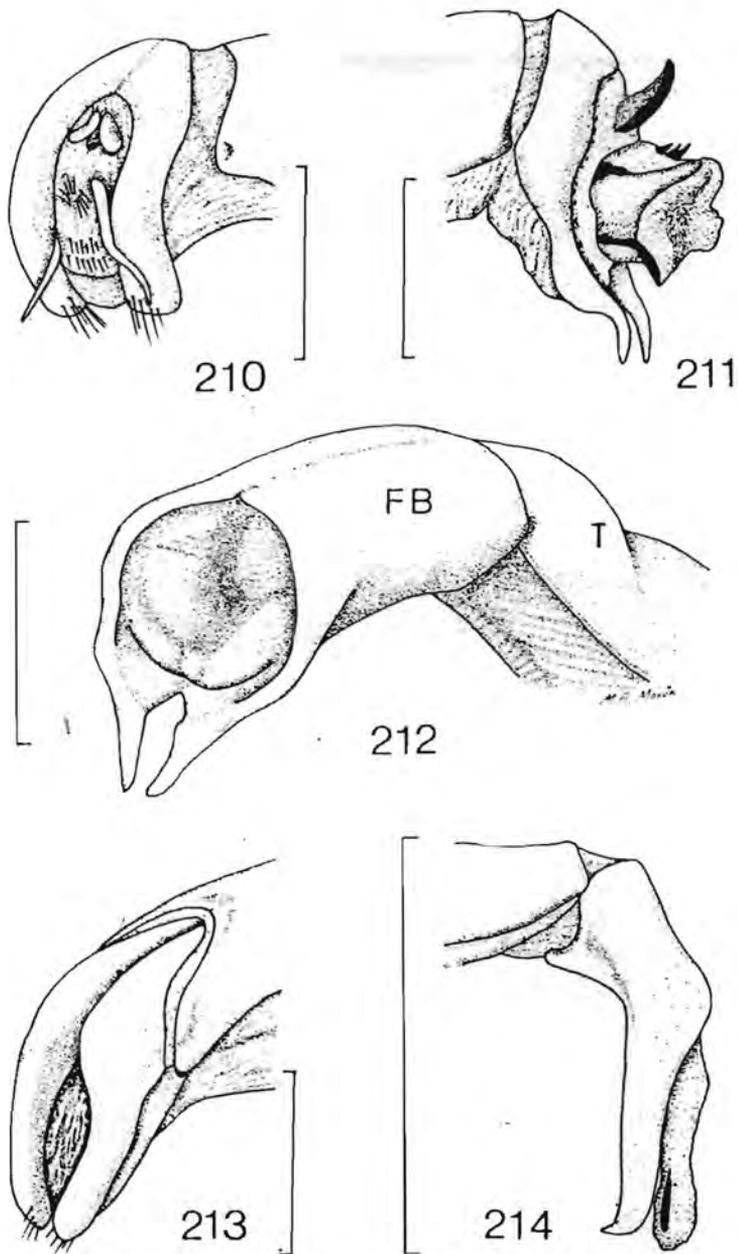
Figs. 197-202. Genitales masculinos externos de *Phyllophaga* spp. 197) Vista lateral de la cápsula genital de *P. misteca*; 198) Vista distal de los parámetros de *P. (Chlaenobia) latipes*; 199) Vista lateral de la cápsula de *P. (Chlaenobia) latipes*; 200) Vista ventral del edeago de *P. testaceipennis*; 201) Vista dorsal del edeago de *P. misteca*; 202) Vista ventral del edeago de *P. tenuipilis*. Líneas = 1 mm.



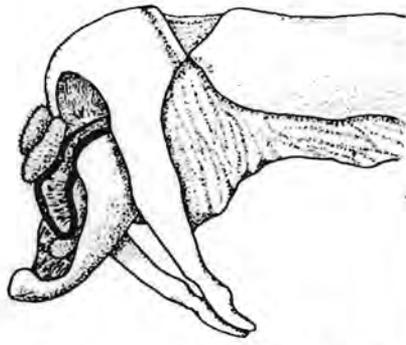
Figs. 203-204. *Phyllophaga* spp. ♂♂ Micrografías SEM mostrando la microestructura de: 203) Las escamas ornamentales del edeago de *P. misteca*, en vista dorsal, x 1000; 204) Los ornamentos laterales eversibles del edeago de *P. testaceipennis*, en vista central, x 100 (véase la fig. 200).



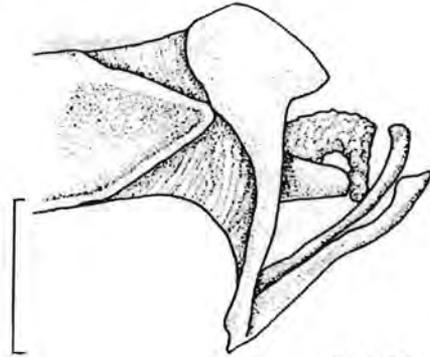
Figs. 205-209. Genitales masculinos de *Phyllophaga* (*Phytalus*). 205) Vista distal de los parámetros de *P. aegrotus* Bates = *nosa* Blackwelder, paralectotipo; 206) Vista distal de los parámetros del lectotipo de *P. nubipennis*; 207) Vista lateral de la cápsula del paralectotipo de *P. lineatus*; 208) Vista distal de los parámetros del lectotipo de *P. ambigenus*; 209) Vista latero-distal de los parámetros de *P. xanthocomus*, lectotipo. Líneas = 1 mm.



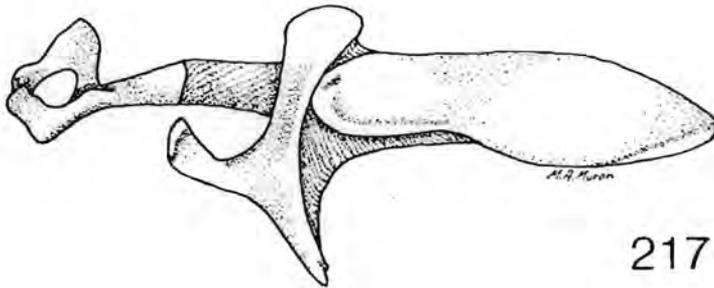
Figs. 210-214. Genitales masculinos de *Phyllophaga* (*Phytalus*); 210) Vista latero-distal de los parámetros de *P. bolacoides*, topotipo; 211) Vista lateral de los parámetros y edeago retraído del lectotipo de *P. seniculus*; 212) Vista latero-distal de la cápsula genital del paralectotipo de *P. omiltemius*, mostrando el gran desarrollo de la falobase; 213) Vista latero-distal de los parámetros del lectotipo de *P. hogei*; 214) Vista lateral de los parámetros del holotipo de *P. poculifer*. Líneas = 1 mm.



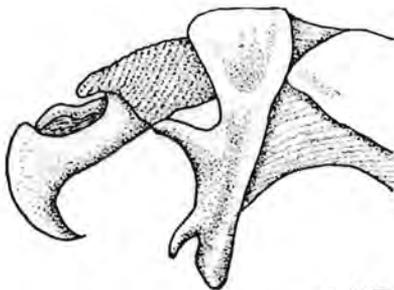
215



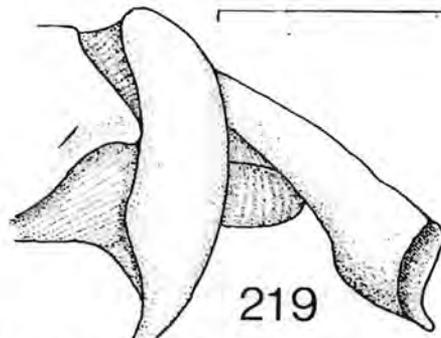
216



217



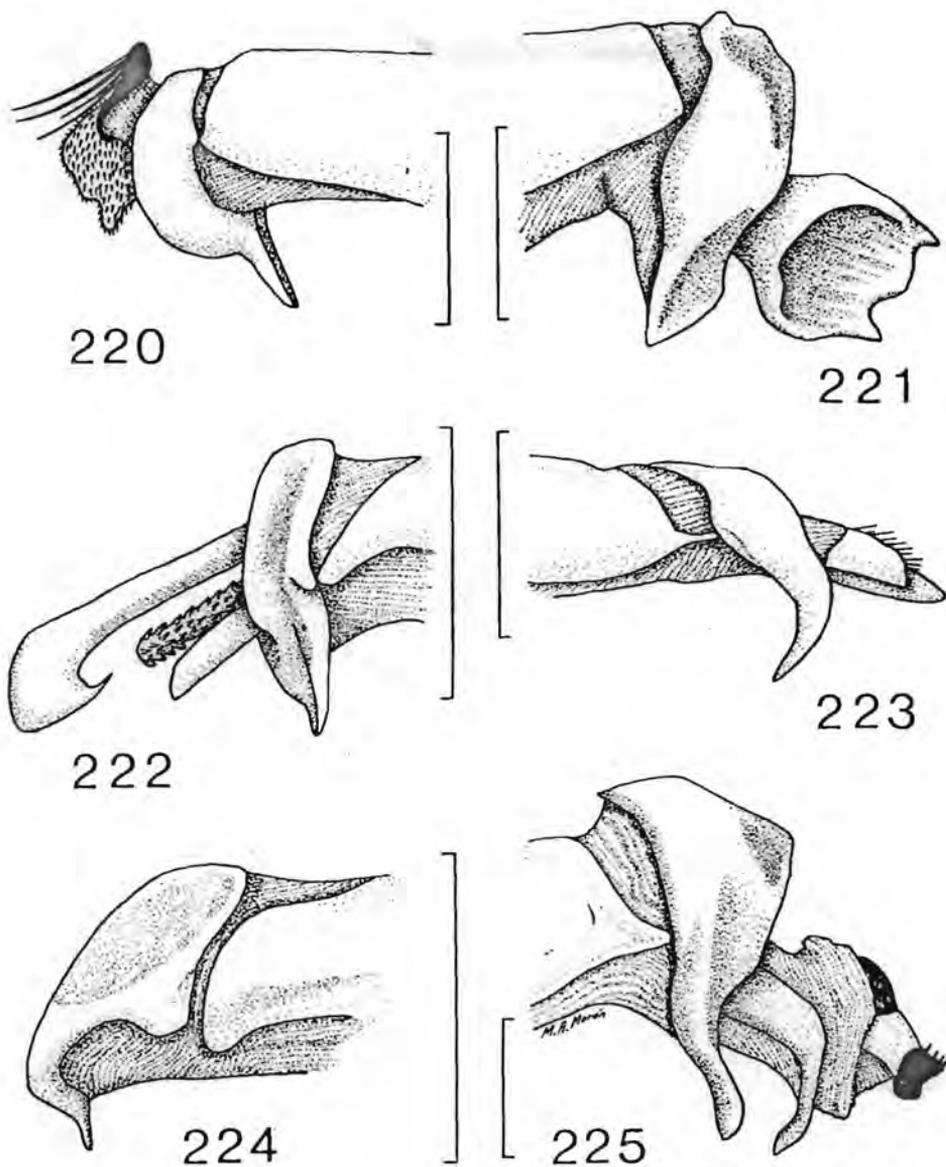
218



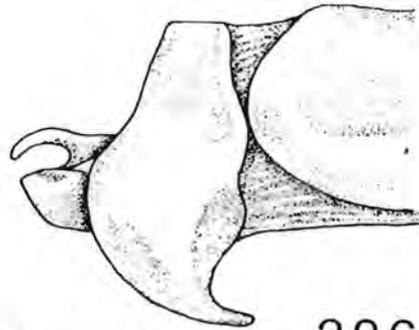
219

Figs. 215-219. Genitales masculinos de *Phyllophaga* (*Phyllophaga*); 215) Vista latero-distal de los parámetros y el edeago del holotipo de *P. parumpunctata*; 216) Vista lateral de la parte distal de la cápsula genital del lectotipo de *P. rugicollis*; 217) Vista lateral de la cápsula genital de *P. schenklingi*; 218) Vista lateral de los parámetros de *P. xanthe*, lectotipo; 219) Vista lateral de los parámetros y edeago del lectotipo de *P. punctulicollis*.

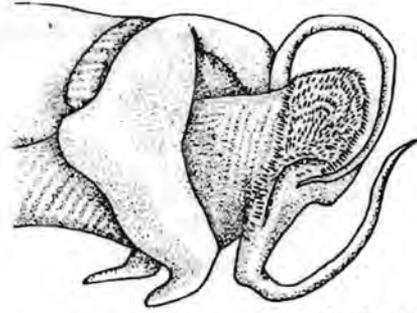
Líneas = 1 mm.



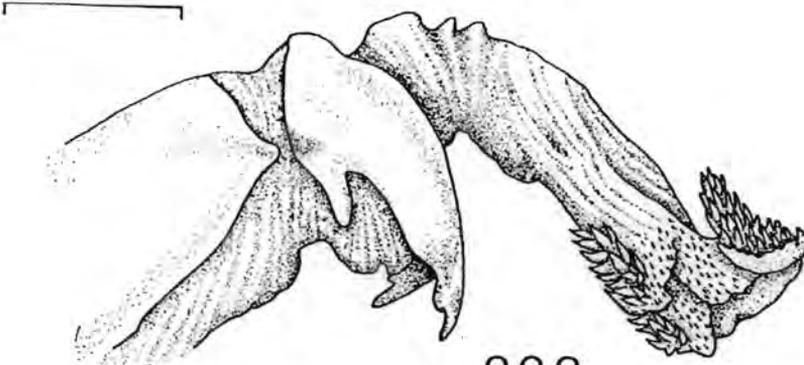
Figs. 220-225. Vistas laterales de las porciones distales de las cápsulas genitales masculinas de *Phyllophaga* (*Phyllophaga*) spp.; 220) Holotipo de *P. heterophylla*; 221) Lectotipo de *P. leonina*; 222) *P. castaniella*, lectotipo; 223) Lectotipo de *P. heteronycha*; 224) Lectotipo de *P. anomaloides*; 225) Lectotipo de *P. scissa*. Líneas = 1 mm.



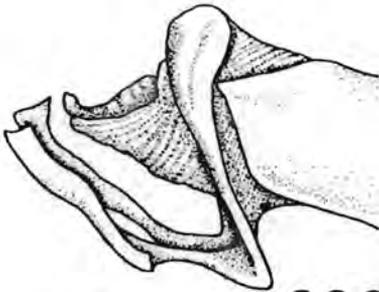
226



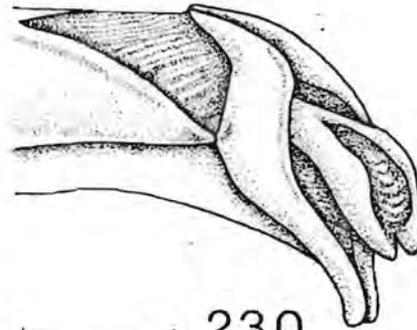
227



228

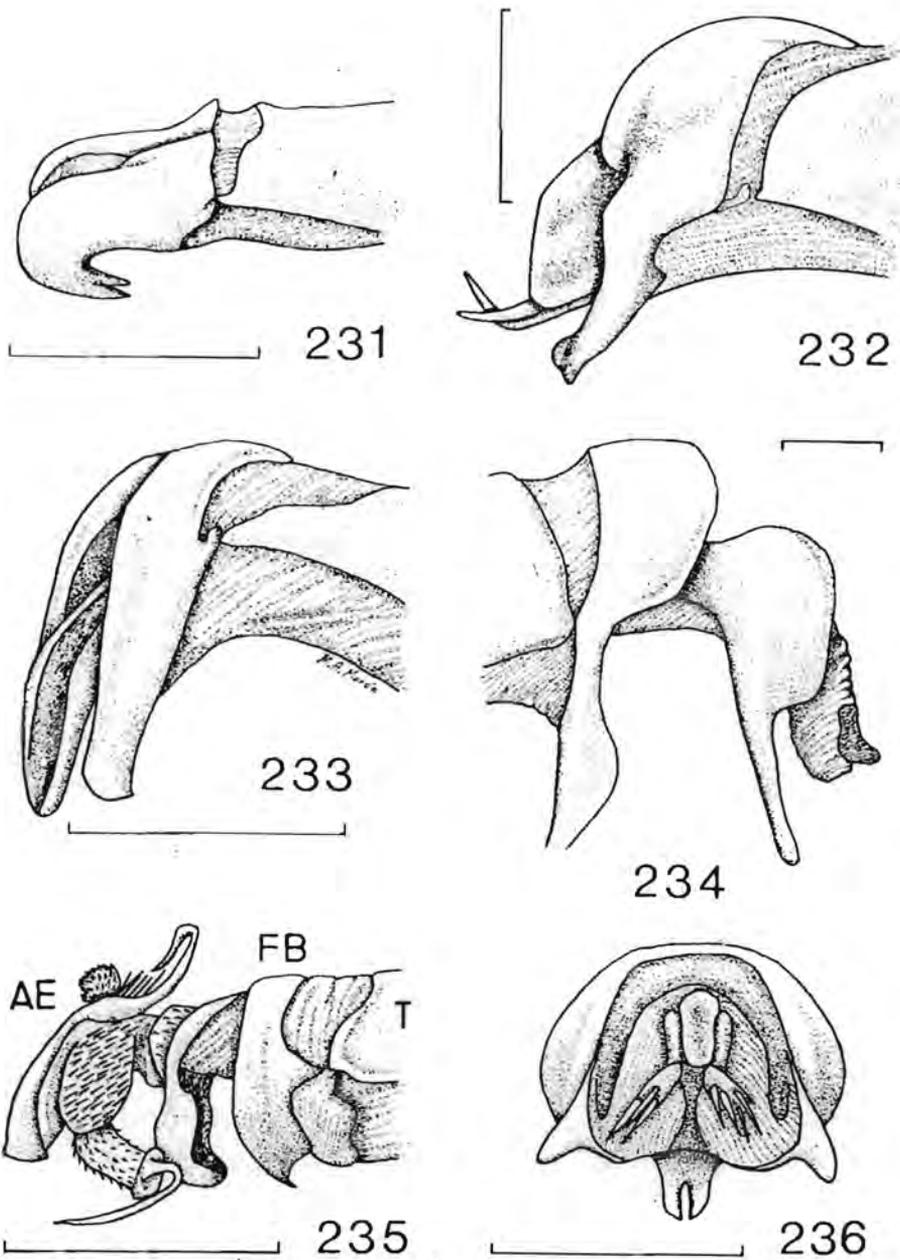


229

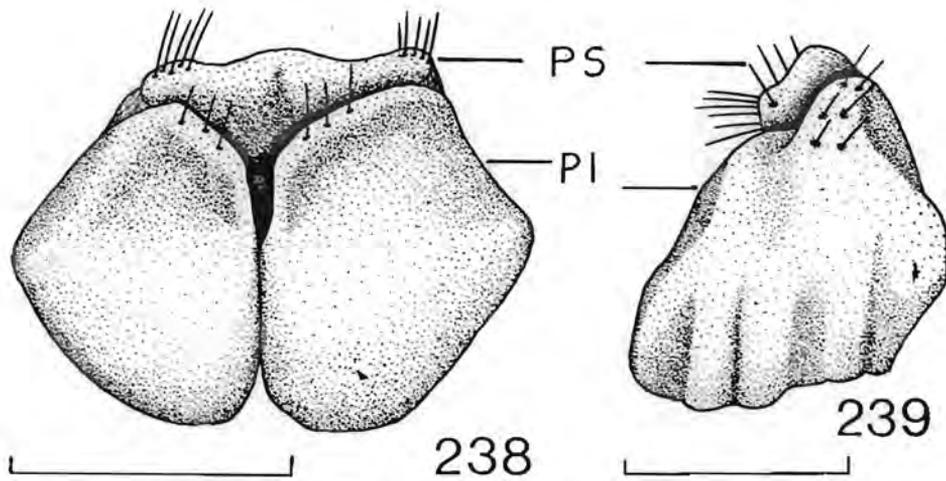
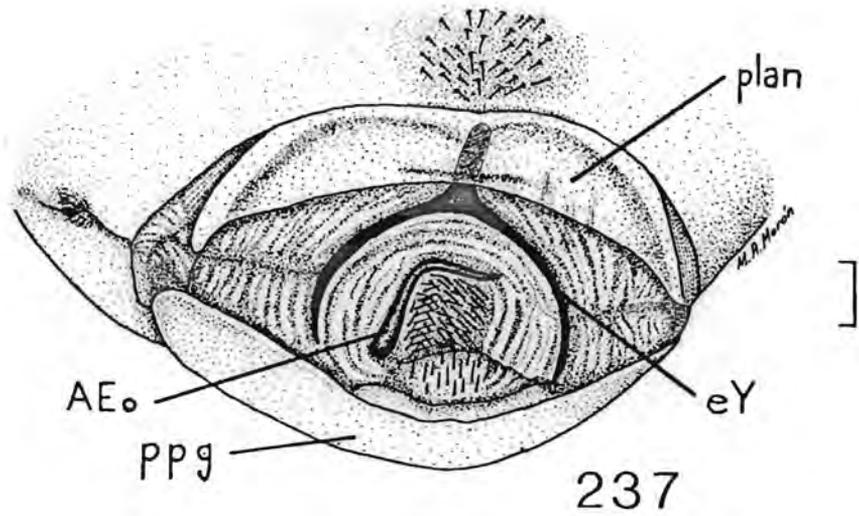


230

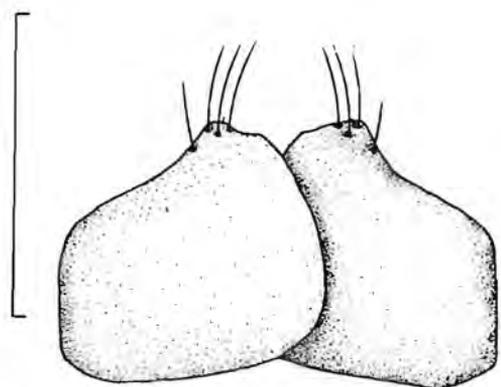
Figs. 226-230. Vistas laterales o latero-distales de las cápsulas genitales masculinas de *P. (Phyllophaga) spp.*; 226) Lectotipo de *P. nigerrima*; 227) Lectotipo de *P. rubella*; 228) Lectotipo de *P. godmani*; 229) Lectotipo de *P. pubicauda*; 230) Lectotipo de *P. divertens*.
Líneas = 1 mm.



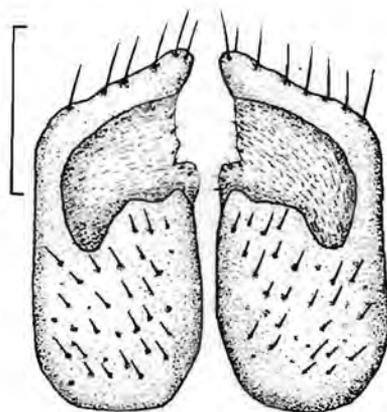
Figs. 231-236. Vistas laterales o latero-distales de las cápsulas genitales masculinas de *P.* (*Phyllophaga*) spp.; 231) Lectotipo de *P. gaumeri*; 232) *P. rugulosa*; 233) Lectotipo de *P. segregans*; 234) *P. angulicollis*; 235) Vista lateral de la parte distal de los genitales de *P. (Listrochelus) maximus*, lectotipo; 236) Vista distal del eedeago y parámetros del sintipo de *P. heynei* Moser. Líneas = 1 mm.



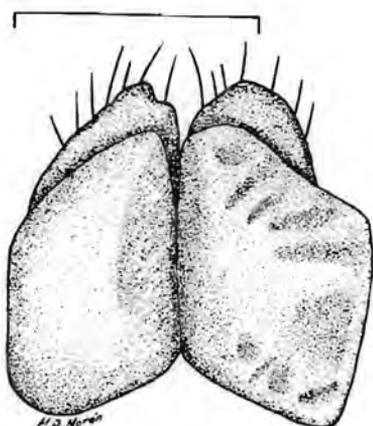
Figs. 237-239. *Phyllophaga* spp.; 237) Vista ventral del ápice del abdomen masculino de *P. longipilosa* en proceso de eversión del aparato copulador; 238) Vista antero-distal de los genitales externos femeninos de *P. (Listrochelus) parilis*; 239) Vista lateral de los genitales femeninos externos de *P. (L.) cavata*. Líneas = 1 mm.



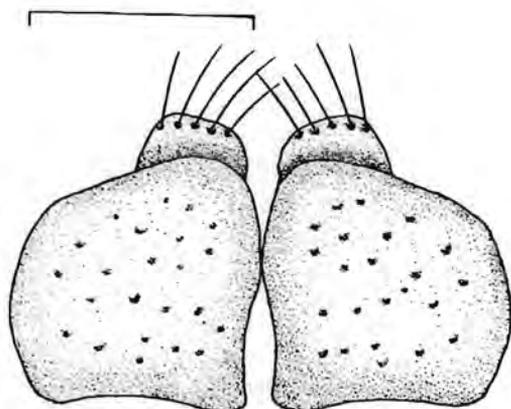
240



241

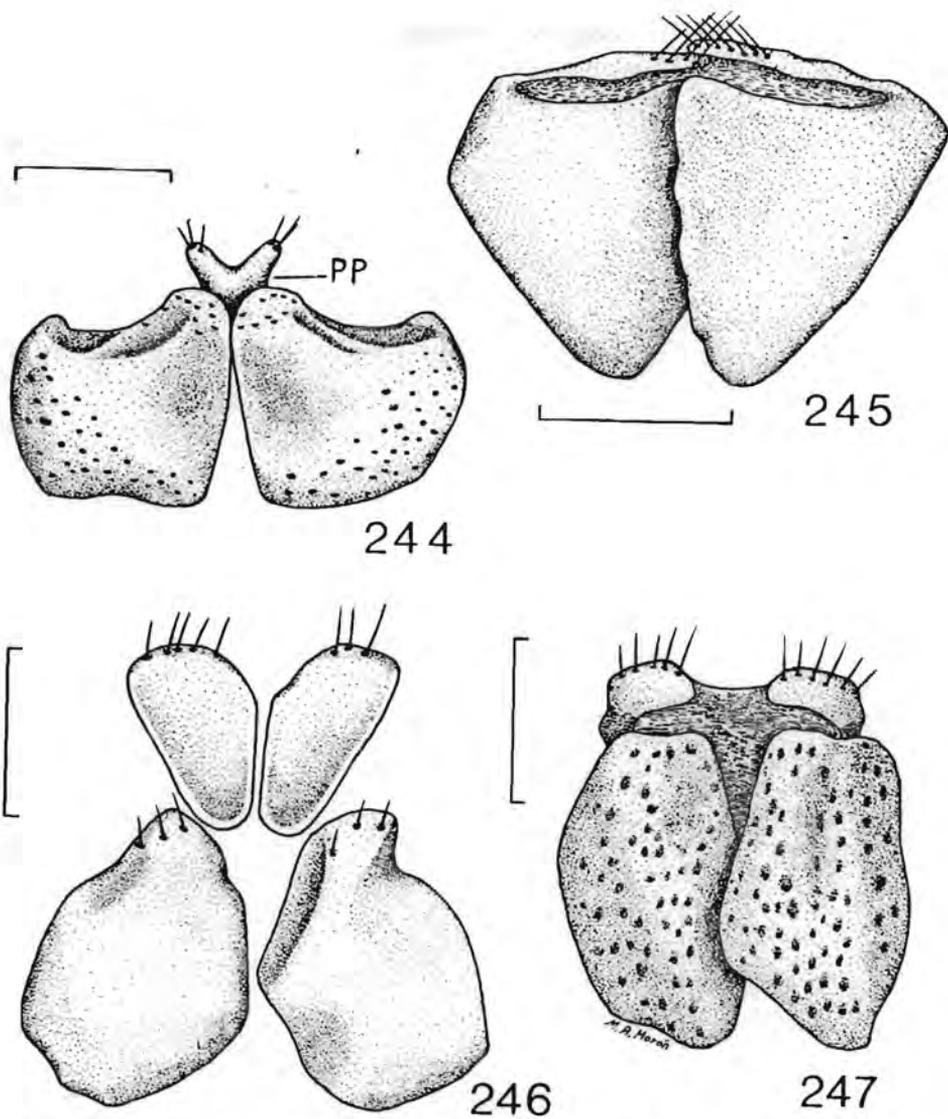


242

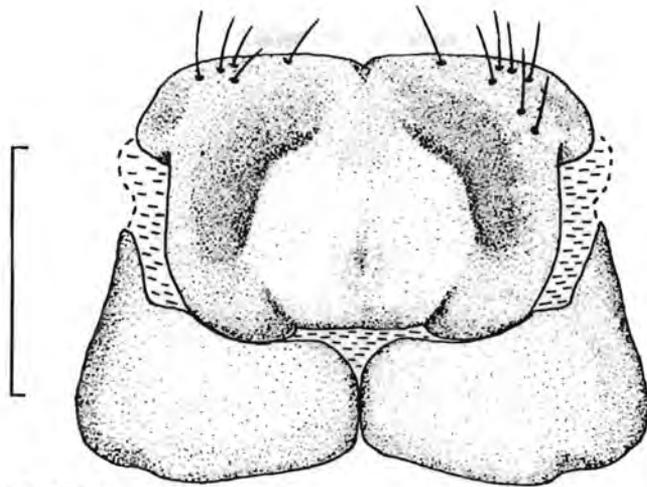


243

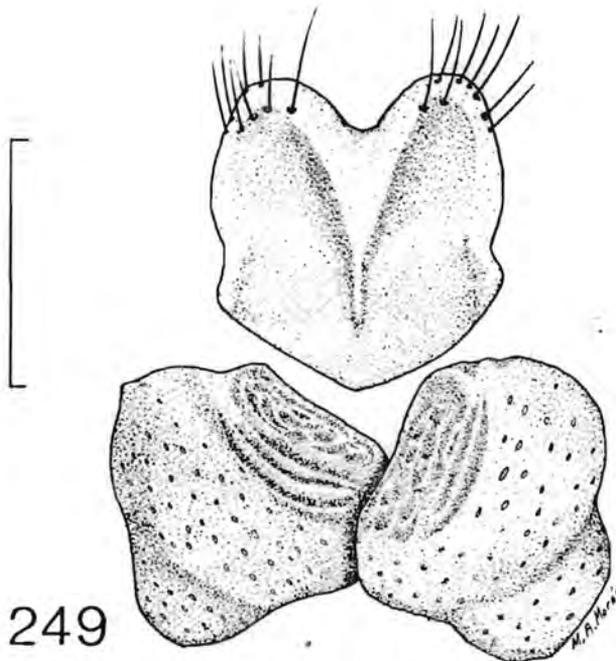
Figs. 240-243. Aspecto ventro-distal de la genitalia femenina de *Phyllophaga* spp.; 240) *P. (Chlaenobia)* sp.; 241) *P. (Phytalus) cometes*; 242) *P. (Phytalus) obsoleta*. 243) *P. (Phytalus) trichodes*. Líneas = 1 mm.



Figs. 244-247. Aspecto ventro-distal de la genitalia femenina de *P. (Phyllophaga)* spp.:
 244) *P. farcta*; 245) *P. tenuipilis*; 246) *P. parvisetis*; 247) *P. sturmi*. Líneas = 1 mm.

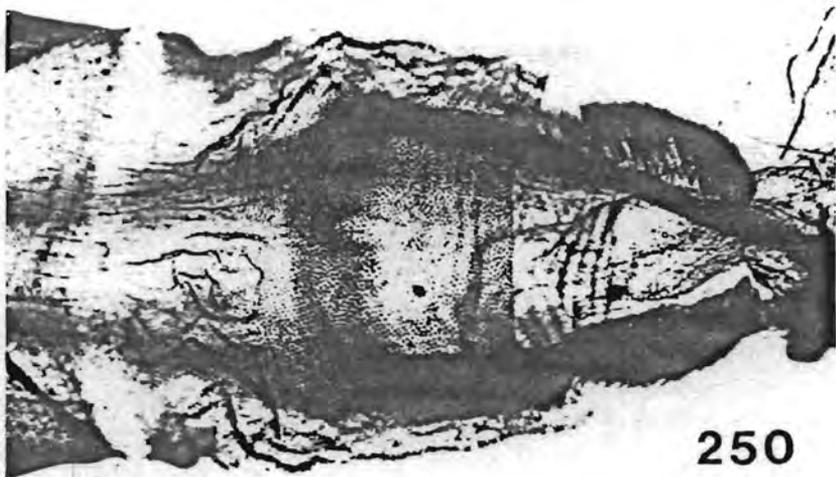


248

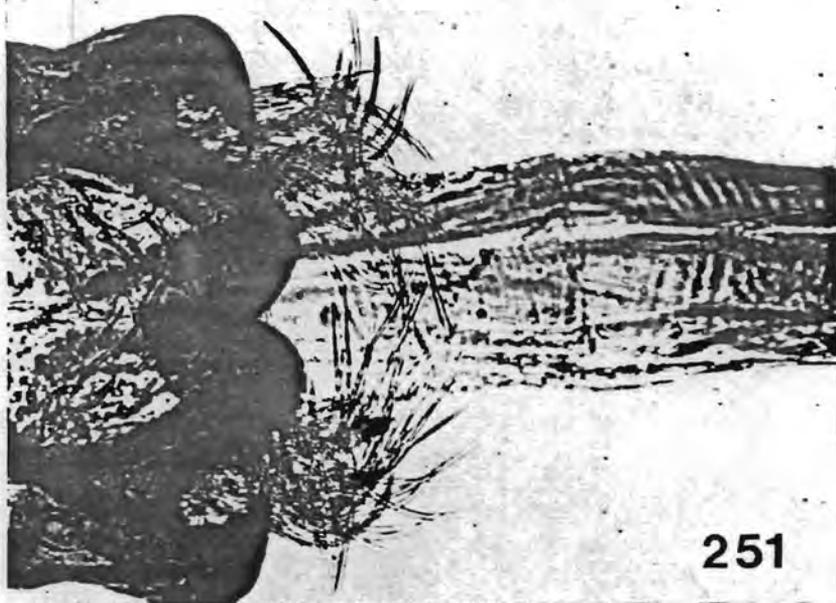


249

Figs. 248-249. Aspecto ventro-distal de la genitalia femenina externa de *P.* (*Phyllophaga*) spp.; 248) *P. cribricollis*; 249) *P. molopia*. Líneas = 1 mm.

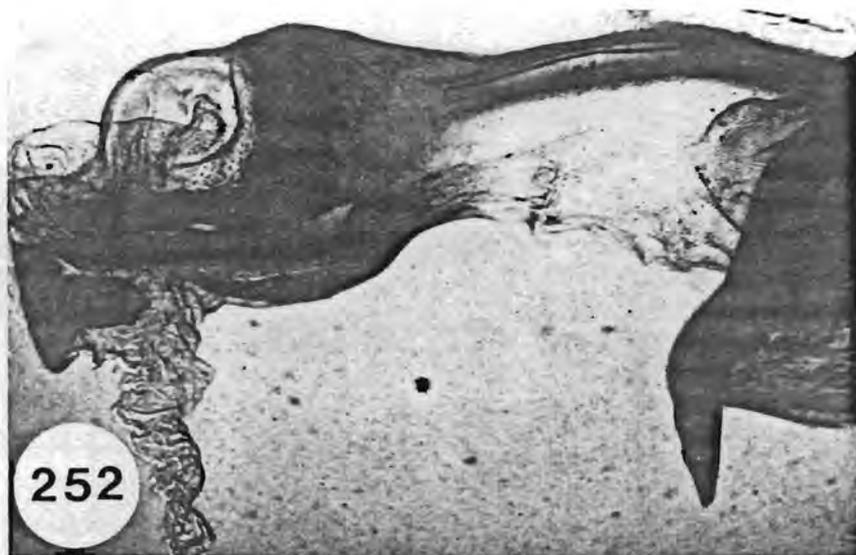


250

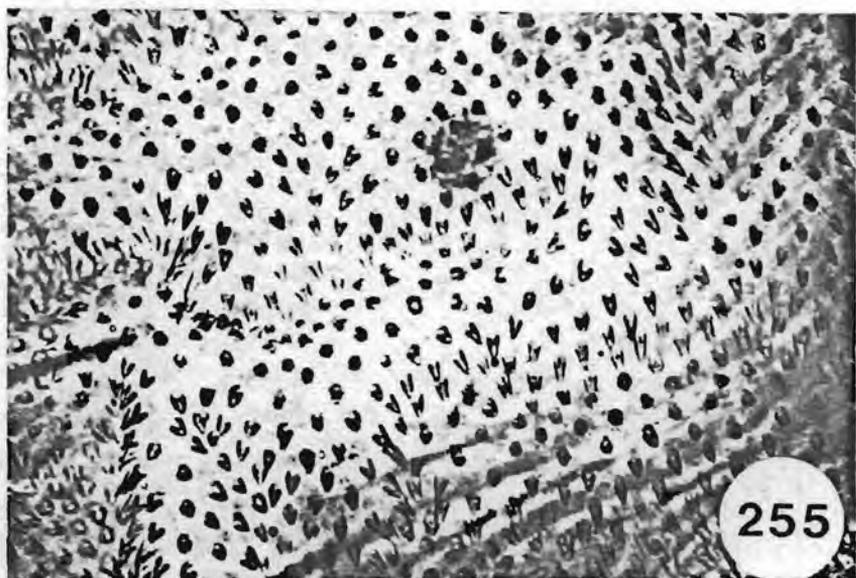
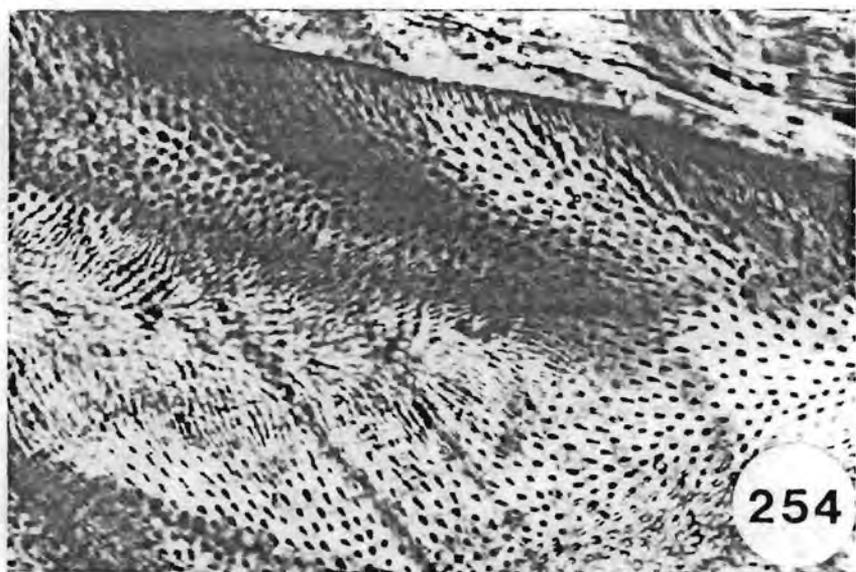


251

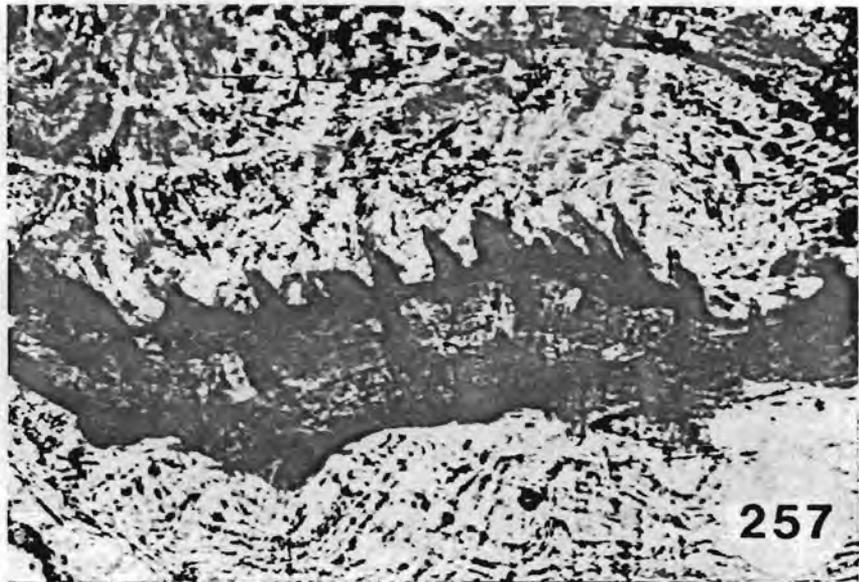
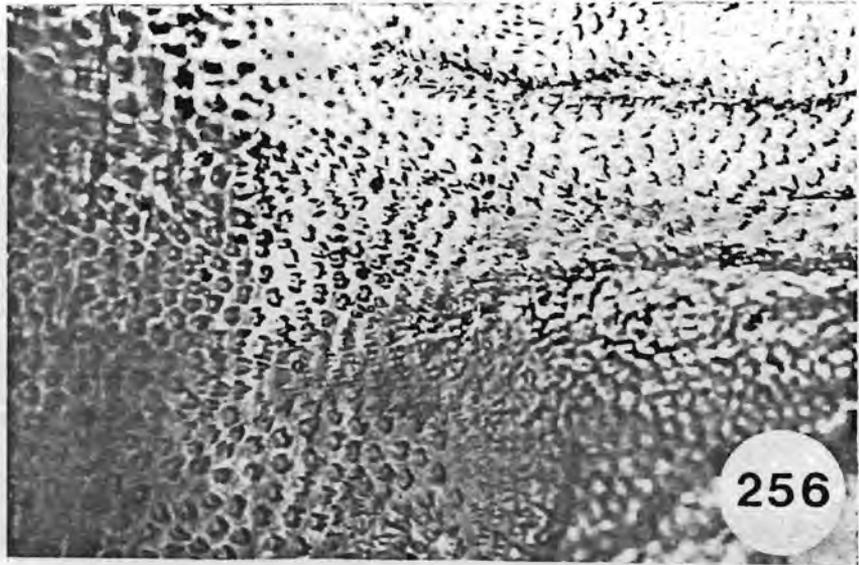
Figs. 250-251. Fotomicrograffas de la parte ventral del edeago de *Phyllophaga*: 250) (*P.*) *rugipennis*, x 10; 251) (*Phylalus*) sp. x 25.2, mostrando diferentes tipos de microcobertura específica.



Figs. 252-253. Fotomicrografías del edeago de *Phyllophaga*; 252) (*P.*) *dasy-poda*, vista lateral mostrando el soporte esclerosado del órgano intromitente y parte de la microcobertura de la membrana, x 10; 253) (*P.*) *rugipennis*, vista ventral de la pieza basal mostrando el complejo traqueal del aparato copulador y el conducto eyaculador, x 10.



Figs. 254-255. Fotomicrografías que ilustran detalles en los genitales de *Phyllophaga* (*P.*) *rugipennis* ♂ ♀: 254) Cámara genital femenina provista de abundantes espinas cortas, x 64; 255) membrana dorso-basal del edeago cubierta con espinas cortas, x 64.



Figs. 256-257. Fotomicrografías que ilustran detalles del aparato genital externo de *Phyllophaga*; 256) membrana ventro-basal del edeago de (*P.*) *rugipennis* x 64, mostrando ornamentos escamosos denticulados; 257) cámara genital femenina muy esclerosada de (*P.*) grupo "rorulenta" x25.2, provista de grandes procesos dentiformes.



Figs. 258-261. Fotomicrografías que ilustran detalles del aparato genital externo de *Phyllophaga*; 258) membrana esclerosada basal del edeago de (*P.*) *dasy-poda*, x 64, con abundantes espinas afiladas unidireccionales; 259) membrana apical del mismo edeago x 25.2, con tres tipos de ornamentos diferentes; 260) cámara genital ♀ de (*P.*) sp. grupo "rotulenta" x 64, con densa cobertura de espinitas alargadas; 261) membrana del edeago en la misma especie con espinitas semejantes x 64.

III.- ESTUDIO MORFOLOGICO DE LAS FORMAS INMADURAS.

a) LARVAS. - A pesar de que los estadios larvales son los principales responsables del daño económico causado por Phyllophaga, no existen descripciones adecuadas para la mayoría de las 229 especies mexicanas.

Böving (1942) realizó un extenso trabajo descriptivo, con claves para identificar las larvas de 61 especies norteamericanas, de las cuales sólo cuatro se distribuyen también en el Norte de México (crinita, lanceolata, cribosa y ephilida). Este autor además proporciona una valiosa diagnosis del género, basada en caracteres del primer y tercer estadios larvales, fundamentada en un profundo análisis morfológico del cual derivó una nomenclatura compleja pero precisa, que fue perfeccionada y aifundida posteriormente por Ritcher (1966), quien simplificó las claves para larvas de las especies distribuidas en el Este de los E.U.A., que incluye también a P. ephilida y los caracteres larvales diagnósticos del subgénero Listrochelus. El mismo Ritcher considera que de los tres estadios larvales presentes en estas especies, el que reúne los caracteres taxonómicos más confiables es el tercero, aún cuando en el segundo pueden observarse las mismas estructuras, pero con menor desarrollo, e incluso en muchas especies es prácticamente imposible distinguir entre una larva de segundo y una

de tercer estadio si no se realizan análisis morfométricos basados en muestras grandes.

1) Tercer Estadio Larval. En virtud de lo expresado anteriormente, en esta sección solo se realizará una comparación morfológica parcial entre las estructuras larvales de algunas especies de Listrochelus, Tostegoptera, Eugastra y Phyllophaga sensu stricto, tomando como referencia la morfología del tercer estadio larval de P. brevidens (Bates) en descripción original.

Forma y dimensiones. Son típicas larvas escarabiformes, de color blanco cremoso, blanco amarillento a blanco grisáceo, con la cabeza de color amarillo, anaranjado o castaño-rojizo y las patas amarillentas, cuya longitud varía entre 15 y 70 mm, con ancho torácico de 3 a 10 mm (cuadro 16).

Cráneo. Que, de acuerdo con Böving, es la cápsula formada por la frente y el epicráneo, se aprecia ligeramente más angosto que el protórax, con una anchura máxima que varía entre 2 y 6 mm; en general con forma subovada, más ancha que larga. La superficie dorsal puede ser lisa, con puntos variables en densidad, diámetro y profundidad, provistos de sedas finas o sin ellas; con brillo escaso en la mayoría de las especies. La sutura frontoclipeal siempre está bien marcada, en tanto que las suturas frontales algunas veces son poco aparentes,

con trayectorias sigmoides opuestas que se inician en la sutura epicraneal y alcanzan las bases antenales (fig. 263).

La frente presenta cerca de su margen anterior un número variable de sedas antero-frontales (SAF), alineadas transversalmente: 18-20 en P. (Eugastra) cribosa; 16 en P. crinita; 12 en P. (Tostegoptera) lanceolata, P. ephilida y P. brevidens; y solo ocho en P. (Listrochelus) cavata. Hacia sus márgenes laterales tiene una seda frontal externa (SEF) de cada lado, y oblicuamente hacia atrás de estas se encuentran de 1 a 2 sedas frontales posteriores (SPF) de cada lado; en varias especies esta área post-frontal se aprecia un poco excavada y punteado rugosa (fig. 263).

El área epicraneal exhibe tres grupos importantes de sedas: el dorso-epicraneal (SDE) constituido por dos hileras divergentes de sedas situadas a los lados de la sutura epicraneal y de las porciones basales de las suturas frontales, cada una de las cuales puede estar formada por tres sedas en P. (Eugastra) cribosa y P. (Tostegoptera) lanceolata; por cuatro sedas en P. crinita, P. ravidia y P. (Listrochelus) cavata; por cinco sedas en P. brevidens, o por seis sedas en P. longipilosa y P. ephilida. El segundo grupo de sedas, muy variable en número, se localiza en el centro de cada placa epicraneal, y el tercero, formado por numerosas sedas cortas y lar-

CUADRO 16

Dimensiones de algunas larvas de tercer estadio de Phyllophaga spp
(promedios de 100 ejemplares de cada especie, en mm.)

SUBGENERO	<u>P. (Phyllophaga)</u>					<u>P.(Listrochelus)</u>
	<u>brevidens</u>	<u>longipilosa</u>	<u>crinita</u>	<u>ravida</u>	<u>cavata</u>	
ancho cabeza	4.83	5.06	4.80	4.80	3.40	
longitud dorsal	43.66	43.20	41.50	31.40	27.50	
longitud estigma torácico	0.6	0.6	0.5	0.5	0.3	
longitud último estigma abdominal	0.30	0.30	0.30	0.27	0.15	
ancho tórax	7.86	7.56	7.28	5.60	5.03	
localidad	Atlacahualoya, Mor.	Xochimilco, D.F.	Río Bravo, Tamps.	Amatitlán, Jal.	Michilfa. Dgo.	
mes de colecta	julio	agosto	agosto	agosto	agosto	
alimento	maleza, ex cacahuate.	pastos jardín.	maíz	maíz	pastos silvestres.	

gas se sitúa por arriba y por atrás de la inserción antenal. Por encima del nivel de cada articulación mandibular se encuentra una seda angular frontal anterior (AA), en todas las especies revisadas.

Clípeo. Trapezoidal, dividido en un preclípeo (PC) casi liso y en un postclípeo (PSC) finamente rugoso punteado; con dos sedas clipeales anteriores (SAC) separadas sobre la quilla transversal, y dos sedas clipeales exteriores (SEC) en cada lado (fig. 263).

Labro. (LLA) es simétrico, ovalado y un poco proyectado en su parte disto-mesial, con numerosas sedas localizadas hacia la base y los bordes, destacándose un par de sedas centrales que pueden ser más largas en algunas especies.

Epifaringe. (Fig. 265) presenta el epizygum desarrollado; haptomerum prominente, con nueve heli cortos, ordenados en dos hileras, que pueden variar en número, longitud y distribución entre otras especies (P. longipilosa con 12 largos en tres hileras; P. crinita con diez cortos en dos hileras; P. ravidia con ocho muy largos en dos hileras; P. (Listrochelus)cavata con nueve largos y cuatro cortos en tres hileras); acroparia con cinco a ocho macrosedas; acanthoparia con 13 a 15 sedas espiniformes recurvadas; plegmadium formado por nueve a 11 plegmata; proplegmata ausente en algunas especies como P. brevidens y P. longipilosa, y presente en otras como P. ravidia (fig. 267);

chaetoparia con un número específico elevado de sedas espiniformes mezcladas en grado diverso con sedas cortas y finas. Pedium, dexiotorma, laeotorma, laeophoba, dexiophoba, crepis, haptolachus y pternotorma presentes en la mayor parte de las especies revisadas, aunque muy variables en su desarrollo.

Mandíbulas. (LMD) con la superficie dorsal convexa, finamente punteada-rugosa y una hilera exterior longitudinal de sedas cortas adyacente al scrobis. La región dorso-exterior también presenta algunas sedas cortas y puntuación característica. La superficie ventral es cóncava, y carece de área estriduladora; el postartis (PTA) y el proceso ventral (PVM) están bien definidos y son muy prominentes. El área incisiva (AI) no tiene las dentaciones respectivas, pero presenta una pequeña escotadura incisiva proximal. El área molar de la mandíbula derecha está formada por tres lóbulos poco definidos, en tanto que en la mandíbula izquierda se observan dos lóbulos molares prominentes bien delimitados (figs. 268-269).

Maxilas. (Fig. 272) están formadas por cinco elementos claramente distinguibles: un cardo estrecho (CAR); una membrana articular en parte esclerosada; un estipe alargado que lleva una hilera de doce dientecillos estriduladores angulados y proyectados hacia distal (fig. 270), cuyo número puede variar de 10 a 16 en otras especies rev

sadas; un palpo maxilar integrado por cuatro artejos anchos; y un complejo lacinia-galea que tiene un uncus en la galea y tres unci sobre la lacinia cuyas bases están estrechamente fusionadas (fig. 271); a cada lado de estos unci se localiza una hilera de 4 a 6 sedas espiniformes muy gruesas y romas, que deben auxiliar durante la masticación.

Hipofaringe. Presenta pocas modificaciones con respecto a otras larvas de Melolonthidae, teniendo el escleroma hipofaríngeo bien desarrollado y asimétrico.

Labio. En comparación con las otras piezas bucales es pequeño, poco esclerosado, con los palpos pequeños y esbeltos, formados por dos artejos.

Ocelos o stemmata. Están ausentes en todas las especies revisadas. Ritcher (1966) cita esta ausencia como un carácter genérico.

Antenas. Están formadas por cuatro artejos, largos y esbeltos, que se apoyan en un tubérculo basal bien marcado a cada extremo lateral del cráneo (fig. 263). El tercer artejo antenal ofrece una proyección ventral (PV3A) redondeada que oculta en vista ventral la base del último artejo. El cuarto artejo antenal presenta una área sensorial dorsal (SSD) ovalada que varía en proporciones entre las especies del género (fig. 264); y dos áreas sensoriales ventrales (rara vez tres) semicirculares u ovaladas.

Tórax. El protórax presenta dos hemianillos transversales dorsales vagamente marcados que podrían corresponder al prescudo y escudo las partes latero-dorsales del segmento tienen una área esclerosada amarillenta extensa, y llevan un par de estigmas de tipo escarabiforme con los lóbulos de la placa respiratoria dirigidos hacia atrás (fig. 262), esta placa es de color amarillo y presenta innumerables perforaciones microscópicas ovalado-alargadas, orientadas en forma concéntrica, que constituyen una estructura reticular filtrante (fig. 277); la bulla no está esclerosada, es poco prominente y tiene marcada la posición de la hendidura estigmal.

Tanto el meso como el metatórax muestran claramente un prescudo, escudo y un escutelo, y carecen de estigmas respiratorios.

Patas. Están constituidas por cuatro artejos subcilíndricos, plurisetosos, una coxa muy larga articulada al área pedal del segmento correspondiente; un trocánter corto; un fémur largo, ensanchado distalmente y una tibia alargada, que lleva un tarsúngulo inarticulado en el ápice (fig. 262).

El tarsúngulo (que Ritcher denomina como uña) es delgado, muy afilado y largo, en ocasiones ligeramente recurvado o angulado, con una seda basal interna y otra externa. Es común que el metatarsúngulo sea más corto y romo que los precedentes, lo cual puede considerarse co-

es como un carácter genérico (fig. 273).

Abdomen. Está formado por diez segmentos con morfología compleja; los primeros seis presentan los dorsos constituidos por prescudo, escudo y escutelo (fig. 262), que tienen un número diverso de hileras transversales de sedas espiniformes mezcladas con sedas aciculares; en tanto que los dorsos de los segmentos VII a X no están divididos como los precedentes y exhiben menos cobertura setífera.

Hacia los lados de los segmentos I a VIII son aparentes las prominentes áreas estigmas que sostienen estigmas similares a los protorácicos pero con los lóbulos de la placa respiratoria dirigidos hacia adelante (fig. 275), e inmediatamente abajo de estos se pueden ver los lóbulos pleurales que colindan con las áreas pedales y los eusternos y esternelos. En la mayoría de las especies el VIII estigma abdominal es un tercio o un cuarto más pequeño que los siete estigmas anteriores, pero en el subgénero Listrochelus esta reducción se acentúa y alcanza también a los estigmas VI y VII.

Las regiones pleurales y ventrales de los dos últimos segmentos abdominales tienen una morfología más sencilla, pero en el vientre del X segmento la quetotaxia se complica por la presencia de numerosas sedas especializadas como las barbula, las tegilla y sobre todo los pallidia (fig. 276). Los palli pueden ser comprimidos, de-

primidos, recurvados, afilados, romos, lanceolados o espiniformes (figs. 279-280), constituyendo palidia paralelos, convergentes o divergentes, que delimitan una séptula amplia o estrecha, pero generalmente tan larga como el venter. La densidad de los pali también puede variar, presentándose separados por dos o tres veces un diámetro, o completamente colindantes.

Las tegilla también varían en longitud y forma, aunque con mayor frecuencia tienen su tercio distal recurvado (fig. 278).

Como otros Melolonthini, las larvas de Phyllophaga presentan el labio anal inferior hendido en medio con alcance variable, y la abertura anal angulada ventralmente formando una "Y" (fig. 274). Este labio, al igual que el superior están provistos de numerosas sedas espiniformes o aciculares con longitud, distribución y densidad específicas.

2) Segundo estadio larval. Al revisar ejemplares de este nivel de desarrollo pertenecientes a P. (P.) ravidia y P. brevidens solo se encontraron las diferencias morfométricas expuestas en el cuadro 17, que nos sugieren una tasa de crecimiento de 1.6 a 1.7 en la cápsula cefálica, y de 1.7 en las metacoxas.

3) Primer estadio larval. Además de las diferencias mor-

CUADRO 17

Dimensiones de algunas larvas de segundo y primer estadios de Phyllophaga spp. (promedios de 100 ejemplares de cada una de las especies, en mm.)

SUBGENERO	P. (<u>Phyllophaga</u>)		
	S E G U N D O		P R I M E R O
Especie	<u>P. ravid</u>	<u>P. brevidens</u>	<u>P. longipilosa</u>
anchura cabeza	2.8	2.9	1.7
longitud dorsal	24.5	31	6.5
longitud estigma torácico	0.23	0.25	0.1
longitud último estigma abdominal	0.17	0.15	0.05
anchura tórax	3.9	4.8	1.8
largo metacoxa	1.9	2.0	0.9
localidad	Amatitlán, Jal.	Atlahualoya, Mor.	Chapultepec, D.F.
Mes de colecta	agosto	julio	junio
Alimento	maíz,	maleza	pastos

fométricas (cuadro 17) que indican una tasa de crecimiento de 1.7 en la cápsula cefálica, y de 2.2. en las metacoxas, en las larvas I de P. longipilosa se observa una pequeña "espinas de eclosión" a cada lado del metaescudo los estigmas tienen la placa respiratoria circular, carecen de bullas y de hendidura estigmal, tal como fue expresado por Böving (1942).

Puede decirse que la morfología y taxonomía de las larvas de las especies mexicanas de Phyllophaga representan un campo de estudio aún menos explorado y más difícil que el de los adultos, que habrá de ser abordado por el autor en trabajos subsecuentes.

b) PUPAS.- Existe muy poca información sobre la morfología de las pupas de Phyllophaga, por lo cual se realizará a continuación una descripción detallada basada en P. brevidens (Bates) fig. 281).

Pupa exarada adectica, con la cabeza claramente definida, inclinada hacia abajo, muestra la frente convexa de superficie irregular tuberculada; canto ocular bien marcado; el clípeo prominente fusionado con el labro; mandíbulas pequeñas redondeadas; maxilas pequeñas con palpos largos que tienen insinuados cuatro artejos; labio placoide vertical con palpos cortos en los cuales se insinúan tres artejos; antenas voluminosas, con los artejos ligeramente señalados.

Pronoto muy convexo, liso y desnudo, con perimetro semitrapezoidal; el borde anterior ampliamente sinuoso; los bordes laterales poco angulados y el borde posterior un poco proyectado hacia atrás. Propleuron amplio y convexo. Procoxas colindantes en medio. Protibias con el borde externo bidentado. Mesonoto con escutelo muy aparente, amplio, equilátero. Élitros recurvados latero-ventral, con la primera estría y el callo humeral bien marcados. Mesocoxas contiguas. Mesotibias con dos espolones apicales marcados. Metanoto con las suturas oblicua y "v" claramente señaladas. Alas casi completamente cubiertas por los élitros con excepción del área apical. Metacoxas contiguas. Metatibias con dos espolones apicales cortos y redondeados. Metasternon amplio, ligeramente cóncavo y glabro.

La sutura ecdisal media es muy fina y recorre desde el borde anterior del pronoto hasta el borde posterior del metanoto. Estigmas mesotorácicos ovalado-alargados con el peritrema muy prominente infundibuliforme (fig. 282). Estigmas metatorácicos en apariencia ausentes.

Abdomen.- Glabro, formado por nueve segmentos completos, claramente delimitados; el primero y el segundo están reducidos sobre todo en sus regiones pleurales y esternales; los tergos III a VI son más largos que sus respectivos externos; de los segmentos VII al IX se aprecia un estrechamiento progresivo hacia atrás, con toda la

superficie tergo-pleural finamente estriada en sentido longitudinal; la longitud de los tergos y esternos VII y VIII es mayor que en los precedentes; el IX segmento es semicónico y lleva una proyección paratergal-distal en cada lado con una espina recurvada terminal, que de acuerdo con Matsuda (1976) sería equivalente a los urogomphi (URO); en su parte ventro-apical se observa una "ampula genital" (PAG) que puede corresponder al X esternito (fig. 281).

Los estigmas del I segmento son pequeños, tienen forma alargada, estrecha, con el peritrema (pe) poco esclerosado y una quilla redondeada, lisa, gruesa, no pigmentada ni endurecida, paralela posterior a la abertura estigmal (fig. 283). Los estigmas II a IV están bien desarrollados, son anulares, ovalados, prominentes con el peritrema esclerosado y pigmentado (fig. 284). Los estigmas V a VIII son ovalados, poco prominentes, están atrofiados con el atrio ocluído, carecen de peritrema y de pigmento (fig. 285).

El dimorfismo sexual se hace aparente en: las antenas, ya que las pupas macho exhiben el área distal lamelar dos veces más larga que las hembras; la longitud de los protarsos masculinos es un cuarto mayor que en los femeninos; la "ámpula genital" femenina carece de la proyección tuberculiforme de los machos; y los urogomphi de los machos están fusionados en su mitad dorso-basal, mien

tras que en las hembras estos urogomphi están separados basalmente (figs. 286-287).

Las dimensiones de estas pupas son: 19 a 20 mm de longitud total y 8 a 9 mm de ancho a nivel de los élitros. El color es amarillo brillante, con detalles anaranjados o rojizos en los bordes de las extremidades, que se acentúan al acercarse el momento de la última ecdisis.

Entre los Melolonthidae los urogomphi pupales solo se han observado en otros géneros de Melolonthini como Amphimallon (Menees, 1963), pero las pupas de Dynastinae, Rutelinae, Cetoniinae y Trichiinae carecen de tales estructuras (obs. pers.), mientras que entre las pupas de Scarabaeidae (Geotrupinae, Aphodiinae y Scarabaeinae) es bastante común encontrar urogomphi con diversos grados de desarrollo (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982).

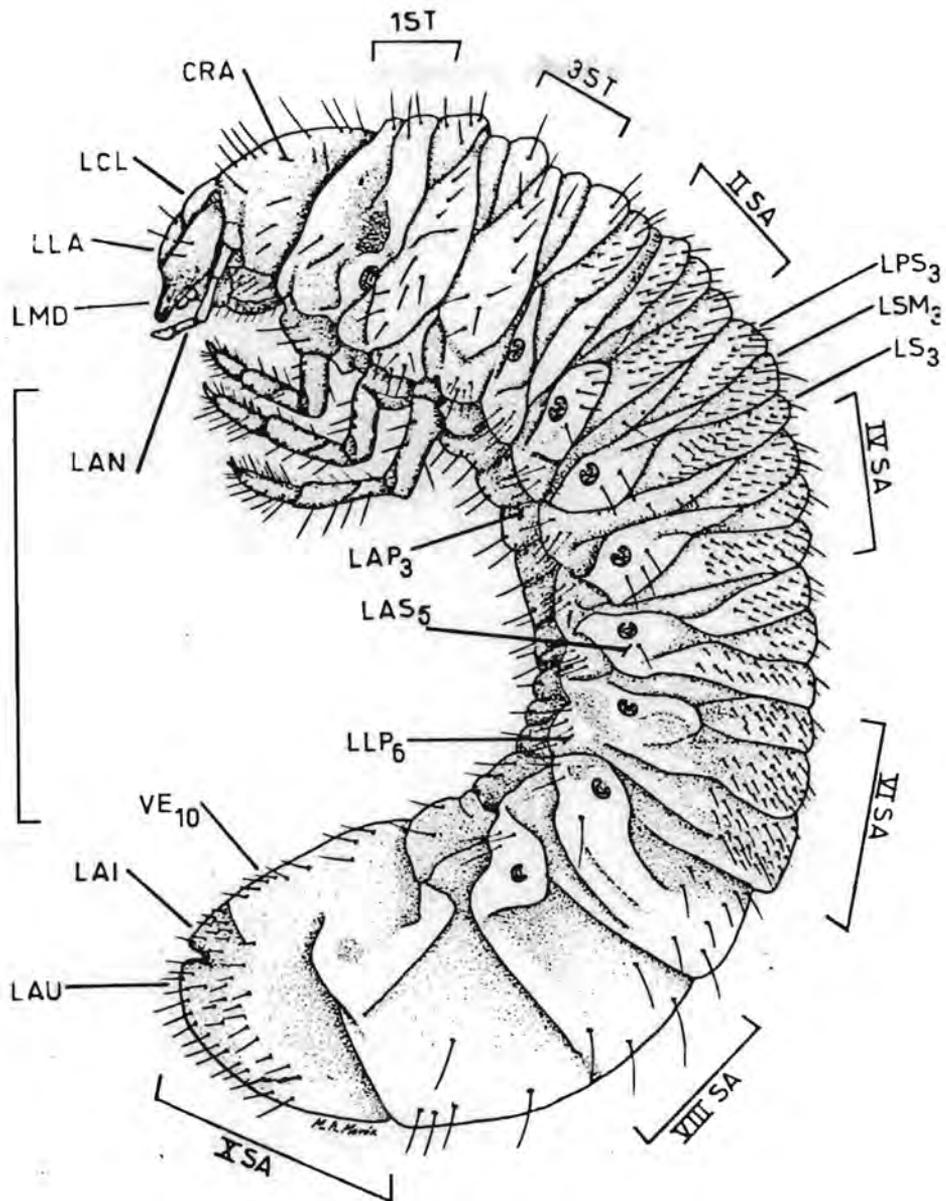
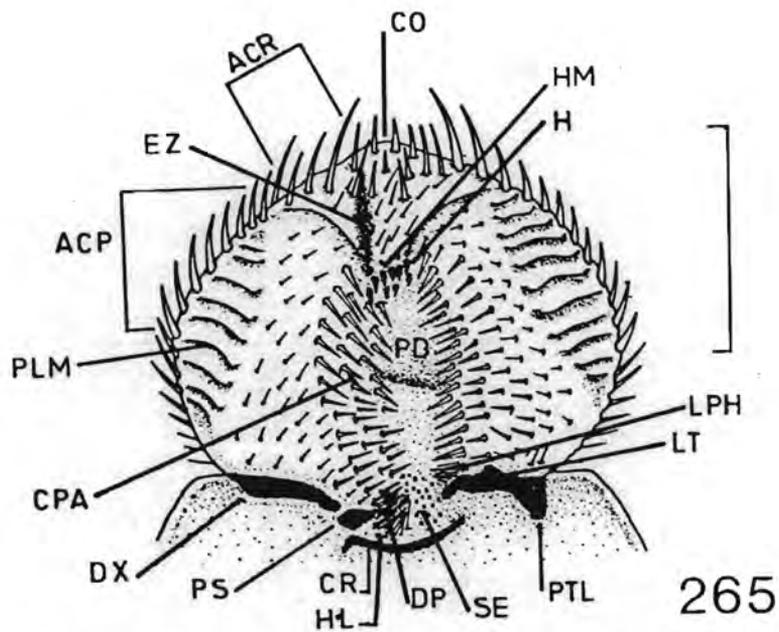
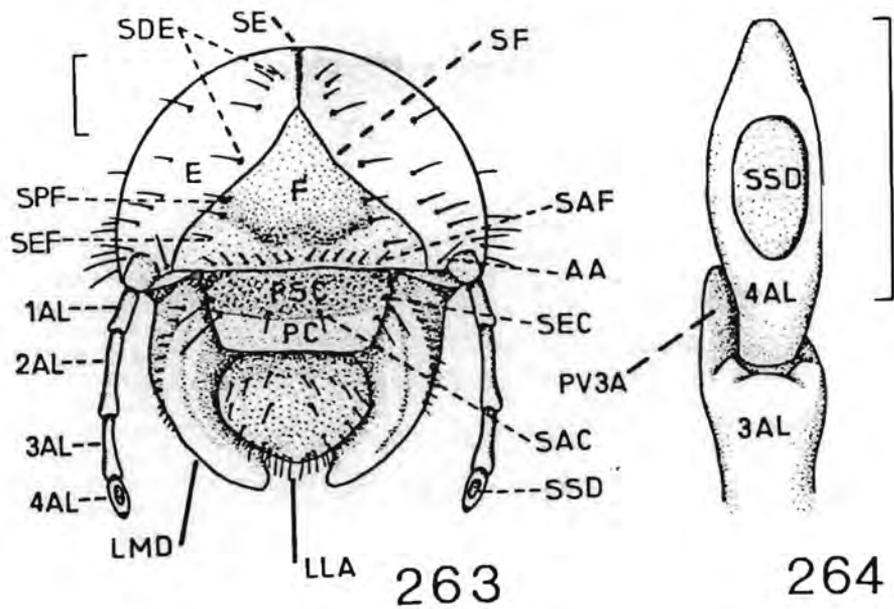
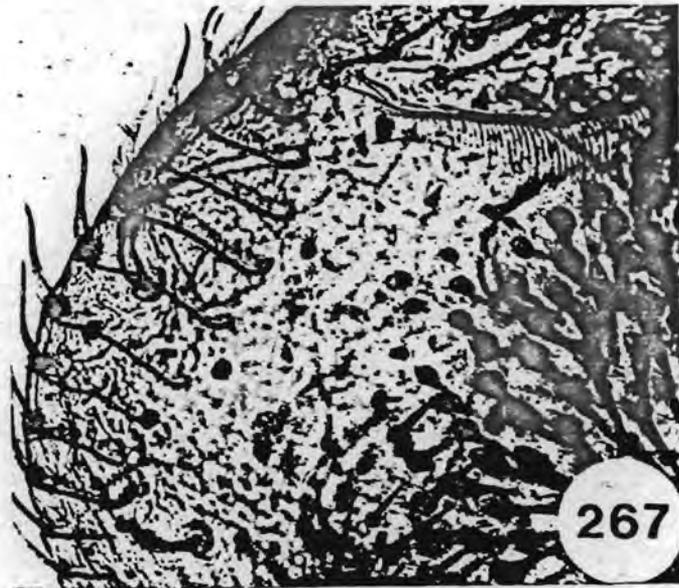


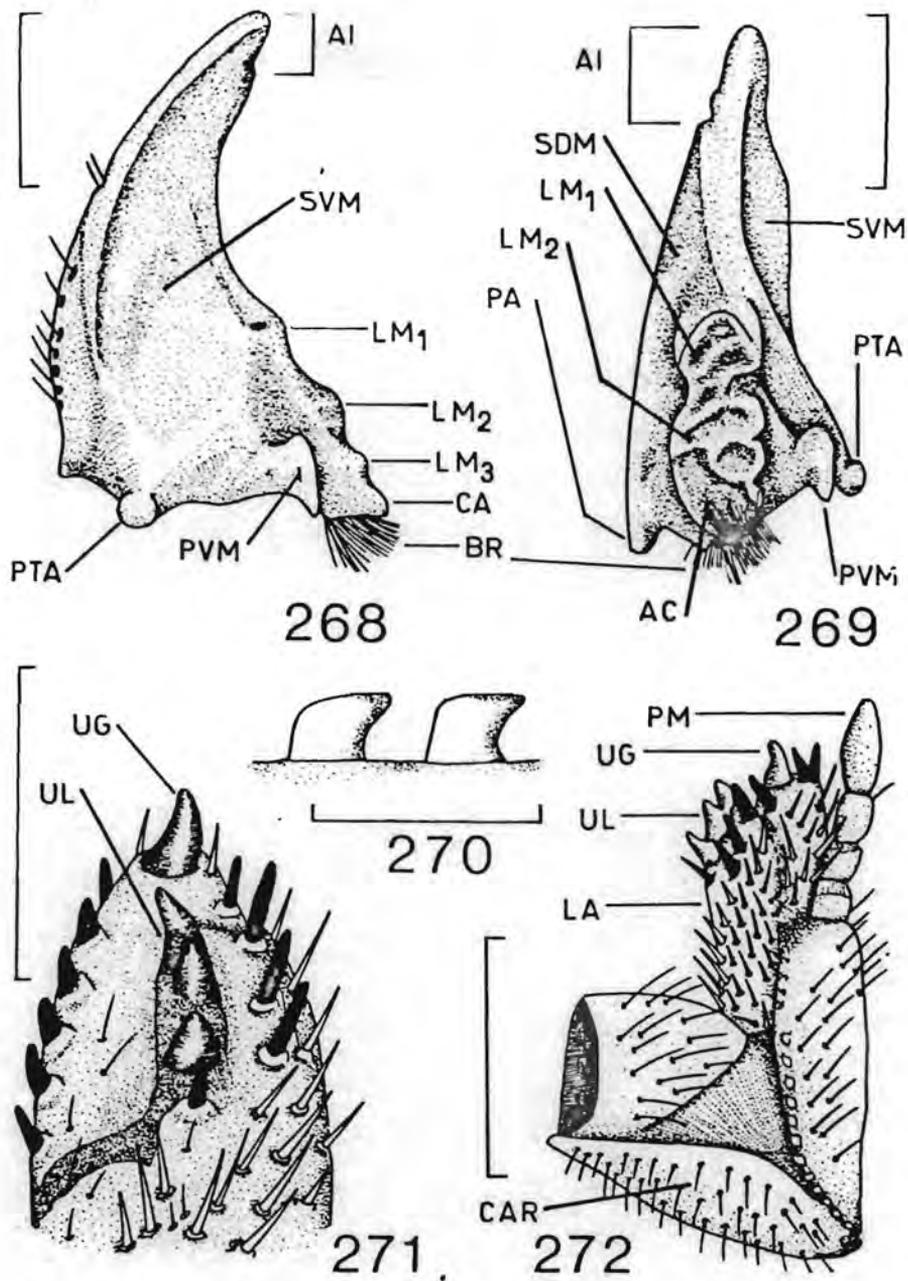
Fig. 262. *Phyllophaga (P.) brevidens* (Bates). Vista lateral larva de tercer estadio.
 Línea = 1 cm. (Guía de abreviaturas en el cuadro 6-E).



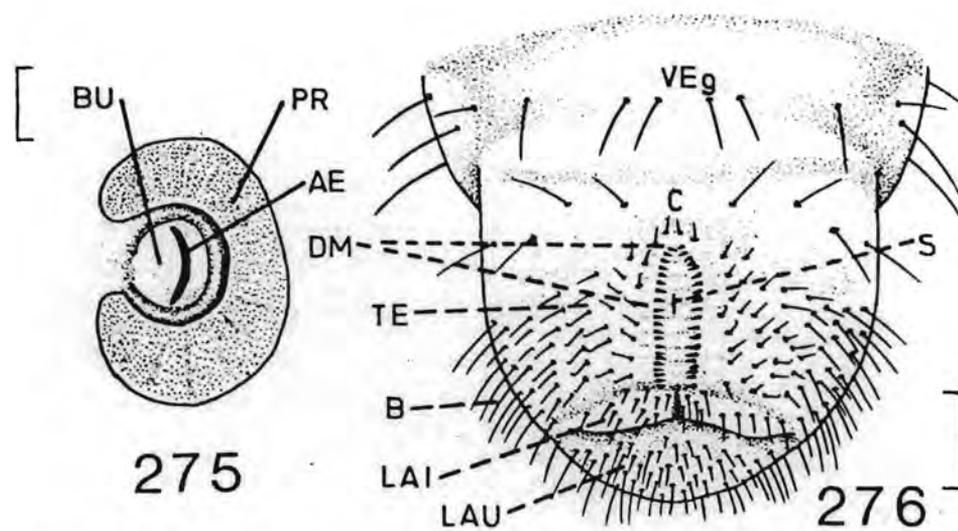
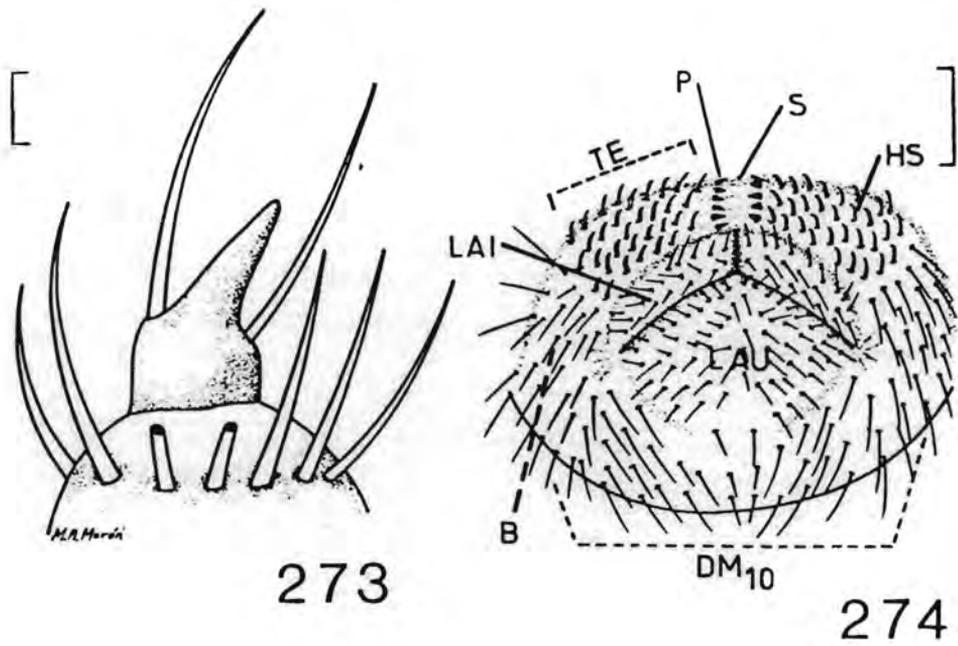
Figs. 263-265. *Phyllophaga brevidens*. Larva de tercer estadio. 263) Vista frontal de la cabeza. 264) Aspecto dorsal del último artejo antenal. 265) Vista ventral de la epifaringe. Líneas = 1 mm, excepto 264 = 0.5 mm.



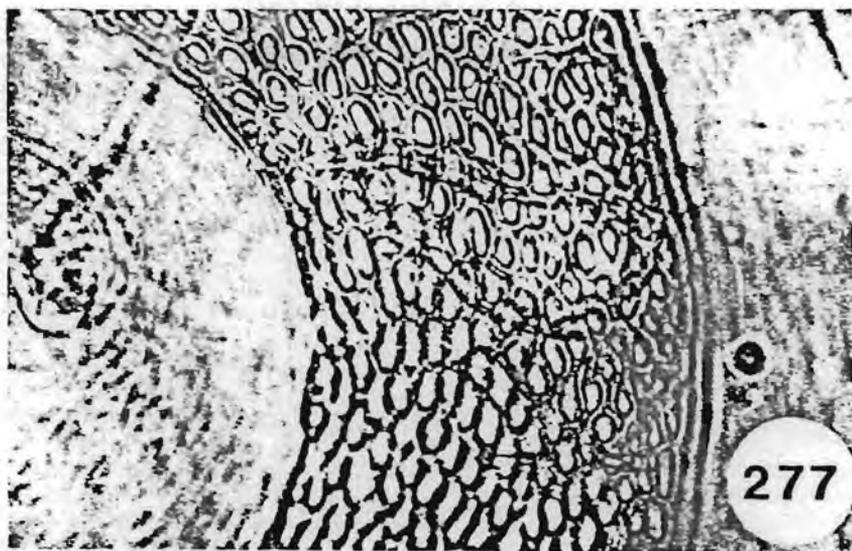
Figs. 266-267. Epifaringe *Phyllophaga*: 266) (*P.* *longipilosa* x 10; 267) (*P.* *ravidula* x 25.2, mostrando el *proplegmatium* y el *plegmatium* derechos.



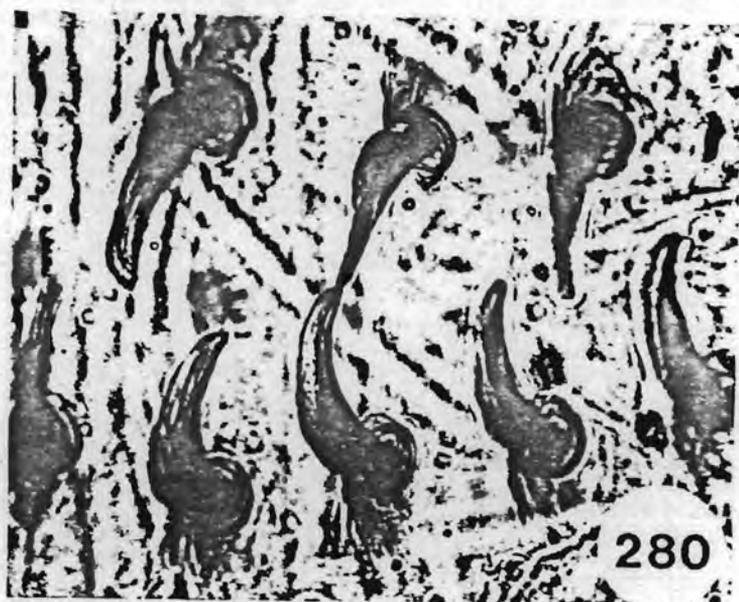
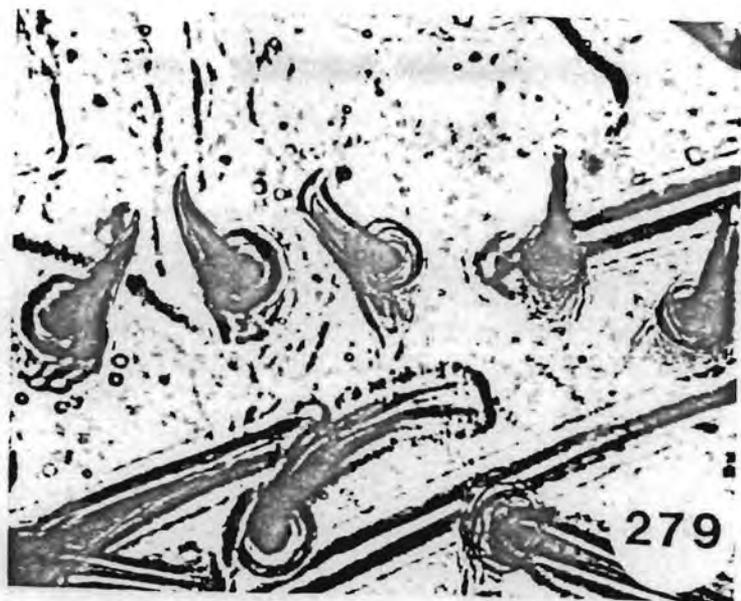
Figs. 268-272. *Phyllophaga brevidens*, tercer estadio larvario. 268) Vista interna mandíbula derecha; 269) Vista mesial mandíbula izquierda; 270) Detalle denticillos estriduladores maxilares; 271) Vista mesial del ápice maxilar derecho; 272) Vista anterior maxila derecha. Líneas = 1 mm, excepto 270 = 0.1 mm y 271 = 0.5 mm.



Figs. 273-276. *Phyllophaga brevidens*, larva de tercer estadio. 273) Vista caudal tarsungulus posterior derecho. 274) Aspecto caudal del décimo segmento abdominal. 275) Tercer estigma abdominal. 276) Vista ventral último segmento abdominal. Líneas = 1 mm. excepto 275 = 0.1 mm.



Figs. 277-278. *Phyllophaga brevidens*, tercer estadio larval. 277) Detalle de la placa respiratoria x 160; 278) Detalle tegilla x 64.



Figs. 279-280. Detalle *pali* de larvas de tercer estadio *Phyllophaga* spp. x 64. 279) (*P.*) *ravida*; 280) *P.* (*Listrochelus*) *cavata*.

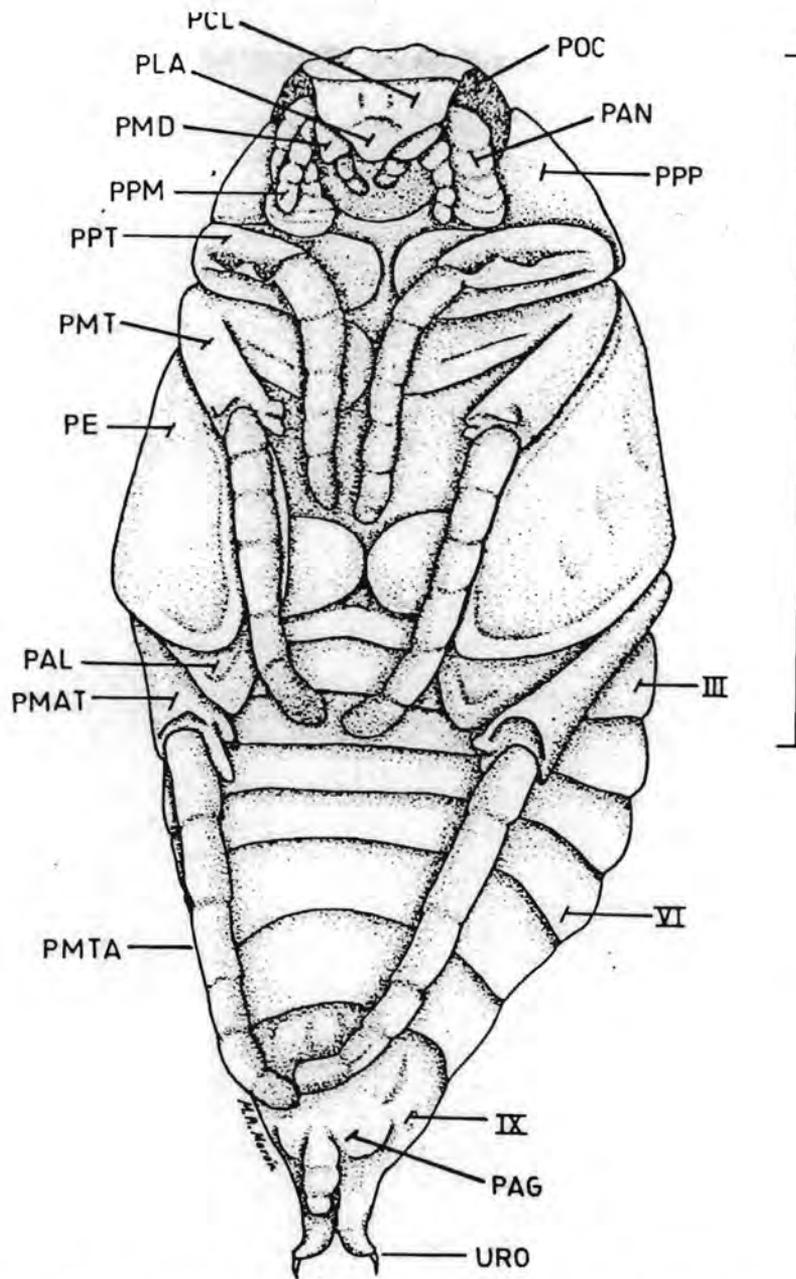
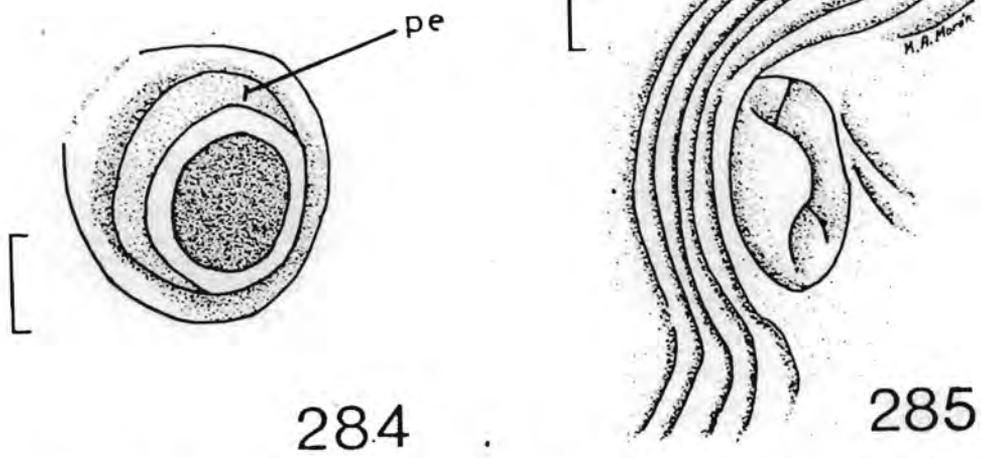
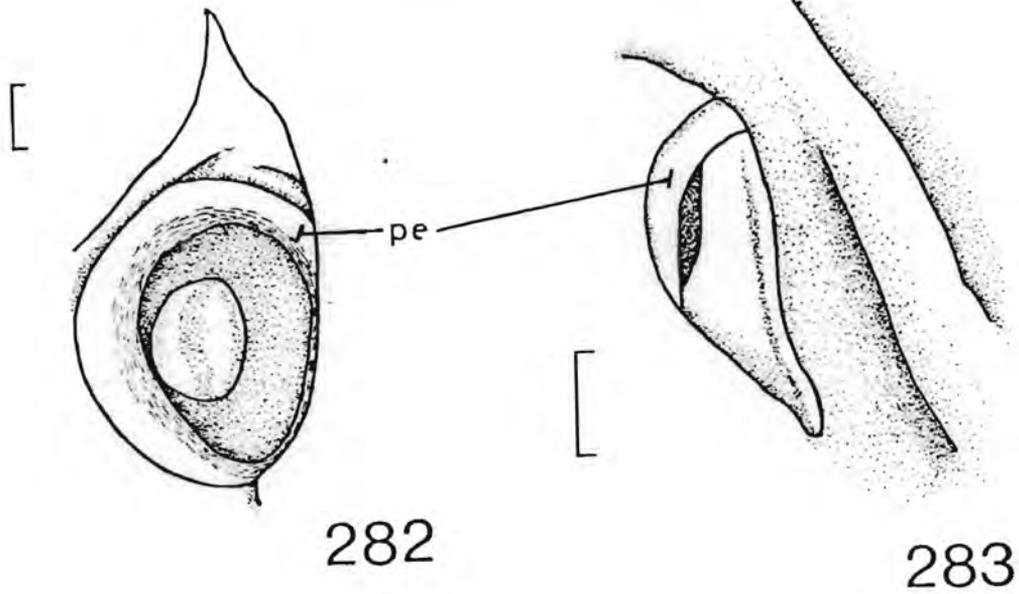
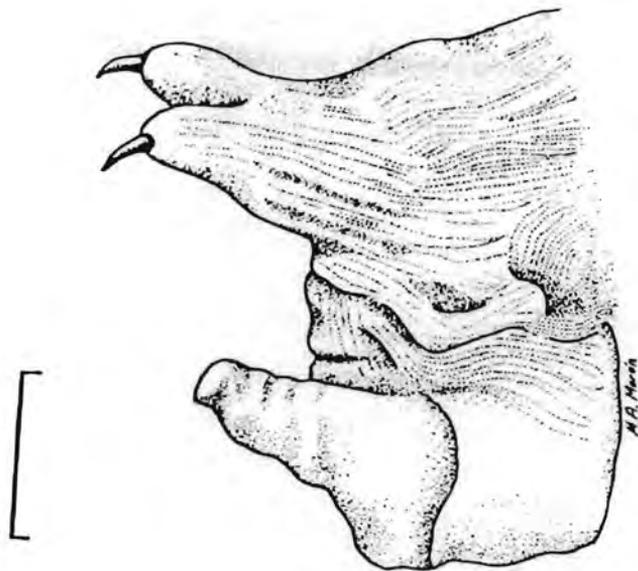


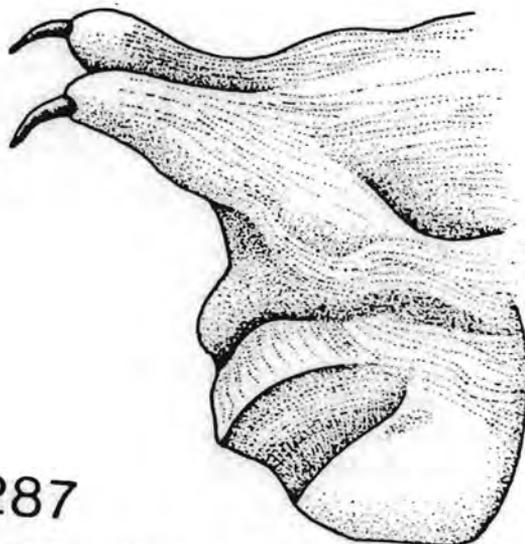
Fig. 281. Vista ventral pupa *Phyllophaga (P.) brevidens* (Bates). Linea = 1 cm.



Figs. 282-285. *Phyllophaga brevidens*, pupa. 282) Estigma mesotorácico izquierdo. 283) Primer estigma abdominal izquierdo. 284) Segundo estigma abdominal izquierdo. 285) Séptimo estigma abdominal derecho. Líneas = 0.1 mm.



286



287

Figs. 286-287. *Phyllophaga brevidens*, pupa. 286) Vista lateral derecha del ápice del abdomen masculino. 287) Vista lateral derecha del ápice del abdomen femenino.
Línea = 1 mm

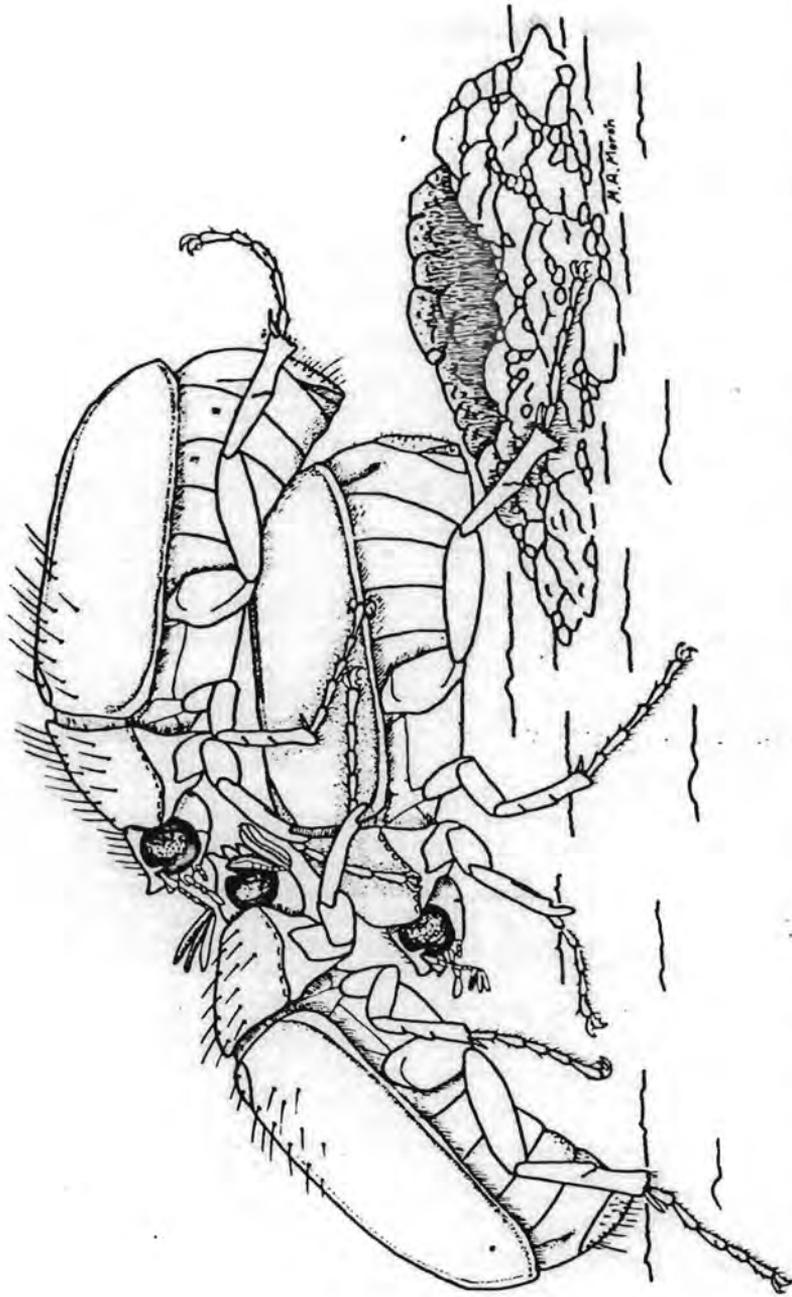


Fig. 288. *Phyllophaga (Phyllophaga) macrophylla* (Bates). Machos peleando por la hembra recién salida del suelo. Esquema simplificado de observaciones realizadas en mayo de 1974 en Villa de Allende, Edo. de México.

IV. EVALUACION DE CARACTERES TAXONOMICOS Y ANALISIS CLADISTICO DE LOS SUBGENEROS Y GRUPOS DE ESPECIES DE PHYLLOPHAGA.

Los caracteres empleados en la sistemática del género ya fueron referidos en el capítulo II de este trabajo, y aquí se procederá a comentarlos aclarando su interpretación y su valor para delimitar niveles taxonómicos supraespecíficos.

Como no siempre es posible definir caracteres comunes a los dos sexos resulta fundamental contar con machos para lograr la identificación específica adecuada, ya que en este sexo son más evidentes tanto los caracteres apomorfos como los plesiomorfos que fundamentan las agrupaciones aquí detalladas, mientras que las hembras aparentemente retienen un mayor número de caracteres primitivos o plesiomorfos.

1) NIVEL SUBGENERICO. La categoría subgenérica se ha establecido en este trabajo cuando los conjuntos de especies reúnen todos los caracteres diagnósticos del género, pero muestran caracteres estructurales subordinados constantes y suficientemente disímiles entre los conjuntos. Considerando los caracteres citados en el cuadro 18, evaluados con los criterios expresados en el cuadro 19, se obtuvo una tabla de valores (cuadro 20) con los cuales se construyó la semimatriz y el fenograma consecuentes (cuadro 21 y fig. 289), empleando el método de Distancia de Manhattan.

En dicho fenograma se aprecia que los conjuntos más estrechamente relacionados (menos disímiles) son Tostegoptera - Eugastra, seguidos por Listrochelus - Phyllophaga, y Chlaenobia - Chirodines - Phytalus, los cuales muestran altos valores de similitud que los separan en tres grupos relacionados por medio de Triodonyx.

Con esta información, arbitrariamente consideramos que los grupos con niveles de disimilitud superiores a un 60% (6) representarían otras entidades genéricas, a las cuales no podemos ubicar objetivamente en el fenograma por carecer de revisiones equivalentes a la presente (fig. 289).

Los caracteres que más influyen en estas relaciones de disimilitud entre los subgéneros de Phyllophaga son la estructura de las uñas, el grado de dimorfismo sexual y la complejidad de la vestidura dorsal.

Por lo que respecta a las uñas tarsales se ha decidido conservar los tipos unguinales utilizados por Saylor y otros autores, en donde aquellas uñas que tienen una dentición estrechamente paralela con el ápice se denominan como "hendidadas" (figs. 140-147, 182); las que llevan la dentición cercana al ápice pero en posición divergente se consideran como "bífidas" (figs. 163, 167); y las que presentan la dentición más o menos independiente del ápice se llaman "dentadas" (figs. 150-162). Se consideran como denticiones aquellas proyecciones que existen

en el borde inferior de la uña, entre el ápice y el ensanchamiento basal. En la mayoría de las especies se observa solo una, con posición variable, central, distal o proximal; en pocas especies se encuentra una central mayor y una proximal menor (Triodonyx spp.); en otros casos varía el número de dentículos presentes en las uñas anteriores, intermedias y posteriores; y en algunas uñas "pectinadas" de las especies de Listrochelus se aprecian proyecciones tan anchas y gruesas que semejan una hilera de cinco a seis dientes finos.

Es difícil atribuir un valor adaptativo a las sutiles diferencias que exhiben las uñas, por lo que su constancia en cada grupo bien puede reflejar un carácter básico, cuya gradación continua deriva de un tronco monofilético con evolución rápida más o menos reciente y baja tasa de extinción, favorecida por el mosaico ecológico de la Zona de Transición Mexicana.

La complejidad del dimorfismo sexual en Phyllophaga (sensu lato) se considera importante al definir subgéneros porque es un carácter muy evidente que implica tal cantidad de cambios en la morfología que necesariamente afectan a profundidad la fisiología y la conducta de los individuos, y en consecuencia la biología de las especies. De esta manera, los grupos subgenéricos con dimorfismo sexual escaso o nulo, están total o principalmente asociados con biomas xerófilos o de pradera y los imagos tie -

nen actividad diurna o crepuscular (Tostegoptera, Eugastra y Triodonyx). La longitud del metaesternón y el desarrollo de las alas membranosas están ligados frecuentemente con el dimorfismo sexual, y acentúan la disimilitud entre los subgéneros.

Por su parte, la ausencia de vestidura dorsal también es un carácter constante en cuatro de los subgéneros, y es independiente de los hábitos y distribución de las especies que contienen, ya que se presenta en grupos práticos como los antes señalados y en grupos tropicales como Chlaenobia. La ausencia constante de sedas dorsales se ha interpretado como un carácter derivado, considerando que la puntuación setífera de las especies glabras aún está presente, aún cuando faltan las sedas; mientras que las sedas altamente modificadas como escamas han sido valoradas como la derivación máxima del carácter.

La presencia de la carina transversal del vértice se considera un carácter derivado y define solamente al subgénero Listrochelus; en tanto que la presencia de un denticulo grande y agudo en la parte media de la cara externa de las mesotibias como carácter derivado de las carinas oblicuas, y el surco medio del propigidio solo se presentan en Triodonyx spp.

Como puede apreciarse en el cuadro 20 la cobertura setífera ventral abundante de todos los tarsos masculinos caracteriza a la mayoría de las especies de Chlaenobia;

y la asimetría de la cápsula genital masculina llega a desarrollarse como un carácter derivado muy notable sobre todo en muchas de las especies de Phyllophaga y Listrochelus establecidas al Norte del Trópico de Cáncer.

El desarrollo del metaepímero solo se utilizó para permitir el análisis comparativo con un grupo externo (como Melolontha) durante la construcción del cladograma representado en la figura 290 (apoyado en los datos del cuadro 22); en el cual se observa que, por el método de Wagner, la separación subgenérica se basaría en 23 cambios ocurridos en los 20 caracteres seleccionados y desglosados, que evidencian un índice de consistencia adecuado (0.80).

El mayor número de estos cambios ocurre en las ramas que dan origen a Tostegoptera (12), Triodonyx (11) y Eugastra (10), lo cual confirma las distancias y las relaciones obtenidas en el fenograma (fig. 289).

El único cambio notable en el cladograma es la posición de Phytalus, en un punto más próximo a Phyllophaga - Listrochelus, que a Chirodines - Chlaenobia, lo cual solo evidencia que el método le ha dado menos valor a la estructura unguinal que a otros caracteres, como la vestidura dorsal y tarsal. El cambio de posición de Phytalus demuestra que es un grupo intermedio, cuyos límites extremos se sobreponen con Phyllophaga y Chlaenobia, como fue comentado por Bates, Saylor y Sanderson. En esta obra se ha conservado su rango subgenérico por razones prácticas

y ecológicas, ya que cuando menos 27 especies mexicanas con hábitos montícolas y distribución geográfica precisa pueden separarse fácilmente de otros subgéneros empleando el carácter unguinal.

El desarrollo del metacarpo solo se utilizó para

permitir el análisis comparativo con un grupo externo

no mencionado durante la construcción del cladograma

presentado en la figura 290 (apoyado en los datos del con-

trato 23); en el cual se observa que por el método de Wagner,

la separación supragénica se basó en 23 cambios ocur-

ridos en los 20 caracteres seleccionados y descritos, que

evidencian un índice de consistencia de 0.50.

El mayor número de estos cambios ocurre en las ra-

mas que dan origen a Tortadopsis (12), Tritobonyx (11)

Russelia (10), lo cual confirma las distancias y las re-

laciones obtenidas en el fenograma (fig. 289)

El único cambio notable en el cladograma es la posi-

ción de Phyllina, en un punto más próximo a Phyllinopoda

Listrocheilus, que a Chirocheilus - Chirocheilus, lo cual solo

evidencia que el método de los datos menos valor a la es-

tructura unguinal que a otros caracteres, como la vesti-

tura dorsal y tarsal. El cambio de posición de Phyllina

demuestra que en un grupo intermedio, cuyos límites este-

ros se superponen con Phyllinopoda y Chirocheilus, como

comentado por Baker, Saylor y Anderson. En esta obra se

ha considerado un rango supragénico por razones prácticas

CUADRO 18

Caracteres empleados en la taxonomía numérica de Phyllophaga (sensu lato).

gotibias ♀	propigidio ♂ ♀	uñas	dimorfismo sexual	carina vertex	Cobertura tarsal	alas	meta- esternón	vestidura dorsal	genitalia ♂	metaepimero
nadas	sin surco	dentadas	acentuado	ausente	escasa	presentes	largo	variable	variable	estrecho
nadas	con surco	tridentadas	nulo	ausente	escasa	presentes	largo	ausente	simétrica	estrecho
nadas	sin surco	pectinadas aserradas	acentuado	presente	escasa	presentes	largo	variable	variable	estrecho
nadas	sin surco	sencillas y hendidas	acentuado	ausente	escasa	presentes	largo	ausente	simétrica	estrecho
nadas	sin surco	hendidas	acentuado	ausente	abundantes	presentes	largo	ausente	simétrica	estrecho
nadas	sin surco	bífidas	acentuado	ausente	escasa	presentes	largo	variable	simétrica	estrecho
nadas	sin surco	dentadas	escaso	ausente	escasa	vestigiales	corto	escamosa	simétrica	estrecho
nadas	sin surco	dentadas	escaso	ausente	escasa	vestigiales	corto	ausente	simétrica	estrecho
arinas	sin surco	dentadas	acentuado	ausente	escasa	presentes	largo	variable	variable	ancho

CUADRO 19

Evaluación de los caracteres empleados en la taxonomía
numérica de Phyllophaga (sensu lato).

Núm. Clave	Caracteres	V A L O R E S			
		0	1	2	3
1	Mesotibias	con carinas	con dentición	sin carinas	-----
2	Propigidio	sin surco	con surco	-----	-----
3	Uñas	sencillas	bífidas o hendidas	dentadas	tridentadas o pectinadas
4	Dimorfismo sexual	nulo	escaso	acentuado	-----
5	Carina del vértex	ausente	presente	-----	-----
6	Cobertura tarsos ♂	escasa	abundante	-----	-----
7	Alas metatorácicas	presentes	vestigiales o ausentes.	-----	-----
8	Metasternón	alargado	corto	-----	-----
9	Vestidura dorsal.	variable	siempre ausente	escamosa	-----
10	Genitalia ♂	siempre simétrica	variable o asimétrica	-----	-----
11	Metaepímero	ancho y conspicuo	estrecho o reducido	-----	-----

CUADRO 20

Distribución de los valores empleados en la taxonomía numérica de Phyllophaga (sensu lato).

No. Clave.	Subgénero	C A R A C T E R E S										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	<u>Phyllophaga</u>	0	0	2	2	0	0	0	0	0	1	1
2	<u>Triodonyx</u>	1	1	3	0	0	0	0	0	1	0	1
3	<u>Listrochelus</u>	0	0	3	2	1	0	0	0	0	1	1
4	<u>Chirodines</u>	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1
5	<u>Chlaenobia</u>	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1
6	<u>Phytalus</u>	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1
7	<u>Tostegoptera</u>	0	0	2	1	0	0	1	1	2	0	1
8	<u>Eugastra</u>	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1
*	<u>Meiolontha</u>	2	0	2	2	0	0	0	0	0	1	0

* grupo externo

CUADRO 21

Semimatriz basada en la Distancia de Manhattan (número de caracteres diferentes) empleada en la Taxonomía numérica de Phyllophaga (sensu lato).

Número clave de cada taxa								
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	-							
2	6	-						
3	2	6	-					
4	3	4	4	-				
5	4	5	5	2	-			
6	2	5	3	2	2	-		
7	5	7	7	5	6	5	-	
8	5	6	7	4	5	5	1	-

CUADRO 22

Codificación binaria no aditiva de los valores del cuadro 20, empleados en el análisis cladístico de los subgéneros de Phyllophaga, de acuerdo con el método de Wagner.

No. Clave.	Subgéneros	C A R A C T E R E S											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1	<u>Phyllophaga</u>	100	0	0010	001	0	0	0	0	0	100	1	1
2	<u>Triodonyx</u>	010	1	0001	100	0	0	0	0	0	010	0	1
3	<u>Listrochelus</u>	100	0	0001	001	1	0	0	0	0	100	1	1
4	<u>Chirodines</u>	100	0	1000	001	0	0	0	0	0	010	0	1
5	<u>Chlaenobia</u>	100	0	0100	001	0	1	0	0	0	010	0	1
6	<u>Phytalus</u>	100	0	0100	001	0	0	0	0	0	100	0	1
7	<u>Tostegoptera</u>	100	0	0010	010	0	0	1	1	001	0	0	1
8	<u>Eugastra</u>	100	0	0010	010	0	0	1	1	010	0	0	1
*	<u>Melolontha</u>	001	0	0010	001	0	0	0	0	0	100	1	0

* grupo externo

2) NIVEL GRUPO DE ESPECIES. Esta categoría se ha establecido cuando un conjunto de especies además de reunir todos los caracteres subgenéricos antes detallados muestra caracteres estructurales subordinados constantes y suficientemente disímiles entre los conjuntos de su mismo nivel y subgénero. Considerando los caracteres citados y evaluados en el cuadro 23 se obtuvieron las tablas de valores para los tres subgéneros con mayor cantidad de especies: Phyllophaga (s.str.), Phytalus y Listrochelus (cuadros 24, 25 y 26), con los cuales se construyeron los cladogramas respectivos por el método de Wagner (figs. 291, 292 y 293).

Nuevamente las uñas tarsales ofrecen un mayor número de estados derivados, considerando ahora la estructura detallada del borde inferior y las proporciones de los procesos dentiformes, que han sido evaluados de acuerdo con el incremento en su complejidad. En segundo término tenemos la conformación de la placa anal masculina (sexto esternito visible) que también ofrece un alto número de estados derivados, con marcados incrementos de complejidad, los cuales frecuentemente se asocian con estados derivados equivalentes en el quinto esternito visible, e incluso en otros esternitos proximales.

El borde anterior del clipeo profundamente sinuoso o escotado, también se ha estimado como un carácter derivado a partir del clipeo redondeado o recto característico

de muchos Melolonthinae, lo cual está ligado con un acortamiento del disco clipeal y una mayor exposición dorsal del labro. Como un carácter extraordinario entre las hembras del grupo encontramos aquellos estados derivados en los cuales la placa pigidial muestra tubérculos, quillas, surcos, cavidades o simplemente una convexidad total muy notable, que contrasta con la simplificación pigidial de los machos coespecíficos.

La reducción en el número de artejos antenales (debida a la fusión de uno o más antenitos del funículo), y el acortamiento, fusión o desaparición del espolón metatibial masculino, podrían interpretarse como caracteres derivados, muy útiles en la taxonomía clásica, pero que por estar sujetos a fenómenos de homoplasia distorsionan o reducen el índice de consistencia de los cladogramas, razón por la cual se han suprimido de los análisis numéricos aquí expuestos, pero se utilizan ampliamente en la clave dicotómica y en las diagnósis de los grupos.

De acuerdo con el método de Wagner, la separación en los grupos de especies del subgénero Phyllophaga (s.str.) se basaría en 25 cambios ocurridos en los 13 caracteres seleccionados y desglosados, que evidencian un índice de consistencia bajo (0,52), explicable por la gran diversidad morfológica y ecológica que exhiben las 115 especies del subgénero, las cuales al parecer favorecen las convergencias morfológicas seguramente involucradas en el clado

grama.

El mayor número de cambios se llevan a cabo en la rama que da origen a los grupos "rugipennis —heteronycha", en la cual se muestran 20 cambios en varios caracteres, que distribuyen a los grupos en tres conjuntos (fig. 291). Al añadir la distribución geográfica y altitudinal a éste esquema, se observa poca cohesión entre los grupos, aún cuando en la rama de la izquierda se reúnen especies dominantes en tierras altas o en el Noreste de México; en tanto que en la rama de la derecha, los conjuntos son bastante heterogéneos en su distribución geográfica y ecológica, ya que reúnen especies cuyo predominio se localiza en las montañas mesoamericanas, las planicies de los E.U.A., la península de Baja California y las tierras bajas de Centro y Sudamérica.

Por su parte, la separación de los grupos de especies del subgénero Phytalus se basaría en 13 cambios ocurridos en los 10 caracteres seleccionados y desglosados, que proporcionan un índice de consistencia elevado (0.87). El mayor número de cambios se observa en las ramas que dan origen a los grupos "pentaphylla-pallida"(5), mientras que para la separación de los otros grupos solo se requeriría de uno o dos cambios, quedando el grupo "obsoleta" como el menos derivado del subgénero (fig. 292). Al agregar la distribución geográfica y altitudinal a este esquema se observa una magnífica redefinición de los

grupos y conjuntos, ya que "pentaphylla - pallida" se establecen en el Noroeste de México y Arizona por arriba de los 1000 m de altitud; "bucephala, lineata, senicula, y macrocera" se encuentran en las montañas situadas al Sur del Eje Neovolcánico, en tanto que "obsoleta y pruinosa" son grupos con especies euriecas y euritópicas localizadas entre el Sur de los E.U.A. y Panamá.

Finalmente, para separar los grupos del subgénero Listrochelus de acuerdo con el mismo método se requerirían 15 cambios en los 8 caracteres seleccionados y deglosados, que proporcionan un índice de consistencia bajo (0.53). El mayor número de cambios (14) ocurre en la rama de la izquierda que da origen a siete grupos específicos, mientras que para la separación de los grupos "fimbripes, falsa y senex" solo se indica un cambio, quedando el grupo "cavata" como el menos derivado del subgénero (fig. 293). Debido a que la distribución de las especies de este subgénero se concentra en el Suroeste de los E.U.A. y el Noroeste de México (incluyendo Baja California Sur), no se aprecia una relación precisa de los conjuntos con cierta zona geográfica, aún cuando resulta interesante que los grupos menos derivados se reúnen en la rama de la derecha, coincidiendo con una distribución geográfica más amplia.

Al igual que en el subgénero Phyllophaga (s.str.), es probable que algunos de los caracteres utilizados en

éste análisis de P. (Listrochelus) contengan elementos convergentes que sobrecargan de cambios la rama de la izquierda del cladograma, como aquellos que corresponden a la estructura del borde inferior de las uñas (1.0; 1.1; 2.0; 2.1) que al cambiar seis veces de estado en la misma rama, sugieren que la condición bipectinada de las uñas masculinas es un carácter homoplásico desarrollado en cuatro grupos de especies continentales, del Noroeste, pero ausente en los dos grupos peninsulares endémicos.

1	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	1.10	1.11	1.12	1.13	1.14	1.15	1.16	1.17	1.18	1.19	1.20	1.21	1.22	1.23	1.24	1.25	1.26	1.27	1.28	1.29	1.30	1.31	1.32	1.33	1.34	1.35	1.36	1.37	1.38	1.39	1.40	1.41	1.42	1.43	1.44	1.45	1.46	1.47	1.48	1.49	1.50	1.51	1.52	1.53	1.54	1.55	1.56	1.57	1.58	1.59	1.60	1.61	1.62	1.63	1.64	1.65	1.66	1.67	1.68	1.69	1.70	1.71	1.72	1.73	1.74	1.75	1.76	1.77	1.78	1.79	1.80	1.81	1.82	1.83	1.84	1.85	1.86	1.87	1.88	1.89	1.90	1.91	1.92	1.93	1.94	1.95	1.96	1.97	1.98	1.99	2.00	2.01	2.02	2.03	2.04	2.05	2.06	2.07	2.08	2.09	2.10	2.11	2.12	2.13	2.14	2.15	2.16	2.17	2.18	2.19	2.20	2.21	2.22	2.23	2.24	2.25	2.26	2.27	2.28	2.29	2.30	2.31	2.32	2.33	2.34	2.35	2.36	2.37	2.38	2.39	2.40	2.41	2.42	2.43	2.44	2.45	2.46	2.47	2.48	2.49	2.50	2.51	2.52	2.53	2.54	2.55	2.56	2.57	2.58	2.59	2.60	2.61	2.62	2.63	2.64	2.65	2.66	2.67	2.68	2.69	2.70	2.71	2.72	2.73	2.74	2.75	2.76	2.77	2.78	2.79	2.80	2.81	2.82	2.83	2.84	2.85	2.86	2.87	2.88	2.89	2.90	2.91	2.92	2.93	2.94	2.95	2.96	2.97	2.98	2.99	3.00	3.01	3.02	3.03	3.04	3.05	3.06	3.07	3.08	3.09	3.10	3.11	3.12	3.13	3.14	3.15	3.16	3.17	3.18	3.19	3.20	3.21	3.22	3.23	3.24	3.25	3.26	3.27	3.28	3.29	3.30	3.31	3.32	3.33	3.34	3.35	3.36	3.37	3.38	3.39	3.40	3.41	3.42	3.43	3.44	3.45	3.46	3.47	3.48	3.49	3.50	3.51	3.52	3.53	3.54	3.55	3.56	3.57	3.58	3.59	3.60	3.61	3.62	3.63	3.64	3.65	3.66	3.67	3.68	3.69	3.70	3.71	3.72	3.73	3.74	3.75	3.76	3.77	3.78	3.79	3.80	3.81	3.82	3.83	3.84	3.85	3.86	3.87	3.88	3.89	3.90	3.91	3.92	3.93	3.94	3.95	3.96	3.97	3.98	3.99	4.00	4.01	4.02	4.03	4.04	4.05	4.06	4.07	4.08	4.09	4.10	4.11	4.12	4.13	4.14	4.15	4.16	4.17	4.18	4.19	4.20	4.21	4.22	4.23	4.24	4.25	4.26	4.27	4.28	4.29	4.30	4.31	4.32	4.33	4.34	4.35	4.36	4.37	4.38	4.39	4.40	4.41	4.42	4.43	4.44	4.45	4.46	4.47	4.48	4.49	4.50	4.51	4.52	4.53	4.54	4.55	4.56	4.57	4.58	4.59	4.60	4.61	4.62	4.63	4.64	4.65	4.66	4.67	4.68	4.69	4.70	4.71	4.72	4.73	4.74	4.75	4.76	4.77	4.78	4.79	4.80	4.81	4.82	4.83	4.84	4.85	4.86	4.87	4.88	4.89	4.90	4.91	4.92	4.93	4.94	4.95	4.96	4.97	4.98	4.99	5.00	5.01	5.02	5.03	5.04	5.05	5.06	5.07	5.08	5.09	5.10	5.11	5.12	5.13	5.14	5.15	5.16	5.17	5.18	5.19	5.20	5.21	5.22	5.23	5.24	5.25	5.26	5.27	5.28	5.29	5.30	5.31	5.32	5.33	5.34	5.35	5.36	5.37	5.38	5.39	5.40	5.41	5.42	5.43	5.44	5.45	5.46	5.47	5.48	5.49	5.50	5.51	5.52	5.53	5.54	5.55	5.56	5.57	5.58	5.59	5.60	5.61	5.62	5.63	5.64	5.65	5.66	5.67	5.68	5.69	5.70	5.71	5.72	5.73	5.74	5.75	5.76	5.77	5.78	5.79	5.80	5.81	5.82	5.83	5.84	5.85	5.86	5.87	5.88	5.89	5.90	5.91	5.92	5.93	5.94	5.95	5.96	5.97	5.98	5.99	6.00	6.01	6.02	6.03	6.04	6.05	6.06	6.07	6.08	6.09	6.10	6.11	6.12	6.13	6.14	6.15	6.16	6.17	6.18	6.19	6.20	6.21	6.22	6.23	6.24	6.25	6.26	6.27	6.28	6.29	6.30	6.31	6.32	6.33	6.34	6.35	6.36	6.37	6.38	6.39	6.40	6.41	6.42	6.43	6.44	6.45	6.46	6.47	6.48	6.49	6.50	6.51	6.52	6.53	6.54	6.55	6.56	6.57	6.58	6.59	6.60	6.61	6.62	6.63	6.64	6.65	6.66	6.67	6.68	6.69	6.70	6.71	6.72	6.73	6.74	6.75	6.76	6.77	6.78	6.79	6.80	6.81	6.82	6.83	6.84	6.85	6.86	6.87	6.88	6.89	6.90	6.91	6.92	6.93	6.94	6.95	6.96	6.97	6.98	6.99	7.00	7.01	7.02	7.03	7.04	7.05	7.06	7.07	7.08	7.09	7.10	7.11	7.12	7.13	7.14	7.15	7.16	7.17	7.18	7.19	7.20	7.21	7.22	7.23	7.24	7.25	7.26	7.27	7.28	7.29	7.30	7.31	7.32	7.33	7.34	7.35	7.36	7.37	7.38	7.39	7.40	7.41	7.42	7.43	7.44	7.45	7.46	7.47	7.48	7.49	7.50	7.51	7.52	7.53	7.54	7.55	7.56	7.57	7.58	7.59	7.60	7.61	7.62	7.63	7.64	7.65	7.66	7.67	7.68	7.69	7.70	7.71	7.72	7.73	7.74	7.75	7.76	7.77	7.78	7.79	7.80	7.81	7.82	7.83	7.84	7.85	7.86	7.87	7.88	7.89	7.90	7.91	7.92	7.93	7.94	7.95	7.96	7.97	7.98	7.99	8.00	8.01	8.02	8.03	8.04	8.05	8.06	8.07	8.08	8.09	8.10	8.11	8.12	8.13	8.14	8.15	8.16	8.17	8.18	8.19	8.20	8.21	8.22	8.23	8.24	8.25	8.26	8.27	8.28	8.29	8.30	8.31	8.32	8.33	8.34	8.35	8.36	8.37	8.38	8.39	8.40	8.41	8.42	8.43	8.44	8.45	8.46	8.47	8.48	8.49	8.50	8.51	8.52	8.53	8.54	8.55	8.56	8.57	8.58	8.59	8.60	8.61	8.62	8.63	8.64	8.65	8.66	8.67	8.68	8.69	8.70	8.71	8.72	8.73	8.74	8.75	8.76	8.77	8.78	8.79	8.80	8.81	8.82	8.83	8.84	8.85	8.86	8.87	8.88	8.89	8.90	8.91	8.92	8.93	8.94	8.95	8.96	8.97	8.98	8.99	9.00	9.01	9.02	9.03	9.04	9.05	9.06	9.07	9.08	9.09	9.10	9.11	9.12	9.13	9.14	9.15	9.16	9.17	9.18	9.19	9.20	9.21	9.22	9.23	9.24	9.25	9.26	9.27	9.28	9.29	9.30	9.31	9.32	9.33	9.34	9.35	9.36	9.37	9.38	9.39	9.40	9.41	9.42	9.43	9.44	9.45	9.46	9.47	9.48	9.49	9.50	9.51	9.52	9.53	9.54	9.55	9.56	9.57	9.58	9.59	9.60	9.61	9.62	9.63	9.64	9.65	9.66	9.67	9.68	9.69	9.70	9.71	9.72	9.73	9.74	9.75	9.76	9.77	9.78	9.79	9.80	9.81	9.82	9.83	9.84	9.85	9.86	9.87	9.88	9.89	9.90	9.91	9.92	9.93	9.94	9.95	9.96	9.97	9.98	9.99	10.00	10.01	10.02	10.03	10.04	10.05	10.06	10.07	10.08	10.09	10.10	10.11	10.12	10.13	10.14	10.15	10.16	10.17	10.18	10.19	10.20	10.21	10.22	10.23	10.24	10.25	10.26	10.27	10.28	10.29	10.30	10.31	10.32	10.33	10.34	10.35	10.36	10.37	10.38	10.39	10.40	10.41	10.42	10.43	10.44	10.45	10.46	10.47	10.48	10.49	10.50	10.51	10.52	10.53	10.54	10.55	10.56	10.57	10.58	10.59	10.60	10.61	10.62	10.63	10.64	10.65	10.66	10.67	10.68	10.69	10.70	10.71	10.72	10.73	10.74	10.75	10.76	10.77	10.78	10.79	10.80	10.81	10.82	10.83	10.84	10.85	10.86	10.87	10.88	10.89	10.90	10.91	10.92	10.93	10.94	10.95	10.96	10.97	10.98	10.99	11.00	11.01	11.02	11.03	11.04	11.05	11.06	11.07	11.08	11.09	11.10	11.11	11.12	11.13	11.14	11.15	11.16	11.17	11.18	11.19	11.20	11.21	11.22	11.23	11.24	11.25	11.26	11.27	11.28	11.29	11.30	11.31	11.32	11.33	11.34	11.35	11.36	11.37	11.38	11.39	11.40	11.41	11.42	11.43	11.44	11.45	11.46	11.47	11.48	11.49	11.50	11.51	11.52	11.53	11.54	11.55	11.56	11.57	11.58	11.59	11.60	11.61	11.62	11.63	11.64	11.65	11.66	11.67	11.68	11.69	11.70	11.71	11.72	11.73	11.74	11.75	11.76	11.77	11.78	11.79	11.80	11.81	11.82	11.83	11.84	11.85	11.86	11.87	11.88	11.89	11.90	11.91	11.92	11.93	11.94	11.95	11.96	11.97	11.98	11.99	12.00	12.01	12.02	12.03	12.04	12.05	12.06	12.07	12.08	12.09	12.10	12.11	12.12	12.13	12.14	12.15	12.16	12.17	12.18	12.19	12.20	12.21	12.22	12.23	12.24	12.25	12.26	12.27	12.28	12.29	12.30	12.31	12.32	12.33	12.34	12.35	12.36	12.37	12.38	12.39	12.40	12.41	12.42	12.43	12.44	12.45	12.46	12.47	12.48	12.49	12.50	12.51	12.52	12.53	12.54	12.55	12.56	12.57	12.58	12.59	12.60	12.61	12.62	12.63	12.64	12.65	12.66	12.67	12.68	12.69	12.70	12.71	12.72	12.73	12.74	12.75	12.76	12.77	12.78	12.79	12.80	12.81	12.82	12.83	12.84</
---	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	---------

CUADRO 23

Evaluación de los caracteres empleados en los análisis cladísticos de cada grupo de especies en los subgéneros de Phyllophaga de México

Núm. clave	Carácter	v a l o r e s				
		0	1	2	3	4
1	Uñas intermedias masculinas	hendididas	bífidas	dentadas, sin borde aserrado, o bífidas con borde aserrado.	unipectinadas, aserradas o dentadas con borde aserrado.	bipectinadas, o dentadas de-formes o hete-rodentadas.
2	Quinto esternito masculino	convexo	excavado o abultado	ornamentado con quillas o espinas.		
3	Placa anal masculina	convexa	variable	rebordeada o excavada	ornamentada con espinas.	
4	Número de antenitos	10	9			
5	Espolón metatibial masculino	articulado	fusionado			
6	Borde anterior del clípeo	redondeado o recto	muy escotado			
7	Pigidio femenino	convexo	muy prominente o excavado.			

CUADRO 24

Distribución de los valores empleados en el análisis cladístico de los grupos de especies del subgénero Phyllophaga (s.str.) (codificación binaria, no aditiva)

Grupos de especies	c a r a c t e r e s *						
	1	2	3	4	5	6	7
<u>PORODERA</u>	100	10	0010	1	0	0	0
<u>RAVIDA</u>	001	01	0010	0	0	0	0
<u>HETERONYCHA</u>	001	10	0010	0	0	0	0
<u>BLANCHARDI</u>	100	01	0010	0	0	1	0
<u>TESTACEIPENNIS</u>	010	10	0010	0	0	0	1
<u>RORULENTIA</u>	100	10	0010	0	1	1	1
<u>SETIDORSIS</u>	100	10	0010	0	0	0	0
<u>EPHILIDA</u>	010	10	0010	0	1	0	0
<u>ANODENTATA</u>	100	10	0001	0	0	0	0
<u>MACULICOLLIS</u>	100	10	1000	1	0	0	0
<u>SCHIZORHINA</u>	100	01	0100	0	0	1	0
<u>MOLOPIA</u>	100	01	0100	0	0	0	1
<u>IGNAVA</u>	100	01	0100	0	0	0	0
<u>SUBMUCIDA</u>	100	01	0010	0	0	0	0
<u>RUGIPENNIS</u>	100	10	0010	0	0	0	0
<u>FUCATA</u>	100	01	0010	0	0	0	0

* se han suprimido las columnas que no muestran cambios de estado dentro del subgénero.

CUADRO 25

Distribución de los valores empleados en el análisis cladístico de los grupos de especies del subgénero Phytalus (codificación binaria, no aditiva).

Grupos de especies	v a l o r e s					7 **
	3	4	5	6		
<u>LINEATA</u>	010	1	0	0		1
<u>BUCEPHALA</u>	010	1	0	0		1
<u>PRUINOSA</u>	010	0	1	0		0
<u>SENICULA</u>	010	0	0	0		1
<u>OBSOLETA</u>	010	0	0	0		0
<u>PALLIDA</u>	001	0	0	0		0
<u>PENTAPHYLLA</u>	100	0	0	1		1
<u>MACROCERA</u>	010	0	0	0		1

** los caracteres 1 y 2 no fueron considerados por no mostrar cambios de estado dentro del subgénero.

CUADRO 26

Distribución de los valores empleados en el análisis cladístico de los grupos de especies del subgénero Listrochelus (codificación binaria, no aditiva).

Grupo de especies	v a l o r e s			
	1	2	3	7 ***
<u>TIMIDA</u>	10	100	10	0
<u>SCOPARIA</u>	01	001	00	1
<u>MUCOREA</u>	01	100	01	0
<u>FLAVIPENNIS</u>	01	100	01	1
<u>LAPORTAEI</u>	01	100	01	1
<u>PILOSIPES</u>	10	100	01	0
<u>DENSICOLLIS</u>	10	010	01	1
<u>CAVATA</u>	10	100	01	1
<u>FIMBRIPES</u>	10	100	01	0
<u>FALSA</u>	10	100	01	0
<u>SENEX</u>	10	100	01	0

*** los caracteres 4, 5 y 6 no fueron considerados por no mostrar cambios de estado dentro del subgénero.

3) NIVEL COMPLEJO DE ESPECIES. Esta categoría se ha establecido cuando un conjunto de especies además de reunir todos los caracteres de un grupo específico muestra caracteres estructurales o de tipo ecológico subordinados y constantes, suficientemente disímiles entre los conjuntos de su mismo nivel y grupo específico.

Por el momento solo se propone la formación de cinco complejos específicos incluidos en los grupos "blanchardi y ravidia", basados en la estructura de la cápsula genital masculina y en la conformación detallada de las uñas mesotarsales masculinas, respectivamente. En la segregación de los dos complejos específicos del grupo "ravidia" también se han agregado dos características muy evidentes, la diferencia de tallas corporales y su distribución geográfica y ecológica.

Para finalizar este capítulo debemos advertir que de ninguna manera están agotados los recursos para perfeccionar la presente clasificación, aún provista de muchos elementos artificiales, y a la cual se espera enmendar en las monografías de cada subgénero y en un futuro análisis sistemático — biogeográfico integral del género en América.

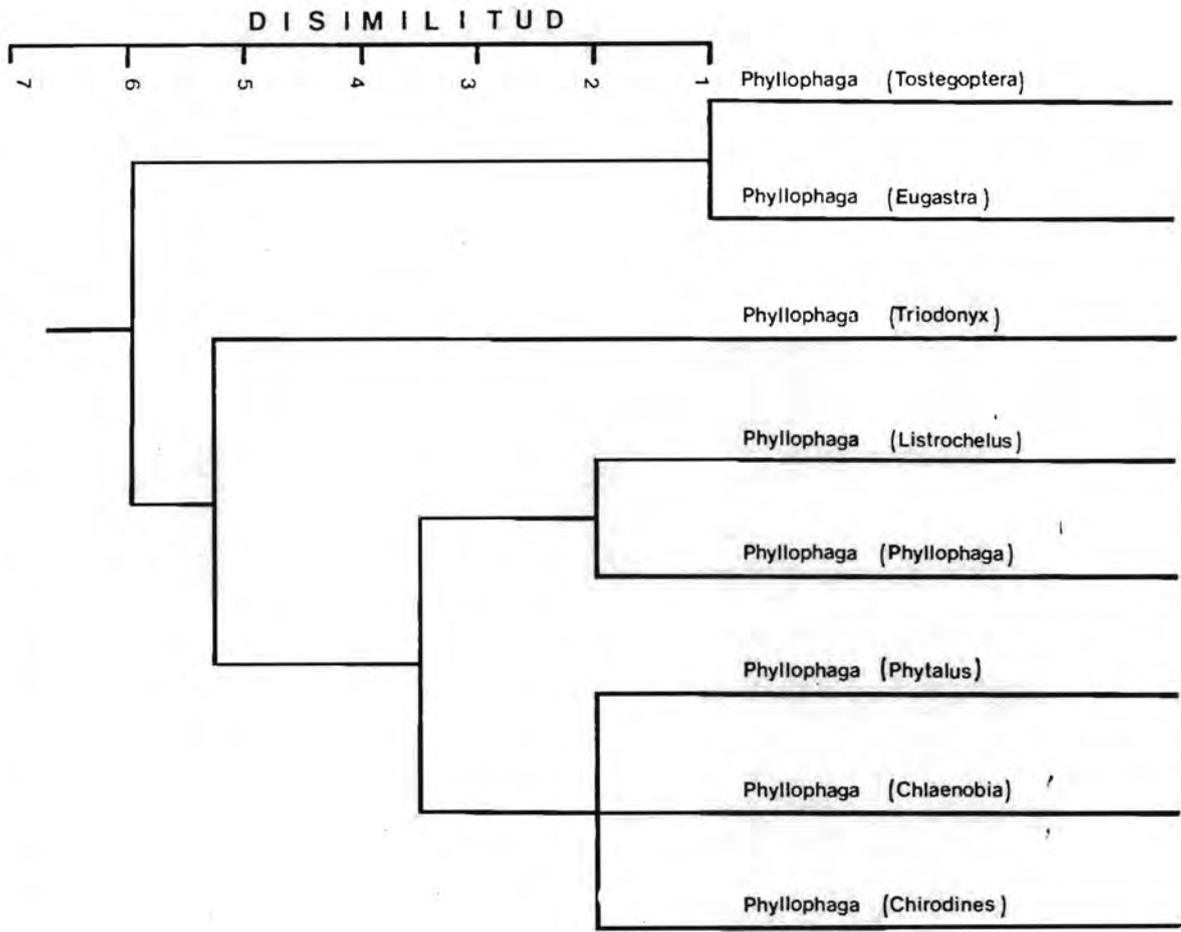


Fig. 289. Fenograma que explica las posibles relaciones entre los subgéneros de *Phyllophaga* (*sensu lato*).

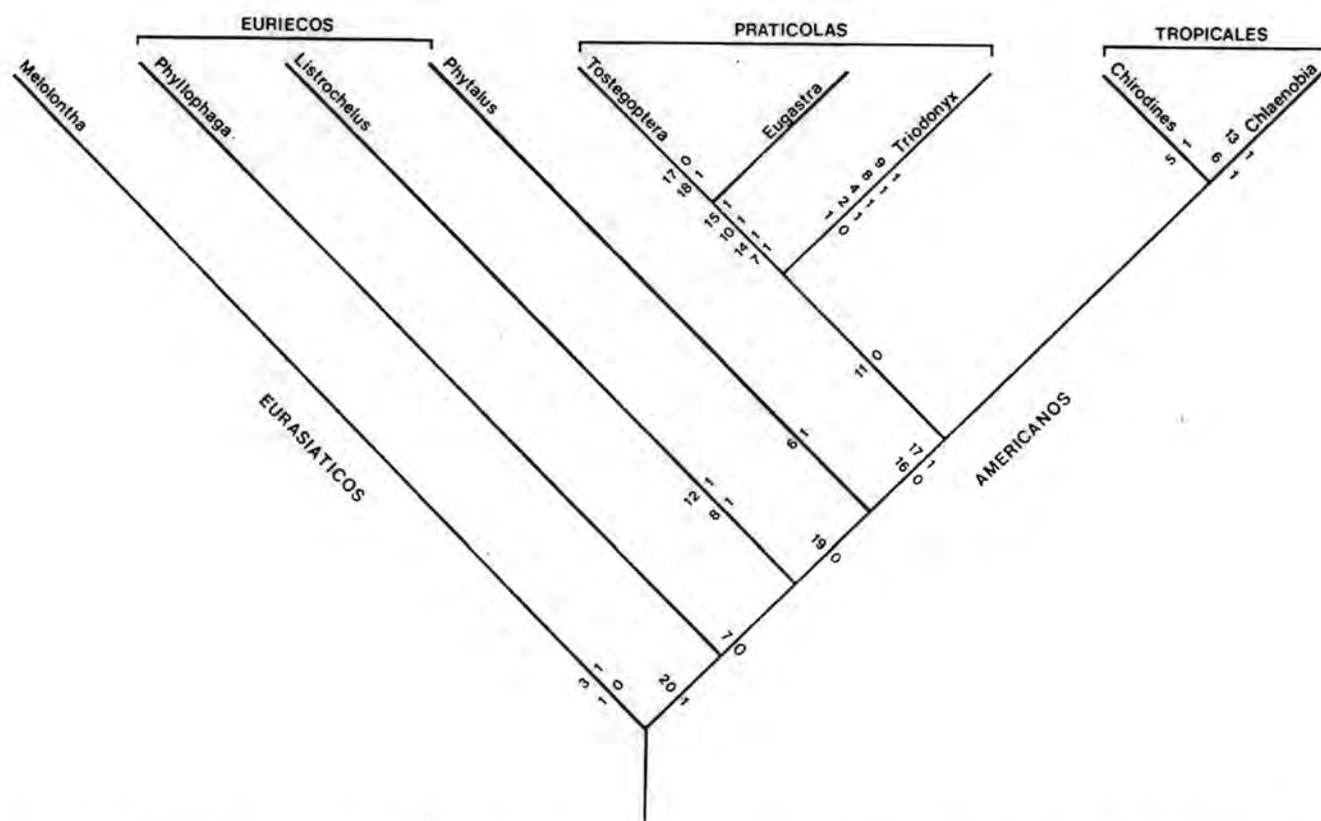


Fig. 290. Inferencia cladística de los subgéneros de *Phyllophaga*. Los cambios evolutivos en el estado de los caracteres se muestran en cada rama del cladograma; el número de la izquierda corresponde al carácter y el de la derecha indica el número de pasos evolutivos requeridos por el carácter en esa rama.

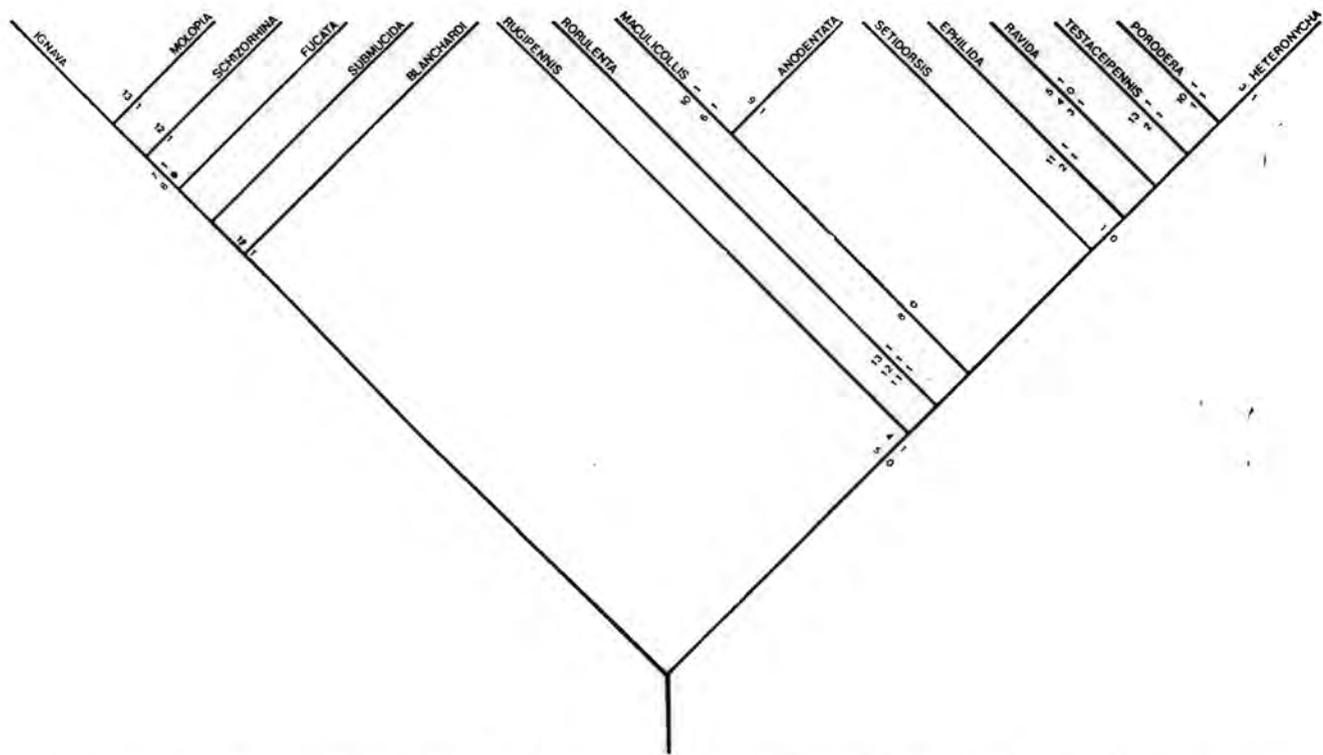


Fig. 291. Inferencia cladística de los grupos de especies de *P.* (*Phyllophaga*). Los cambios en el estado de los caracteres se muestran en cada rama; el número de la izquierda corresponde al carácter y el número de la derecha indica el número de pasos evolutivos requeridos por el carácter en esa rama.

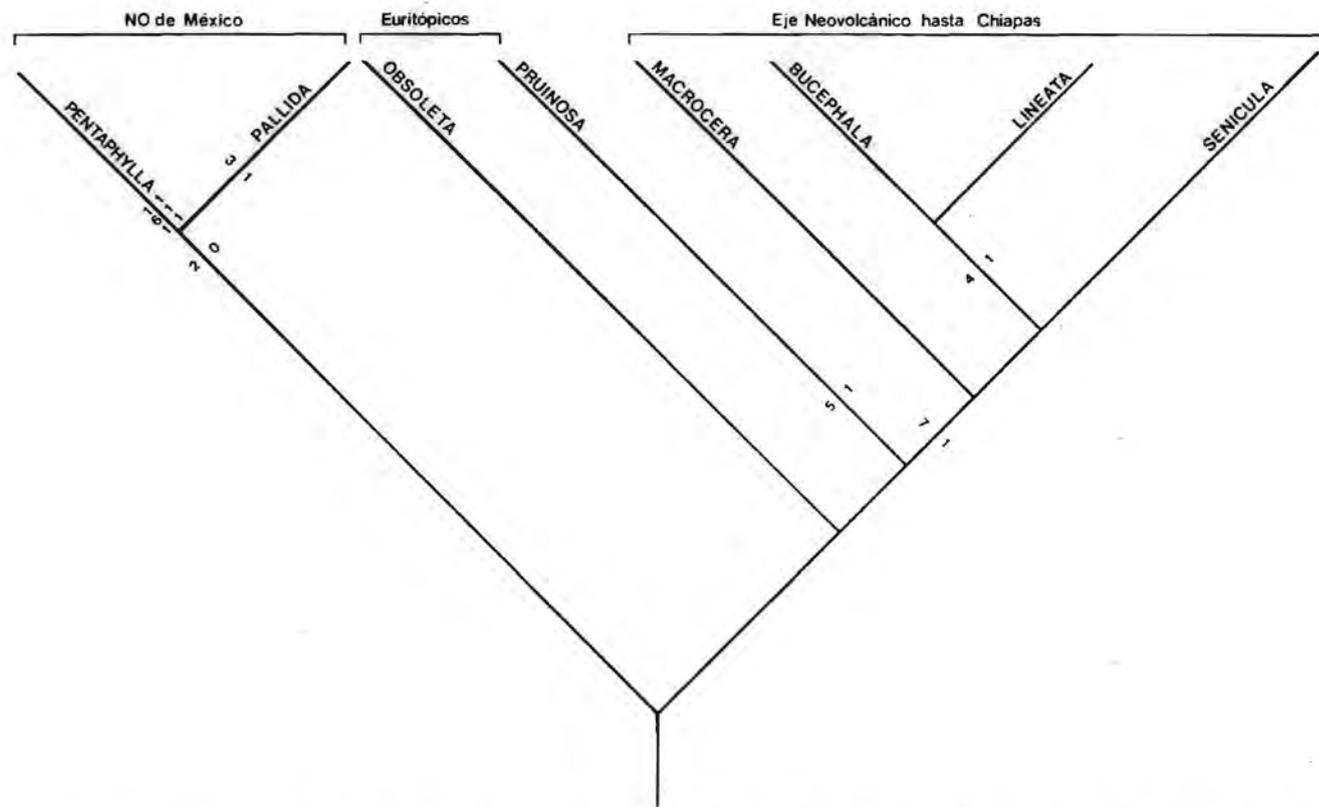


Fig. 292. Inferencia cladística de los grupos de especies de *P.* (*Phytalus*). Los cambios en el estado de los caracteres se muestran en cada rama: el número de la izquierda corresponde al carácter y el de la derecha indica el número de pasos requeridos por el carácter en esa rama.

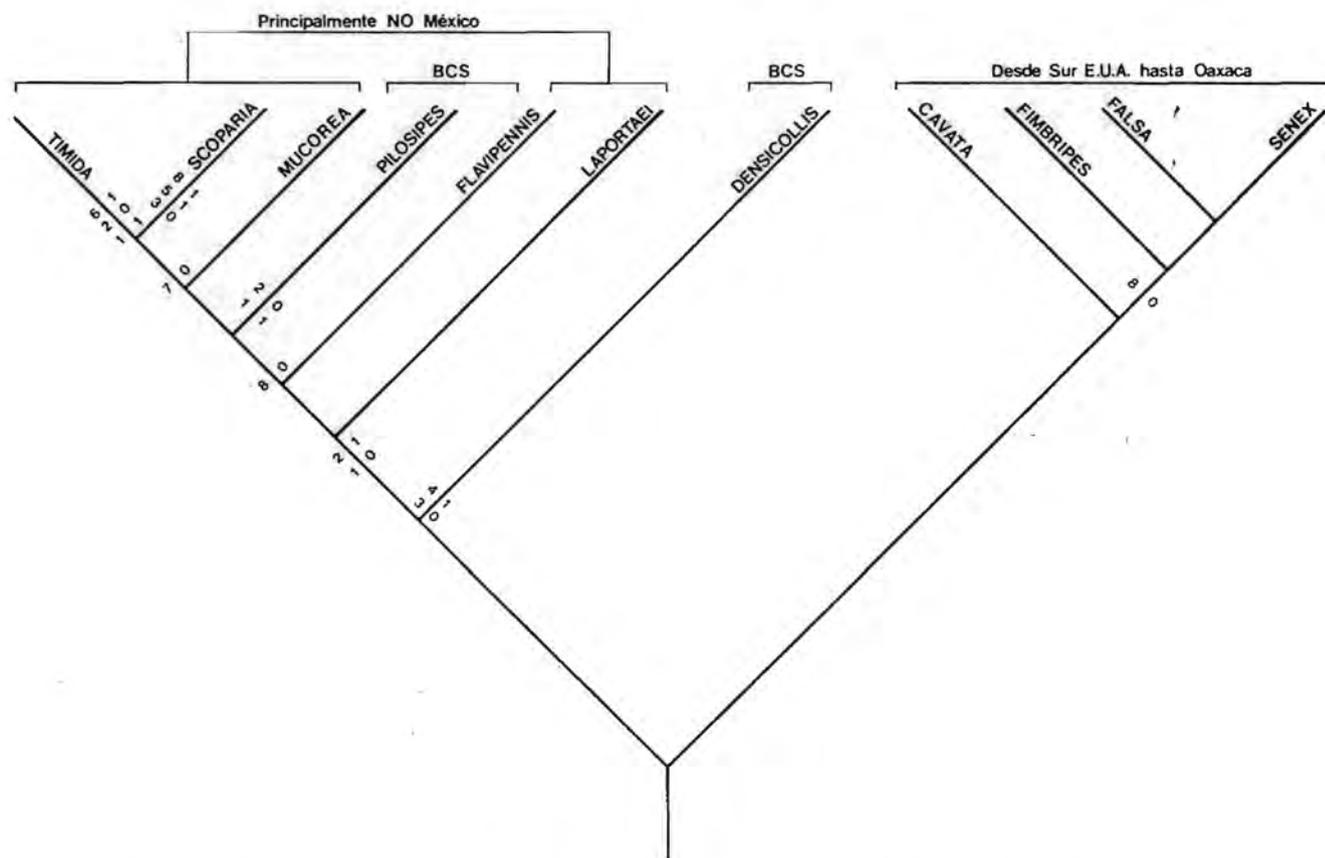


Fig. 293. Inferencia cladística de los grupos de especies de *P. (Listrocheilus)*. Los cambios en el estado de los caracteres se muestran en cada rama del cladograma; el número de la izquierda corresponde al carácter y el de la derecha indica el número de pasos evolutivos requeridos por el carácter en esa rama.

V. TRATAMIENTO SISTEMÁTICO

Phyllophaga Harris

Phyllophaga Harris, 1827:7; 1842:30; Erichson, 1847:658;
 Lacordaire, 1856:284; Gerstaecker, 1862:362;
 Glasgow, 1916:370; Sim, 1928:3; Blatchley, 1929:52;
 Chapin, 1935:2; Fall, 1932:197; Saylor, 1934:49;
 1935:499; 1936:62; 1938:346; 1939:161; 1940:105;
 1941:27; 1942:135; 1948:349; Böving, 1942:20;
 Blackwelder, 1944:224; Paulian, 1947:51; Cartwright,
 1935:102; 1946:10; Sanderson 1942:51; 1958:158; 1965:560;
 Luginbill & Painter, 1953: 1; Howden, 1960:457;
 Ritche, 1966:86; Arnett, 1973:403; Blackwelder
 & Arnett, 1974:53; Pike et al. 1976:3; Morón, 1976:
 85; 1979:379; 1981a:71; 1981b:8; 1982:18.

Especie tipo: Melolontha hirticula Knoch, 1801; designa-
 da por Glasgow (1916:370).

SINONIMIAS

Melolontha Fabricius, 1775 (en parte); Knoch, 1801:
 79; Say, 1835:280; Mannerheim, 1829:35.

Stenothorax Harris, 1826:8; LeConte, 1856:236;
 Dalla-Torre, 1912:183.

Rhizotrogus Latreille, 1825 (en parte); Berthold,
 1827; Kirby, 1837.

Lachnosterna Hope, 1837:100; Burmeister, 1855:308;
 Lacordaire, 1856:286; LeConte, 1854:440; 1856:235; 1863:

77; H. Bates, 1888:185; 1889:401; Smith, 1889:481; Schaufuss, 1858:318; Horn, 1885:120; 1887:217; 1894:398; Schwarz, 1892:241; Forbes, 1894:139; Nonfried, 1892:276; Dalla-Torre, 1912:183; Moser, 1918:166; 1921:254; 1924:154; Arrow, 1933:149; Saylor, 1937:32; 1942:162.

Especie tipo: Melolontha fervida Fabricius, 1775, por designación original.

Ancylonycha Dejean, 1833:160 (en parte); Blanchard, 1845:216; 1850:162; Duponchel, 1849:526; Erichson, 1847:658; Burmeister, 1855:308; Lacordaire, 1856:284; Reitter, 1889:279; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:164.

Especie tipo: Melolontha serrata Fabricius, designada por Duponchel (1849:526).

Trichestes Blanchard, 1850:141 (corrección al nombre de Trichesthes Erichson, 1847:658); Burmeister, 1855:359; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:162.

Especie tipo: Melolontha pilosicollis Knoch, monobásica; (que es un sinónimo de Melolontha tristis Fabricius)

Endrosa LeConte, 1856:234; Horn, 1878:138; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:162.

Especie tipo: Melolontha quercus Knoch, por designación de Saylor (1942:162).

Gynnis LeConte, 1856:262; Horn, 1878:138; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:162.

Especie tipo: Gynnis debilis LeConte, monobásica.

SUBGENEROS

Phytalus Erichson, 1847:658; Blanchard, 1850:130; Burmeister, 1855:345; Lacordaire, 1856:287; H. Bates, 1888:174; 1889:400; Dalla-Torre, 1912:216; Moser, 1918; 1921; 1924; Saylor, 1935-1942; Arnett, 1973:403; Morón, 1983:147.

Especie tipo: Melolontha pubereus Mannerheim, 1829, designada por Saylor (1942:162).

Chlaenobia Blanchard, 1850:116; Lacordaire, 1856:265; H. Bates, 1888:166; 1889:399; Arrow, 1933:145; Chapin, 1935:13; Saylor, 1942:161; Arnett, 1973:403; Morón, 1982:97.

Especie tipo: Chlaenobia ciliatipes Blanchard, 1850, monobásica.

Listrochelus Blanchard, 1850:141; Lacordaire, 1856:287; LeConte, 1856:262; Horn, 1878:138; 1894:398; H. Bates, 1888:169; Dalla-Torre, 1912:215; Moser, 1921:261; Arrow, 1933:146; Saylor, 1940:59; 1942:157; Sanderson, 1958:159; Ritcher, 1966:86; Arnett, 1973:403; Morón, 1981:71.

Especie tipo: Listrochelus laportei Blanchard, 1850, monobásica.

Tostegoptera Blanchard, 1850:449; Lacordaire, 1856:286; Burmeister, 1855:355; Brenske, 1892:160; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:161; Arnett, 1973:403.

Especie tipo: Melolontha lanceolata Say, monobásica.

Eugastra LeConte, 1856:233; Horn, 1887:217; H. Bates, 1888:214; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:161; Arnett, 1973:403.

Especie tipo: Tostegoptera cribrosa LeConte, 1856, por designación de Saylor (1942:162).

Chirodines H. Bates, 1888:169; Dalla-Torre, 1912:217; Chapin, 1935:2; Saylor, 1940:109; 1942:161.

Especie tipo: Chirodines zunilensis Bates, 1888, monobásica.

Triodonyx Saylor, 1942:158; Blackwelder, 1944:223; Arnett, 1973:402.

Especie tipo: Phyllophaga gigantissima Saylor, 1935, por designación de Saylor (1942:158).

a) DIAGNOSIS

Los adultos de Phyllophaga pueden separarse de otros géneros americanos de Melolonthini por la siguiente combinación de caracteres: labro profundamente emarginado; metaepímero y metaepisterno pequeños, estrechos o ausentes; los esternitos visibles están fusionados mesialmente y en la mayoría de las especies conservan las líneas suturales; aparato copulador masculino complejo, con el edeago generalmente provisto de estructuras esclerosadas; propigidio no fusionado con el 5°esternito; pigidio proporcionalmente grande; coxas anteriores transversales y poco prominentes; mesotibias con carinas o proyecciones

dentiformes en la parte media externa, y generalmente sin espinas en el borde laterodorsal,

Las larvas de tercer estadio se caracterizan por presentar la cabeza sin manchas oculares, la epifaringe provista con zygum y epizygum; los dientes estriduladores de la maxila cortos y truncados; haptomerum con más de cinco heli; plegmata presente; los lóbulos de la placa respiratoria rodean a la bullae; palidia generalmente presente; abertura anal en forma de "Y" o "V"; labio anal inferior sagitalmente hendido o surcado; uñas metatorácicas muy pequeñas en comparación con las precedentes (Ritcher, 1966).

Uñas torácicas unidentadas, vértice sin
línea transversal.....
Uñas torácicas bidentadas, bífidas, pectinadas
aserradas o sencillas. Vértice con o sin ca
línea transversal.....
Uñas bífidas, hendidas o sencillas.
Vértice sin línea transversal.....
Uñas aserradas o pectinadas. Vértice gene-
ralmente con una línea transversal bien
marcada..... P. (Lasiopneustes) Silliman 8
Uñas anteriores e intermedias sencillas;
las posteriores bífidas..... T. (Chironides) Latre

b) CLAVE PARA SEPARAR LOS SUBGENEROS, GRUPOS Y COMPLEJOS DE ESPECIES PRESENTES EN MEXICO (Que incluye algunas especies aisladas bien caracterizadas).

- 1.- Mesotibias con una proyección dentiforme en la parte media de su lado externo. Propigidio con un surco medio bien marcado. Uñas tarsales con dos dentículos. Sin dimorfismo sexual aparente.....
.....P. (Triodonyx) Saylor
- 1' Mesotibias con una carina completa transversal u oblicua en la parte media de su lado externo. Propigidio sin surco medio. Uñas tarsales unidentadas, bífidas, hendidas, pectinadas, aserradas o sencillas. Con dimorfismo sexual acentuado o escaso..... 2
- 2.- Uñas tarsales unidentadas. Vértice sin carina transversal..... 6
- 2' Uñas tarsales hendidas, bífidas, pectinadas, aserradas o sencillas, Vertex con o sin carina transversal,..... 3
- 3.- Uñas bífidas, hendidas o sencillas. Vertex sin carina transversal..... 4
- 3' Uñas aserradas o pectinadas. Vertex generalmente con una carina transversal bien marcada P. (Listrochelus) Blanchard 8
- 4.- Uñas anteriores e intermedias sencillas; las posteriores bífidas.....P. (Chirodines) Bates

- 4' Los tres pares de uñas bífidas o hendi-
das. (especialmente en los machos)..... 5
- 5.- Región ventral de los artejos tarsales con abundan-
te cobertura de sedas (más notable en los machos).
Dorso glabro y brillante. Cuerpo alargado de color
amarillento (Figs. 4-5).....P. (Chlaenobia) Blanch. 18
- 5' Región ventral de los artejos tarsales con escasa
o nula cobertura de sedas. Aspecto y vestidura dor-
sal variable. Cuerpo con forma y color variable.
(Figs. 14-15)..... P. (Phytalus) Erichson. 19
- 6.- Vestidura dorsal densa formada por escamas. Hembras
braquípteras..... P. (Tostegoptera) Blanch.
- 6' Vestidura dorsal setífera, tomentosa o ausente..... 7
- 7.- Metasternón tan largo como el segundo esternito visi-
ble. Callos humerales ausentes. Alas vestigiales o no
funcionales..... P. (Eugastra) LeConte
- 7' Metasternón generalmente dos veces más largo que el
segundo esternito visible. Callos humerales bien mar-
cados. Normalmente macrópteros.....
Phyllophaga Harris (s.st.) 28
- 8.- Vertex postcarina densamente punteado.....
.....P. (Listrochelus) grupo TIMIDA.
- 8' Vertex postcarina con puntuación escasa o nula..... 9
- 9.- Uñas masculinas claramente pectinadas. Uñas femeni-
nas pectinado-dentadas..... 10

- 9' Uñas masculinas aserradas en grado variable. Uñas fe-
meninas aserrado-dentadas..... 16
- 10.- Uñas masculinas y femeninas bipectinadas.....11
- 10' Uñas masculinas y femeninas unipectinadas.....14
- 11.- Metatarsos masculinos con cobertura setífera ventral
densa. VI esternito masculino con proyecciones denti-
formesP. (Listrochelus) grupo SCOPARIA
- 11' Metatarsos masculinos desnudos o con cobertura setí-
fera ventral escasa. VI esternito masculino sin pro-
yecciones dentiformes..... 12
- 12.- Uñas masculinas protarsales externas con una denti-
ción prominente intercalada en el borde pectinado...
..... P. (Listrochelus) grupo MUCOREA
- 12' Uñas masculinas protarsales externas sin diente pro-
minente intercalado.....13
- 13.- Superficie elitral glabra. Maza antenal masculina más
larga que el funículo. VI esternito masculino con un
surco longitudinal profundo.....
..... P. (Listrochelus) grupo FLAVIPENNIS
- 13' Superficie elitral aterciopelada. Maza antenal masculina
más corta o tan larga como el funículo. VI esternito
masculino sin surco longitudinal profundo.....
.....P. (Listrochelus) grupo LAPORTAEI
- 14.- Frente y pronoto provistos con numerosas sedas peque-
ñas y erectas. Parámetros ligeramente asimétricos en
su ápice.....P. (Listrochelus) grupo PILOSIPES

- 14' Frente y pronoto glabros, o solo con escasas sedas laterales. Parámetros con simetría variable.....15
- 15.- Base del clipeo prominente, sobre todo en la porción mesial. Parámetros y edeago extremadamente asimétricos. Carina del vertex bien marcada. VI esternito masculino excavado, convexo, rugoso o setífero puntuado.....P. (Listrochelus) grupo DENSICOLLIS
- 15' Base del clipeo plana o apenas prominente. Parámetros y edeago simétricos. Carina del vertex poco marcada. VI esternito masculino plano.....P. (Listrochelus) grupo CAVATA
- 16.-Pronoto densamente pruinoso, sin sedas largas.....P. (Listrochelus) grupo FALSA
- 16' Pronoto brillante o poco aterciopelado con sedas largas.....17
- 17.-Edeago asimétrico. Parámetros simétricos. Elitros masculinos ensanchados a nivel de las metacoxas.....P. (Listrochelus) grupo FIMBRIPES
- 17' Edeago y parámetros simétricos. Elitros masculinos no ensanchados a nivel de las metacoxas, subparalelos.....P. (Listrochelus) grupo SENEX
- 18.-Angulos posteriores del pronoto obtusos o ligeramente prominentes. Antenas con 9 o 10 artejos.....P. (Chlaenobia) grupo VEXATA
- 18' Angulos posteriores del pronoto replegados y dirigidos hacia el pleuron. Antenas con 10 artejos.....

- P. (Chlaenobia) grupo LATIPES
- 19.- Antenas formadas por 10 artejos (figs. 84, 85, 87)..
..... 20
- 19' Antenas formadas por menos de 10 artejos..... 25
- 20.- Espolón metatibial externo masculino fusionado con el borde de la tibia, mucho más corto que el espolón interno y con frecuencia unciforme. Proyección apical inferior de las uñas tarsales masculinas generalmente más larga y gruesa que la proyección superior. Longitud corporal 18 a 26 mm.....
.....P. (Phytalus) grupo PRUINOSA
- 20' Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia..... 21
- 21.- Artejos antenales 3°, 4° y 5° notablemente alargados y esbeltos. Proyección apical inferior de las uñas masculinas más corta que la proyección superior (figs. 144-148). Longitud corporal 11 a 14 mm.
..... P. (Phytalus) grupo SENICULA
- 21' Artejos antenales 3°, 4° y 5° cortos..... 22
- 22.- Proyección apical inferior de las uñas masculinas más larga que la proyección superior, o de igual longitud que ésta.....23
- 22' Proyección apical inferior de las uñas masculinas más corta que la proyección superior, (figs. 140, 141, 143, 145-147)..... 24

- 23.- Especies robustas; longitud corporal 16 a 22 mm.
 Color dorsal castaño rojizo a castaño amarillento.
 Vestidura dorsal variable, ausente o muy abundante
 (fig. 14).....P. (Phytalus) grupo OBSOLETA
- 23' Especies esbeltas; longitud corporal 11 a 14 mm.
 Coloración dorsal amarillenta o rojiza. Vestidura
 dorsal siempre ausente.....
P. (Phytalus) grupo PALLIDA
- 24.- Clípeo marcadamente bilobulado. Color dorsal pardo
 obscuro a negro, rara vez rojizo. Dorso glabro bri
 llante o aterciopelado opaco. Cuerpo alargado (1:2.3 a
 2.6)..... P. (Phytalus) grupo PENTAPHYLLA
- 24' Clípeo redondeado o subrectangular, en ocasiones
 muy prominente. Color dorsal amarillento, pardo obs
 curo o pardo rojizo. Dorso setífero, ligeramente
 pruinoso o glabro. Cuerpo ovalado (1: 2 a 2.4) (Fig.
 15)..... P. (Phytalus) grupo MACROCERA
- 25.- Antenas formadas por 9 artejos..... 26
- 25' Antenas formadas por 8 artejos (fig. 80). Color cas
 taño amarillento. Longitud total 8.3 mm.....
 P. (Phytalus) poculifer (Bates)
- 26.- Longitud total 17-18 mm. Protibias masculinas con
 solo dos denticulos en el borde externo. Color ama
 rillento. Dorso glabro.....
 P. (Phytalus) chlaenobiana Saylor
- 26' Longitud total menor de 16 mm. Protibias masculinas

- con tres dentículos 27
- 27.- Dorso glabro. Longitud total 9 a 12 mm.
 P. (Phytalus) grupo BUCEPHALA
- 27' Dorso setífero. Longitud total 6 a 16 mm (general-
 mente menor de 10 mm).....
 P. (Phytalus) grupo LINEATA
- 28.- Uñas con la base dilatada o dentiforme, y el diente
 intermedio flanqueado por escotaduras estrechas y
 profundas (figs. 136, 158-159, 165-169, 173-176)....
 29
- 28' Uñas con el diente intermedio ampliamente separado
 del ápice o de la base, o de ambos extremos (figs.
 138, 150-157, 160-164, 172, 177-181).36
- 29.- Uñas exteriores de los mesotarsos masculinos con la
 porción apical muy recurvada recurvada o angulada hacia
 abajo de tal modo que el diente intermedio sobresale lateral-
 mente deformando el conjunto (fig. 174). Maza ante-
 nal masculina 2.6 a 1.3 veces mayor que el funículo
 (fig. 82). Maza antenal femenina tan larga como el
 funículo o 1.2 veces mayor.....
 P. (Phyllophaga) grupo RAVIDA..30
- 29' Uñas exteriores de los mesotarsos masculinos no de-
 formadas. Maza antenal variable.....31
- 30.- Uñas externas de los mesotarsos masculinos deforma-
 das con aspecto distal bifurcado, debido a la gran
 longitud y agudeza del diente intermedio. Longitud

- corporal 14 a 19 mm.....
- grupo RAVIDA, complejo DENTEX
- 30' Uñas externas de los mesotarsos masculinos poco de-
formadas sin aspecto distal bifurcado, debido a que
el diente intermedio es muy corto y redondeado. Lon-
gitud corporal 16 a 23 mm.....
- grupo RAVIDA, complejo DASIPODA
- 31.- Uñas de los protarsos y mesotarsos con su base promi-
nente y dentiforme, casi de igual longitud que los
dentículos apical e intermedia (fig. 175). Pronoto
1.6 veces más ancho que largo. Cobertura setífera
media de los esternitos abundante.....
- P. (Phyllophaga), grupo HETERONYCHA
- 31' Uñas de todos los tarsos con su base prominente pero
redondeada y con longitud menor que las otras denti-
culos (figs. 136, 159, 165, 167, 169, 173).....
- 32
- 32.- Porción central del V esternito masculino visible tu-
mescente. Placa anal masculina con declive antero-
posterior. Pronoto dos veces más ancho que largo. Co-
bertura setífera media de los esternitos muy escasa
o ausente. Color amarillento rojizo o pardo rojizo.
..... P. (Phyllophaga) grupo BLANCHARDI.34
- 32' Porción central del V esternito masculino redondeada.
Placa anal masculina sin declive antero-posterior.
Otros caracteres variables..... 33

- 33.- Longitud total 10-11 mm. Color castaño-rojizo. Cobertura setífera dorsal muy escasa. Parámetros cortos, anchos y fusionados. Edeago esclerosado y armado (fig. 222).....
P. (Phyllophaga) castaniella (Bates)
- 33' Longitud total 14-15 mm. Color castaño. Cobertura setífera dorsal muy abundante. Parámetros cortos, sencillos e independientes. Edeago poco esclerosado, sin espinas macroscópicas.....
 P. (Phyllophaga) baroni (Bates).
- 34.- Parámetros alargados, recurvados, sin proyecciones extraordinarias distales o apicales. Edeago esclerosado, con el ápice irregularmente truncado o redondeado. (figs. 215, 219, 221).....
grupo BLANCHARDI, complejo LEONINA
- 34' Parámetros con proyecciones extraordinarias distales o apicales (figs. 216, 218, 229)..... 35
- 35.- Parámetros anchos, con proyecciones afiladas en la parte media de su cara distal. Edeago muy esclerosado, con el ápice afilado y recurvado (figs. 217-218)..... grupo BLANCHARDI, complejo XANTHE
- 35' Parámetros esbeltos; con largas proyecciones apicales anguladas, rematadas con ensanchamientos diversos. Edeago esclerosado, con el ápice truncado (figs. 216, 229).....
 grupo BLANCHARDI, complejo PUBICAUDA

- 36.- Uñas con el dentículo intermedio separado del ápice por una escotadura estrecha y profunda, con la mitad posterior del borde inferior claramente denticulada (figs. 163, 179) (caracteres más notables en los machos)..... 37
- 36' Uñas con el dentículo intermedio variable en estructura y posición, y el borde inferior rara vez denticulado.....38
- 37.- Vestidura setífera elitral densa y obvia. Los dos artejos basales del metatarso con longitud similar. Uñas masculinas con aspecto casi bífido (fig. 149). Uñas femeninas claramente dentadas. Parámetros con dos notables proyecciones apicales paralelas (fig. 236).....P. (P.) pubicollis (Blanch.)..... (= P. heynei Moser y P. heyneicollis Moser).
- 37' Vestidura elitral setífera escasa, con cubierta aterciopelada variable. El artejo basal del metatarso notablemente más corto que el segundo. Uñas masculinas y femeninas similares (fig. 179). Parámetros con una pequeña prominencia ventro-apical (figs. 196, 200).....P. (Phyllophaga), grupo TESTACEIPENNIS
- 38.- Uñas con el dentículo intermedio tan largo como el dentículo apical o mayor que éste; ampliamente separada de ambos extremos, con la dilatación basal pequeña y redondeada (figs. 177, 180). Especies tropicales39

- 38' Uñas con la dentición intermedia con longitud y posición variables..... 42
- 39.- Espolón exterior de las metatibias masculinas fusionado con el borde apical y cuando menos 60% más corto que el espolón interior (fig. 134). Parámetros cortos, compactos, fusionados en su base y ápice. Vestidura dorsal variable aunque generalmente aterciopelada. Edeago poco esclerosado sin ornamentos complejos (fig. 193).....P. (Phyllophaga), grupo RORULENTA
- 39' Espolón exterior de las metatibias masculinas articulado con el borde apical, con longitud superior al 50% del espolón interior 40
- 40.- Vestidura dorsal y pigidial ausente. Tegumento brillante de color negro a caoba obscuro. Talla 16-19 mm. Maza antenal masculina de igual longitud que el funículo. Parámetros alargados y esbeltos con tectum dorso-basal. Edeago con soporte esclerosado y espinas apicales. Hidalgo, Puebla y Veracruz.....
..... P. (Phyllophaga) atrata (Moser).
- 40' Vestidura dorsal y pigidial aterciopelada o setífera.....
..... 41
- 41.- Vestidura dorsal y pigidial notablemente aterciopelada (figs. 32, 33). Uñas masculinas con el dentículo intermedio un poco inclinado hacia el ápice (fig. 180); uñas femeninas con este dentículo casi vertical (fig.

- 177). Parámetros rectos, fusionados como una pieza tubular. Edeago esbelto y poco ornamentado (fig. 195).....P. (Phyllophaga) sturmi (Bates)
- 41' Vestidura dorsal y pigidial formada por sedas cortas muy abundantes (figs. 30-31). Uñas masculinas y femeninas similares. Parámetros cortos, anchos, fusionados en su base y ápice. Edeago largo, esclerosado, con ornamentos setíferos gruesos muy conspicuos....
.....P. (Phyllophaga), grupo SETIDORSIS
- 42.- Espolón metatibial masculino exterior corto y fusionado con el borde apical.....43
- 42' Ambos espolones metatibiales masculinos articulados con el borde apical.....44
- 43.- Espolón metatibial masculino exterior 3.4 veces más corto que el interior, en ocasiones vestigial o ausente. Parámetros grandes, voluminosos, fusionados entre sí, con una amplia extensión ventrobasal y proyecciones digitiformes distales.....
.....P. (Phyllophaga), grupo EPHILIDA
- 43' Espolón metatibial masculino exterior 2.8 veces más corto que el interior, pero siempre presente. Parámetros anchos, muy recurvados en el ápice (fig. 231). Península de Yucatán.....
.....P. (Phyllophaga) gaumeri (Bates)
- 44.- Placa anal masculina con un reborde anterior que alcanza los extremos laterales, y cuya parte media

- presenta una escotadura, un seno, o un proceso bilobado o bidentado; aún cuando en ocasiones solo está marcado a los lados. Frecuentemente el quinto esternito visible tiene una zona granulosa oscura media. Especies con el dorso pruinoso o setífero. Parámetros cortos, fusionados en anillo, con una pequeña proyección bidentada ventral y dentículos latero-distales simétricos. Edeago muy ornamentado con espinas, sedas y filamentos recurvados (figs. 197, 201, 227, 237).....
P. (Phyllophaga), grupo ANODENTATA
- 44' Placa anal masculina con otras características, excavada, convexa, canaliculada, pero sin reborde notorio en el margen anterior.....45
- 45.- Especies pequeñas y esbeltas (8 a 13 mm.).....46
- 45' Especies con longitud superior a los 13 mm.....47
- 46.- Antenas con 9 artejos. Maza antenal masculina 1.8 veces más larga que el funículo. Cobertura dorsal ausente. Uñas largas y finas con el dentículo intermedio diminuto muy próximo a la base. Parámetros cortos y fusionados dorso y ventro-basalmente. Edeago poco ornamentado. Baja California Sur
P. (Phyllophaga), grupo MACULICOLLIS
- 46' Antenas con 8 artejos. Maza antenal 1.2 veces más

- larga que el funículo. Uñas largas con el denticulo intermedio separado de la base. Cobertura dorsal moderada, muy notable en el borde anterior del pronoto. Parámetros cortos, fusionados en anillo. Edeago con soporte esclerosado, poco ornamentado. Veracruz.....P. (Phyllophaga) mexicana (Blanch.)
- 47.- Maza antenal masculina formada por seis lamelas cuatro veces más largas que el funículo. Talla 17-18mm. Color caoba oscuro. Pronoto cubierto con sedas finas. Parámetros cortos y fusionados. Edeago con paquetes de espinas apicales (fig. 228). Veracruz.....P. (Phyllophaga) godmani (Bates).
- 47' Maza antenal masculina formada por tres lamelas..... 48
- 48.- Maza antenal masculina 2.5 veces más larga que el funículo, con las lamelas muy gruesas y voluminosas (fig. 83), cuyo ancho máximo combinado en vista dorsal equivale al 55% de la longitud del escapo y el funículo juntos. Parámetros cortos, alargados e independientes. Edeago con soporte esclerosado sencillo.....P. (Phyllophaga) stipitalis (Blanch).
- 48' Maza antenal masculina 0.1 veces menor que el funículo hasta 1.7 veces más larga que éste. El ancho máximo combinado de las lamelas en vista dorsal equivale a menos del 30% de la longitud del escapo y el funículo juntos..... 49

- 49.- Parámetros fusionados entre sí cuando menos en las porciones dorsal y ventral de sus bases.....51
- 49' Parámetros alargados, independientes o solo fusionados dorso-basalmente.....50
- 50.- Borde anterior del clípeo muy escotado o bilobulado. En vista lateral la placa anal masculina se observa en desnivel con los esternitos, retraída. Edeago con soporte acanalado esclerosado y grandes espinas articuladas a la membrana dorsal. (Figs. 225, 232, 234).....P. (Phyllophaga), grupo SCHIZORHINA
- 50' Borde anterior del clípeo ligeramente sinuoso o casi recto. En vista lateral la placa anal masculina se observa casi al mismo nivel que los esternitos. Soporte esclerosado del edeago con forma variable, pero sin grandes espinas articuladas. (Figs. 226, 230, 233).....P. (Phyllophaga), grupo MOLOPIA
- 51.- Parámetros cortos, fusionados en anillo.....53
- 51' Parámetros tubuliformes, cortos o alargados..... 52
- 52.- Espolón metatibial interno más largo que el primer tarsómero. Cuerpo esbelto, alargado. Parámetros tubulares, alargados. Edeago con soporte esclerosado y escasa ornamentación.....
..... P. (Phyllophaga), grupo IGNAVA
- 52' Espolón metatibial interno más corto que el primer tarsómero, o de igual longitud que éste. Cuerpo

- ovalado, robusto. Parámetros tubulares, cortos. Edeago sacular cilíndrico, poco esclerosado, sin ornamentos macroscópicos.....
-P. (Phyllophaga), grupo FUCATA.
- 53.- Antenas formadas por 10 artejos.....54
- 53' Antenas con 9 artejos. Región dorsal con cubierta aterciopelada o setífera. Placa anal estrecha y un poco excavada. Edeago con soporte esclerosado, muy ornamentado con placas y grupos de sedas macroscópicas.
-P. (Phyllophaga), grupo PORODERA
- 54.- Quinto esternito masculino con una tumescencia amplia en el borde posterior. Región dorsal aterciopelada con sedas cortas, o glabra con brillo escabriculoso. Parámetros robustos, con notables proyecciones simétricas dentiformes o laminares en su cara distal. Edeago corto y poco ornamentado.....
-P. (Phyllophaga), grupo SUBMUCIDA
- 54' Quinto esternito masculino con el borde posterior sin tumescencia. Región dorsal con cobertura setífera corta y densa, o con cubierta aterciopelada muy notable e iridiscente (figs. 28-29). Parámetros cortos y anchos con pequeñas denticiones ventro apicales. Edeago con soporte esclerosado muy conspicuo y ornamentado. (figs. 194, 202).....
-P. (Phyllophaga), grupo RUGIPENNIS

Síntesis de los subgéneros, grupos y complejos de especies de Phyllophaga, citados de México, y especies incluidas en cada categoría.

<u>P. (Chlaenobia)</u>	grupo VEXATA	<u>vexata</u> (Horn) <u>v. unituberculata</u> (Bates) <u>instabilis</u> Blackw. <u>aegrota</u> (Bates)
	grupo LATIPES	<u>latipes</u> (Bates) <u>aequata chiapensis</u> (Chapin) <u>tumulosa</u> (Bates) <u>scabripes</u> (Bates) <u>pilositarsis</u> Blackw. <u>peccata</u> Blackw.
	"incerta sedis"	<u>personata</u> (Chapin)
	<u>P. (Phytalus)</u>	grupo PRUINOSA
	grupo SENICULA	<u>senicula</u> (Bates) <u>xanthocoma</u> (Bates) <u>bolacoides</u> (Bates)
	grupo OBSOLETA	<u>obsoleta</u> (Blanch.) <u>o. vanalleri</u> Schaeff. <u>cometes</u> (Bates) <u>epulara</u> Sanderson <u>beameri</u> Sanderson
	grupo PALLIDA	<u>pallida</u> (Horn) <u>sonora</u> Saylor
	grupo PENTAPHYLLA	<u>pentaphylla</u> (Bates) <u>bilobatata</u> Saylor <u>hintoni</u> Saylor
	grupo MACROCERA	<u>macrocera</u> (Bates) <u>platyrhina</u> (Bates) <u>batillifer</u> (Bates) <u>hogeii</u> (Bates) <u>oaxaca</u> Saylor <u>oaxena</u> Saylor <u>nubipennis</u> (Bates) <u>ambigenus</u> (Bates)

grupo BUCEPHALA	bucephala (Bates) <u>ciudadensis</u> (Bates) <u>fissilabris</u> (Bates) <u>straminea</u> (Bates) <u>emburyi</u> Saylor
grupo LINEATA	<u>lineata</u> (Bates) <u>omiltemia</u> (Bates) <u>nosa</u> Blackw. <u>hirtifrons</u> (Moser) <u>temascaltepeca</u> Saylor <u>platti</u> Saylor <u>rugithorax</u> Saylor <u>tancitara</u> Saylor <u>minutissima</u> Saylor <u>poculifer</u> (Bates) <u>chlaenobiana</u> Saylor
"incerta sedis"	
P. (<u>Listrochelus</u>) grupo TIMIDA	<u>timida</u> (Horn) <u>snowi</u> Saylor <u>mimicana</u> Saylor
grupo SCOPARIA	<u>scoparia</u> (LeC.) <u>cristagalli</u> (Arrow) <u>terminalis</u> (Saylor) <u>monstrosa</u> (Saylor) <u>trochanter</u> Saylor <u>almada</u> Saylor
grupo MUCOREA	<u>mucorea</u> (LeC.) <u>plena</u> (Fall) <u>venodiola</u> Saylor <u>foralita</u> Saylor <u>estacea</u> Saylor <u>pulcher</u> (Linell) <u>reinhardi</u> Saylor
grupo FLAVIPENNIS	<u>flavipennis</u> (Horn) <u>granti</u> Saylor
grupo LAPORTAEI	<u>laportaei</u> (Blanch.) <u>praesidii</u> (Bates) <u>huachuca</u> Saylor <u>chapini</u> Saylor
grupo CAVATA	<u>cavata</u> (Bates) <u>micros</u> (Bates) <u>meadei</u> Saylor <u>cochisa</u> Saylor <u>eligia</u> Sanderson

grupo DENSICOLLIS	<u>densicollis</u> (LeC) <u>caminator</u> (Hom) <u>miraflores</u> Saylor <u>micelbacheri</u> Saylor
grupo PILOSIPES	<u>pilosipes</u> Saylor <u>peninsularis</u> Saylor
grupo FALSA	<u>falsa</u> (LeC.) <u>nogales</u> Saylor <u>tarsalis</u> (Schaeff.)
grupo FIMBRIPES	<u>fimbripes</u> (LeC.) <u>parilis</u> (Bates) <u>opacicollis</u> (Hom)
grupo SENEX	<u>senex</u> (Hom) <u>culminata</u> (Bates) <u>maxima</u> (Bates) <u>cushmani</u> Saylor <u>bueta</u> Saylor <u>yaqui</u> Saylor
"incerta sedis"	<u>disparilis</u> (Hom) <u>scuticeps</u> (Bates) <u>oblongula</u> (Bates) <u>obliquistriata</u> Saylor <u>valia</u> Saylor <u>durango</u> Saylor
P. (Phyllophaga) grupo RAVIDA	
<u>(s.str.)</u> complejo DENTEX	<u>ravida</u> (Blanch.) <u>dentex</u> (Bates) <u>anomaloidea</u> (Bates) <u>macrophylla</u> (Bates) <u>polyphylla</u> (Bates) <u>cazieriana</u> Saylor
grupo RAVIDA	
complejo DASYPODA	<u>dasyпода</u> (Bates) <u>fulviventris</u> (Moser)
grupo HETERONYCHA	<u>heteronycha</u> (Bates) <u>h. pilidorsis</u> Saylor <u>tridens</u> (Bates) <u>haagi</u> Saylor <u>tridilonycha</u> Saylor

grupo BLANCHARDI	
complejo XANTHE	<u>xanthe</u> (Bates)
	<u>verruciventris</u> (Moser)
	<u>schenklingi</u> (Moser)
	<u>collaris</u> (Moser)
	<u>durangosa</u> Saylor
grupo BLANCHARDI	
complejo PUBICAUDA	<u>pubicauda</u> (Bates)
	<u>rugicollis</u> (Bates)
	<u>foveicollis</u> (Bates)
	<u>piliventris</u> (Moser)
	<u>gravidula</u> (Moser)
	<u>callosiventris</u> (Moser)
	<u>hirticollis</u> (Moser)
	<u>blanchardi</u> (Arrow)
	<u>microcerus</u> (Arrow)
	<u>hintonella</u> Saylor
	<u>arribans</u> Saylor
	<u>tejuipicas</u> Saylor
	<u>sinicollis</u> Saylor
	<u>gestis</u> Saylor
	<u>hidalgoana</u> Saylor
	<u>pachuca</u> Saylor
grupo BLANCHARDI	
complejo LEONINA	<u>leonina</u> (Bates)
	<u>dulcis</u> (Bates)
	<u>parumpunctata</u> (Bates)
	<u>punctulicollis</u> (Bates)
	<u>latidens</u> (Schaeff.)
	<u>beckeri</u> (Moser)
	<u>sinuaticeps</u> (Moser)
	<u>hoegella</u> Saylor
grupo BLANCHARDI	
"incerta sedis"	<u>moei</u> Saylor
	<u>babis</u> Saylor
	<u>inflativentris</u> (Moser)
	<u>rufithorax</u> (Moser)
grupo	
TESTACEIPENNIS	<u>testaceipennis</u> (Blanch.)
grupo	
RORULENTA	<u>rorulenta</u> (Burm.)
	<u>cinnamomea</u> (Blanch.)
	<u>parvisetis</u> (Bates)
	<u>temaxa</u> Saylor
	<u>acapulca</u> Saylor
	<u>temora</u> Saylor

grupo

SETIDORSIS

setifera (Burm.)
crinalis (Bates)
gigantea (Bates)
setidorsis (Bates)
trichia (Bates)
pilosula (Moser)
subopaca (Moser)
inflexa Barret

grupo

MACULICOLLIS

maculicollis (LeC.)
contaminata Fall
canipolea Saylor

grupo SCHIZORHINA

schizorhina (Bates)
scissa (Bates)
angulicollis (Bates)
submetallica (Bates)
rugulosa (Blanch.)
atra (Moser)
plairi Saylor
rolbakeri Saylor
ginigra Saylor
certanca Saylor

grupo

SUBMUCIDA

submucida (LeC.)
glabricula (LeC.)
torta (LeC.)

grupo

RUGIPENNIS

rugipennis (Schauff.)
tenuipilis (Bates)

grupo EPHILIDA

ephilida (Say)
e. virilis Reinh.
glaberrima (Blanch.)

grupo

ANODENTATA

tristis (Fab.)
crinita (Burm.)
integra (Say)
lenis (Hom)
vetula (Hom)
rubella (Bates)
misteca (Bates)
brevicens (Bates)
longipilosa (Bates)
microdon (Bates)
yucateca (Bates)
peninsulana (Moser)

		<u>longifoliata</u> (Moser)
		<u>spinitarsis</u> (Moser)
		<u>magnicornis</u> (Moser)
		<u>abdominalis</u> (Moser)
		<u>anolaminata</u> (Moser)
		<u>antennalis</u> (Moser)
		<u>temascalis</u> Saylor
		<u>onita</u> Saylor
		<u>ardara</u> Saylor
	grupo MOLOPIA	<u>molopia</u> (Bates)
		<u>segregans</u> (Bates)
		<u>divertens</u> (Bates)
		<u>nigerrima</u> (Bates)
		<u>eurypis</u> (Bates)
	grupo PORODERA	<u>porodera</u> (Bates)
		<u>multiplora</u> (Bates)
		<u>brama</u> Saylor
		<u>eniba</u> Saylor
		<u>mitlana</u> Saylor
	grupo FUCATA	<u>fucata</u> (Horn)
		<u>opaca</u> (Moser)
	grupo IGNAVA	<u>ignava</u> (Horn)
		<u>saylori</u> Sander.
	"incerta sedis"	
<u>arenicola</u> Howden	<u>atrata</u> (Moser)	<u>baroni</u> (Bates)
<u>castaniella</u> (Bates)	<u>chiapas</u> Saylor	<u>colima</u> Saylor
<u>colimana</u> (Moser)	<u>crenonycha</u> Saylor	<u>disca</u> Saylor
<u>durangoana</u> (Moser)	<u>calculiventris</u> Saylor	<u>freeborni</u> Saylor
<u>galeanae</u> Saylor	<u>gaumeri</u> (Bates)	<u>ghentata</u> Saylor
<u>godmani</u> (Bates)	<u>guerrerocana</u> Saylor	<u>integriceps</u> (Moser)
<u>martiana</u> Saylor	<u>mexicana</u> (Blanch.)	<u>microchaeta</u> (Moser)
<u>necaxa</u> Saylor	<u>nisuens</u> Saylor	<u>pallidicornis</u> (Moser)
<u>pilula</u> (Moser)	<u>pubicollis</u> (Blanch.)	<u>quadriphylla</u> Saylor
<u>stipitalis</u> (Blanch.)	<u>stumi</u> (Bates)	<u>subrugosa</u> (Moser)
P. (<u>Tostegoptera</u>)		<u>lanceolata</u> (Say)
P. (<u>Eugastra</u>)		<u>cribrosa</u> (LeConte)
		<u>epigea</u> (Wickham)
		? <u>farcta</u> (LeConte)
P. (<u>Triodonyx</u>)		<u>lalanza</u> Saylor
		<u>gigantissima</u> Saylor

C) Phyllophaga (Chlaenobia)

Chlaenobia Blanchard, 1850:116; Lacordaire, 1856:265;

H. Bates, 1888:166; H. Bates, 1889:399; Arrow,

1933:145, Chapin, 1935:13; Saylor, 1942:161; Arnett,

1973:403; Morón, 1982:97.

Especie tipo: Chlaenobia ciliatipes Blanchard, 1850, monobásica.

Diagnosis. Los adultos de P. (Chlaenobia) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: dorso siempre glabro y brillante; cuerpo esbelto; vértex sin carina transversal; propigidio sin surco medio; mesotibias con una carina oblicua completa en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros usualmente provista con una cobertura setífera densa; uñas tarsales con el ápice estrecha y profundamente hendido, con el margen inferior uniforme e inerme; dimorfismo sexual muy acentuado (pigidio femenino siempre excavado o tuberculado).

A la fecha se desconocen los caracteres propios de las larvas de tercer estadio.

Comentarios. A simple vista, las especies de P. (Chlaenobia) son fácilmente distinguibles, debido a su coloración y al perfil ortosomático que hace destacar las patas largas, mientras que la mayoría de las especies de otros subgéneros tienen un perfil oblongo-ovalado ensanchado hacia atrás.

El rango genérico asignado al nombre Chlaenobia fue cuestionado por Saylor (1940) al revisar la posición

sistemática de los otros géneros o subgéneros afines (especialmente Phytalus, con el cual se relaciona estrechamente) y al no encontrar caracteres de valor genérico con los cuales apoyar su antigua posición, propuso considerarlo como un grupo de nivel subgenérico; punto de vista aceptado y promovido por Arnett (1973) y Morón (1982).

De las 254 especies de Phyllophaga (sensu lato) que se citan para México, en el presente trabajo solo diez pertenecen al subgénero Chlaenobia, de las cuales tres también se localizan en Guatemala, Belice, Nicaragua y Costa Rica, y una llega hasta Texas, E.U.A.

El número de artejos antenales y la forma de los ángulos basales del pronoto en los dos sexos pueden utilizarse como caracteres de valor supraespecífico para definir dos grupos de especies mexicanas: "vexata" y "latipes".

Grupo I, VEXATA

Diagnosis. Longitud total entre 12 y 16 mm. Cuerpo alargado. Color amarillento pajizo o rojizo. Antenas formadas por nueve o diez artejos (cuando tienen nueve el 4° de ellos es más largo que el 3°). Maza antenal masculina un poco más larga que el funículo. Maza antenal femenina un poco más corta que el funículo. Labro un poco excavado y reniforme, glabro o setífero.

Pronoto brillante, moderadamente punteado o punteado-rugoso. Angulos posteriores del pronoto obtusos, redondeados o un poco aguzados y sobresalientes. Pigidio masculino convexo y provisto con una cobertura de sedas finas, cortas y esparcidas. Pigidio femenino muy excavado o tuberculado, con sedas finas, cortas y esparcidas. Placa anal masculina amplia, ligeramente excavada, con una cobertura setífera moderada. Placa anal femenina con

vexa, amplia o estrecha.

Todos los artejos tarsales masculinos cilíndricos, provistos con una cobertura setífera moderadamente densa en sus partes ventrales.

Distribución. E.U.A: Texas. MEXICO: Tamaulipas, Veracruz, San Luis Potosí, Puebla, Tabasco, Campeche, Yucatán, Quintana Roo, Chiapas, Oaxaca, Michoacán, Colima y Sinaloa.

Especies incluidas.

P. (Ch.) vexata (Horn), 1885:120 (INHS;CAS;BMNH,M)

spp. unituberculata (Bates), 1889:399

P. (Ch.) instabilis Blackwelder, 1944:225 (INHS;CAS;M)

(=Chlaenobia arrowi Chapin, 1935:9)

P. (Ch.) aegrota (Bates), 1888:167 (INHS;CAS;M;BMNH)

Hábitos y fenología. Viven en bosques y plantaciones tropicales y subtropicales, en matorrales xerófilos o en bosques mesófilos situados entre el nivel del mar y los 1600 m de altitud. Los adultos se encuentran activos entre mayo y septiembre. Durante el mes de junio P. (Ch.) vexata ha sido colectada sobre Cassia villosa Mild. (L.J. Stannard); sobre Acacia cornigera (D.H. Janzen); y en el mes de julio Goodnights y Stannard capturaron 15 parejas sobre una leguminosa arbustiva no identificada.

Grupo II, LATIPES

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 17 mm. Cuerpo alargado. Color amarillento pajizo o rojizo. Antenas formadas por 10 artejos, el 4° de ellos más corto que el 3°. Maza antenal masculina con longitud variable según la especie, tan larga como el funículo, un poco mayor que éste, y hasta un tercio más larga que el mismo. Maza antenal femenina tan larga como el funículo o un poco más corta que éste. Labro siempre reniforme, setífero o glabro.

Pronoto brillante, con puntuación fina, moderada, en ocasiones densa o ligeramente rugosa. Angulos posteriores del pronoto poco obtusos o casi rectos, doblados o replegados hacia el pleuron. Pigídio masculino convexo, generalmente glabro (en P. (Ch.) peccatus tiene una cobertura de sedas largas abundantes, y en P. (Ch.) pilositarsis existen algunas sedas cortas esparcidas). Pigídio femenino excavado, surcado o tuberculado, generalmente glabro. Placa anal masculina con forma variable, excavada o casi plana, amplia o estrecha y con sedas abundantes o escasas. Placa anal femenina convexa y amplia.

Todos los artejos tarsales masculinos mayor o menormente ensanchados y deprimidos, provistos con una cobertura setífera bastante densa y evidente en sus partes ventrales:

Distribución. MEXICO: Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Veracruz, Tabasco, Yucatán y Chiapas. GUATEMALA, BELICE, EL SALVADOR, NICARAGUA y COSTA RICA.

Especies incluídas. Excepto P. (Ch.) panamana (Chapin) todas las especies del grupo existen en México.

P. (Ch.) latipes (Bates), 1888:167 (CAS; INHS; M; BMNH)

P. (Ch.) aequata chiapensis (Chapin), 1935:18 (CAS; INHS; BMNH; M)

P. (Ch.) tumulosa (Bates), 1888:168 (CAS; M; BMNH)

P. (Ch.) scabripyga (Bates), 1888:167 (INHS; BMNH)

P. (Ch.) pilositarsis Blackwelder, 1944:225 (CAS; INHS)
(=Chlaenobia dissimilis Chapin, 1935:16)

P. (Ch.) peccata Blackwelder, 1944:225 (CAS; M; MHNCM;
(=Chlaenobia colimana Arrow, 1933:145) INHS)

Hábitos y fenología. Habitan en bosques y plantaciones tropicales y subtropicales, así como en bosques mesófilos de montaña ubicados entre el nivel del mar y los 1800 m de altitud. Se sabe que los adultos están activos durante los meses de marzo a septiembre, pero no se ha observado que follaje consumen.

Nota. En 1935 Chapin describió Chlaenobia personata con base en un solo ejemplar hembra procedente de "México". Al desconocer el macho de esta especie consideramos pertinente no incluir ésta en ninguno de los dos grupos.

Los machos de esta especie son más grandes que las hembras, especialmente en el abdomen y en las patas. Los machos tienen un color más oscuro que las hembras. Los machos tienen un color más oscuro que las hembras. Los machos tienen un color más oscuro que las hembras.

Distribución: MEXICO: Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Veracruz, Tlaxcala, Yucatán y Chiapas. GUATEMALA, BELICE, EL SALVADOR, NICARAGUA Y COSTA RICA.

- Especies incluidas. Expedición F. (Ch.) Chapin (Chapin) todas las especies del grupo existen en México.
- F. (Ch.) latipes (Bates), 1888:167 (CAS; IANR; M; BMNH)
 - F. (Ch.) sedgwicki Chapin (Chapin), 1935:18 (CAS; IANR; BMNH; M)
 - F. (Ch.) tumulosus (Bates), 1888:168 (CAS; M; BMNH)
 - F. (Ch.) scutigerus (Bates), 1888:167 (IINR; BMNH)
 - F. (Ch.) pilosus Blackwelder, 1944:225 (CAS; IANR)
 - F. (Ch.) disparis Chapin, 1935:16 (=Chlaenobia disparis) Chapin, 1935:16 (CAS; M; BMNH; M)
 - F. (Ch.) peccata Blackwelder, 1944:225 (CAS; M; BMNH; M)
 - F. (Ch.) fulvipes (Bates), 1888:168 (CAS; M; BMNH)

D) Phyllophaga (Phytalus)

Phytalus Erichson, 1847: 658; Blanchard, 1850: 130; Burmeister, 1855: 345; Lacordaire, 1856: 287; H. Bates, 1888: 174; H. Bates, 1889: 400; Dalla-Torre, 1912: 216; Moser, 1918, 1921, 1924; Saylor, 1935-1942; Arnett, 1973: 403; Morón, 1983: 147.

Especie tipo: Melolontha pubereus Mannerheim, 1829, por designación de Saylor (1942:162).

Diagnosis. Los adultos de P. (Phytalus) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: vestidura dorsal variable; cuerpo generalmente ensanchado hacia atrás; vertex sin carina transversal; propigidio sin surco medio; mesotibias con una carina oblicua completa en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros con cobertura setífera muy escasa o nula; uñas tarsales con el ápice profundamente hendido o bífido, con el margen inferior uniforme o finamente aserrado; dimorfismo sexual acentuado.

A la fecha solo se han descrito las larvas de tercer estadio de algunas especies de los grupos "pallida" y "pentaphylla", caracterizadas por presentar los estigmas del séptimo segmento abdominal con diámetro similar a los precedentes; las proplegmata bien desarrolladas; y los pali cónicos o ligeramente aplanados, dirigidos mesiad (Rosander & Werner, 1970).

Comentarios. El subgénero Phytalus está constituido por especies estrechamente relacionadas con aquellas incluídas en P. (Chlaenobia), como ya ha sido señalado por Saylor (1939). El carácter "uñas profundamente bifidas o hendidas" muestra cierta constancia entre las especies revisadas, aunque algunas hembras, como P. ambygenus, presentan tan separado el diente inferior que podrían considerarse como dentadas.

Las antenas exhiben toda una gradación en su estructura, por ejemplo con respecto al número de artejos, P. poculifer solo tiene ocho; las de P. bucephalus constan de nueve, y P. bolacoides presenta diez. La maza antenal puede estar formada por tres lamelas, cortas en los dos sexos, o largas en el macho y cortas en la hembra; y en otro caso, como P. pentaphylla se observan cinco lamelas heterométricas en los dos sexos, largas en el macho y cortas en la hembra (figs. 80, 84, 85, 87).

De las 224 especies de Phyllophaga citadas para México, 41 pertenecen a este subgénero, de las cuales cinco también se han encontrado en Arizona, Texas, Louisiana y Alabama, y tres extienden su distribución hasta Guatemala, Nicaragua y Panamá.

Atendiendo principalmente al número y proporciones de los artejos antenales, a la condición de los espolones metatibiales masculinos, a la proporción de las proyecciones apicales de las uñas y a la talla corporal, se

han definido ocho grupos de especies mexicanas, que solo excluyen a dos especies extraordinariamente caracterizadas, y que corresponden en un 70% con los grupos propuestos por H. Bates (1888).

Grupo I, PRUINOSA

Diagnosis. Longitud total entre 18 y 26 mm. Cuerpo ovalado (proporción largo-ancho 2.1 a 2.5:1). Color pardo oscuro, castaño, rojizo o amarillento. Antenas formadas por diez artejos (3°, 4° y 5° cortos). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina más corta o de igual longitud que el funículo. Clípeo trapezoidal redondeado o un poco bilobulado.

Pronoto y élitros pruinosos, setíferos o glabros. Pigidio masculino convexo. Pigidio femenino convexo o ligeramente cónico. Vestidura pigidial variable, abundante y fina, pruinosa o ausente. Placa anal masculina poco convexa o excavada.

Espolón metatibial externo masculino corto y fusionado con el borde de la tibia. Diente inferior de las uñas tarsales generalmente mayor que la proyección apical superior. Borde inferior de las uñas liso.

Distribución. E.U.A: Texas, MEXICO: Tamaulipas, Nuevo León, San Luis Potosí, Veracruz, Hidalgo, Puebla, Michoacán, Morelos, Guerrero, Sinaloa, y NICARAGUA.

Especies incluidas. Excepto P. prolixa (Bates), todas existen en México.

- P. (P.) pruinosa (Blanchard), 1850:131 (CAS, INHS, BMNH, M)
- P. (P.) trichodes (Bates), 1888:178 (BMNH, CAS, M, MHNCM)
 = robustus Horn, 1885:120;
 = sandersonia Saylor, 1939:161
- P. (P.) sinaloana Saylor, 1935:499 (CAS, MHNCM)
- P. (P.) hoogstraali Saylor, 1943:21 (CAS, M)

Hábitos y fenología. Se encuentran en una gran diversidad de medios, bosque tropical y mesófilo de montaña, matorral xerófito, encinares, situados entre el nivel del mar y los 1400 m de altitud. Los imagos se encuentran activos desde abril hasta agosto, y se desconoce su huésped vegetal.

Grupo II, SENICULA

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 14 mm. Cuerpo ovalado (proporción largo-ancho 2.4 a 2.6: 1). Color amarillento o rojizo caoba. Antenas formadas por diez artejos (3°, 4° y 5° alargados). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Clípeo ligeramente bilobulado.

Pronoto y élitros con cobertura setífera escasa o abundante. Pigidio masculino moderadamente convexo. Pigidio femenino tumuloso o excavado. Vestidura pigidial escasa y corta. Placa anal masculina convexa, surcada o tuberculada.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Proyección inferior del ápice de las uñas tarsales más corta que la proyección superior. Borde inferior de las uñas liso o finalmente aserrado.

Distribución. MEXICO: Guerrero, Chiapas, Oaxaca y GUATEMALA.

Especies incluidas.

- P.(P.) senicula (Bates), 1888:181 (BMNH)
P.(P.) xanthocoma (Bates), 1888:181 (BMNH)
P.(P.) bolacoides (Bates), 1888:182 (BMNH): (MNHN)

Hábitos y fenología. Al parecer estas especies están limitadas a los pinares y encinares situados entre los 2000 y 3400 m de altitud (la localidad típica de P. bolacoides citada por H. Bates como "near Acapulco" es imprecisa y puede corresponder a una zona montañosa interior, ya que H.H. Smith recolectó varios ejemplares de la misma especie en Omilteme, Gro. a 2600 m de altitud). Solo se les ha encontrado durante el mes de Julio y se desconoce su planta-huésped.

Grupo III, OBSOLETA

Diagnosis. Longitud total entre 16 y 22 mm. Cuerpo ovalado y robusto (proporción largo-ancho 2.1 a 2.5:1). Color castaño rojizo o amarillento. Antenas formadas por diez artejos (3°, 4° y 5° cortos). Maza antenal masculina

más larga que el funículo o tan larga como éste. Maza antenal femenina más corta o de igual longitud que el funículo. Clípeo subtrapezoidal o redondeado.

Pronoto y élitros con abundante cobertura setífera, pruinosos, o glabros. Pigidio masculino y femenino convexos. Vestidura pigidial abundante, escasa o ausente. Placa anal masculina excavada o poco convexa.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Proyección inferior del ápice de las uñas tarsales más largo que la proyección superior o de igual longitud que éste. Borde inferior de las uñas liso o finamente aserrado.

Distribución. E.U.A: Arizona, Alabama, Louisiana, Texas.

MEXICO: Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Michoacán, Guerrero, Jalisco y Nayarit, GUATEMALA, NICARAGUA y PANAMA.

Especies incluidas. P. punctuliceps (Bates) y P. blanda Sanderson no han sido citadas para México.

P.(P.) obsoleta (Blanchard), 1850:131 (BMNH; CAS; INHS;
ssp. vanalleri Schaeffer, 1927:215 MNHN; M)
= Phytalus laevigatus Blanchard,
1850:131.

P.(P.) cometes (Bates), 1888:177 (BMNH; CAS; MHNCM;
M)

P.(P.) epulara Sanderson, 1958:169 (INHS)

P.(P.) beameri Sanderson, 1958:171 (UK)

Hábitos y fenología. Se les ha capturado en diversos tipos de bosques y matorrales tropicales, bosque mesófilo de montaña, pastizales y pinares situados entre

los 100 y los 2100 de altitud. Los adultos se encuentran activos desde abril hasta agosto. En la sierra de Hidalgo se les ha observado alimentándose del follaje de Alnus arguta, Crataegus sp., Annona cherimola y Dalbergia glomerata, durante el mes de mayo.

Grupo IV, PALLIDA

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 14 mm. Cuerpo alargado ovalado (proporción largo-ancho 2.2 a 2.5:1). Color pardo amarillento. Antenas formadas por diez artejos (3ª a 5ª cortos). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina más corta o de igual longitud que el funículo. Clípeo semitrapezoidal redondeado.

Pronoto y élitros desnudos. Pigidio masculino moderadamente convexo. Pigidio femenino convexo. Vestidura pigidial muy escasa o ausente. Placa anal masculina ligeramente excavada.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Las dos proyecciones apicales de las uñas tarsales aproximadamente de igual longitud. Borde inferior de las uñas liso.

Distribución. E.U.A: Arizona y MEXICO: Sonora.

Especies incluidas.

P.(P.) pallida (Horn), 1885:121 (CAS; FMNH)

P.(P.) sonora Saylor, 1939:167 (CAS;FMNH;ASU)
=Phytalus debilis Horn,1885:122

Hábitos y fenología. Se les localiza en matorrales y bosques de pino y encino situados entre los 200 y 1600 m de altitud. Los adultos tienen actividad durante junio, julio y agosto, y sólo se les ha citado alimentándose de "pole bean" (Butler & Werner, 1961).

Grupo V, PENTAPHYLLA

Diagnosis. Longitud total entre 15 y 20 mm. Cuerpo alargado (proporción largo-ancho 2.3 a 2.6: 1). Color pardo oscuro o negro, rara vez castaño rojizo. Antenas formadas por diez artejos (3ª a 5ª cortos). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Clípeo notablemente bilobulado.

Pronoto y élitros glabros o pruinosos. Pigidio masculino muy convexo o tumescente. Pigidio femenino tumescente o tuberculado-excavado. Vestidura pigidial ausente o muy escasa. Placa anal masculina poco convexa.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Proyección apical inferior de las uñas tarsales más corta que la proyección superior. Borde inferior de las uñas liso.

Distribución. E.U.A: Arizona, Nuevo México. MEXICO: Sonora, Chihuahua, Durango y el Estado de México.

Especies incluidas. Todas existen en México.

P. (P.) pentaphylla (Bates), 1888:180 (BMNH; M)

P.(P.) bilobatata Saylor, 1939:165 (CAS;ASU;INHS,M)
 =Phytalus cephalicus Horn,
 1885:120.

P.(P.) hintoni Saylor, 1935:498 (CAS; M)

Hábitos y fenología. Se les encuentra establecidas en bosques de coníferas, matorrales y encinares ubicados entre los 1000 y los 2600 m de altitud. Los adultos tienen actividad desde mayo hasta septiembre y se alimentan con el follaje de Quercus sideroxyla, Q. undulata, Q. hypoglaucoides, Q. oblongifolia, Q. arizonica, Q. emoryi, Juniperus sp., Rhamnus baetulaefolia, y Condalia sp. (Morón, 1982; Butler & Werner, 1961).

Grupo VI, MACROCERA

Diagnosis. Longitud total entre 13 y 18 mm. Cuerpo ovalado (proporción largo-ancho 2 a 2.3:1). Color pardo oscuro, rojizo o amarillento. Antenas formadas por diez artejos (3° a 5° cortos). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina de igual longitud que el funículo. Clípeo subrectangular o redondeado.

Pronoto y élitros setíferos, ligeramente aterciopelado o glabros. Pigidio masculino moderadamente convexo. Pigidio femenino convexo, bicalloso o cóncavo. Vestidura pigidial escasa o nula. Placa anal masculina convexa, excavada o surcada.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Proyección inferior del ápice de las uñas tarsales más corta que la proyección superior. Borde inferior de las uñas liso o aserrado.

Distribución. MEXICO: Veracruz, Oaxaca, Morelos, Estado de México, Tlaxcala, Distrito Federal y Guerrero.

Especies incluidas. Todas existen en México.

<u>P.(P.) macrocera</u> (Bates), 1888:179	(BMNH; MHNCM; UAM-X; M)
<u>P.(P.) platyrhina</u> (Bates), 1888:179	(BMNH; CAS; MHNCM; M)
<u>P.(P.) batillifer</u> (Bates), 1888:180	(BMNH; CAS; MHNCM; M)
<u>P.(P.) hogei</u> (Bates), 1888:180	(BMNH; CAS)
<u>P.(P.) oaxaca</u> Saylor, 1940:116	(CAS)

Tentativamente también se agregan a este grupo:

<u>P.(P.) nubipennis</u> (Bates), 1888:176	(BMNH; CAS)
<u>P.(P.) ambigenus</u> (Bates), 1888:176	(BMNH)

Hábitos y fenología. Se localizan en bosques tropicales caducifolios, pastizales, encinares y bosques de coníferas establecidos entre los 600 y 3,300 m de altitud. Los imagos se encuentran activos desde mayo hasta septiembre. Se desconocen sus plantas huésped.

Grupo VII, BUCEPHALA

Diagnosis. Longitud total entre 9 y 12 mm. Cuerpo alargado (proporción largo-ancho 2.2 a 2.7:1). Color parado rojizo o amarillento. Antenas formadas por nueve ar-

tejos (3° a 5° alargados). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Clípeo subtrapezoidal o ligeramente bilobulado.

Pronoto y élitros desnudos. Pigidio masculino moderadamente convexo. Pigidio femenino convexo o excavado. Vestidura pigidial escasa o nula. Placa anal masculina canaliculada, convexa o excavada.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Diente inferior del ápice de las uñas tarsales más corto que la proyección superior. Borde inferior de las uñas liso o finamente aserrado.

Distribución. MEXICO: Durango, Guerrero, Veracruz, Nuevo León y Oaxaca.

Especies incluídas.

- P.(P.) bucephala (Bates), 1888:182 (BMNH)
P.(P.) ciudadensis (Bates), 1888:183 (BMNH; MHNCM; M)
P.(P.) fissilabris (Bates), 1888:184 (BMNH; CAS)
P.(P.) straminea (Bates), 1888:183 (BMNH)
P.(P.) emburyi Saylor, 1938:344 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en bosques tropicales caducifolios y perennifolios, así como en encinares o bosques de coníferas situados entre los 600 y 2800 m de altitud. Los adultos tienen actividad desde junio hasta agosto. Solo se ha reportado como planta-

huésped a Quercus chihuahuensis (Morón, 1981).

Grupo VIII, LINEATA

Diagnosis. Longitud total entre 6 y 16 mm. Cuerpo ovalado-alargado (proporción largo-ancho 2 a 2.6:1). Color pardo oscuro, castaño o amarillento. Antenas formadas por nueve artejos (3° a 5° alargados). Maza antenal masculina más larga o de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina más corta o de igual longitud que el funículo. Clípeo redondeado, semitrapezoidal o ligeramente bilobulado.

Pronoto y élitros con vestidura setífera. Pigidio masculino mayor o menormente convexo. Pigidio femenino muy variable, tuberculado, tumuloso, convexo o rugoso. Vestidura pigidial abundante, escasa o nula. Placa anal masculina excavada, poco convexa o aquillada.

Espolón metatibial externo masculino libremente articulado con el borde de la tibia. Proyección inferior del ápice de las uñas tarsales más corto que la proyección superior. Borde inferior de las uñas liso.

Distribución. MEXICO: Guerrero, Oaxaca, Michoacán y Estado de México.

Especies incluídas.

P.(P.) lineata (Bates), 1888:183 (BMNH)

P.(P.) omiltemia (Bates), 1889:400 (BMNH)
= Phytalus omiltaneus Dalla
Torre, 1912:217

- P.(P.) nosa Blackwelder, 1944:225 (BMNH)
 =Phytalus aegrota Bates,
 1888:182
- P.(P.) hirtifrons (Moser), 1921:259 (ZMHU)
- P.(P.) temascaltepeca Saylor, 1934:49 (CAS; M)
- P.(P.) platti Saylor, 1935: 499 (CAS)
- P.(P.) rugithorax Saylor, 1938:188 (CAS)
- P.(P.) tancitara Saylor, 1943:12 (CAS)
- P.(P.) minutissima Saylor, 1943:22 (CAS)

Hábitos y fenología. Viven en bosques de coníferas, encinares y pastizales situados entre los 1500 y 3100 m de altitud. Los adultos se encuentran activos durante junio, julio y agosto. Se desconocen sus huéspedes vegetales.

E) Phyllophaga (Chirodines)

Chirodines Bates, 1888:169; Dalla-Torre, 1912:217; Chapin, 1935:2; Saylor, 1940:110; 1942:161; Blackwelder, 1944:227.

Especie tipo: Chirodines zunilensis Bates, 1888; monobásica.

Diagnosis. Los adultos de P. (Chirodines) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: vestidura dorsal ausente; cuerpo esbelto; vértex sin carina transversal; propigidio sin surco mesial; mesotibias con una carina oblicua completa en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros desprovista de una cobertura setífera densa; uñas masculinas heteromorfas, las pro y mesotarsales simples, sin proyecciones en su margen inferior, con el ápice entero y aguzado; mientras que las uñas metatarsales son profundamente bifidas. Dimorfismo sexual desconocido, en virtud de que sólo se han descrito los machos.

Comentarios. H.W. Bates caracterizó a esta especie por la notable combinación estructural de las uñas masculinas, y aún cuando la ubica entre Phytalus y Chlaenobia, consideró que esta más relacionada con éste último por la forma de la cabeza, el tórax y los tarsos. Saylor, en 1940 comenta los caracteres de Chirodines al describir el macho de Phyllophaga oaxena, especie mexicana con todas

las uñas sencillas, a la cual sitúa en "incerta sedis" subgenérica; y en 1942 confirma el nivel subgenérico de Chirodines considerándolo como monobásico.

A pesar de que, como hemos venido indicando, la taxonomía del género se basa principalmente en machos, en éste caso es de particular importancia conocer las hembras de Ch. zunilensis, porque si presentan todas las uñas hendidas se aproximaría más a Chlaenobia, y si tuviera todas las uñas sencillas reforzaría la validez de Chirodines como subgénero.

Hemos revisado ejemplares mexicanos no identificados (fig. 19), del sexo masculino, que presentan todas las uñas sencillas o con su borde inferior microscópicamente aserrado en la mitad basal, y que tienen vestidura dorsal similar a la descrita para P. oaxena, los cuales apoyan la existencia de una línea de especies mesoamericanas con las uñas sencillas, tal vez como un carácter derivado, pero hasta no conocer su rango de variación y las características femeninas no es prudente ampliar la diagnosis de Chirodines, ni definir otro subgénero.

El único caso conocido equivalente entre los Rhizotrogina americanos es el de Cnemarachis (Abcrana) crinitissima (More) de Puerto Rico, que también representa a un subgénero monobásico descrito solo con machos.

Distribución. Ch. zunilensis Bates solo se conoce de la localidad típica: "Cerro Zunil, Guatemala, 4000-

"5000 feet (Champion)"; pero probablemente también exista en el sureste de la Sierra Madre de Chiapas. Las otras especies afines al subgénero se han capturado en las tierras bajas de Quintana Roo, Chiapas y Oaxaca.

F) Phyllophaga (Phyllophaga) s.str.

Phyllophaga Harris, 1827:7; 1842:30; Erichson, 1847:658;

Lacordaire, 1856: 284; Gerstraecker, 1862:362;

Glasgow, 1916:370; Sim, 1928:3; Blatchley, 1929:52;

Chapin, 1935:2; Fall, 1932:197; Saylor, 1934:49;

1935:499; 1936:62; 1938:346; 1939:161; 1940:105;

1941:27; 1942:135; 1948:349; Böving, 1942:20;

Blackwelder, 1944:224; Paulian, 1947:51; Cartwright,

1935:102; 1946:10; Sanderson, 1942:51; 1958:158;

1965:560; Luginbill & Painter, 1953:1; Howden, 1960:

457; Ritcher, 1966:86; Pike et al. 1976:3; Morón,

1976:85; 1979:379; 1981a:71; 1981b:8; 1982:18.

Especie tipo: Melolontha hirticula Knoch, 1801; por designación de Glasgow (1916:370).

Diagnosis. Los adultos de P. (Phyllophaga) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: vestidura dorsal variable o ausente; cuerpo esbelto o robusto; vértex sin carina transversal; propigido sin surco mesial; mesotibias con una carina oblicua completa en la parte media de su lado externo; región ven

tral de los tarsómeros desprovista de una cobertura setífera densa; margen inferior de las uñas tarsales siempre provista con una dentición notable, próxima hacia alguno de los extremos, o equidistante de éstos, y en ocasiones finamente aserrado en su mitad basal (figs. 150-170, 172-180); dimorfismo sexual acentuado.

Las larvas de tercer estadio hasta la fecha descritas se caracterizan por presentar los estigmas del séptimo segmento abdominal generalmente con diámetro similar a los precedentes (fig. 262); los proplegmata ausentes (grupo "anodontata"), o presentes (grupos "blanchardi", "ravida", "ephilida", etc.) (figs. 266-267); los palidia generalmente monósticos (fig. 276), con los pali cónicos, aplanados, recurvados o rectos (fig. 279), dirigidos mesialmente (grupo "anodontata", "blanchardi", "ravida", etc.), o dirigidos a los lados (algunas especies del grupo "blanchardi"), y en algunos casos carecen de palidia (grupo "ignava" y algunas especies del grupo "blanchardi"). (Böving, 1942; Ritcher, 1966; Rosander & Werner, 1970).

Comentarios. Este subgénero está formado por un número elevado de especies, relacionadas en mayor o menor grado con aquellas incluidas en P. (Listrochelus), P. (Phytalus), P. (Tostegoptera), y P. (Eugastra), principalmente por la estructura unguinal "dentada", la presencia de quillas oblicuas en las mesotibias, y la ausencia de surco mesial en el propigidio.

La variación interespecífica en la conformación de las uñas es muy extensa, con casi todos los grados de continuidad posibles, pero se ha visto cierta constancia en la posición, longitud, ancho, inclinación o curvatura del "dentículo intermedio", que permite agrupar a la mayoría de las especies independientemente de su sexo, y es de indudable utilidad como carácter específico (aún cuando la heterogeneidad unguinal entre los distintos pares de tarsos masculinos también puede ser útil como carácter grupal).

Por el contrario, la estructura antenal exhibe un mayor grado de variación intraespecífica, ligada al dimorfismo sexual, que impide su empleo generalizado como carácter básico para la separación de grupos o complejos de especies. Algo similar ocurre con la vestidura dorsal, que en muchos casos no es constante intraespecíficamente, y solo es posible utilizarla en forma limitada, secundaria o complementaria.

De esta manera, considerando la estructura de las uñas tarsales, el perfil del clípeo, el tamaño y ornamentación de la placa anal masculina, la forma y grado de fusión de los parámetros, la longitud y accesorios macroscópicos del edeago, el tipo y abundancia de las sedas y microtrichia dorsales, y el número de antenitos, se han definido 16 grupos y 5 complejos específicos que reúnen a 136 de las 254 especies de Phyllophaga (sensu lato) citadas para México, de las cuales 13 se localizan también en

el Sur y el Este de los Estados Unidos, 15 se extienden por Centroamérica y una de ellas penetra hasta Sudamérica. Por el momento, otras treinta especies endémicas y euritópicas se mantienen en "incertae sedis" grupal.

Grupo I. RAVIDA

Diagnosis. Longitud total entre 14 y 12mm. Cuerpo alargado, un poco ensanchado hacia atrás (fig.12). Color amarillento-rojizo o pardo rojizo. Región dorsal brillante, con frecuencia cubierta con sedas variables en longitud, distribución y densidad. Cabeza proporcionalmente pequeña en proporción con el protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.5:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.4); ojos grandes poco prominentes. Clípeo trapezoidal redondeado, cóncavo, con puntuación variable. Antenas formadas por diez artejos. Maza antenal masculina 2.6 a 1.3 veces mayor que el funículo (fig.82). Maza antenal femenina tan larga como el funículo o 1.2 veces mayor. Labro reniforme, estrecho y poco prominente.

Pronoto 1.6 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados en su porción media; puntuación pequeña pero bien marcada, con densidad y distribución variable (fig.50); ángulos posteriores casi rectos y un poco proyectados, o ligeramente obtusos y redondeados. Pigidio masculino convexo, y el femenino convexo, prominente hacia el ápice, con vestidura variable pero siempre presente. Placa anal masculina someramente excavada, acanalada o casi plana. Placa anal femenina convexa. Vestidura mesial de los esternitos escasa a muy abundante.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas con la base dilatada, y el diente intermedio largo y afilado, flanqueado por escotaduras profundas, o corto y desplazado cerca de la dilatación basal (fig. 173). Las uñas exteriores de los mesotarsos masculinos presentan la porción apical recurvada de tal modo que el diente intermedio sobresale lateralmente deformando el conjunto (fig. 174). Parámetros cortos y fusionados disto-ventralmente. Edeago ornamentado con sedas largas y gruesas, o con un soporte esclerosado voluminoso (figs. 220, 224, 252).

Distribución. Discontinua desde Arizona y Texas, E.U.A. hasta COSTA RICA.

Comentarios. G.H. Horn (1887) formó el grupo XVII de Lachnosterna para incluir a L.heterodoxa Horn, comentando que L. ravidia Blanch, debía agregarse al grupo, el cual se basaba principalmente en caracteres sexuales secundarios, como la forma de las uñas, tan diferentes a las de otros Rizotroginos que llegó a considerar la posibilidad de constituir un nuevo género 28*

28* Horn (1887) "For reasons already given I prefer to retain this species as an aberrant Lachnosterna rather than separate it with a new generic name" (p.288). There is very little resemblance in the claws of the male to Phytalus, or in fact any of the genera of Rhizotrogini now known to me, and any separation of the species as a distinct genus must be based purely on the male sexual characters" (p.289).

Por su parte H.W. Bates (1888) definió al grupo encabezado por L. ravida como la segunda sección de Lachnosterna, exclusivamente con base en la estructura unguinal masculina mesotibial, añadiendo la descripción de seis especies nuevas de México y Centroamérica.

M.W. Sanderson (1958) añadió como característica del grupo la estructura de los parámetros ("unidos en sus ápices formando un lóbulo angulado"), y sinonimiza a L. heterodoxa Horn bajo P. ravida Blanch., aludiendo a la gran variación de esta especie, dentro de la cual quedan incluidos los especímenes tipo revisados por Horn.

Especies incluidas. Excepto P. costaricensis (Moser) y P. orosina (Moser) de Costa Rica, todas las especies del grupo existen en México.

Con base en la estructura de las uñas intermedias masculinas, la talla corporal y su distribución geográfica y ecológica, se les puede dividir en dos complejos específicos: "dentex" y "dasypoda".

Complejo 1, "DENTEX"

Diagnosis. Longitud corporal: 14 a 19mm. Uñas externas de los mesotarsos masculinos deformadas y colapsadas por la retracción del diente apical, de forma que el largo diente intermedio sobresale notablemente, otorgando a la uña un aspecto bifurcado (fig. 174).

Distribución. E.U.A: Arizona, Texas. MEXICO: Chihuahua, Nayarit, Durango, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Michoacán, Edo. de México, Distrito Federal, Morelos, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca, Guerrero y Chiapas. BELICE, GUATEMALA y COSTA RICA.

Especies incluidas.

- P. (P.) ravida (Blanchard), 1850:136 (MNHN; BMNH;
= Lachnosterna heterodoxa Horn, 1887; 289 INHS; CAS; FMNH;
NMNH; MHNCM;
IBUNAM; UAM-X;
IPE; DGSV; M)
- P. (P.) dentex (Bates, 1888:192 (BMNH; INHS;
CAS; MHNCM; IPE;
UAM-X; M).
- P. (P.) anomaloides (Bates), 1888:192 (BMNH; CAS;
INHS; M)
- P. (P.) macrophylla (Bates), 1888:193 (M; BMNH; MNHN;
UAM-X; INHS;
IBUNAM; MHNCM)
- P. (P.) polyphylla (Bates) 1888:194 (BMNH; MNHN;
= Lachnosterna heterophylla Bates, INHS; CAS; M)
1888:194 nov. syn
- P. (P.) cazieriana Saylor, 1938:346 (CAS; INHS; M)
= Phyllophaga cazieri Saylor, 1936:63

Hábitos y fenología. Se les encuentra en bosques de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, pastizales naturales e inducidos, en bosques tropicales bajos, medianos, perennifolios o subcaducifolios y en matorrales xerófilos, establecidos entre los 500 y 2850 m de altitud (con mayor abundancia y diversidad entre 1000 y 2500 m), durante los meses de abril a septiembre. Quercus arizonica y Q. emoryi han sido citados como huéspedes

de P. dentex (Butler & Werner, 1961). Los adultos de algunas especies, como P. macrophylla tienen hábitos crepusculares o francamente vespertinos (fig. 288) (Morón & Zaragoza, 1976, citada como P. dentex).

Complejo 2, "DASYPODA"

Diagnosis. Longitud corporal: 16 a 23mm. Uñas externas de los mesotarsos masculinos poco colapsadas, con el diente apical extendido y el diente intermedio corto y poco sobresaliente. En P. fulviventris las dos uñas mesotarsales (interna y externa) tienen la mitad apical muy recurvada ventralmente y el dentículo intermedio corto, redondeado y poco sobresaliente.

Distribución. MEXICO: Sinaloa, Nayarit, Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Morelos, Puebla y Chiapas. GUATEMALA, EL SALVADOR y COSTA RICA.

Especies incluidas.

P.(P.) dasyпода (Bates), 1888:193 (BMNH; INHS; CAS; IBUNAM; MHNCM; M)

P.(P.) costaricensis (Moser) 1918:25 (INHS; M)

P.(P.) orosina (Moser), 1918:26

P.(P.) fulviventris (Moser), 1918:27 (CAS; M)

Hábitos y fenología. Han sido capturados en bosques tropicales de varios tipos, bosque mesófilo de montaña y cafetales, ubicados entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud, durante los meses de abril a julio.

Uno de los ejemplares de P. dasypoda revisados fue coleccionado por D.H. Janzen sobre Acacia cornigera en Temascal, Oaxaca.

Grupo II, HETERONYCHA

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 18mm. Cuerpo alargado, poco ensanchado hacia atrás (fig. 9). Color castaño oscuro a castaño rojizo. Región dorsal cubierta con abundantes sedas largas amarillentas. Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza-ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular-ancho máximo pronoto 1:2.2); ojos grandes, poco prominentes. Clípeo corto, redondeado y sinuado, con puntuación variable. Antenas formadas por diez artejos. Maza antenal masculina tan larga como el funículo, o hasta 1.7 veces mayor. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro amplio y moderadamente cóncavo.

Pronoto 1.6 - 1.7 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados en su porción media; puntuación densa, umbiliforme setífera (fig. 51); ángulos posteriores obtusos. Pigidio masculino y femenino poco convexo, con cobertura setífera fina y corta, abundante o escasa. Placa anal masculina surcada, amplia y en ocasiones escotada en su borde posterior. Placa anal femenina convexa. Vestidura mesial de los esternitos usualmente abundante.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas masculinas de los pro y mesotarsos con su base prominente y dentiforme, casi de igual longitud que las denticiones apical e intermedia (fig. 175), mientras que en los

metatarsos la base unguinal es redondeada (excepto en P. tridens). Todas las uñas femeninas con los tres procesos dentiformes bien marcados (excepto en P. tridilonycha, que posee las uñas posteriores bidentadas). Parámetros moderadamente largos, esbeltos, convergentes, no fusionados hacia su ápice. Edeago tubular, muy esclerosado y simétrico (fig. 223).

Distribución. Veracruz, Estado de México, Distrito Federal, Michoacán, Guerrero y Oaxaca.

Comentarios. Atendiendo a la estructura unguinal general H.W. Bates (1888) ubicó dos de estas especies en el primer grupo de Lachnosterna, señalando la acusada forma tridentada de las uñas, tanto masculinas como femeninas. Posteriormente, Saylor (1943) refiere un "grupo heteronycha" caracterizable "entre otras cosas" por la condición heterogénea de las uñas masculinas. Por muchos otros caracteres este grupo está ligado con el complejo "leonina" del grupo "blanchardi".

Especies incluidas. Todas existen en México.

P.(P.) heteronycha (Bates), 1888:186 (BMNH; CAS, M)
ssp. pilidorsis Saylor, 1938:344

P.(P.) tridens (Bates), 1888:187 (BMNH; M)

P.(P.) haagi Saylor, 1943: 26 (CAS)

P.(P.) tridilonycha Saylor, 1943:27 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en bosques de pino-encino y mesófilo de montaña, establecidos entre

los 1300 y 2600 m de altitud, durante los meses de mayo a agosto. Se desconocen sus plantas huésped.

Grupo III, BLANCHARDI

Diagnosis. Longitud total entre 10 y 19mm. Cuerpo alargado, un poco ensanchado hacia atrás (fig.1). Color amarillento, rojizo, o pardo-rojizo. Región dorsal brillante, usualmente cubierta con sedas variables en densidad, longitud y distribución. Cabeza grande en proporción al pronoto (relación ancho máximo cabeza-ancho máximo pronoto, 0.6:1; relación distancia interocular-ancho máximo pronoto, 1:2.5); ojos grandes y prominentes. Clípeo corto, redondeado y sinuado; toscamente punteado como la frente. Antenas formadas por diez artejos. Maza antenal masculina un poco más larga, igual o un poco más corta que el funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro reniforme, amplio y ligeramente expuesto.

Pronoto dos veces más ancho que largo, con los bordes laterales muy proyectados en su porción media; puntuación bien marcada, frecuentemente amplia y profunda (figs. 1, 36, 37, 49, 53); ángulos posteriores obtusos. Pigidio masculino poco convexo, y el femenino convexo o un poco cónico, con vestidura variable. Placa anal masculina en declive antero-posterior, excavada, surcada, granulosa o setífera (figs. 41, 43, 45, 192). Placa anal femenina convexa. Vestidura mesial de los esternitos muy escasa o ausente.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas con la base dilatada o dentiforme, y el diente intermedio flanqueado por escotaduras profundas, de modo que ofrecen un aspecto casi tridentado (figs. 136, 158, 165, 166, 168, 169). Parámetros largos, no fusionados en sus ápices. Edeago en su mayor parte esclerosado.

Distribución. Discontinua desde Arizona E.U.A. hasta Costa Rica.

Comentarios. En 1933, G.J. Arrow invalidó el nombre Ancylonycha cribricollis Blanchard, 1850, argumentando que, por una parte estaba en homonimia con Ancylonycha cribricollis Redtenbacher²⁹ 1842, y que por otra parte H.W. Bates en 1888 había "descrito" e ilustrado a "Lachnosterna cribricollis Bates"³⁰ confundiendo ejemplares en la colección del Museo Británico que en realidad pertenecían a otra especie diferente, ante lo cual "considera conveniente renominar ambas especies" describiendo Lachnosterna blanchardi y L. microcerus como especies nuevas.

La homonimia con la especie oriental de Redtenbacher no es precisa, ya que como el mismo Bates lo cita (1888:190) debía incluirse en Schizonychna

²⁹ (in: Hugel, Reise in Kaschmir IV, 2:524)

³⁰ en realidad Bates no "descibió" esta especie, solo complementó los caracteres sexuales no definidos por Blanchard.

Blanchard y no en Ancylonycha Dejean (como había sido ubicada por Gemminger & Harold, 1869). Por otra parte, Dalla-Torre (1912) incluyó el nombre de Redtenbacher dentro del género Brahmina, que a su vez fue sinonimizado bajo Lachnosterna (Arrow, 1920), Phyllophaga (Saylor, 1937), Ancylonycha (Saylor, 1942), revalidado (Arrow, 1944), y vuelto a sinonimizar con Lachnosterna (Arrow, 1948).

Como Ancylonycha fue revalidado por Saylor (1942) para las especies orientales descritas bajo Holotrichia, y como Schizonycha no ha sido correctamente definido, ni invalidado, es posible que el nombre cribricollis sea válido para las dos especies en cuestión, en tanto quedarán asignadas a géneros diferentes, como Ancylonycha o Schizonycha cribricollis Redtenbacher y Phyllophaga cribricollis (Blanchard).

Por lo tanto, y aún cuando la homonimia no parece del todo acertada, en aras de conservar la estabilidad de la nomenclatura, aquí consideramos a la especie original de Blanchard como cabeza del grupo específico bajo el nombre impuesto por Arrow.

Nueve de las especies ahora incluidas fueron reunidas por Bates (1888) en su Grupo I de Lachnosterna. Moser (1918, 1921) y Saylor (1943) insinuaron la existencia de un grupo "cribricollis" al relacionar, referir o comparar a las 25 especies afines que describieron;

pero M.W. Sanderson (1958) fue quien lo definió parcialmente como "blanchardi", incluyéndolo en su clave para los grupos arizonianos de Phyllophaga.

Especies incluidas. Excepto P. abcea Saylor, P. coronadis Saylor y P. rufotestacea (Moser) todas las especies del grupo existen en México.

Con base en la estructura de la cápsula genital masculina las 36 especies incluidas pueden dividirse en tres complejos específicos: "xanthe", "leonina" y "pubicauda".

Complejo 1, XANTHE

Diagnosis. Parámetros anchos, fusionados entre sí en su extremo basal e independientes en su extremo distal, comprimidos antero-posteriormente con proyecciones afiladas sobre la parte media de su cara distal. Edeago muy esclerosado, acanalado, con el ápice afilado y recurvado hacia ventral (figs. 217,218).

Distribución. MEXICO: Chihuahua, Durango e Hidalgo.

Especies incluidas.

P.(P.) xanthe (Bates), 1888:189 (BMNH;CAS;M)

P.(P.) verruciventris (Moser), 1918:21 (CAS)

P.(P.) schencklingi (Moser), 1918:163 (ZMHU)

P.(P.) collaris (Moser), 1921:247 (ZMHU)

P.(P.) durangosa Saylor, 1943:275 (CAS)

Hábitos y fenología. Estas especies han sido

capturadas en bosques de encino - pino y en matorrales xerófilos establecidos entre los 1400 y 2800 m de altitud, durante los meses de junio y julio. Se desconocen sus plantas huésped.

Complejo 2, PUBICAUDA

Diagnosis. Parámetros esbeltos, fusionados o articulados entre sí en su extremo basal, e independientes en su extremo distal, ensanchados en su porción ventroapical, desde la cual se desarrollan largas proyecciones que forman un ángulo agudo con cada parámetro, y cuyos extremos libres se ensanchan progresivamente como paletillas, o se truncan en forma capitada (figs. 216, 229). Edeago esclerosado, acanalado, con el ápice truncado.

Distribución. E.U.A: Arizona. MEXICO: Sonora, Coahuila, San Luis Potosí, Guanajuato, Michoacán, Estado de México, Hidalgo, Tlaxcala, Distrito Federal, Morelos, Veracruz y Oaxaca.

Especies incluidas.

- | | |
|---|--------------------------|
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>pubicauda</u> (Bates), 1888:188 | (BMNH) |
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>rugicollis</u> (Bates), 1888:190 | (BMNH) |
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>foveicollis</u> (Bates), 1888:190 | (BMNH;M) |
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>piliventris</u> (Moser), 1918:20 | (CAS) |
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>gravidula</u> (Moser), 1921:247
= <u>Phyllophaga perita</u> Sanderson,
1937:14 | (ZMHU;CAS;ASU;
IPE;M) |
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>callosiventris</u> (Moser), 1921:249 | (CAS) |
| <u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>hirticollis</u> (Moser), 1921:249 | (ZMHU) |

P. (P.) blanchardi (Arrow), 1933:149 (BMNH, CAS; MNHN;
 =Ancylonycha cribricollis Blanch., MHNCM; IPE;
 1850:133 IBUNAM; DGSV; M)

P. (P.) microcerus (Arrow), 1933:149 (BMNH)

P. (P.) hintonella Saylor, 1941:27 (CAS)

P. (P.) arribans Saylor, 1943:262 (CAS)

P. (P.) tejulpicas Saylor, 1943:264 (CAS)

P. (P.) sinicollis Saylor, 1943:265 (CAS)

P. (P.) gestis Saylor, 1943:267 (CAS)

P. (P.) hidalgoana Saylor, 1943:270 (CAS)

P. (P.) pachuca Saylor, 1943:272 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les ha encontrado en bosques de coníferas, encinares, zonas urbanas, matorrales xerófitos y en bosque tropical bajo subperennifolio, ubicados entre los 300 y 3000 m de altitud, aunque la diversidad y abundancia son notablemente mayores entre los 2000 y 2500 m. Estan activas desde abril hasta septiembre, alimentándose del follaje de Quercus sideroxylla, Q. chihuahuensis y Pinus chihuahuana (Morón, 1981).

Complejo 3, LEONINA

Diagnosis. Parámetros alargados, recurvados, independientes o fusionados entre sí en su extremo basal, e independientes en su extremo distal; sin proyecciones o estructuras extraordinarias. Edeago muy esclerosado, acanalado, con el ápice ancho, irregularmente truncado o redondeado (figs. 215, 219, 221).

Distribución. E.U.A: Arizona. MEXICO: Chihuahua, Durango, Estado de México, Distrito Federal, Guerrero y Oaxaca.

Especies incluidas.

<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>leonina</u> (Bates), 1888:188	(BMNH;CAS)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>dulcis</u> (Bates), 1888:189	(BMNH;M)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>parumpunctata</u> (Bates), 1888:191	(MNH)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>punctulicollis</u> (Bates), 1888:191	(BMNH)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>latidens</u> (Schaeffer), 1906:258	(ASU;M)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>beckeri</u> (Moser), 1921:248 = <u>Phyllophaga inopia</u> Sanderson, 1942:51	(ZMHU;CAS; ASU;FMNH;M)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>sinuaticeps</u> (Moser), 1921:249	(CAS)
<u>P.</u> (<u>P.</u>) <u>hoegella</u> Saylor, 1943:26	(CAS)

Hábitos y fenología. Se localizan en pastizales, zonas urbanas y bosques de pino-encino establecidos entre 1800 y 2700 m de altitud, desde junio hasta septiembre, alimentándose en el follaje de Acer negundo, Platanus racemosa, Quercus arizonica, Q. emoryi, Q. grisea, Q. hypoleuroides, Q. turbinella, Rhus trilobata, y sobre varias especies de Rosa, Arctostaphylos, Condalia, Fraxinus, Garrya, Juglans, Juniperus y Oenothera (Butler & Werner, 1961).

Nota: Al no haber revisado el material tipo de Phyllophaga moei Saylor, 1938; P. babis Saylor, 1943; Lacnosterna inflativentris Moser, 1918 y L. rufithorax Moser, 1921, por el momento fue imposible ubicarlas en los complejos descritos.

Grupo IV, TESTACEIPENNIS

Diagnosis. Longitud total entre 12 y 19 mm. Cuerpo alargado, claramente ensanchado hacia atrás. Color castaño rojizo, en parte brillante, en parte opaco. Región dorsal con escasa cobertura de sedas medianas o muy cortas, esparcidas sobre una superficie aterciopelada, acentuada en la base del pronoto y en los élitros (figs. 34-35). Cabeza mediana en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza - ancho máximo pronoto 0.7:1; relación distancia interocular-ancho máximo pronoto 1:2.4). Ojos grandes, poco prominentes. Clípeo corto, muy redondeado, casi hemicircular, con puntuación bien marcada y densa. Antenas formadas por nueve o diez artejos (comunmente 10). Maza antenal masculina con igual longitud que el funículo ó 1.2 veces mayor que éste. Maza antenal femenina con igual longitud que el funículo. Labro un poco estrecho, reniforme, poco prominente, con abundantes sedas anteriores.

Pronoto 1.6 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados en su porción media, puntuación circular (fig. 34) bien marcada, irregularmente distribuida; ángulos posteriores un poco obtusos y prominentes. Pigidio masculino convexo; pigidio femenino con el margen apical escotado y prominente; ambos con cobertura setífera muy corta y fina. Placa anal masculina amplia y canaliculada. Placa anal femenina muy convexa. Vestidura mesial de los esternitos muy escasa.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas masculinas y femeninas con el denticulo intermedio separado del ápice por una escotadura estrecha y profunda, con la mitad posterior del borde inferior claramente denticulada (figs. 149, 163-164, 179); (caracteres que son más notables en los machos). Parámetros cortos, ampliamente redondeados, fusionados en sus partes dorsal y ventral. Edeago muy largo, grueso, con numerosas ornamentaciones complejas y simétricas (figs. 196, 200, 204).

Distribución. MEXICO: Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas. GUATEMALA, NICARAGUA, BELICE, COSTA RICA, PANAMA y VENEZUELA.

Comentarios. En la Biología Centrali Americana, Bates (1888) formó la tercera sección de *Lachnosterna* exclusivamente para *L. testaceipennis* Blanchard, enfatizando la condición especial de las uñas y los caracteres sexuales secundarios. En 1943 Saylor publicó una revisión sinóptica del grupo sin definirlo claramente, describiendo dos especies nuevas centro-americanas muy relacionadas con *P. testaceipennis*, a las cuales ubica en una clave para separar machos, en la que también incluye a la controvertida especie *P. pubicollis* Blanch., cuyos machos exhiben uñas bífidas semejantes a las del subgénero *Phytalus* (fig. 149), mientras que las hembras tienen uñas claramente dentadas como las de *P. testaceipennis*. El aparato genital de *P. pubicollis* (fig. 236) también se aparta

del tipo "testaceipennis", lo cual, junto con otros caracteres que permitieron a Saylor separar rápidamente a esta especie del verdadero "complejo testaceipennis", como la cobertura dorsal, las proporciones tarsales y la estructura del V esternito, nos hacen pensar que es artificial la inclusión de P. pubicollis en el grupo, y en consecuencia procede situarla en incerta sedis.

Especies incluidas. Hasta el momento solo P. testaceipennis ha sido citada de México.

P. (P.) testaceipennis (Blanchard), 1850:134 (MNHN; BMNH; IPE; SMTD; IBUNAM; MHNCM; CAS; UAM-X; DGSV; M).

P. (P.) sanjosicola Saylor, 1935:500 (CAS)
= Phytalus valeriana Saylor, 1934:50

P. (P.) bowditchi Saylor, 1938:189 (CAS)

P. (P.) raydoma Saylor, 1943:107 (CAS)

P. (P.) odomi Saylor, 1943:107 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en varios tipos de bosque tropical, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y cafetales ubicados entre el nivel del mar y los 1600 m de altitud, entre los meses de marzo a julio. Se desconocen sus huéspedes vegetales.

Grupo V, RORULENTA

Diagnosis. Longitud total entre 16 y 26 mm. Cuerpo alargado, robusto, claramente ensanchado hacia atrás (fig. 10). Color castaño rojizo a castaño oscuro, brillante o

mate. Región dorsal con cubierta aterciopelada blanquecina, y en ocasiones con sedas erectas esparcidas o casi totalmente glabra. Cabeza grande en proporción al protórax, pero pequeña en relación con el cuerpo (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.6); ojos grandes poco prominentes. Clípeo corto, redondeado, ligera o acentuadamente bilobulado, con el seno mesial poco marcado o casi escotado, provisto de puntuación densa. Antenas formadas por diez artejos. Maza antenal masculina 1.1 veces mayor o 0.1 veces menor que el funículo. Maza antenal femenina 0.3 veces menor que el funículo. Labro profundamente bilobado, setífero, prominente.

Pronoto 1.7 veces más ancho que largo, con los bordes laterales muy poco proyectados en su parte media; puntuación bien marcada, pequeña e irregularmente distribuida; ángulos posteriores obtusos pero bien marcados. Pigidio masculino poco convexo; pigidio femenino, aplanado, excavado, ampliamente surcado, bicarinado o bituberculado en su tercio distal; ambos con cobertura setífera muy fina, corta y esparcida, o ausente. Placa anal masculina muy estrecha, transversalmente excavada, con carina en el borde anterior. Placa anal femenina estrecha, convexa o prominente. Vestidura media de los esternitos escasa o casi nula.

Espolón metatibial externo masculino fusionado con el borde apical y cuando menos 60% más corto que el espolón interior (fig. 134). Ambos espolones metatibiales femeninos articulados con el borde apical. Uñas masculinas y femeninas con el dentículo intermedio tan largo como el dentículo apical o mayor que éste, ampliamente separado de ambos extremos, con la dilatación basal pequeña y redondeada (figs. 177, 180). Parámetros cortos, compactos, fusionados basi-ventralmente. Edeago poco esclerosado sin ornamentación macroscópica compleja (fig. 193), pero con abundantes microespinas (fig. 261).

Distribución. E.U.A.: Texas, MEXICO: Nuevo León, San Luis Potosí, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Yucatán, Chiapas, Guerrero, Michoacán, ¿Jalisco? y Nayarit, GUATEMALA, BELICE, HONDURAS, NICARAGUA, COSTA RICA, PANAMA, COLOMBIA, VENEZUELA, GUYANA BRITÁNICA Y TRINIDAD.

Comentarios. Bates (1888) agrupó a cuatro de estas especies dentro de la primera sección del sexto grupo de Lachnosterna, caracterizado por la estructura unguinal y la condición "connate" del espolón metatibial masculino. Por su parte, Saylor (1943) amplió el grupo al redactar su revisión, añadiendo una especie de Nonfried, una de Moser y seis especies propias, indicando que es un verdadero complejo bastante homogéneo, con taxa difíciles de separar si no se dispone de individuos masculinos con los genitales disecados, y que las hembras pueden confun

dirse fácilmente aún con la clave elaborada solo para ellas.

Después de un cuidadoso análisis he confirmado lo anterior encontrando considerable variación en la forma de los párameros, que sugiere un gradiente complejo de modificaciones tan solo en las poblaciones mexicanas, sin relación precisa con su distribución geográfica o ecológica, lo cual no amerita la segregación de nuevas taxa, pero sí sugiere la sinonimia de algunas especies centro-americanas.

Por otra parte, es pertinente aclarar que formalmente el grupo de especies en cuestión debería llamarse "cinnamomea" por la prioridad de este nombre sobre "rorulenta"; pero con el fin de mantener la estabilidad de la nomenclatura propuesta por Saylor se conserva como "rorulenta".

Especies incluidas. Con excepción de P. hondura Saylor, P. spaethi Nonfried, P. baneta Saylor, P. caraga Saylor, P. elenans Saylor, P. vicina Moser y P. chiriquina Bates, las otras especies se encuentran en México.

P. (P.) rorulenta (Burmeister), 1855:331 (BMNH; CAS; SMTD;
=Lachnosterna trinitatis Arrow, 1900:182 MHNCM; M).

P. (P.) cinnamomea (Blanchard), 1850:134 (BMNH; MNHN;
MHNCM; IBUNAM; M)

P. (P.) parvisetis (Bates), 1888:196 (BMNH; CAS; USNM;
MHNCM; M)

P. (P.) temaxa Saylor, 1940:314 (BMNH; MHNCM; M)
=Lachnosterna parilis Bates, 1889:404

P. (P.) acapulca Saylor, 1943:135 (CAS;MHNCM;M)

P. (P.) temora Saylor, 1943:135 (CAS;USNM;M;
IBUNAM)

Hábitos y fenología. Pueden encontrarse en bosques tropicales de diverso tipo, en cafetales y cacaoales, así como en bosque mesófilo de montaña, establecidos entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud, durante los meses de marzo hasta agosto, y ocasionalmente en octubre (en Sudamérica). No existen observaciones sobre sus huéspedes vegetales.

Grupo VI, SETIDORSIS

Diagnosis. Longitud total entre 15 y 34 mm. Cuerpo alargado, robusto, notablemente ensanchado hacia atrás. Color pardo oscuro a castaño rojizo. Región dorsal cubierta con sedas cortas muy abundantes y algunas sedas largas esparcidas sobre una cubierta aterciopelada muy fina (figs. 30-31). Cabeza pequeña en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.5); ojos grandes, poco prominentes. Clípeo corto, redondeado, casi hemicircular, en ocasiones con el borde anterior un poco sinuado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina 1.1 a 1.7 veces mayor que el funículo. Maza antenal femenina con longitud igual al funículo o 1.3 veces más larga que éste. Labro reniforme, poco excavado, con escasas sedas y prominente.

Pronoto 1.6 a 1.8 veces más ancho que largo, con los bordes laterales moderadamente proyectados en su parte media; puntuación muy fina y densa, setífera; ángulos posteriores obtusos, bien marcados. Pigidio masculino y femenino poco convexo, con cobertura setífera fina y densa sobre tegumento aterciopelado. Placa anal masculina estrecha, con rebordes notables en los márgenes anterior y posterior que delimitan una concavidad somera. Placa anal femenina convexa. Vestidura mesial de los esternitos fina y densa, a veces mezclada con macrochaeta.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas masculinas y femeninas similares, con el dentículo intermedio tan largo como el dentículo apical, ampliamente separado de ambos extremos, con la dilatación basal pequeña y redondeada (fig. 177). Parámetros cortos, anchos, fusionados en su base y ápice. Edeago largo, muy esclerosado, simétrico, con ornamentos setíferos gruesos, abundantes y muy conspicuos.

Distribución. E.U.A: Arizona. MEXICO: Nayarit, Jalisco, Oaxaca, Chiapas, Hidalgo, Veracruz y Puebla. GUATEMALA, BELICE, NICARAGUA, COSTA RICA, PANAMA, COLOMBIA, VENEZUELA, BOLIVIA y PERU.

Comentarios. Cinco de estas especies fueron incluidas en la segunda sección del grupo IV de Lachnosterna en la Biología Centrali Americana (Bates, 1888), junto con L. sturmi Bates, a la cual hemos retirado del grupo

por la extrema diferencia estructural de la cápsula genital masculina y el dimorfismo sexual expresado en las uñas tarsales.

Sanderson (1958), considera que el grupo "setidorsis" es uno de los mayores del género en América, con más de 60 especies distribuidas en Centro y Sudamérica. Así mismo comenta la aparente relación de estas especies con las del grupo "anodontata", y precisamente sitúa a P. setifera Burm, en ese grupo atendiendo a la forma del borde anterior del último esternito (placa anal); pero las proporciones unguinales y la ornamentación del edeago sugieren su inclusión en el grupo "setidorsis".

Formalmente el grupo debería nombrarse como "setifera" o "gigantea", pero se ha respetado la propuesta de Sanderson (loc. cit.) para llamarlo "setidorsis".

Especies incluidas. Solo seis especies han sido colectadas en México, pero es probable que también P. trichia Bates y P. inflexa Barret existan en el Sureste y Noroeste del país, respectivamente.

P. (P.) setifera (Burmeister), 1855:335 (BMNH; CAS; MHNCM; IBUNAM; M)

P. (P.) crinalis (Bates), 1888:199 (BMNH; M)

P. (P.) gigantea (Bates), 1888:198 (BMNH; SMTD; M)

P. (P.) setidorsis (Bates), 1888:200 (BMNH; CAS; MHNCM; M)

P. (P.) trichia (Bates), 1888:200 (BMNH)

P. (P.) pilosula (Moser), 1918:32

P.(P.) subopaca (Moser), 1918:45 (CAS)

P.(P.) inflexa Barret, 1935:49

Hábitos y fenología. Se encuentran asociados con varios tipos de bosques tropicales perennifolios y caducifolios, en bosque mesófilo de montaña, cafetales y encinares, ubicados entre el nivel del mar y los 1600 m de altitud. Los imagos están activos entre los meses de febrero y junio. Butler & Werner (1961) mencionan que el huésped de P. setifera en Pima, Arizona es una especie de Acacia.

Grupo VII, MACULICOLLIS

Diagnosis. Longitud total entre 8 y 13 mm. Cuerpo alargado, esbelto en los machos y un poco ensanchado hacia atrás en las hembras. Color amarillo pajizo, pardo oscuro o pardo rojizo, en ocasiones con manchas oscuras contrastantes en el pronoto amarillento. Región dorsal glabra. Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.4-2.5); ojos muy grandes y prominentes. Clípeo amplio, semitrapezoidal, con el borde anterior bastante levantado y ampliamente sinuado, expandido sobre los bordes bucales. Antenas formadas por 9 artejos. Maza antenal masculina 1.8 veces mayor que el funículo. Maza antenal femenina con igual longitud que el funículo. Labro pequeño, muy

poco cóncavo, escasamente setífero y poco prominente, con puntuación fina y escasa.

Pronoto 1.5 veces más ancho que largo, con los bordes laterales bastante proyectados en su parte media; puntuación esparcida, marcada o fina; ángulos posteriores muy obtusos, redondeados. Pigidio masculino poco convexo, con cobertura setífera basal muy escasa, fina y corta, pero con largas sedas marginales apicales. Pigidio femenino más convexo, con vestidura similar. Placa anal masculina corta y estrecha, convexa. Placa anal femenina más amplia y convexa. Vestidura mesial de los esternitos muy escasa o corta, o escasa y muy larga.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas masculinas y femeninas similares, con el dentículo intermedio diminuto, muy próximo a la base. Protibias masculinas con dos dentículos bien marcados en el borde externo, y un tercer proceso intermedio poco notable. Protibias femeninas con las tres dentículos un poco más acentuados (en ejemplares viejos pueden considerarse como bidentadas). Parámetros cortos, anchos, estrecha o escasamente fusionados en sus bases dorsal y ventral. Edeago corto con soporte y ornamentos sencillos y poco esclerosados.

Distribución. Baja California Sur y Texas.

Comentarios. Este grupo fué establecido por G.Horn (1887) como el número XVIII de Lachnosterna, para incluir a L. maculicollis LeC., L. nitidula LeC. y L. tusa

Horn, con base en la combinación de caracteres externos aquí detallada. Posteriormente, Saylor (1948) añade a P. canipolea Saylor y a P. contaminata Fall, sinonimizando a L. nitidula LeC., y a P. extranea Fall, las cuales fueron descritas con base en diferentes sexos de una especie (nitidula), o con variaciones melánicas extremas (extranea).

Es muy interesante el endemismo insular de tres de estas especies y su relación con la otra entidad texana, lo cual podría sugerir una notable antigüedad para el grupo.

Especies incluidas. Excepto P. tusa (Horn), todas se encuentran en México.

P. (P.) maculicollis LeConte, 1863:76 (CAS;M)
(=L. nitidula LeConte, 1863:77)

P. (P.) contaminata Fall, 1948:197 (CAS;M)
(=P. extranea Fall, 1948:198)

P. (P.) canipolea Saylor, 1948:349 (CAS)

Hábitos y distribución. Se les encuentra en matorrales xerófilos y bosque tropical caducifolio, ubicados entre el nivel del mar y los 800 m de altitud, durante los meses de junio, julio y octubre. Se desconocen sus huéspedes vegetales.

Grupo VIII, SCHIZORHINA

Diagnosis. Longitud total entre 15 y 30mm. Cuerpo alargado, robusto ensanchado hacia atrás. Color negro,

pardo obscuro, caoba o castaño-rojizo. Región dorsal glabra o con cobertura setífera escasa y fina. Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza-ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.0-2.5); ojos grandes o muy grandes, prominentes. Clípeo corto, redondeado, con el borde anterior escotado o bilobulado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina desde 1.3 veces mayor que el funículo hasta 0.4 veces menor que éste. Maza antenal femenina con longitud 0.3 - 0.4 veces menor que el funículo. Labro grande, reniforme, muy profundamente excavado, prominente y provisto con numerosas sedas.

Pronoto 1.5 a 1.8 veces más ancho que largo, con los bordes laterales mayor o menormente proyectados en su parte media; puntuación bien marcada, profunda, irregularmente distribuida o densa, en ocasiones tosca; ángulos posteriores obtusos, bien marcados pero no proyectados. Pigidio masculino poco convexo. Pigidio femenino un poco prominente en el ápice. Placa anal masculina variable, amplia o estrecha, excavada, canaliculada o convexa. Placa anal femenina convexa. Quinto esternito masculino con un declive redondeado posterior que acentúa el desnivel de la placa anal (la cual en vista lateral se aprecia retraída). Vestidura media de los esternitos ausente o muy corta, fina y escasa.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas masculinas y femeninas similares, con el dentículo intermedio más corto que el dentículo apical, situado muy cerca de la dilatación basal redondeada, y en la mayoría de los casos inclinada hacia ésta (figs. 153, 155-156). Parámetros alargados, siempre fusionados dorso-basalmente, con los ápices independientes. Edeago con soporte muy esclerosado (figs. 225, 232, 234), con notables espinas recurvadas en posición media-dorsal o preapical. (Los parámetros de P. atra Moser y P. ginigra Saylor presentan una extraordinaria estructura impar desarrollada sobre su parte dorso-basal).

Distribución. Coahuila, Nuevo León, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca, Michoacán, Chiapas, GUATEMALA, NICARAGUA y PANAMA.

Comentarios. Bates (1888) incluyó cinco de estas especies en el grupo V de Lachnosterna, basándose en la estructura unguinal, semejante a la de las especies aquí separadas en los grupos "rugipennis" y "submucida". Aunque Moser y Saylor describieron otras seis especies del grupo no llegaron a definirlo formalmente.

Especies incluidas. Solamente P. aenea Moser no ha sido citada para México.

P. (P.) schizorhina (Bates), 1888:202 (BMNH;M;)

P. (P.) scissa (Bates), 1888:202 (BMNH;M;)

P. (P.) angulicollis (Bates), 1888:203 (BMNH)

- P. (P.) submetallica (Bates), 1888:204 (BMNH)
- P. (P.) rugulosa (Blanch.) 1850:134 (MNHN; BMNH;
CAS; M)
- P. (P.) atra (Moser), 1918:166 (ZMHU; M)
- P. (P.) plairi (Saylor), 1937:31 (CAS; M)
- P. (P.) rolbakeri Saylor, 1940:111 (CAS)
- P. (P.) ginigra Saylor, 1940:112 (CAS; M)
- P. (P.) certanca Saylor, 1943:25 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en distintos tipos de bosques tropicales perennifolios, bosque mesófilo de montaña, cafetales, encinares y bosques de coníferas establecidos entre los 100 y 2600 m de altitud, aún cuando son más abundantes y diversas entre los 500 y 1500 m. Los adultos están activos entre los meses de abril y octubre. P. plairi se alimenta del follaje de Crataegus mexicana durante las primeras horas de la noche, (Morón, obs. pers.).

Grupo IX, SUBMUCIDA

Diagnosis. Longitud total entre 14 y 22 mm. Cuerpo alargado, robusto, ligeramente ensanchado hacia atrás. Color pardo rojizo, pardo amarillento o pardo obscuro.

Región dorsal pruinosa con sedas cortas esparcidas, o glabra con brillo escabriculoso. Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.5); ojos grandes y prominentes. Clípeo corto, redondeado, con el borde anterior moderadamente sinuado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina 1.2 a 1.5 veces más larga que el funículo. Maza antenal femenina de igual longitud que el funículo. Labro reniforme, ampliamente excavado, poco prominente, setifero.

Pronoto 1.7 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados en su parte media; puntuación bien definida, umbiliforme, más o menos densa y fina; ángulos posteriores obtusos pero bien marcados, no proyectados. Pigidio masculino y femenino poco convexos. Placa anal masculina estrecha, someramente excavada. Placa anal femenina convexa. Quinto esternito masculino con una mancha granulosa mesial y un característico engrosamiento de su mitad posterior que acentúa el desnivel de la placa anal (la cual en vista lateral se aprecia un poco retraída). Vestidura mesial de los esternitos escasa, fina y corta.

Ambos espolones metatibiales articulados. Uñas masculinas y femeninas semejantes, con el dentículo intermedio más corto que el proceso apical, situado cerca de la dilatación basal redondeada (fig. 153). Parámetros robustos, fusionados dorso y ventro-basalmente, con notables proyec-

ciones simétricas dentiformes o laminares recurvadas sobre su cara distal. Edeago corto y poco ornamentado.

Distribución. E.U.A: Nebraska, Missouri, Kansas, Arkansas, Oklahoma, Colorado, Florida, Louisiana y Texas. MEXICO: Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas.

Comentarios. John L. LeConte (1856) formó el grupo XIII de Lachnosterna exclusivamente para contener a sus dos nuevas especies: L. submucida y L. glabricula, considerando como caracteres diagnósticos a la vestidura dorsal, la forma del pronoto, el tamaño relativo de la cabeza, el borde anterior del clípeo y la estructura unguinal. Sin conocer la conformación de la cápsula genital masculina, comentó que ambas especies son tan parecidas que serían necesarios otros estudios para determinar si L. glabricula debería considerarse como una especie válida o solo como una "raza" de L. submucida.

En 1887, Horn mantiene el grupo XIII de Lachnosterna y le adiciona dos nuevas especies, L. fucata y L. exorata, pero en una forma artificial, porque analizando la estructura genital (que Horn tampoco consideró) y otros caracteres externos encontramos bastantes diferencias que obligan a separar del grupo "submucida" a las últimas dos especies.

Por su parte Boving (1942) consideró estas especies dentro de su grupo 3 de Phyllophaga, añadiendo a P. torta (LeC.), basándose en un cuidadoso análisis de caracteres

larvales , y en la comparación de los genitales masculinos y femeninos, proponiendo que las formas adultas podían separarse en dos subgrupos (submucida y torta) atendiendo a las proporciones basales de los parámetros y a la forma de los espolones metatibiales masculinos. Sin embargo, Luginbill & Painter (1953) tomaron la vestidura dorsal como carácter principal para separar a las especies de Phyllophaga en "clases", dejando artificialmente distanciadas a las especies del grupo "submucida", (glabricula y torta en la Clase III y submucida en la Clase II), a pesar del uso intensivo de los caracteres genitales masculinos y femeninos, que solo valoraron en un nivel específico.

Especies incluidas. Todas existen en el Noroeste de México.

P. (P.) submucida (LeConte), 1856:260 (CAS;FMC; M)

P. (P.) glabricula (LeConte), 1856:260 (CAS; INHS)

P. (P.) torta (LeConte), 1856:239 (CAS;M)
 =Lachnosterna dampfi Arrow, 1933:148

Hábitos y fenología. Pueden ser encontradas en praderas, matorrales xerófilos, encinares y zonas agrícolas ubicadas entre el nivel del mar y los 2300 m de altitud, aunque son más abundantes por debajo de los 600 m. Los imagos se observan en actividad entre los meses de marzo a septiembre, alimentándose del follaje de algunas especies de Ulmus, Juglans y Rosa, (Luginbill & Painter, 1953).

Grupo X, RUGIPENNIS

Diagnosis. Longitud total entre 20 y 26 mm. Cuerpo alargado, robusto, moderadamente ensanchado hacia atrás. Color pardo oscuro, pardo grisáceo, pardo vinoso. Región dorsal aterciopelada escasas sedas cortas y erectas o densamente cubierta por sedas cortas y finas (figs. 28-29). Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.6-0.7:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.6-2.7); ojos grandes y prominentes. Clípeo corto, redondeado, ligeramente sinuado o casi recto. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina 1.3 a 1.7 veces mayor que el funículo. Maza antenal femenina de igual longitud que el funículo. Labro reniforme, ampliamente excavado, setífero, poco prominente. Pronoto 1.5-1.6 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados en su porción intermedia; puntuación bien definida, anulada (fig.28), bien marcada, visible sin aumentos, o muy fina y densa (aparente a 15 x); ángulos posteriores obtusos y un poco prominentes. Pigidio masculino poco convexo. Pigidio femenino bastante convexo o prominente hacia el ápice. Placa anal masculina estrecha, poco excavada, ligeramente canaliculada. Placa anal femenina amplia y bastante convexa. Quinto esternito y placa anal masculinos situados en el mismo nivel. Vestidura mesial de los esternitos corta, fina, escasa a

muy abundante.

Ambos espolones metatibiales masculinos articulados. Uñas masculinas y femeninas similares, con la dentí- culo intermedio más corto que el proceso apical, situado muy cerca de la dilatación basal redondeada (fig. 181), y un poco inclinado hacia esta última. Parámetros cortos, anchos, fusionados en anillo. Edeago con un notable soporte esclerosado. (Figs. 194, 202).

Distribución. Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Hidalgo, Puebla, Oaxaca, Tabasco, Chiapas, GUATEMALA, NICARAGUA, COSTA RICA y PANAMA.

Comentarios. Bates (1888) incluyó a cuatro de estas especies en el grupo V de Lachnosterna, junto con aquellas ahora situadas en el grupo "schizorhina", atendiendo a la conformación de las uñas. El perfil del clípeo, la cobertura dorsal, la estructura de los esternitos y la ornamentación del edeago permiten separarlas de los grupos hermanos "submucida" y "schizorhina".

Especies incluidas. Solo dos especies existen en México, ya que P. lissopyge (Bates), P. hemilissa (Bates), P. laeviscutata (Moser) y P. densata (Moser), fueron descritas de Nicaragua, Costa Rica, y Panamá.

<u>P. (P.) rugipennis</u> (Schauffus), 1858:318	(BMNH; CAS; MHNCM; IBUNAM; UAM-X; M)
<u>P. (P.) tenuipilis</u> (Bates), 1888:202	(BMNH; CAS; UAM-X; MHNCM; USNM; DGSV; IBUNAM; M)

Nota. Morón & Zaragoza (1976:92) confundieron una hembra de P. (Phytalus) hintoni Saylor con P. (Phyllophaga) hemilissa (Bates), por lo cual ese nuevo registro para México es inválido.

Hábitos y fenología. Se les encuentra en bosques tropicales perennifolios y subcaducifolios de diversa composición, bosque mesófilo de montaña, cafetales y cultivos tropicales, situados entre el nivel del mar y los 1800 m de altitud, durante los meses de marzo a junio. No se ha registrado ningún huésped vegetal.

Grupo XI, EPHILIDA

Diagnosis. Longitud total entre 14 y 28 mm. Cuerpo alargado, ovalado, un poco ensanchado hacia atrás, robusto. Color pardo oscuro, pardo rojizo, pardo amarillento, castaño amarillento, amarillo - rojizo, amarillo pajizo. Cobertura setífera dorsal muy escasa, corta, fina y esparcida (con frecuencia solo se aprecia con más de 20 aumentos). Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza - ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular - ancho máximo pronoto 1:2.4-2.9). Ojos muy grandes y prominentes. Clípeo corto, redondeado, ampliamente sinuado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina 1.2 a 2.1 veces más larga que el funículo. Maza antenal femenina de igual longitud que el funículo a 0.2 veces más corta que éste. La-

bro reniforme, moderadamente excavado, setífero, poco prominente.

Pronoto 1.6 a 1.8 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados, redondeados en su parte media; puntuación anular, densa o esparcida, uniforme o irregular; ángulos posteriores ligeramente obtusos, casi rectos, bien marcados. Pigídio masculino y femenino convexo, con cobertura setífera corta, muy fina, esparcida y muy escasa. Placa anal masculina ampliamente excavada, con una notable escotadura posterior flanqueada por tubérculos (fig. 191). Placa anal femenina convexa. Vestiadura mesial de los esternitos muy escasa, corta y esparcida.

Espolón metatibial masculino externo fusionado con el borde apical, 3.4 veces más corto que el interno, y en ocasiones vestigial o ausente. Uñas masculinas y femeninas semejantes, con la dentición intermedia más corta que el proceso apical, ampliamente separada de ambos extremos o un poco más próximo a la base (figs. 152,172). Empleando grandes aumentos el borde inferior de todas las uñas se aprecia finamente aserrado. Parámetros simétricos, grandes voluminosos, fusionados dorso y ventrobasal, con una amplia extensión ventro-basal y proyecciones digitiformes distales. En ocasiones el conjunto de los parámetros llega a ser mayor que la pieza basal. Edeago ornamentado con espinas cortas.

Distribución. E.U.A: New York, Maryland, Pennsylvania, Virginia, Ohio, Indiana, Illinois, Iowa, Tennessee, Kentucky, Arkansas, Missouri, Kansas, Oklahoma, Nebraska, Massachusetts, North & South Carolina, Dakota, Georgia, Alabama, Mississippi, Louisiana, Florida y Texas. MEXICO: Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila.

Comentarios. Este grupo fue definido por G. Horn (1887) con bastante acierto, pero sin considerar la estructura genital, razón por la cual dos de las especies originales se han excluido (P. generosa Horn y P. praetermissa Horn), ya que presentan los parámetros con formas muy diferentes e incluso asimétricos.

Después de la cuidadosa revisión y comparación del material tipo de Ancylonycha laticeps Blanchard, se ha considerado pertinente sinonimizarla bajo P. ephilida Say.

Especies incluidas. Solo P. ephilida se ha registrado en el Noreste de México.

P. (P.) ephilida (Say), 1825:196 (CAS; MNHN;
(=Ancylonycha laticeps Blanchard, 1850:136) nov. syn. MNCM; M)
(=Lachnosterna burmeisteri LeConte, 1856:242)
ssp. virilis Reinhard, 1939:51

P. (P.) glaberrima (Blanchard), 1850:136 (FMCH)
(=Lachnosterna parva Linell, 1896:726
(=Phyllophaga pagilis Saylor, 1937:321)

P. (P.) uniformis (Blanchard), 1850:133 (FMCH)
(=Lachnosterna carolina Fall, 1912:43)

P. (P.) prununculina (Burmeister), 1855:350 (FMCH)
(=Lachnosterna cerasina LeConte, 1856:241)

P. (P.) latifrons (LeConte), 1856:241 (FMCH)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en praderas y distintos tipos de bosques templados situados entre el nivel del mar y los 1000 m de altitud, durante los meses de mayo a julio, alimentándose del follaje de numerosas especies de los géneros: Pinus, Juglans, Rosa, Fagus, Betula, Pithecellobium, Rhus, Ulmus, Hammamelis, Bignonia, Lonicera, Cornus, Malva, Platanus, Salix, Vitis, Olea y Nyssa (Luginbill & Painter, 1953).

Grupo XII, ANODENTATA

Diagnosis. Longitud total entre 13 y 20 mm. Cuerpo ovalado, robusto, notablemente ensanchado hacia atrás, (fig. 8). Color pardo oscuro, pardo rojizo, castaño rojizo, castaño amarillento, y frecuentemente con un viso grisáceo o blanquecino. Región dorsal cubierta con sedas largas y cortas muy abundantes, más notorias en la mitad anterior, y en ocasiones con una cubierta aterciopelada muy fina (figs. 30-31). Cabeza pequeña en proporción al pronoto (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.5:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.5-3.0); ojos grandes, poco prominentes. Clípeo corto, redondeado, casi hemisférico, en ocasiones con el borde anterior ligeramente sinuado. Antenas formadas por 10 artejos³¹. Maza antenal masculina de igual lon

³¹ Algunos ejemplares de P. anolaminata Moser y de P. peninsulana Moser tienen fusionados varios artejos antenales, en forma tal que exhiben 9, 8 y hasta 7 artejos en cada antena.

gitud que el funículo o hasta 2.8 veces más larga que éste. Maza antenal femenina con longitud equivalente al funículo. Labro reniforme, poco excavado, setífero, poco prominente.

Pronoto 1.5 a 1.7 veces más ancho que largo, con los bordes laterales moderadamente proyectados en su porción media; puntuación en general circular, muy fina y muy densa, setífera, aunque en ocasiones es tosca; ángulos anteriores prominentes y aguzados o poco notables y redondeados; ángulos posteriores obtusos pero bien marcados. Pigidio masculino poco convexo; pigidio femenino convexo y un poco prominente apical, cobertura setífera abundante o escasa, pero siempre presente, eventualmente con cubierta aterciopelada. Placa anal masculina con un reborde anterior que alcanza los extremos laterales, y cuya parte mesial presenta una escotadura, un seno, o un proceso bilobado o bidentado, (con frecuencia muy notable); y en otros casos este reborde solo está marcado hacia los lados. Placa anal femenina convexa. Vestidura mesial de los esternitos variable, escasa a muy abundante, pero siempre corta y fina.

Ambos espolones metatibiales masculinos articulados. Uñas masculinas y femeninas similares, con el denticulo intermedia corto, semitriangular y frecuentemente un poco aproximado hacia la pequeña dilatación basal (figs. 138, 178). Parámetros cortos, fusionados en anillo,

con una pequeña proyección bidentada ventral y dentícu - los latero-distales simétricos. Edeago esclerosado, muy ornamentado con espinas, sedas y un filamento recurvado ligeramente asimétrico en algunas especies (figs. 197, 201, 227, 237).

Distribución. CANADA: Ontario. E.U.A: New York, Maryland, Pennsylvania, Virginia, Ohio, Indiana, Illinois, Iowa, Tennessee, Kentucky, Arkansas, Missouri, Kansas, Oklahoma, Nebraska, Massachusetts, Carolinas, Dakota, Georgia, Alabama, Mississippi, Louisiana, Florida, Texas, New Mexico y Arizona. MEXICO: Sonora, Sinaloa, Nayarit, Durango, Coahuila, Zacatecas, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Po_tosí, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Colima, Morelos, Estado de México, Distrito Federal, Puebla, Oaxaca, Veracruz, Guanajuato, Tlaxcala, Querétaro, Chiapas y Yucatán. GUATEMALA.

Comentarios. En 1887 G. Horn definió el grupo XVI de Lachnosterna con fundamento en muchos de los caracteres aquí expuestos, para contener a L. tristis (Fabr.), a L. crinita Burm. y a L. lenis Horn, dándole el nombre de la primera de estas especies. Por su parte, Bates (1888) situó a siete de estas especies en el grupo VI de Lachnosterna atendiendo principalmente a la estructura unguinal, por lo cual quedaron reunidas con aquellas especies aquí consideradas dentro de los grupos "euryaspis" y "multipora".

Milton W. Sanderson (1958) redefinió el grupo, enfatizando la importancia del reborde anterior de la placa anal masculina y la estructura de la cápsula genital masculina, incluyendo a P. setifera (Burm.) que aquí es considerada como integrante del grupo "setidorsis". Este mismo autor cita a P. anodentata (Bates), 1888 como especie válida a pesar de que Blackwelder (1944:225) había establecido su sinonimia con P. lenis (Horn), 1887, y nombra al grupo como "anodentata", comentando que contiene unas 25 especies distribuidas desde el Sur de los Estados Unidos hasta Sudamérica.

Durante la presente revisión se ha constatado la sinonimia de P. anodentata, pero se mantiene el nombre del grupo por ser ampliamente conocido y citado, y porque describe una característica notable de estas especies, aún cuando por prioridad debería llamarse "tristis".

Es un grupo muy difícil de sistematizar porque presenta gran cantidad de caracteres graduales o transicionales entre sus especies; y es necesario un estudio detallado de grandes muestras poblacionales antes de realizar las nuevas descripciones o sinonimias específicas.

Especies incluidas. Al parecer solo P. duenas Saylor no ha sido recolectada en México.

P. (P.) tristis (Fabricius), 1781:39 (FMNH; USNM)
 = Melolontha pilosicollis Knoch, 1801:85

P. (P.) crinita (Burmeister), 1855:359 (FMNH; CAS; M)
 = Lachnosterna glabripennis LeConte, 1856:260
 = Listrochelus longiclavus Fall, 1922:173

- P. (P.) integra (Say), 1835:180 (FMNH; CAS; M)
- P. (P.) lenis (Horn), 1887:287 (CAS; FMNH; M; BMNH;
=Lachnosterna anodentata Bates, 1888:208 MHNCM; IBUNAM; UAM-X).
- P. (P.) vetula (Horn), 1887:274 (CAS; FMNH; M)
- P. (P.) rubella (Bates), 1888:209 (BMNH; CAS; M)
- P. (P.) misteca (Bates), 1888:209 (BMNH; CAS; UAM-X;
M)
- P. (P.) brevidens (Bates), 1888:210 (BMNH; CAS; UAM-X;
MHNCM; IBUNAM; M).
- P. (P.) longipilosa (Bates), 1888:209 (BMNH; CAS; UAM-X;
MHNCM; IBUNAM; M)
- P. (P.) microdon (Bates), 1888:211 (BMNH; MNHN; M)
- P. (P.) yucateca (Bates), 1889:404 (BMNH; CAS; M)
- P. (P.) peninsulana (Moser), 1912:55 (CAS)
- P. (P.) longifoliata (Moser), 1921:253
- P. (P.) spinitarsis (Moser), 1921:253
- P. (P.) magnicornis (Moser), 1921:253
- P. (P.) abdominalis (Moser), 1921:254
- P. (P.) anolaminata (Moser), 1921:254 (ZMHU)
=L. anguliceps Moser, nomen nudum in coll.
- P. (P.) antennalis (Moser), 1921:255 (ZMHU; CAS)
- P. (P.) temascalis Saylor, 1941:26 (CAS)
- P. (P.) onita Saylor, 1941:27 (CAS)
- P. (P.) ardara Saylor, 1943:268 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en bosques tropicales perennifolios y caducifolios de diversos tipos, en bosque mesófilo de montaña, matorrales xerófilos, encinares, bosques de coníferas, pastizales naturales e inducidos, terrenos cultivados y en parques y jardines ur-

banos, ubicados entre el nivel del mar y los 2700 m de altitud, aún cuando son más abundantes y diversas entre los 1500 y 2500 m (rubella, mistica, vetula, longipilosa, antennalis), o entre el nivel del mar y los 500 m de altitud (lenis, yucateca, crinita). Los imagos están activos entre los meses de marzo y octubre, y se alimentan del follaje de varias especies de Rosa, Rhus, Alnus, Fagus, Ulmus, Pinus, Juglans, Salix, Acer, Lonicera, Olea, Platanus, Hamamelis, Acacia, Condalia, y Prosopis, así como de las hojas de Senecio sanguisorbae, Caesalpinia gilliesii, Cercidium floridum, Nicotiana glauca, Quercus oblonguifolia, Q. sideroxylla, Q. arizonica, Q. emoryi, Q. gambelii, Q. grisea, Q. hypoglaucoides, y Q. turbinella (Luginbill & Painter, 1953; Butler & Werner, 1961; Morón, 1981).

Sus larvas han sido observadas consumiendo las raíces de numerosas especies de gramíneas silvestres y cultivadas, llegando a constituirse en plagas severas del maíz (Rodríguez del Bosque, 1981, 1982), de plantaciones de pinos (Islas, 1964), y de los pastos ornamentales (obs.pers.).

Grupo XIII, MOLOPIA

Diagnosis. Longitud total entre 13 a 19 mm. Cuerpo ovalado, robusto, ensanchado hacia atrás (fig. 13). Color pardo oscuro, negro o pardo rojizo. Región dorsal con vestidura setífera escasa o ausente (frecuentemente solo

visible a grandes aumentos; (figs. 26-27). Cabeza grande en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.5 - 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.0-2.3); ojos pequeños y poco prominentes (fig. 65). Clípeo corto, redondeado o un poco trapezoidal, con el borde anterior ligeramente sinuado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina de igual longitud que el funículo, o hasta dos veces más larga que éste. Maza antenal femenina de igual longitud que el funículo o hasta 0.4 veces más corta que éste. Labro reniforme, estrecho y setífero.

Pronoto 1.6 a 2.0 veces más ancho que largo, con los bordes laterales poco proyectados en su porción media; puntuación fina y esparcida o muy marcada y densa; ángulos posteriores ligeramente obtusos, casi rectos o ampliamente obtusos (P. nigerrima). Pigidio masculino poco convexo; pigidio femenino convexo, con fosetas o tumescencias, glabro o con escasas sedas cortas. Placa anal masculina poco convexa o ligeramente excavada. Placa anal femenina convexa o bastante prominente. Vestidura mesial de los esternitos muy escasa y corta o ausente.

Ambos espolones metatibiales masculinos articulados. Uñas masculinas y femeninas similares, con el dentículo intermedio corto, semitriangular y frecuentemente inclinado hacia el ápice (figs. 150, 151, 157, 161). Parámetros simétricos, alargados en su base y dorso, e independientes en los ápices.

Edeago simétrico, en ocasiones muy esclerosado (figs. 226, 230, 233).

Distribución. E.U.A: Arizona. MEXICO: Durango, Guanajuato, Michoacán y Veracruz.

Comentarios. H.W. Bates (1888) incluyó a todas estas especies en el grupo VI de Lachnosterna, señalando que P. euryaspis tiene mucha relación con P. scissa (a pesar de que solo describió a las hembras de la primera); y que P. nigerrima podría relacionarse con Eugastra cribrosa por su aspecto y una cierta reducción del pterosternón, pero que los dos sexos de P. nigerrima tienen las alas bien desarrolladas (aún cuando tal vez no las utilicen). Posteriormente, Butler & Werner (1961) incluyeron a P. divertens en el grupo "ignava" con el criterio establecido por Sanderson (1958), lo cual se corrige en el presente estudio.

Especies incluídas. Todas existen en México.

- P. (P.) molopia (Bates), 1888:205 (BMNH; MNHN; CAS; MHNCM; M).
P. (P.) segregans (Bates), 1888:206 (BMNH; CAS)
P. (P.) divertens (Bates), 1888:206 (BMNH; CAS; USNM)
 (= Lachnosterna setipennis Bates, 1888:206) NOV. SYN.
P. (P.) nigerrima (Bates), 1888:207 (BMNH)

Tentativamente se añade P. (P.) euryaspis (Bates) en tanto se definen sus caracteres masculinos, con los cuales tal vez pudiera situarse en el grupo "schizorhina".

Hábitos y Fenología. Se encuentran en bosques de pino-encino, matorrales xerófilos, pastizales y cultivos establecidos entre los 1500 y 2600 m de altitud, durante los meses de junio y julio. Solo se ha citado a Pinus chihuahuana como huésped de P. molopia (Morón, 1981).

Grupo XIV, PORODERA

Diagnosis. Longitud total entre 14 y 19 mm. Cuerpo ovalado, robusto, notablemente ensanchado hacia atrás. Color castaño oscuro a castaño rojizo, con un viso blanquecino o grisáceo. Región dorsal aterciopelada, con sedas erectas más o menos esparcidas. Cabeza pequeña en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.5:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.5); ojos pequeños y poco prominentes. Clípeo corto, redondeado y ligeramente sinuado. Antenas formadas por nueve artejos. Maza antenal masculina de igual longitud que el funículo. Maza antenal femenina 0.1 veces más corta que el funículo. Labro pequeño, reniforme, ampliamente sinuado.

Pronoto 1.5 veces más ancho que largo, con los bordes laterales redondeados, poco proyectados en su porción media; puntuación circular, amplia y moderadamente densa; ángulos anteriores prominentes y aguzados; ángulos basales obtusos, bien marcados. Pigidio masculino y femenino poco convexos, con cobertura setífera abundante y mix

ta. Placa anal masculina estrecha, excavada, con un reborde posterior sinuado o escotado. Placa anal femenina convexa y provista con sedas. Vestidura mesial de los esternitos escasa, corta y fina, sobre de una delicada cubierta aterciopelada.

Ambos espolones metatibiales masculinos articulados. Uñas masculinas y femeninas semejantes, con la dentición intermedia corta, semitriangular y más o menos equidistante de los extremos. Parámetros cortos, fusionados en anillo. Edeago con soporte esclerosado, muy ornamentado con placas y grupos de sedas macroscópicas simétricas.

Distribución. E.U.A: Arizona. MEXICO: Sonora, Guanajuato, Hidalgo, Estado de México y Oaxaca. GUATEMALA y HONDURAS.

Comentarios. En la Biología Centrali Americana, Bates (1888) formó una sección del grupo VI de Lachnosterna para incluir a L. porodera y a L. multipora, atendiendo al número de artejos antenales. En 1958, M.W.Sanderson definió este grupo como "multipora", considerando la vestidura dorsal, la estructura de la cápsula genital masculina y el número de antenitos como los caracteres diagnósticos que permiten separar a estas especies, de aquellas incluidas en los grupos "setidorsis" y "anodentata".

Por razones de prioridad, en este trabajo se renombra el grupo como "porodera".

Especies incluidas. Con excepción de P. hondurasana (Moser) y P. rossi Saylor, todas las especies del grupo se han encontrado en México.

P. (P.) porodera (Bates), 1888:211 (BMNH;M)

P. (P.) multipora (Bates), 1888:211 (BMNH)

P. (P.) brama Saylor, 1943:267 (CAS)

P. (P.) eniba Saylor, 1943:277 (CAS)

P. (P.) mitlana Saylor, 1943:278 (CAS)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en encinares, bosque mesófilo de montaña y matorrales xerófilos establecidos entre los 300 y 2100 m de altitud, durante los meses de mayo a agosto. Se desconocen sus plantas huésped.

Grupo XV, FUCATA

Diagnosis. Longitud total entre 14 y 17 mm. Cuerpo ovalado, robusto, ensanchado hacia atrás. Color pardo obscuro, pardo rojizo o castaño rojizo. Región dorsal glabra, aterciopelada o con sedas escasas. Cabeza pequeña en proporción al protórax (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.5:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2.5-2.8); ojos pequeños y poco prominentes. Clípeo corto redondeado, ligeramente trapezoidal, con el borde anterior un poco sinuado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina de igual longitud que el funículo o 1.3 veces más larga que éste. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro reniforme, ampliamente excavado, poco prominente.

Pronoto 1.6 veces más ancho que largo, con los bordes laterales redondeados, poco proyectados en su parte media; puntuación circular, bien marcada, densa; ángulos posteriores obtusos pero bien marcados. Pigidio masculino y femenino poco convexo, aterciopelado, o cubierto con sedas cortas, finas y esparcidas. Placa anal masculina muy estrecha y excavada. Placa anal femenina ancha y convexa. Vestidura mesial de los esternitos muy escasa y fina o aterciopelada.

Ambos espolones metatibiales masculinos articulados con el borde apical, el espolón interno más corto que el primer tarsómero o tan largo como éste. Uñas masculinas y femeninas similares, con el dentículo intermedio corto, semitriangular y ligeramente más próximo a la base. Parámetros cortos, fusionados en forma de tubo simétrico. Edeago poco esclerosado, con escasos ornamentos macroscópicos.

Distribución. E.U.A: Arizona y Nuevo México. MEXICO: Sonora.

Comentarios. Dos de estas especies fueron incluidas por Sanderson (1958) en su grupo "ignava", pero en el presente trabajo se considera pertinente separarlas de aquel debido a su perfil corporal, la estructura genital y las proporciones de los espolones metatibiales masculinos. La vestidura dorsal varía considerablemente en las distintas poblaciones y aún en la misma localidad, observándose desde individuos aterciopelados muy oscuros hasta ejemplares ca-

si glabros de color castaño - rojizo (vg. P. fucata).

Especies incluídas. Solo P. linsleyi Saylor no ha sido citada para México.

P. (P.) fucata (Horn), 1887:278 (LACM;ASU;M)

P. (P.) opaca (Moser, 1918:165) (CAS)
(=P. iroides Fall, 1929:112)

Hábitos y Fenología. Se les encuentra en bosques de pino y encino, pastizales, matorrales xerófitos y bosques espinoso, ubicados entre el nivel del mar y los 1600 m de altitud, entre los meses de junio a agosto. No se ha observado sobre cuales especies vegetales se alimentan los imagos.

Grupo XVI, IGNAVA

Diagnosis. Longitud total entre 14 y 25 mm. Cuerpo alargado, esbelto, muy poco ensanchado hacia atrás. Color pardo oscuro, castaño rojizo o castaño amarillento.

Región dorsal glabra o con escasas sedas esparcidas en ocasiones aterciopeladas. Cabeza grande en proporción al pronoto (relación ancho máximo cabeza — ancho máximo pronoto 0.6:1; relación distancia interocular — ancho máximo pronoto 1:2-2.1); ojos grandes y prominentes. Clípeo corto redondeado, con el borde anterior un poco sinuado. Antenas formadas por 10 artejos. Maza antenal masculina 1.8 veces mayor que el funículo. Maza antenal femenina de igual longitud que el funículo. Labro bilobado, con escasas sedas.

Pronoto 1.6 - 1.7 veces más ancho que largo, con los bordes laterales redondeados, poco prominentes en su porción media; puntuación variable en profundidad y diámetro, pero siempre densa; ángulos anteriores del pronoto obtusos y redondeados; ángulos posteriores obtusos pero bien marcados. Pigidio masculino poco convexo; pigidio femenino más convexo o un poco giboso y rugoso, glabros. Placa anal masculina muy estrecha y convexa como en las hembras. Vestidura media de los esternitos muy escasa, corta y fina.

Ambos espolones metatibiales masculinos articulados con el borde apical; el espolón interno más largo que el primer tarsómero. Uñas masculinas y femeninas similares, con el dentículo intermedio corto, estrecho y más o menos equidistante de los extremos. Parámetros simétricos, largos, fusionados en forma de tubo. Edeago con soporte esclerosado, sin ornamentación conspicua.

Distribución. E.U.A: Arizona, Nuevo México y Texas.

MEXICO: Coahuila y Nuevo León.

Comentarios. Horn (1887) formó el grupo XIV de Lachnosterna para reunir a L. ignava y L. longicornis (Blanch.), aún cuando expresó sus dudas acerca del "locus typicus" de esta última, señalado como "Amer.Bor", e indicó que la estructura unguinal no correspondía con ninguna especie norteamericana hasta entonces conocida.

Por su parte, Sanderson (1958) no propone muchos caracteres para diagnosticar el grupo, y en su clave se llega a éste prácticamente por eliminación, pero menciona que está formado por "cerca de 25 especies distribuidas en Arizona, Nuevo México, Texas, México y Centroamérica", entre las que cita a P. ignava, P. lobata Fall, P. fucata Horn y P. iroides Fall, a la cual sinonimiza con P. opaca (Moser). En el presente trabajo se excluye del grupo a P. lobata porque presenta el espolón metatibial masculino externo reducido y fusionado con el borde apical, y se transfiere a P. fucata como cabeza de un nuevo grupo específico, dentro del cual también se sitúa a P. opaca.

Especies incluidas. Solo se ha confirmado la presencia de dos de estas especies en México.

P. (P.) ignava (Horn), 1887:280 (FMNH;CAS;M)

P. (P.) saylori Sanderson, 1965:559 (CAS;INHS)

Hábitos y Fenología. Se les encuentra en bosques de encino y pino situados entre los 500 y los 2000 m de altitud, durante los meses de febrero a septiembre, alimentándose del follaje de Pinus teocote, Quercus gambelii, Q. oblongifolia, y Q. turbinella (Sanderson, 1965; Butler & Werner, 1961).

G) Phyllophaga (Triodonyx).

Triodonyx Saylor, 1942:158; Blackwelder, 1944:223; Arnett, 1973:403

Especie tipo: Phyllophaga gigantissima Saylor, por designación de Saylor (1942).

Diagnosis. Los adultos de P. (Triodonyx) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: vestidura dorsal ausente; cuerpo muy robusto; (hasta 30 mm long. y 17 mm ancho máximo); vértex sin carina transversal; propigidio con un surco mesial muy bien marcado; mesotibias con una proyección dentiforme en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros desprovista de cobertura setífera densa; uñas tarsales con dos procesos dentiformes en su borde inferior, uno largo y equidistante de ambos extremos, y otro pequeño muy próximo a la dilatación basal. Dimorfismo sexual prácticamente nulo. A la fecha se desconocen sus formas larvarias.

Comentarios. Triodonyx fué descrito por Saylor en el nivel genérico, para reunir a dos especies mexicanas con una combinación de caracteres muy notable, pero como, con excepción del surco mesial en el progidido, todos los demás caracteres representan variaciones extremas de los caracteres empleados para diagnosticar a Phyllophaga como género, Arnett (1973) propuso ubicarlo como subgénero.

El mismo Saylor considera que algunas especies, como P. ecostata Horn, pueden reunir varias de las características de Triodonyx, por lo cual nuevamente nos hallamos ante etapas intermedias que relacionan los conjuntos subgenéricos, y que invalidan el nivel genérico propuesto por Saylor (1942).

Distribución. MEXICO: Jalisco, Nayarit y Sinaloa.

Especies incluidas. Las dos existen en México.

P. (Triodonyx) gigantissima Saylor, 1935:33 (CAS)

P. (Triodonyx) lalanza Saylor, 1941:67 (CAS;MHNCM;M)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en pastizales y matorrales xerófilos ubicados entre el nivel del mar y los 1600 m de altitud, durante los meses de junio y julio. L.W. Saylor mencionó que los adultos P. lalanza son capaces de volar durante las primeras horas de la noche. Se desconocen sus huéspedes vegetales.

H) P. (Tostegoptera)

Tostegoptera Blanchard, 1859:449; LaCordaire, 1856:286;

Burmeister, 1855:355; LeConte, 1856:234; Brenske,

1892:160; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:161;

Arnett, 1973:403.

Especie tipo: Melolontha lanceolata Say, 1825, monobásica.

Diagnosis. Los adultos de P. (Tostegoptera) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: vestidura dorsal escamosa; cuerpo robusto

y compacto; (fig. 18) vértex sin carina transversal; propigidio sin surco mesial; mesotibias con una carina oblicua completa en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros desprovista de cobertura setífera densa; margen inferior de las uñas tarsales siempre provisto de un proceso dentiforme notable cercano a la dilatación basal; dimorfismo sexual acentuado, hembras braquípteras y con el metasternón corto (fig. 185).

Las larvas de tercer estadio de P. (Tostegoptera) lanceolata se caracterizan por presentar los estigmas del séptimo segmento abdominal con diámetro similar a los precedentes; los proplegmatia presentes, formados por 10 a 14 plegmae; la epifaringe con 3-4 puntos crepidales y la chaetoparia sin sensilas; parte posterior del labro con 4 sedas largas y 2 cortas a cada lado; área articular ventral maxilar sin gránulos oscuros; palidia monosticos, formados por 9 a 13 pali cortos y recurvados; y sin sedas preseptulares (Böving, 1942).

Comentarios. La mayor parte de los autores de revisiones de este grupo de Melolontinos ha considerado a estas especies como miembros de Lachnosterna o Phyllophaga, solo Dalla-Torre, Saylor y Arnett han propuesto asignarles un rango subgenérico, basándose en su curioso dimorfismo sexual y en la cobertura escamosa del cuerpo. Esta posición se confirma en este trabajo, mediante los análisis morfológicos comparativos, que llevan a relacionar estrechamente a P. (Tostegoptera) con P. (Eugastra) y

y P. (Triodonyx), empleando 20 caracteres estructurales reforzados con los datos de distribución geográfica y ecológica.

Aún cuando se han descrito varias especies afines a P. (T.) lanceolata, las evidencias señalan que se trata solo de variaciones más o menos ligeras dentro de una amplia área de distribución cuyas condiciones ecológicas son bastante homogéneas.

Distribución. CANADA: Ontario. E.U.A: Wyoming, South Dakota, Nebraska, Colorado, Kansas, Iowa, Missouri, Oklahoma, New México, Texas y Nevada. MEXICO: Chihuahua, Coahuila y Nuevo León.

Especies incluidas. Solo una se encuentra en México.

P. (Tostegoptera) lanceolata (Say), 1825:194 (CAS; INHS; MHNCM;
 (=Phyllophaga cazieri Bloeker, 1936:57; FMNH; M)
 =Phyllophaga grisiana Bloeker, 1936:56.

Hábitos y fenología. Se les encuentra en praderas, matorrales y terrenos agrícolas ubicados entre el nivel del mar y los 1200 m de altitud, durante los meses de abril a julio. Los adultos se alimentan con el follaje de diversas especies de Convolvulus, Malva, Primula, Rhus, Amaranthus, Phaseolus, Vicia, Pisum, Cicer, Compositae y Gramineae. Luginbill & Painter (1953) refieren que las larvas de P. (T.) lanceolata causan daños en varios cultivos propios de las grandes planicies de los Estados Unidos.

I) P. (Eugastra)

Eugastra LeConte, 1856:233; Horn, 1887:217; H.Bates, 1888:

214; Dalla-Torre, 1912:183; Saylor, 1942:161; Arnett, 1973:403.

Especie tipo: Tostegoptera cribrosa LeConte, 1853, por de signación de Saylor (1942:162).

Diagnosis. Los adultos de P. (Eugastra) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: vestidura dorsal ausente; cuerpo muy robusto y compacto (fig. 17); vértex sin carina transversal; propigidio sin surco mesial; mesotibias con una carina oblicua completa en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros desprovista de cobertura setífera densa; margen inferior de las uñas tarsales siempre provisto de un proceso dentiforme notable cercano a la dilatación basal; dimorfismo sexual escaso, machos con alas no funcionales, hembras ápteras o con alas vestigiales (fig. 112).

Las larvas de tercer estadio de P. (Eugastra) cribrosa se caracterizan por presentar los estigmas del séptimo segmento abdominal con diámetro similar a los precedentes; proplegmata presentes, formados por 3 a 6 plegmae; la epifaringe sin puntos crepidiales y la chaetparia sin sensilas; la parte posterior del labro con nueve sedas largas a cada lado; área articular ventral maxilar sin gránulos; palidia monosticos, formados por 6 pali cortos

y recurvados; sin sedas preseptulares (Böving, 1942).

Comentarios. El género fue formado por LeConte con base en la estructura dentada de las uñas, la profunda emarginación de la lígula, y los 10 segmentos antenales; que le separaban de los otros géneros americanos de "Rhizotrogi" válidos para éste autor (Endrosa, Lachnosterna, Gynnis, y Listrochelus). G. Horn (1887) consideró que no existía razón válida para retener Eugastra como nombre genérico, y sinonimizó a E. ventricosa LeC. con E. cribrosa, incluyéndola dentro del grupo II de Lachnosterna, junto con L. farcta y L. aequalis, indicando que "las tres son tan diferentes que al disponer de más especies bien podrían formarse grupos separados". En 1888, H.W. Bates re considera la validéz de Eugastra y cita su hallazgo en Mé xico, enfatizando la reducción alar y el acortamiento del metaesternón como elementos importantes que determinan la biología epigea o subterránea de estas especies.

Finalmente, al reestructurar Saylor (1942) los grupos supraespecíficos de Phyllophaga propone ubicarlo como subgénero, al igual que a Tostegoptera, con el cual tiene indudable afinidad y estrecha relación. La posición de P. farcta (fig. 16) aún no se resuelve con claridad, debido a que los adultos tienen caracteres intermedios entre Phyllophaga y Eugastra, y sus larvas difieren considerablemente de las de Eugastra y Tostegoptera, de acuerdo con los estudios de Böving (1942), quien basándo

se en caracteres larvarios ubicó a P. cribrosa y a P. lanceolata en el grupo 5, y a P. farcta en el grupo 6.

Por otra parte, es notable la convergencia morfológica establecida entre las especies de Eugastra con las de los rizotroginos eurasiáticos de los géneros (¿o subgéneros?) Trematodes y Geotrogus, que habitan medios práticos y subdesérticos.

Distribución. E.U.A.: Oklahoma, New Mexico y Texas. MEXICO: Nuevo León, Tamaulipas y Coahuila.

Especies incluidas. Dos se encuentran en México.

P. (Eugastra) cribrosa (LeConte), 1853:231 (CAS; INHS; MHNCM; (=Tostegoptera ventricosa LeConte, 1853:440). FMNH; M)

P. (Eugastra) epigaea (Wickham), 1903:71 (FMNH)

Hábitos y fenología. Se les encuentra en pastizales, matorrales y terrenos agrícolas ubicados entre el nivel del mar y los 800 m de altitud, durante los meses de febrero a octubre, alimentándose del follaje de gramíneas (Luginbill & Painter, 1953). H.J. Reinhard (1950:42) cita que en Texas es frecuente observar marchas vespertinas de gran número de individuos de la especie áptera P.

(Eugastra) cribrosa, durante las cuales pueden atacar a cualquier tipo de vegetal, incluyendo maíz, algodón, espinaca, trigo y otros cultivos, que pueden quedar completamente destruidos en áreas extensas. El mismo autor menciona que P. (E.) epigaea puede encontrarse activa durante el día en el mes de julio.

J) Phyllophaga (Listrochelus)

Listrochelus Blanchard, 1850; 141; Lacordaire, 1856:287; LeConte, 1856:262; Horn, 1878:138; Horn, 1894:398; H. Bates, 1888:169; Dalla-Torre, 1912:215; Moser, 1921:261; Arrow, 1933:146; Saylor, 1940:59; Saylor, 1942:157; Sanderson, 1958:159; Ritcher, 1966:86; Arnett, 1973:403; Morón, 1981a:71.

Especie tipo: Listrochelus laportaei Blanchard, 1850, monobásica.

Diagnosis. Los adultos de P. (Listrochelus) pueden separarse de otros subgéneros por la siguiente combinación de caracteres: aspecto y vestidura dorsal variables; vertex generalmente con una carina transversal bien marcada; propigidio sin surco medio; mesotibias con una carina completa transversal u oblicua en la parte media de su lado externo; región ventral de los tarsómeros rara vez provista con una cobertura setífera densa; margen inferior de las uñas tarsales aserrado o pectinado; dimorfismo sexual normalmente muy marcado.

Las larvas de tercer estadio se caracterizan por presentar los estigmas abdominales VI, VII y VIII con diámetros notablemente menores que los precedentes, y los pali dirigidos al centro (Ritcher, 1966 y Rosander & Werner, 1970).

Comentarios. De acuerdo con Saylor (1939 y 1940) la determinación de su invalidez como género, al igual

que las otras antiguas entidades genéricas relacionadas, se basa en el escaso valor taxonómico a nivel genérico que ofrece la estructura de las uñas, las cuales exhiben una gradación continua de variabilidad. Por ejemplo, los machos de algunas especies tienen los bordes de las uñas aserrados, en tanto que las hembras correspondientes los tienen también aserrados pero con un notable dentículo intermedio o postapical; en otros casos las uñas masculinas son bipectinadas y las femeninas son dentadas, solo con el borde posterior finamente aserrado.

En este caso la estructura unguinal es de utilidad indudable como carácter específico, ligada a la vestidura y puntuación dorsal, a la estructura de los esternitos, el pigidio, las antenas y la morfología genital, como lo han puntualizado Saylor y Sanderson. Con ciertas limitaciones, la forma de las uñas en los dos sexos puede utilizarse como carácter supraespecífico, asociándolo con otros caracteres que también pueden expresar dimorfismo sexual.

De este modo, la presencia de la quilla occipital transversal y la estructura pectinada o aserrada de las uñas se han conservado como caracteres diferenciales a nivel subgenérico, ocupando el antiguo nombre Listrocheilus para mantener agrupadas a varias especies norteamericanas evidentemente relacionadas.

De las 224 especies de Phyllophaga sensu lato, que Blackwelder y Arnett (1974) citan para México, 44 pertenecen al subgénero Listrochelus, de las cuales 18 también se localizan en el Sur de los E.U.A., principalmente en Arizona, Nuevo México y Texas (estados que reúnen un total de 31 especies del subgénero).

Sistemáticamente, las especies mexicanas pueden subdividirse en 11 grupos, dejando a seis especies temporalmente en "incerta sedis".

Grupo I, TIMIDA

Diagnosis.

Longitud total entre 10 y 12 mm. Cuerpo ovalado-alargado. Color castaño rojizo a castaño amarillento. Quilla del vértex bien definida. Región posterior del vértex densamente punteada. Maza antenal masculina tan larga como el funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro profundamente excavado, bilobulado, con sedas abundantes a los lados.

Pronoto brillante, fina y densamente punteado. Elytros con puntuación fina y densa, glabros o ligeramente aterciopelados, con brillo variable. Pigidio masculino pequeño y poco convexo. Pigidio femenino poco convexo, sin depresiones o escotaduras. Placa anal masculina amplia, convexa, lisa y brillante, con sedas escasas y cortas. Placa anal femenina más convexa que en los machos, en

ocasiones prominente, lisa, sin escotaduras, con escasas sedas cortas.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales.

Uñas masculinas unipectinadas. Uñas femeninas dentadas, pectinadas hacia atrás del denticulo medio.

Distribución. E.U.A: Arizona y Nuevo México. MEXICO: Sonora.

Especies incluidas. Todas las especies del grupo existen en México.

P.(L.) timida (Horn), 1878:146 (ASU)

P.(L.) snowi Saylor, 1940:114 (FMNH)

P.(L.) mimicana Saylor, 1938:186 (CAS)

Hábitos y fenología. Viven en matorrales xerófilos situados entre los 200 y 1500 m de altitud, alimentándose del follaje de Olneya tesota, Prosopis sp. y Cercidium sp. durante los meses de abril a septiembre (Saylor, 1938; 1940; Butler & Werner, 1961).

Grupo II, SCOPARIA

Diagnosis. Longitud total entre 12 y 18 mm. Cuerpo elongado. Color castaño-rojizo o castaño amarillento, generalmente opaco. Quilla del vértex bien definida. Región posterior del vértex sin puntuación central. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro profundamente hendido y bastante setoso a los lados.

Pronoto moderadamente punteado uniforme, en general brillante. Elitros ligeramente aterciopelados, con sedas

esparcidas. Pigidio masculino muy convexo, semigloboso. Pigidio femenino semitriangular, poco prominente o semiexcavado. Placa anal masculina con proyecciones dentiformes o espiniformes, pares o impares, muy conspicuas. Placa anal femenina convexa.

Metatarsos masculinos con cobertura setífera ventral densa, en especial el primer artejo. En algunas especies también los pro y mesotarsos presentan una densa cobertura ventral. Uñas masculinas bipectinadas. Uñas femeninas bipectinadas, pero dentadas en la parte media del borde externo.

Distribución. E.U.A: Arizona. MEXICO: Sonora, Sinaloa y Nayarit

Especies incluidas. Todas presentes en México.

- P.(L.) scoparia (LeConte), 1856:264 (CAS;ASU)
P.(L.) cristagalli (Arrow), 1933:q46 (CAS;LACM)
P.(L.) terminalis (Saylor), 1935:35
P.(L.) monstrosa (Saylor), 1935:36
P.(L.) trochanter Saylor, 1940:78 (CAS;FMNH;LACM)
P.(L.) almada Saylor, 1941:25

Hábitos y fenología. En general están adaptadas al matorral xerofítico y se alimentan de Acacia, Cercidium, Condalia, Olneya, Prosopis y Tamarix, entre los meses de mayo a noviembre (Saylor, 1940; Butler & Werner, 1961).

Grupo III, MUCOREA

Diagnosis. Longitud total entre 15 y 20 mm. Cuerpo alargado, especialmente en los machos. Color castaño-rojizo a castaño amarillento, en ocasiones con una cobertura blanquecina densa sobre los élitros, generalmente opacos. Quilla del vértex muy marcada o poco marcada. Región posterior del vértex sin puntuación central. Maza antenal masculina más larga o tan larga como el funículo. Maza antenal femenina tan larga o más corta que el funículo. Labro amplia y profundamente hendido con bastantes sedas centrales y periféricas.

Pronoto densamente punteado, brillante aterciopelado cuando menos en los lados. Elitros usualmente aterciopelados. Pigidio masculino convexo. Pigidio femenino cóncavo o poco convexo. Placa anal masculina amplia o estrecha, convexa o plana. Placa anal femenina estrecha y convexa. Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales, en ocasiones los protarsos presentan un poco más de cobertura, pero sin formar un cojinete. Uñas masculinas bipectinadas. Uñas femeninas bipectinadas pero con las proyecciones del borde interno muy cortas y la hilera del borde externo interrumpida por un diente situado un poco adelante de la parte media.

Distribución. E.U.A: California, Arizona, Nuevo México y Texas. MEXICO: Sinaloa, Nayarit, Coahuila y Durango.

Especies incluidas. Cinco de las siete especies agrupadas existen en México.

P.(L.) mucorea (LeConte), 1856:263 (FMNH)

P.(L.) plena (Fall), 1932:199

P.(L.) venodiola Saylor, 1938:185 (CAS)

P.(L.) foralita Saylor, 1938:187 (CAS)

P.(L.) estacea Saylor, 1943:31

P.(L.) pulcher (Linell), 1896:730 y P.(L.) reinhardi

Saylor, 1940:89 son exclusivas del sur de Texas.

Hábitos y fenología. Poco conocidos, solo se ha observado que P.(L.) plena se alimenta de Condalia sp. Se les ha capturado entre los meses de marzo y agosto (Saylor, 1940; Butler & Werner, 1961).

Grupo IV, FLAVIPENNIS

Diagnosis. Longitud total entre 13 y 16 mm. Cuerpo ovalado-alargado. Color castaño amarillento a castaño rojizo. Quilla del vértex bien definida. Región posterior del vértex escasamente punteada a los lados. Maza antenal masculina más larga que el funículo. Maza antenal femenina de longitud similar al funículo, o un poco más corta que éste. Labro ampliamente excavado, bilobulado, con escasas sedas laterales.

Pronoto brillante, con puntuación fina y abundante. Elitros punteado-rugosos, brillantes, glabros o con una fina cobertura de sedas cortas esparcidas. Pigidio mascu

La lino muy convexo, pulido, finamente punteado, con escasas sedas cortas. Pigidio femenino convexo o excavado, sin escotaduras apicales. Placa anal masculina pulida en el centro y densamente punteada-setífera a los lados, con un surco mesial moderado. Placa anal femenina amplia, muy convexa y provista con densa cobertura setífera, sin escotaduras.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales.

Uñas masculinas bipectinadas, sin una dentición intermedia. Uñas femeninas dentadas, biaserradas por delante y por detrás de la dentición intermedia.

Distribución. E.U.A: Arizona y Nuevo México. MEXICO: Sonora.

Especies incluidas. Solo una de las dos especies del grupo existe en México.

P.(L.) granti Saylor, 1940:85 (FMNH)

Hábitos y fenología. Viven en bosques mixtos situados entre los 1500 y 1900 m de altitud, alimentándose del follaje de Quercus grisea, Q. emoryi, Juniperus sp., Fouqueria splendens y Mimosa sp. durante los meses de junio a septiembre (Saylor, 1940; Butler & Werner, 1961).

(MHMN) Grupo V, LAPORTAEI

(Diagnosis. Longitud total entre 16 y 20 mm. Cuerpo ovalado, muy alargado. Color castaño rojizo a castaño oscuro. Quilla del vértex bien marcada y definida. Región posterior del vértex solo con escasos puntos late

rales. Maza antenal masculina de longitud semejante al funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro profunda y ampliamente excavado, bilobulado, con sedas laterales variables en número y longitud.

Pronoto brillante, con puntuación densa y profunda, sobre todo en la mitad anterior. Elitros punteado-rugosos, aterciopelados o brillantes. Pigidio masculino muy convexo, casi hemisférico. Pigidio femenino excavado en los dos tercios basales y rebordeado en el tercio distal, o con un surco longitudinal profundo. Placa anal masculina poco prominente, rugosa-punteada, con sedas abundantes, usualmente con un surco mesial profundo. Placa anal femenina muy amplia, convexa y punteado-setífera, sin escotaduras notables.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales. Uñas masculinas bipectinadas. Uñas femeninas dentadas, aserradas antes y después del diente intermedio.

Distribución. E.U.A: Arizona y Nuevo México. MEXICO: Chihuahua, Guerrero, Sinaloa, ¿Oaxaca?, ¿Veracruz?

Especies incluidas. Cuatro de las cinco especies del grupo existen en México.

P. (L.) laportaei (Blanchard), 1850:141 (MNHN)

P. (L.) praesidii (Bates), 1888:171 (BMNH)

P. (L.) huachuca Saylor, 1940:82 (ASU)

P. (L.) chapini Saylor, 1940:84 (ASU)

Hábitos y fenología. Viven en asociaciones vegetales muy diversas, que abarcan desde la selva tropical caudicifolia hasta los bosques de coníferas establecidos entre el nivel del mar y los 2,000 m de altitud. P.(L.) chapini y P.(L.) huachuca se alimentan del follaje de Juniperus en Arizona durante los meses de junio a agosto. P.(L.) praesidii vuela durante mayo en la costa de Guerrero, y no se ha registrado su planta-huésped.

Grupo VI, CAVATA

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 14 mm. Cuerpo más ovalado que alargado, especialmente en las hembras. Color castaño-rojizo a castaño amarillento, brillante y con frecuencia escabriculoso. Quilla del vértex más o menos definida. Región posterior del vértex sin puntuación central. Maza antenal masculina más larga que el funículo. Maza antenal femenina más corta o tan larga como el funículo. Labro profunda y ampliamente hendido, con escasas sedas laterales.

Pronoto densamente punteado, brillante o en pocos casos un poco mate. Elitros densamente punteados, brillantes y glabros. Pigidio masculino muy convexo, casi hemiesférico. Pigidio femenino convexo, con una depresión apical más o menos marcada, que en ocasiones está flanqueada por procesos dentiformes cortos. Placa anal masculina estrecha, en ocasiones con una ligera depresión o

escotadura media. Placa anal femenina convexa, en algunos casos con escotaduras y depresiones.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales. Uñas masculinas unipectinadas. Uñas femeninas dentadas, pectinadas solo hacia atrás del dentículo medio.

Distribución: E.U.A: Colorado, Arizona, Nuevo México y Texas. MEXICO: Chihuahua, Aguascalientes, Durango, Edo. de México e Hidalgo.

Especies incluídas. Cinco de las seis especies agrupadas existen en México.

P.(L.) cavata (Bates), 1888:170 (BMNH;M;CAS)

P.(L.) micros (Bates), 1888:170 (BMNH;CAS)

P.(L.) meadei Saylor, 1940:105 (CAS)

P.(L.) cochisa Saylor, 1940:105

P.(L.) eligia Sanderson, 1958:161

Hábitos y fenología. Viven en bosques mixtos y pastizales situados entre los 2,000 y 3,000 m de altitud, alimentándose del follaje de Quercus, Pinus y Juniperus durante los meses de junio, julio y agosto (Saylor, 1940; Sanderson, 1958; Morón, 1981).

Grupo VII, DENSICOLLIS

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 16 mm. Cuerpo alargado, esbelto. Color castaño-rojizo, castaño oscuro, pardo-grisáceo, opaco o brillante. Quilla del vértex muy bien definida. Región posterior del vértex solo con es-

casos puntos laterales. Maza antenal masculina un poco más larga que el funículo. Maza antenal femenina tan larga como el funículo, o un poco más larga que éste. Labro profundamente excavado, bilobulado, con escasas sedas laterales. Base del clipeo tumescente, sobre todo en la porción mesial.

Pronoto brillante, densa y profundamente punteado, glabro. Elitros opacos, aterciopelados, con puntuación setífera fina y densa. Pigidio masculino semiovalado, muy convexo, en ocasiones casi globoso, con puntuación setífera fina y esparcida. Pigidio femenino semitriangular, con una concavidad o con tumescencias. Placa anal masculina amplia, aplanada, o con una concavidad mesial provista con abundantes sedas. Placa anal femenina amplia y convexa, finamente setífera.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales. Uñas masculinas unipectinadas. Uñas femeninas con un diente en el tercio distal, después del cual aparecen unipectinadas.

Distribución. MEXICO: Baja California Sur.

Especies incluidas. Todas las especies del grupo existen en México.

P.(L.) densicollis (LeC.), 1863:77 (CAS)

P.(L.) carminator (Horn), 1894:398 (CAS)

P.(L.) miraflores Saylor, 1940:72 (CAS)

P.(L.) michelbacheri Saylor, 1940:76 (CAS)

Hábitos y fenología. Solo se ha consignado que viven en bosques tropicales caducifolios, y matorrales xerófilos situados entre el nivel del mar y los 1,000 m de altitud, en donde los adultos están activos entre Julio y Octubre (Saylor, 1940;1948).

Grupo VIII, PILOSIPES

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 14 mm. Cuerpo alargado, esbelto. Color castaño obscuro a castaño amarillento, brillante. Quilla del vértex bien marcada. Región posterior del vértex con escasos puntos laterales. Maza antenal masculina tan larga, o un poco más corta que el funículo. Maza antenal femenina tan larga como el funículo. Labro ampliamente excavado, bilobulado, con escasas sedas laterales. Base del clípeo plana, al mismo nivel que la frente.

Pronoto brillante, profunda y densamente punteado, con abundantes sedas cortas erectas. Elitros brillantes, con puntuación setífera densa. Pigidio masculino semitriangular, un poco convexo, aterciopelado, con abundante puntuación setífera. Placa anal masculina muy estrecha y casi plana. Placa anal femenina estrecha y convexa.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales. Uñas masculinas unipectinadas. Uñas femeninas unipectinadas.

Distribución. MEXICO: Baja California Sur.

Especies incluidas. Las dos especies conocidas pro
ceden de México.

P.(L.) pilosipes Saylor, 1940:76 (CAS)

P.(L.) peninsularis Saylor, 1940:77

Hábitos y fenología. Solo se sabe que viven en bosques tropicales caducifolios y en matorrales xerófilos situados entre los 300 y 800 m de altitud, en donde los adultos están activos entre julio y octubre. Son po
co comunes.

Grupo IX, FALSA

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 17 mm. Cuerpo alargado, ovalado, más esbelto en los machos. Color castaño - rojizo a castaño amarillento, opaco o mixto. Quilla del vértex bien marcada. Región posterior del vértex con escasos puntos laterales. Maza antenal masculina mucho más larga que el funículo. Maza antenal femenina más corta que el funículo. Labro ampliamente excavado, reniforme, casi glabro, con unás cuantas sedas laterales.

Pronoto brillante o aterciopelado, con puntuación fina y densa, o casi nula, con sedas en el margen basal. Elitros aterciopelados, con puntuación fina y cobertura de sedas erectas esparcidas, más notable en los machos. Pigidio masculino semitriangular redondeado, muy convexo, brillan

te. Pigidio femenino semitriangular, convexo y brillante. Placa anal masculina amplia, casi plana, con un surco mesial. Placa anal femenina amplia, convexa y setífera. Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales. Uñas masculinas finamente aserradas, en ocasiones con un pequeño dentículo intermedio. Uñas femeninas finamente aserradas, siempre con un dentículo intermedio notable.

Distribución. E.U.A: Arizona, Nuevo México, Colorado, California y Utah. MEXICO: Sonora y Chihuahua.

Especies incluídas. Solo una de las tres especies se localiza en México.

P.(L.) falsa (LeConte), 1856:264 (FMNH)

P.(L.) nogales Saylor y P.(L.) tarsalis Schaeffer se encuentran solo en Arizona y Nuevo México.

Hábitos y fenología. Viven en bosques de coníferas establecidos entre los 1,400 y 2,100 m de altitud, en donde se alimentan del follaje de Pinus ponderosa y de Juniperus sp. durante los meses de junio a septiembre. Se ha registrado que las larvas de P.(L.) falsa pueden dañar las plantaciones de pino amarillo en Arizona (Saylor, 1940; Butler y Werner, 1961).

Grupo X, FIMBRIPES

Diagnósis. Longitud total entre 10 y 15 mm. Cuerpo ovalado. Color castaño-rojizo a castaño oscuro, opaco

o mixto. Quilla del vértex muy marcada. Región posterior del vertex con escasos puntos laterales. Maza antenal masculina más larga que el funículo. Maza antenal femenina variable en longitud, desde un poco más corta que el funículo hasta un poco mayor que éste.

Labro ampliamente excavado, reniforme, con escasas sedas periféricas.

Pronoto brillante o pruinoso, punteado-rugoso, con numerosas sedas erectas esparcidas. Pigidio masculino semitriangular, redondeado, muy amplio y convexo, brillante y generalmente con sedas erectas. Pigidio femenino triangular, estrecho, convexo, brillante y con puntuación setífera. Placa anal masculina amplia, un poco aplanada, con un surco o una quilla fina mesial. Placa anal femenina estrecha, convexa y puntuada-setífera.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales.

Uñas masculinas muy finamente aserradas, con un pequeño diente intermedio. Uñas femeninas dentadas, finamente aserradas sobre todo en la mitad basal.

Distribución. E.U.A: Arizona, Utah, Nuevo México, Nebraska, Colorado, Texas y Kansas. MEXICO: Chihuahua, Durango y Zacatecas.

Especies incluidas. De las tres especies aquí agrupadas solo una habita en México.

P.(L.) parilis (Bates), 1888:172 (BMNH;M;CAS;MHNCM)

P.(L.) fimbripes (LeC.) y P.(L.) opacicollis (Horn) tie-

nen amplia distribución en el sur de los E.U.A.

Hábitos y fenología. Viven en bosques de coníferas y encinares ubicados entre los 1,800 y 3,000 m de altitud, alimentándose del follaje de Juniperus y Pinus, entre los meses de junio a agosto (Saylor, 1940; Butler y Werner, 1961; Morón, 1981).

Grupo XI, SENEX

Diagnosis. Longitud total entre 11 y 21 mm. Cuerpo alargado, ovalado, más esbelto en los machos. Color castaño rojizo a castaño oscuro, opaco o mixto. Quilla del vértex bien marcada. Región posterior del vértex solo con puntuación lateral. Maza antenal masculina más larga que el funículo, y en ocasiones muy ancha y gruesa. Maza antenal femenina tan larga como el funículo o más corta que este. Labro ampliamente excavado, casi reniforme, con escasas sedas esparcidas.

Pronoto brillante, glabro o densamente setífero, con puntuación abundante. Elitros ligeramente aterciopelados, con puntuación fina y numerosa; con sedas cortas esparcidas o muy abundantes. Pigidio masculino semitriangular, muy convexo, o semicónico, brillante u opaco-aterciopelado, con abundantes sedas cortas o glabro. Pigidio femenino triangular, convexo, brillante o aterciopelado, con escasa cobertura setífera. Placa anal masculina variable, entera o hendidá, cóncava o convexa. Placa anal femenina con -

vexa o un poco aplanada, con puntuación setífera tosca.

Metatarsos masculinos con escasas sedas ventrales.

Uñas masculinas finamente aserradas o con un diente in-

termedio y solo la mitad basal del borde aserrada. Uñas

femeninas dentadas, con el borde basal finamente aserra-

do.

Distribución. E.U.A.: Texas, Nuevo México y Arizona. MEXICO:

Sonora, Tamaulipas, Coahuila, Durango, Chihuahua, Puebla, Veracruz

y Oaxaca.

Especies incluidas. Seis de las nueve especies co-
nocidas se encuentran en México.

P.(L.) senex (Horn), 1978:148

P.(L.) culminata (Bates), 1888:172 (BMNH)

P.(L.) maxima (Bates), 1888:172 (BMNH)

P.(L.) cushmani Saylor, 1940:109 (CAS)

P.(L.) bueta Saylor, 1940:115

P.(L.) yaqui Saylor, 1940:314

P.(L.) duncani Barret es exclusiva de Arizona; P.(L.) texensis Saylor solo se ha encontrado en Texas, y P.(L.) arizona Saylor se localiza en ambos estados de la unión americana.

Hábitos y fenología. Ocupan un amplio rango de asociaciones vegetales establecidas entre los 100 y los 3100 m de altitud; se les encuentra activas desde mayo hasta agosto. Solo se ha registrado a Juniperus sp. como huésped de P.(L.) duncani (Butler & Werner, 1961).

P. (Listrochelus) "incerta sedis"

Por la combinación de caracteres morfológicos que exhiben, y por su distribución peculiar las siguientes especies se han mantenido fuera de los grupos antes definidos:

P. (L.) disparilis (Horn), 1878:141 (CAS;M;ASU)

P. (L.) scuticeps (Bates), 1888:171 (BMNH;CAS;M)

P. (L.) oblongula (Bates), 1888:173 (BMNH;CAS;M;MHNCM)

P. (L.) obliquestriata Saylor, 1938:187

P. (L.) valia Saylor, 1940:113

P. (L.) durango Saylor, 1940:114

Es posible que, después de un análisis más preciso de muestras grandes, alguna de ellas, como P. oblongula, encabezen grupos independientes dentro del subgénero.

VI. BIOLOGIA, ECOLOGIA Y DISTRIBUCION DE Phyllophaga en MEXICO.

Como ha sido evidente a lo largo de este trabajo, las especies de Phyllophaga presentes en el territorio mexicano demuestran una gran capacidad de adaptación, que les ha permitido colonizar casi todos los biomas ubicados entre el nivel del mar y los 3500 m de altitud. A continuación se expone una síntesis de los escasos conocimientos acumulados hasta la fecha sobre la biología, la ecología y la distribución de estas importantes especies, destacando algunos de los factores que limitan o favorecen su expansión.

A) CICLO DE VIDA. El ciclo vital completo de las especies de este género puede tener una duración de un año (P. lanceolata, P. crinita, P. brevidens, P. ravidia, P. rubella), o de dos años (P. submucida, P. farcta, P. cribrosa, P. trichodes). En algunas especies se completa en seis meses, pero se conserva el ciclo univoltino (P. tristis), y en otras puede extenderse durante tres años, especialmente en climas fríos o extremos, ya que el factor temperatura es uno de los determinantes principales para la duración del ciclo vital (Reinhard, 1950; Islas, 1964; Ritcher, 1966; Villalobos, 1985).

Los huevecillos son depositados en el suelo húmedo, normalmente durante el final de la primavera o principio del verano, a la sombra de las plantas huésped, o en zonas con alta concentración de materia orgánica, a una profundidad de 10 a 20 cm, esparcidos en una área aproximada de 20 cm². El número promedio de estos huevos en algunas de las especies estudiadas es de: 7 en P. rubella (Islas, loc. cit.), 14 en P. sturmi, 23 para P. obsoleta y 28 para P. blanchardi (Morón, obs. pers.). La eclosión ocurre de dos a seis semanas después, dando lugar a las pequeñas larvas de primer estadio, las cuales se alimentan activamente con raíces finas, tallos subterráneos blandos, bulbos o materia orgánica durante un periodo que varía entre 20 y 60 días, hasta aumentar de 10 a 15 veces su peso inicial antes de la ecdisis para el segundo estadio, durante el cual incrementan de 5 a 7 veces su biomasa en el transcurso de 30 a 60 días.

De esta manera, la ecdisis para el tercer estadio larval ocurre entre agosto y octubre, originando a la fase más longeva y voraz de estas especies, que en las zonas tropicales o subtropicales se alimenta durante cuatro a ocho meses, y en las zonas templadas y frías durante siete a 14 meses, hasta aumentar de seis a ocho veces su peso antes de iniciar la etapa de prepupa. En las zonas frías o extremas las larvas de tercer estadio cesan de alimentarse y se inactivan durante parte del otoño y

el invierno, profundizando hasta 30 y 40 cm en el suelo para protegerse de las bajas temperaturas y la resequedad que afectan las capas superiores del substrato, como ha sido detallado para P. crinita en la región de Río Bravo, Tamaulipas (Rodríguez del Bosque, 1982), reanimándose en la primavera cuando ascienden nuevamente hasta los 10-20 cm de profundidad para continuar alimentándose hasta completar su desarrollo.

A finales del otoño o durante la primavera la larva de tercer estadio delimita una celda o cámara ovoide, compactando con sus excrementos las partículas de suelo que le rodean a una profundidad de 15-20 cm, en la cual expulsa todo el contenido del aparato digestivo y se inmoviliza como prepupa durante una o dos semanas antes de la ecdisis que da origen a la pupa exarada. La etapa de pupa transcurre durante 30-45 días en el otoño (P. cribrosa, P. farcta, P. tristis), o en la primavera (P. lanceolata, P. torta, P. submucida, P. crinita, P. brevidens, P. rubella), para dar lugar al imago, el cual permanece dentro de la celda en tanto madura su aparato reproductor y se incrementan la humedad y la temperatura para realizar sus primeras actividades en el exterior. En condiciones naturales la longevidad de los adultos varía entre 8 y 30 días, aún cuando las hembras de algunas especies pueden sobrevivir más de dos meses.

B) COMPORTAMIENTO. De acuerdo con cada especie, el comportamiento que exhiben los imagos después de emerger de la cámara pupal es variable; en la mayoría de los casos aparecen primero los machos, los cuales inician sus actividades de vuelo durante el crepúsculo o las primeras horas nocturnas, dirigiéndose en busca de sus plantas de alimentación, (que en ocasiones distan algunos kilómetros de su área de crecimiento larval), y una vez localizadas se posan para consumir su follaje durante la mayor parte de la noche hasta poco antes del amanecer, cuando retornan al área de partida para refugiarse en el suelo durante todo el día. Al parecer, en la mayoría de estas especies los vuelos nocturnos para alimentación no ocurren todas las noches, y los individuos de una población alternan sus salidas de tal modo que no se encuentran en actividad los mismos individuos cada noche.

En la época cuando las hembras empiezan a emerger los machos vuelan buscando un punto elevado, como un aramo o una simple hierba que sobresalga en la pradera, en donde posarse para percibir las feromonas femeninas y rastrear a su compañera potencial. Esta actitud es bastante común entre la mayor parte de las especies, y al parecer es el resultado de una notable desproporción sexual con origen aún desconocido, que varía entre seis y quince machos por cada hembra, (proporciones constatadas por medio de distintos métodos de colecta y observación), la cual propicia

una intensa competencia entre los machos por localizar y acopular con la hembra. En las especies con hábitos crepusculares o nocturnos, esta búsqueda y el acoplamiento se llevan a cabo en el suelo o en el follaje de la planta de alimentación; mientras que en las especies prátícolas diurnas o vespertinas los machos sobrevuelan a baja altura (40-90 cm) el terreno, con las lamelas antenales totalmente extendidas para localizar a las hembras, incluso antes de que emerjan del suelo.

Uno de estos casos pudo ser detalladamente observado por el autor de estas líneas en una pradera del Estado de México durante los últimos días del mes de mayo de 1974. Desde las 14:00 horas los machos de Phyllophaga (Phyllopaga) macrophylla (Bates) emergieron del suelo y levantaron el vuelo a una altura promedio de 80 cm, siguiendo trayectorias aparentemente erráticas, con una densidad tal, que a las 14:20 más de un kilómetro cuadrado de terreno, era sobrevolado por miles de individuos, que en ciertos puntos descendían aglomerándose en grupos de 10 a 20 sobre una pequeña porción de suelo y pasto no mayor de 10 cm^2 , en donde uno o dos minutos después emergía una hembra para ser acosada por todos los machos, que trataban de colocarse sobre ella para iniciar la cópula, para lo cual peleaban, empujándose con la cabeza, tratando de evitar que otros individuos logaran una posición favorable sobre la hembra (fig. 288), incluso desplazando a algún macho que,

habiéndose situado encima de ésta, no estuviera adecuadamente sujeto al pronoto y los bordes elitrales con sus uñas tarsales. Dos o tres minutos después, alguno de los machos lograba la posesión definitiva de la hembra, ocasionando el desinterés de los competidores, los cuales emprendían el vuelo en busca de otras hembras, mientras que la pareja recién formada iniciaba la cópula, que se extendía durante cuatro a siete minutos. Concluido el apareamiento, el macho se dejaba caer al piso mientras la hembra se desplazaba en busca de un sitio adecuado para enterrarse.

Cuando una hembra fecundada era localizada por otro macho que pretendiera montarla para otra cópula, ésta caminaba rápidamente tratando de deshacerse de él, incluso pasando por espacios estrechos entre el pasto y el suelo, en los que solo cabía uno de los dos, hasta conseguir desprenderse para excavar un refugio subterráneo.

Hacia las 14:50 horas toda la multitud de coleópteros desaparecía de la superficie, para reaparecer a las 15:40, 16:50, 17:45, 18:40 y 19:25 horas repitiendo en cada ocasión el mismo fenómeno, sin la interferencia de algún cambio evidente en las condiciones del tiempo, con excepción de la disminución gradual en la luminosidad. Aún cuando no se tuvo oportunidad de confirmarlo por medio de algún sistema de marcaje, se estima que los machos activos en cada ocasión eran los mismos que no habían copulado, debido a la gran densidad observada durante todos

los ciclos.

Por medio de experiencias rudimentarias de campo (Morón & Zaragoza, 1976:95) fué posible determinar que las hembras atraen a los machos distantes y desde el interior del suelo mediante alguna feromona, y que posteriormente, la forma del cuerpo y el movimiento son los que impulsan a los machos para intentar la cópula, pero la textura de la parte posterior de los élitros y de la placa pigidial parecen ser los responsables del inicio de la cópula, lo cual define un mecanismo de atracción sexual basado en una secuencia de estímulos olfatorios, visuales y táctiles, común en muchas especies de insectos crepusculares o nocturnos. Al parecer, el inicio de la cópula se determina por la ausencia de los competidores potenciales del macho adecuadamente ubicado sobre la hembra, cuya conducta de algún modo inhibe la producción de la feromona femenina que estimulaba a los otros machos.

La existencia de atrayentes sexuales producidos en el abdomen de las hembras de Melolonthinae ha sido demostrado con distintos grados de precisión en Phyllophaga lanceolata (Say) (Travis, 1939); Polyphylla decemlineata (Say) (Lilly & MacGinnis, 1965); Rhopaea magnicornis (Blackburn) (SooHoo & Roberts, 1965); y especialmente en el melolontino sud-oriental Costelytra zealandica (White), en el cual se comprobó que al menos uno de los agentes activos del atrayente sexual femenino es el fenol (Kelsey,

1967; Henzell, et al. 1969; Osborn & Hoyt, 1970; Henzell, 1970; Henzell & Lowe, 1970; Henzell et al. 1970). El alcance de dichos atrayentes observado en las especies citadas varía entre los 13 y los 182 m, dependiendo de la intensidad y dirección del viento.

En el caso de Phyllophaga (Tostegoptera) lanceolata descrito por Travis (1939) destaca el hecho de que la hembra no libera el atrayente sexual si no expone parte de su aparato genital externo, lo cual inmediatamente activa a los machos situados en un radio de hasta 18 m, muchos de los cuales tenían a su alcance visual a la hembra pero la ignoraban hasta que ésta exponía su genital liberando la supuesta feromona.

Conductas semejantes a la descrita para P. macrophylla se han observado en otras especies mexicanas, como P. vetula, pero con mucho menor intensidad y sin la frecuencia citada.

C) HUESPEDES. Los datos obtenidos hasta la fecha sobre los huéspedes de las larvas y adultos de las especies de Phyllophaga distribuidas en México se resumen en los cuadros 27, 28 y 29, basados en la información de Gibson y Carrillo (1959), Luginbill & Painter (1953), Butier & Werner (1961), Islas (1964), García-Martell (1964), Rodríguez del Bosque (1981-82), Ríos y Romero (1982), y Morón (1981, 1982, 1983, 1984), que en su mayoría se refie

ren a especies establecidas al norte del Eje Neovolcánico.

En estos cuadros se observa que los adultos tienen una notable preferencia por el follaje de las fagáceas, principalmente del género Quercus (23.7%), las leguminosas arbustivas o arborescentes (17.7%) y por las pináceas (11.8%); sin embargo, como falta mucha información sobre los hábitos de las especies tropicales y subtropicales es de esperarse que, tanto el número de familias de huéspedes, como los porcentajes de preferencia cambien notablemente una vez que se estudie con detalle la biología de la mayor parte de éstas. En concordancia con su mayor diversificación, las especies del subgénero Phyllophaga son las que tienen el rango más amplio de huéspedes vegetales, ya que consumen el follaje de los representantes de 23 familias de Angiospermas y de una familia de Gymnospermas (cuadro 29), mientras que las especies de Tostegoptera y Eugastra muestran una polifagia independiente de su diversidad específica.

Con los datos disponibles a la fecha solo puede decirse que las larvas prefieren las raíces de Gramíneas (35.7%), las de Leguminosas (14.2%), y las de Rosáceas (14.2%), sobre las de otros grupos vegetales, teniendo en cuenta que la mayor parte de esta información se ha generado durante estudios con plagas edafícolas, por lo cual casi todos los huéspedes citados en el cuadro 29 son plantas cultivadas, y en muchos casos se han perdido las

identidades de los escarabajos asociados con cada vegetal porque solo se han registrado como "gallina ciega" o "Phyllophaga sp."

Por otra parte, es probable que las larvas de varias especies se encuentren adaptadas al consumo de la materia orgánica de origen vegetal acumulada en el suelo, ya que se han encontrado adultos y larvas de Phyllophaga atra (Moser) bajo hojarasca en bosques de pino-encino; adultos tenerales de P. (Phytalus) nov. sp. dentro de troncos muy podridos en el bosque mesófilo de montaña (Morón, obs. pers.), y adultos de Phyllophaga (Phytalus) grupos "pruinosa" y "pallida", P. (Phyllophaga) grupos "anodentata" y "setidorsis", dentro de los depósitos de detritus formados por Atta mexicana en bosque tropical bajo caducifolio (Deloya, com. pers.).

D) ENEMIGOS NATURALES. Los adultos de Phyllophaga son depredados por una gran cantidad de especies de Mamíferos, Aves, Reptiles y Anfibios³², sobre todo en los períodos de primavera y verano, cuando se activan grandes concentraciones de escarabajos, pero no se ha comprobado algunas especificidad entre ellos. Muchos pájaros que

³² Según Leonard (1933) en Puerto Rico los adultos de Phyllophaga pueden constituir cerca de un 50% de la dieta estacional de los grandes sapos, como Bufo marinus, introducidos para auxiliar en el control de plagas.

Plantas-huésped de los adultos de Phyllophaga en México

Familia huésped	género y especie	No. registros verificados	Subgénero y grupos específicos de <u>Phyllophaga</u>	% del total de registros.
Aceraceae	<u>Acer negundo</u> <u>Acer</u> sp.	2	<u>Phyllophaga</u> (III) (XII)	1.48
Amaranthaceae	<u>Amaranthus</u> sp.	1	<u>Tostegoptera</u>	0.74
Anacardiaceae	<u>Rhus trilobata</u> <u>Rhus</u> sp.	4	<u>Phyllophaga</u> (III) (XI) (XII) <u>Tostegoptera</u>	2.96
Annonaceae	<u>Annona cherimolla</u>	1	<u>Phytalus</u> (III)	0.74
Betulaceae	<u>Alnus arguta</u> <u>Alnus</u> sp. <u>Betula</u> sp.	3	<u>Phytalus</u> (III) <u>Phyllophaga</u> (XI) <u>Phyllophaga</u> (XII)	2.22
Bignoniaceae	<u>Bignonia</u> sp.	1	<u>Phyllophaga</u> (XI)	0.74
Caprifoliaceae	<u>Lonicera</u> sp.	2	<u>Phyllophaga</u> (XI) (XII)	1.48
Chenopodiaceae	<u>Spinacia oleracea</u>	1	<u>Eugastra</u>	0.74
Compositae	<u>Senecio sanguisorbae</u> no identificada	2	<u>Phyllophaga</u> (XII) <u>Tostegoptera</u>	1.48
Convolvulaceae	<u>Convolvulus</u> sp.	1	<u>Tostegoptera</u>	0.74

CUADRO 2/ (Continuación)

Plantas-huésped de los adultos de Phyllophaga en México.

Familia huésped	género y especie	No. registros verificados	Subgénero y grupos específicos de <u>Phyllophaga</u>	% total de registros
Cornaceae	<u>Cornus</u> sp.	1	<u>Phyllophaga</u> (XI)	0.74
Ericaceae	<u>Arctostaphylos</u> sp.	1	<u>Phyllophaga</u> (III)	0.74
Fagaceae	<u>Quercus sideroxylla</u> <u>Q. undulata</u> <u>Q. hypoglaucoides</u> <u>Quercus oblongifolia</u> <u>Q. arizonica</u> <u>Q. emoryi</u> <u>Q. chihuahuensis</u> <u>Q. grisea</u> <u>Q. turbinella</u> <u>Q. gambelii</u> <u>Quercus</u> sp. <u>Fagus</u> sp.	3 1 3 3 4 5 2 3 3 2 1 2	<u>Phyllophaga</u> (III) (XII); <u>Phytalus</u> (V) <u>Phytalus</u> (V) <u>Phytalus</u> (V); <u>Phyllophaga</u> (III) (XII) <u>Phytalus</u> (V); <u>Phyllophaga</u> (XII) (XVI) <u>Phytalus</u> (V); <u>Phyllophaga</u> (I) (III) (XII) <u>Phytalus</u> (V); <u>Phyllophaga</u> (I) (III) (XII) <u>Listrochelus</u> (IV) <u>Phytalus</u> (VII); <u>Phyllophaga</u> (III) <u>Phyllophaga</u> (III) (XII); <u>Listrochelus</u> (IV) <u>Phyllophaga</u> (III) (XII) (XVI) <u>Phyllophaga</u> (XII) (XVI) <u>Listrochelus</u> (VI) <u>Phyllophaga</u> (XI) (XII)	23.70
Fouquieriaceae	<u>Fouquieria splendens</u>	1	<u>Listrochelus</u> (IV)	0.74
Garryaceae	<u>Garrya</u> sp.	1	<u>Phyllophaga</u> (III) (XII)	0.74
Gramineae	<u>Zea mays</u> <u>Triticum</u> sp. no identificada	3	<u>Eugastra</u> <u>Eugastra</u> <u>Tostegoptera</u>	2,22

Plantas-huésped de los adultos de Phyllophaga en México

Familia huésped	género y especie	No. registros verificados	Subgénero y grupos específicos de <u>Phyllophaga</u>	% total de registros.
Hamamelidaceae	<u>Hammamelis</u> sp.	2	<u>Phyllophaga</u> (XI) (XII)	1.48
Juglandaceae	<u>Juglans</u> spp.	4	<u>Phyllophaga</u> (III) (IX) (XI) (XII)	2.96
Leguminosae	<u>Cassia villosa</u> <u>Acacia cornigera</u> <u>Dalbergia glomerata</u> <u>Phaseolus</u> sp. <u>Acacia</u> sp. <u>Pithecellobium</u> sp. <u>Prosopis</u> sp. <u>Caesalpinia gilliesii</u> <u>Cercidium floridum</u> <u>Olneya tesota</u> <u>Vicia</u> sp. <u>Pisum</u> sp. <u>Cicer</u> sp. <u>Mimosa</u> sp. no identificada	1 2 1 2 3 1 3 1 3 2 1 1 1 1 1	<u>Chlaenobia</u> (I) <u>Chlaenobia</u> (1); <u>Phyllophaga</u> (I) <u>Phytalus</u> (I) <u>Phytalus</u> (IV); <u>Tostegoptera</u> <u>Phyllophaga</u> (VII) (XII); <u>Listrochelus</u> (II) <u>Phyllophaga</u> (XI) <u>Phyllophaga</u> (XII); <u>Listrochelus</u> (I) (II) <u>Phyllophaga</u> (XII) <u>Phyllophaga</u> (XII); <u>Listrochelus</u> (I) (II) <u>Listrochelus</u> (I) (II) <u>Tostegoptera</u> <u>Tostegoptera</u> <u>Tostegoptera</u> <u>Listrochelus</u> (IV) <u>Chlaenobia</u> (I)	17.77
Malvaceae	<u>Malva</u> sp. <u>Gossypium</u> spp.	2 1	<u>Phyllophaga</u> (XI), <u>Tostegoptera</u> <u>Eugastra</u>	2.22
Oleaceae	<u>Fraxinus</u> sp. <u>Olea</u> sp.	1 2	<u>Phyllophaga</u> (III) <u>Phyllophaga</u> (XI) (XII)	2.22

CUADRO 27 (Continuación)

Plantas-huésped de los adultos de Phyllophaga en México

Familia huésped	género y especie	No. registros verificados	Subgénero y grupos específicos de <u>Phyllophaga</u>	% del total registros
Onagraceae	<u>Oenothera</u> sp.	1	<u>Phyllophaga</u> (III)	0.74
Pinaceae	<u>Juniperus</u> sp.	8	<u>Phytalus</u> (V); <u>Phyllophaga</u> (III); <u>Listrochelus</u> (IV) (V) (VI) (IX) (X) (XI)	11.85
	<u>Pinus teocote</u>	1	<u>Phyllophaga</u> (XVI)	
	<u>P. chihuahuana</u>	2	<u>Phyllophaga</u> (III) (XIII)	
	<u>P. ponderosa</u>	1	<u>Listrochelus</u> (IX)	
	<u>Pinus</u> sp.	4	<u>Listrochelus</u> (VI) (X); <u>Phyllophaga</u> (XI) (XII)	
Platanaceae	<u>Platanus racemosa</u>	3	<u>Phyllophaga</u> (III) (XI) (XII)	2.22
Primulaceae	<u>Primula</u> sp.	1	<u>Tostegoptera</u>	0.74
Rhamnaceae	<u>Rhamnus baetulaefolia</u>	1	<u>Phytalus</u> (V)	4.44
	<u>Condalia</u> sp.	5	<u>Phytalus</u> (V); <u>Phyllophaga</u> (III) (XII); <u>Listrochelus</u> (II) (III)	
Rosaceae	<u>Crataegus</u> sp.	2	<u>Phytalus</u> (III); <u>Phyllophaga</u> (VIII)	4.44
	<u>Rosa</u> sp.	4	<u>Phyllophaga</u> (III) (IX) (XI) (XII)	
Solanaceae	<u>Nicotiana glauca</u>	1	<u>Phyllophaga</u> (XII)	0.74
Salicaceae	<u>Salix</u> sp.	2	<u>Phyllophaga</u> (XI) (XII)	1.48

CUADRO 28

Distribución de los huéspedes vegetales entre los subgéneros de Phyllophaga

Subgénero de <u>Phyllophaga</u>	No. de especies de cada subgénero en México	Número de familias de sus huéspedes vegetales conocidos			
		Angiospermas		Gymnospermas	Totales
		Monocotiledóneas	Dicotiledóneas		
<u>Phyllophaga</u>	125	2	21	1	24
<u>Listrochelus</u>	55	1	4	1	6
<u>Phytalus</u>	41	-	6	1	7
<u>Chlaenobia</u>	10	-	1	-	1
<u>Eugastra</u>	2	1	2	-	3
<u>Tostegoptera</u>	1	1	7	-	8

CUADRO 29

Plantas huésped de las larvas de Phyllophaga en México

Familia huésped	Género y especie	% del total de registros	Especies de <u>Phyllophaga</u> asociadas.
Chenopodiaceae	<u>Beta vulgaris</u> <u>Spinacea oleracea</u>	7.1	no identificadas <u>P. (P.) crinita</u>
Convolvulaceae	<u>Ipomoea batatas</u>	3.5	no identificadas
Gramineae	<u>Zea mays</u> <u>Oryza sativa</u> <u>Triticum vulgare</u> <u>Sorghum vulgare</u> <u>Cynodon sp.</u> <u>Bouteloa sp.</u> <u>Poa sp.</u> <u>Hilaria sp.</u> <u>Bromus sp.</u> <u>Saccharum spp.</u>	35.7	<u>P. (P.) ravida</u> <u>P. (P.) dentex</u> <u>P. (P.) blanchardi</u> <u>P. (P.) vetula</u> <u>P. (P.) crinita</u> <u>P. (P.) brevidens</u> <u>P. (L.) cavata</u>
Leguminosae	<u>Phaseolus spp.</u> <u>Cicer arietinum</u> <u>Vicia faba</u> <u>Arachis hypogaea</u>	14.2	<u>P. (P.) brevidens</u>
Liliaceae	<u>Allium cepa</u>	3.5	<u>P. (P.) brevidens</u>
Pinaceae	<u>Pinus patula</u> <u>P. ponderosa</u>	7.1	<u>P. (P.) rubella</u> <u>P. (L.) falsa</u>
Rosaceae	<u>Rosa spp.</u> <u>Pyrus spp.</u> <u>Fragaria spp.</u> <u>Prunus spp.</u>	14.2	no identificadas
Solanaceae	<u>Solanum tuberosum</u> <u>Capsicum annum</u> <u>Lycopersicum sculentum</u>	10.7	no identificadas
Umbelliferae	<u>Daucus carota</u>	3.5	no identificadas <u>P. (P.) crinita</u>

habitan los bosques templados de México tienen una habilidad especial para desprender el abdomen de estas presas, blando y rico en nutrientes, dejando intacto el resto del cuerpo, por lo cual en ocasiones pueden encontrarse numerosos restos con estas características esparcidos en el piso del bosque (obs. pers.).

Aquellos mamíferos de los géneros Taxidea, Procyon, Mephitis, Didelphis, Bassariscus, Dasypus, Nassua y Sorex, entre otros, que se alimentan con invertebrados edafícolas también consumen con frecuencia a las larvas y pupas de Phyllophaga.

Entre los invertebrados depredadores de los adultos de Phyllophaga encontramos a los Coleópteros Carabidae del género Calosoma (Allen, 1975), a diversas especies de hormigas, a los Arácnidos Aranea de las familias Thomisidae y Agelenidae, como Xysticus apachecus, X. gulosus y Agelenopsis sp. respectivamente, que han sido observados depredando sobre especies de los subgéneros Listrochelus y Phyllophaga (Davis, 1919; Jennings, 1974; y obs. pers.); en tanto que sus larvas pueden ser atacadas por coleópteros Carabidae de los géneros Chlaenius, Scaphinotus, Harpalus, Carabus, Agonum, Evarthrus y Pterostichus, entre otros (Allen, 1975; Lim et al, 1981) o por larvas de Dípteros Asilidae Asilus spp. y Diogmites spp. (Daniels, 1966; Lim et al, 1981).

Diversos ácaros de las familias Acaridae (Tyrophagus sp.) y Ancoetidae se han encontrado asociados con los imágos y larvas de Phyllophaga, pero aún no se ha determinado qué tipo de biorelación tienen con éstos, aparte de la forresia (Lim, et al. 1981).

Entre los insectos parasitoides de las larvas de Phyllophaga se han citado los Himenópteros de las familias Tiphidae, Scoliidae y Pelecinidae, de los géneros Tiphia, Campsomeria, Scolia y Pelecinus (Berberet & Helms, 1970; Richards & Davies, 1977); así como los Dípteros Tachinidae de los géneros Dexia (Islas, 1964), Microphthalma y Ptilodexia, Eutrixa y Cryptomeigenia, que parasitan a los adultos de P. anxia en Canadá (Lim et al, 1981).

Las larvas de Phyllophaga y otros géneros próximos de Melolonthinae pueden ser huéspedes intermediarios de los Acantocéfalos Macracanthorhynchus hirudinaceus; son parasitadas por Nemátodos de los géneros Neoapectana y Mermis; por Protozoarios Microsporidios o Eugregarinidos como Pseudomonocystis, Adelina, Gregarina y Actinocephalus (Berberet & Helms, 1970; Weiser, 1977) que ocupan el intestino o la cavidad celómica de estas larvas.

Se han registrado varias especies de hongos parásitos de estos coleópteros, entre los que destacan los Deuteromicetos Beauveria spp. ("muscardina blanca"), Metarrhizium spp. ("muscardina verde"), y el Ascomiceto Cordyceps ravenelli (Hammond, 1961; Weiser, 1977), que

inclusive han sido empleados como elementos de control biológico para la "gallina ciega", al igual que las bacterias Bacillus popilliae, B. fribourgensis y B. lentimorbus, que ocasionan la "enfermedad lechosa" ("Milky disease"), de gran éxito como control del "escarabajo japonés" (Popillia japonica). También se han encontrado rickettsias y virus patógenos para estos escarabajos, como Rickettsiella melolonthae y los Vagoiavirus, que ocupan y destruyen principalmente las células del cuerpo graso causando la muerte de las larvas (Weiser, 1977; Coppel & Mertins, 1977).

Como en otros casos, este campo de estudio prácticamente no ha sido cultivado en México, y resulta evidente que puede ser de un gran interés, tanto desde el punto de vista biológico, como del económico.

E) DIVERSIDAD Y PREDOMINIO LOCALES. El número de especies de Phyllophaga y su predominio en cada localidad depende de la ubicación altitudinal y latitudinal de ésta, del grado de perturbación de ese ecosistema y de la abundancia y diversidad de otras especies de Melolonthidae con hábitos similares que pueden representar una competencia en el microhabitat de las larvas, como los miembros de los géneros Anomala (Rutelinae, Anomalini), Diplotaxis (Melolonthinae-Melolonthini), Cyclocephala, Dyscinetus, Ancognatha (Dynastinae, Cyclocephalini) y Orizabus (Dynastinae-Pentodontini).

En el transcurso de 15 años de recolectas y muestras sistemáticas, cualitativos y cuantitativos, en once localidades ubicadas en diferentes biomas representativos de la Zona de Transición Mexicana (mapa 6) se ha observado que las especies de Phyllophaga normalmente predominan sobre las especies de otros géneros en aquellas localidades situadas por arriba de los 2000 m de altitud, aún cuando (como puede apreciarse en el cuadro 30) en algunas localidades tropicales recientemente perturbadas (Boca del Chajul, Chis.) llegan a predominar sobre los otros géneros con larvas edafícolas rizófagas, tal vez debido a su mayor adaptabilidad o "agresividad ecológica"; o en otras localidades subtropicales también pueden predominar debido a la historia biogeográfica peculiar del área (como en Jojutla, Mor.) en donde además de la mezcla de elementos con distintas afinidades en el fondo de la Cuenca del Balsas, existe una larga tradición en el manejo de agrosistemas, cuya diversidad también influye en la disponibilidad de un mayor número de microhabitat.

En algunas zonas tropicales y subtropicales situadas por abajo de los 1800 m el predominio corresponde a las especies de Cyclocephala (Los Tuxtlas, Ver.; Otongo, Hgo.), o se equilibra entre Phyllophaga y Cyclocephala (Molango, Hgo.), en tanto que en zonas ubicadas fuera de la influencia directa de los elementos neotropicales, con condiciones climáticas rigurosas (Baja California), o su

jetas a aplicaciones constantes de insecticidas (Calvillo, Ags.) el predominio pertenece a las especies de Diptotaxis (cuadro 30), cuya menor talla y ciclos de vida cortos parecen ser más adecuados para la explotación eficiente de esos microhabitat inestables³³.

Por otra parte, el número de especies de Phyllophaga se incrementa más en relación directa con la altitud que con la latitud (cuadro 31), y localmente su diversidad es mayor en las zonas ubicadas por arriba de los 1000 m (con excepción de la Península de Baja California, sujeta a condiciones ecológicas y biogeográficas especiales), ya que por debajo de esta cota usualmente existen más especies de Cyclocephala o de Anomala que de Phyllophaga en cada localidad, lo cual puede considerarse como una evidencia de su ancestría septentrional. Además es interesante apuntar que la composición específica de Phyllophaga en cada localidad es mucho más rica que la de Anomala y Cyclocephala, cuyas especies al tener mayor rango de distribución se repiten aún en áreas muy distantes y a lo largo de clinas o transectos.

³³ Aunque muchas especies de Phyllophaga parecen ser extremadamente resistentes a las modificaciones severas de su habitat original, a los insecticidas y a otros tóxicos o contaminantes urbanos, como P. vetula, P. blanchardi, P. obsoleta y P. ravida, que sobreviven en unos cuantos centímetros cuadrados de césped rodeado de pavimentos.

Las especies de los géneros mencionados siguen distintas estrategias que al parecer disminuyen o evitan la competencia entre los adultos; la más notable de ellas es la especialización sobre recursos alimentarios tan diferentes como los cuerpos florales (explotados por muchas especies tropicales de Cyclocephala³⁴) y el follaje de árboles, arbustos o herbáceas (como ya se indicó en el inciso C del presente capítulo). Una segunda estrategia la constituye su distribución temporal, como la ilustrada en las figuras 294 y 295, en donde puede apreciarse como en una localidad ubicada por arriba de los 2000m de altitud las especies de Phyllophaga realizan sus actividades de vuelo, alimentación y apareamiento entre las 20 y las 24 horas, mientras que las especies de Anomala, Ancognatha y Diplotaxis tienen su principal actividad entre las 20 y 22 horas, y en una localidad situada a 650 m de altitud las especies de Phyllophaga se comportan casi exclusivamente como post-crepusculares, en tanto que las especies de Anomala y Cyclocephala predominan como nocturnas (Morón, 1981; Morón y Terrón, 1981).

³⁴ Los imagos de más de siete especies de Cyclocephala se han observado alimentándose dentro de inflorescencias de Aráceas en Veracruz, Chiapas y Quintana Roo, así como en inflorescencias de Palmáceas propias del sotobosque tropical. (Morón, 1977).

Aún entre las mismas especies de Phyllophaga se han podido observar fenómenos que implican un cierto desplazamiento temporal en la actividad de los imagos, como el que se muestra en la figura 296, en donde bajo el predominio notable y constante de una especie, otras dos exhiben actividad nocturna decreciente (Morón, 1981). Estas diferencias en la hora de actividad (crepuscular, nocturna temprana y nocturna tardía), además de disminuir la competencia interespecífica, parecen evitar la acción de ciertos depredadores exclusivamente crepusculares o nocturnos.

La tercera estrategia a considerar es la distribución espacial, con la cual las especies simpátricas distribuyen su predominio en una área pequeña en relación con la variación de la composición de la vegetación, que en México frecuentemente está asociada con los gradientes altitudinales y con la orientación de laderas, como ha sido posible comprobar en la cañada de Otongo, Hidalgo, en donde con una área poco mayor a los 8 km² existe una pendiente de 700 m que favorece el establecimiento de varios tipos de comunidades vegetales en las cuales habitan 16 especies de Phyllophaga cuyo predominio cambia entre las cotas que aproximadamente delimitan cada tipo de vegetación (fig. 297).

La distribución estacional constituye la cuarta estrategia que siguen estas especies de Melolonthidae en México, que en las áreas tropicales o subtropicales per-

mite a los imagos de Cyclocephala el extender su actividad durante la mayor parte del año, en tanto que los adultos de Phyllophaga rara vez se encuentran activos en otoño e invierno y con frecuencia solo vuelan durante la primavera o el verano; pero en aquellas localidades con clima riguroso esta estrategia no es viable, y todas las especies desarrollan su actividad solo en el período más favorable del año (cuadro 32).

Por otra parte, durante las prospecciones para estimar la densidad de larvas de Phyllophaga en algunas localidades, se ha encontrado toda una gama de variaciones cuyos factores determinantes aún son desconocidos. Por principio, se puede decir que su distribución en terrenos con condiciones aparentemente uniformes no es homogénea, sino que se distribuyen en "manchones" con extensión variable, que tal vez deriven de sitios atractivos para la oviposición, producto de acumulaciones fortuitas de materia orgánica que, de acuerdo con King (1977), actúa como fagoestimulante para las larvas rizófagas estrictas, (y tal vez funciona como atrayente para las especies rizófagas facultativas). De esta forma y atendiendo a la escasa capacidad de desplazamiento horizontal que tienen las pequeñas larvas, podrían explicarse las notables densidades que llegan a alcanzar en algunas localidades, en donde no siempre deterioran irreversiblemente a sus huéspedes debido al consumo de un alto porcentaje del sistema radicular.

Predominio porcentual de las especies de siete géneros de Melolonthidae con larvas edáficas rizófagas en 12 localidades de la Zona de Transición Mexicana.

Localidad	Altitud m.snm.	<u>Phyllophaga</u>	<u>Anomala</u>	<u>Diplotaxis</u>	<u>Cyclocephala</u>	<u>Ancognatha</u>	<u>Dyscinetus</u>	<u>Orizabus</u>
Boca del Chajul, Chis.	110	71.2	5.8	0.5	21.5	-	0.7	-
Los Tuxtlas, Ver.	150	16.5	10.2	8.2	62.4	-	2.4	-
Baja California Sur*	100-1600	30.8	7.9	55.8	5.3	-	-	-
Soconusco, Chis.**	100-500	34.3	10.4	28.9	26.2	-	-	-
Jojutla, Mor.***	950	69.4	5.4	14.1	10.8	-	-	-
Otongo, Hgo.	650-1000	31.4	22.7	2.5	43.0	-	0.1	0.07
Molango, Hgo.	1650	34.2	25.5	3.2	34.2	0.11	0.22	2.4
Sierra Norte Chis.**	1600-1700	19.7	8.8	2.9	66.3	2.1	-	-
Calvillo, Ags.****	1700	9.8	1.5	84.9	0.2	0.2	-	3.2
Zacualtipán, Hgo.	2000	66.0	4.0	0.42	16.7	3.5	1.7	7.3
La Michilía, Dgo.	2400	67.8	0.64	24.1	-	6.1	-	1.1
Villa de Allende, Edo. de México.	2500	58.0	2.7	32.3	-	-	0.34	6.5

*datos preliminares, basados en Saylor, 1948 y Vaurie, 1958;1960.

**datos preliminares del autor.

***Deloya, 1984 y com. pers.

****según Escoto, 1984.

Los demás datos se basan en Morón, 1975;1979;1980;1981; Morón y Zaragoza, 1976; Morón, Villalobos y Deloya, 1985.

CUADRO 31

Diversidad porcentual de las especies de siete géneros de Melolonthidae con larvas edafícolas rizófagas en 12 localidades de la Zona de Transición Mexicana.

Localidad	Altitud m.snm.	<u>Phyllophaga</u>	<u>Anomala</u>	<u>Diplotaxis</u>	<u>Cyclocephala</u>	<u>Ancognatha</u>	<u>Dyscinetus</u>	<u>Orizabus</u>
Boca del Chajul, Chis.	110	22.2	22,2	11.1	38.8	-	5.5	-
Los Tuxtlas, Ver.	150	30.4	13.0	8.6	43.4	-	4.3	-
Baja California Sur*	100-1600	32.1	7.1	53.5	7.1	-	-	-
Soconusco, Chis.**	100-500	24	28	24	24	-	-	-
Jojutla, Mor.***	950	48.3	22.5	19.3	9.6	-	-	-
Otongo, Hgo.	650-1000	37.2	20.9	16.2	20.9	-	2.3	2.3
Molango, Hgo.	1650	35.7	21.4	10.7	21.4	3.5	3.5	3.5
Sierra Norte Chis.**	1600-1700	22.2	11.1	22.2	38.8	5.5	-	-
Calvillo, Agos.****	1700	41.6	12.5	33.3	4.1	4.1	-	4.1
Zacualtipán, Hgo.	2000	40.9	18.1	4.5	18.1	4.5	4.5	9.0
La Michilía, Dgo.	2400	46.1	15.3	23.0	-	3.8	-	11.5
Villa de Allende, Edo. de México.	2500	47.3	10.5	15.7	-	-	5.2	21

*datos preliminares, basados en Saylor, 1948 y Vaurie, 1958;1960.

**datos preliminares del autor.

***Deloya, 1984 y com.pers.

****según Escoto, 1984. Los demás datos se basan en Morón, 1975;1979;1980;1981;Morón y Zaragoza, 1976;Morón, Villalobos y Deloya, 1985.

CUADRO 32

Distribución estacional de los adultos de cuatro géneros de Melolonthidae en cuatro localidades mexicanas.

Localidad	Altitud (m.snm)	INVIERNO	PRIMAVERA	VERANO	OTOÑO	
Boca del Chajul, Chis.	110 m.snm					
		<u>Phyllophaga</u>	-	365	1	-
		<u>Cyclocephala</u>	5	70	12	24
		<u>Anomala</u>	9	15	4	2
Los Tuxtlas, Ver.	150 m.snm					
		<u>Phyllophaga</u>	-	340	-	-
		<u>Cyclocephala</u>	60	730	340	150
		<u>Anomala</u>	30	110	60	-
Otongo, Hgo.	650 m.snm					
		<u>Phyllophaga</u>	-	735	79	-
		<u>Cyclocephala</u>	-	1030	57	24
		<u>Anomala</u>	-	522	59	2
La Michilía, Dgo.	2400 m.snm					
		<u>Phyllophaga</u>	-	1053	207	-
		<u>Anomala</u>	-	7	2	-
		<u>Ancognatha</u>	-	81	35	-

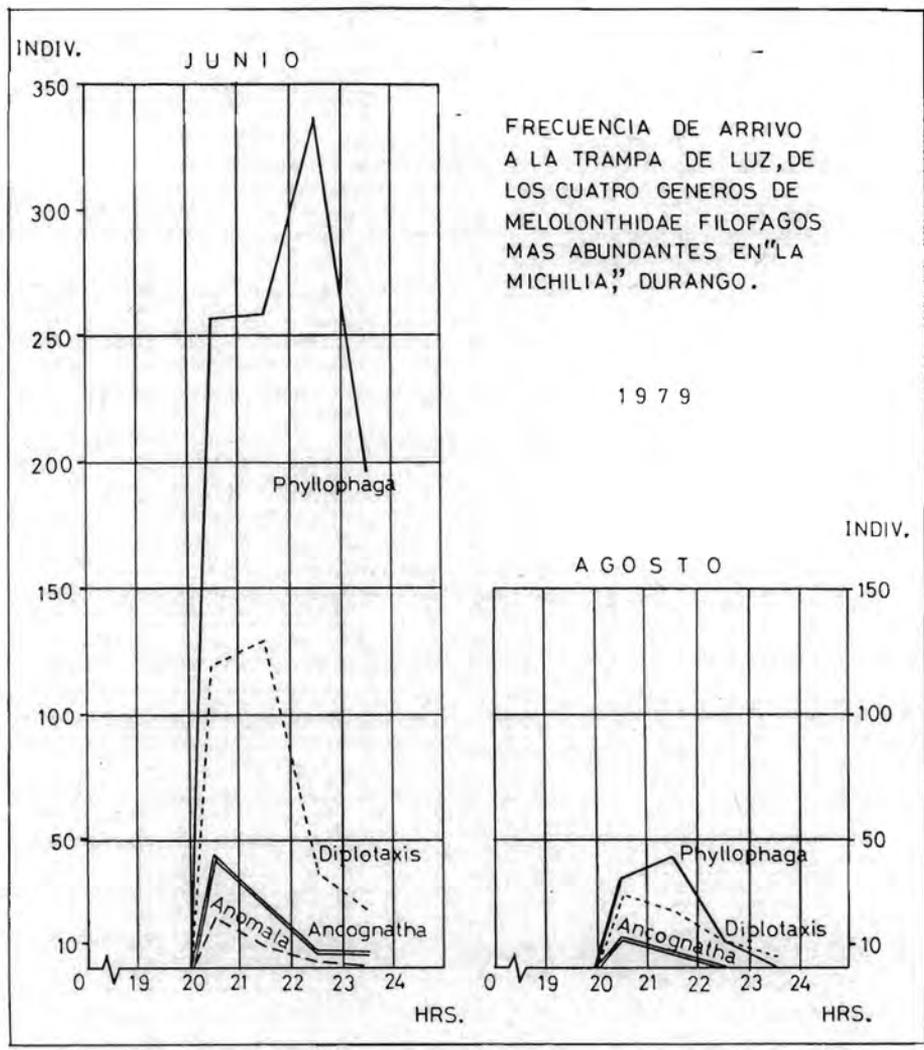


Fig. 294. Predominio de los imagos de *Phyllophaga* spp. capturados con trampa de luz en Piedra Herrada, Zona de Amortiguación, Reserva de la Biosfera "La Michilía", Dgo., a 2400 m de altitud (Morón, 1981).

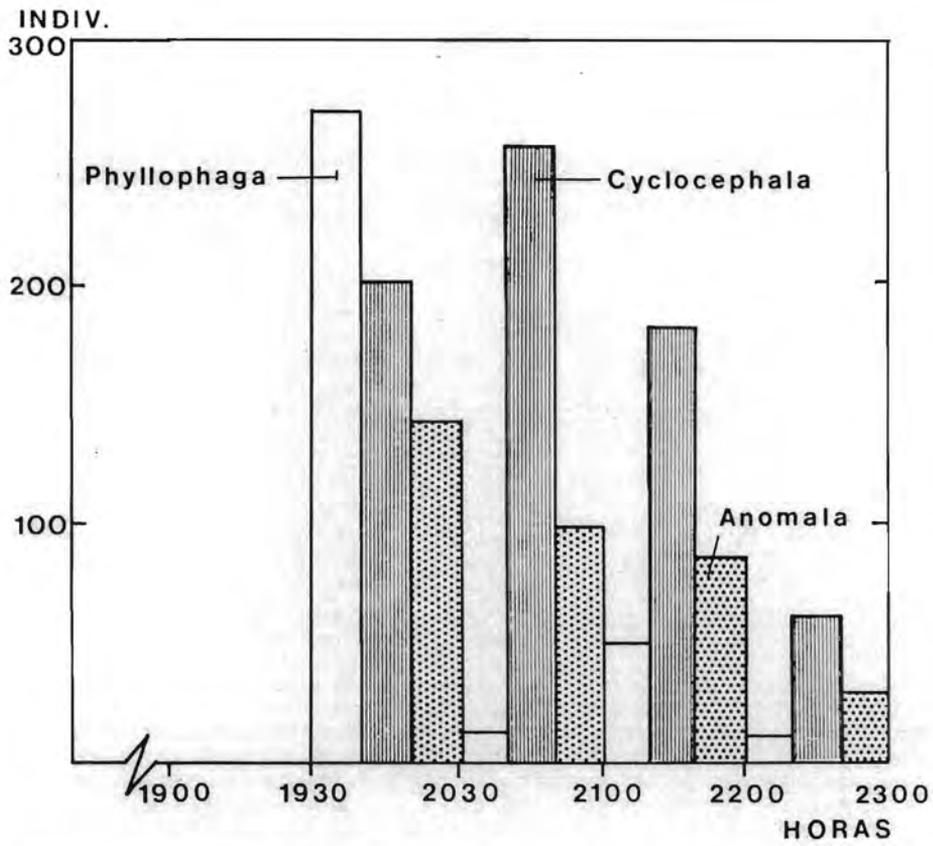
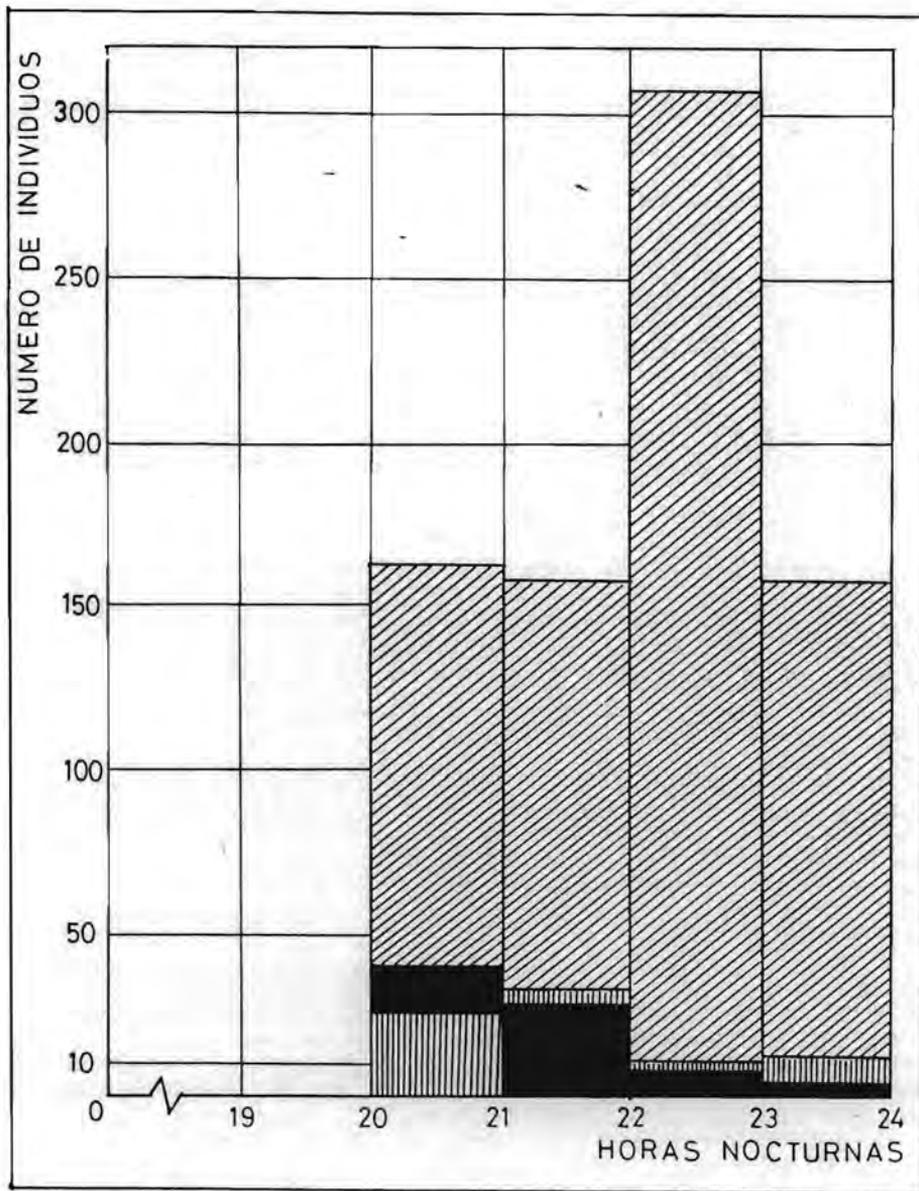


Fig. 295. Distribución de la actividad de vuelo en las especies de *Phyllophaga*, *Anomala* y *Cyclocephala*, registrada con trampa de luz en la Cañada de Otongo, Hgo., durante el mes de mayo a 650 m de altitud.



- Phyllophaga (P.) cribricollis* (Blanch.)
- P. (P.) longipilosa* (Bates)
- P. (Listrochelus) cavata durangoensis* (Bates)

Fig. 296. Distribución de la actividad de vuelo en tres especies de *Phyllophaga* simpátrica en Piedra Herrada, zona de Amortiguación de la Reserva de la Biosfera, "La Michilía", Dgo., a 2400 m de altitud (Morón, 1981).

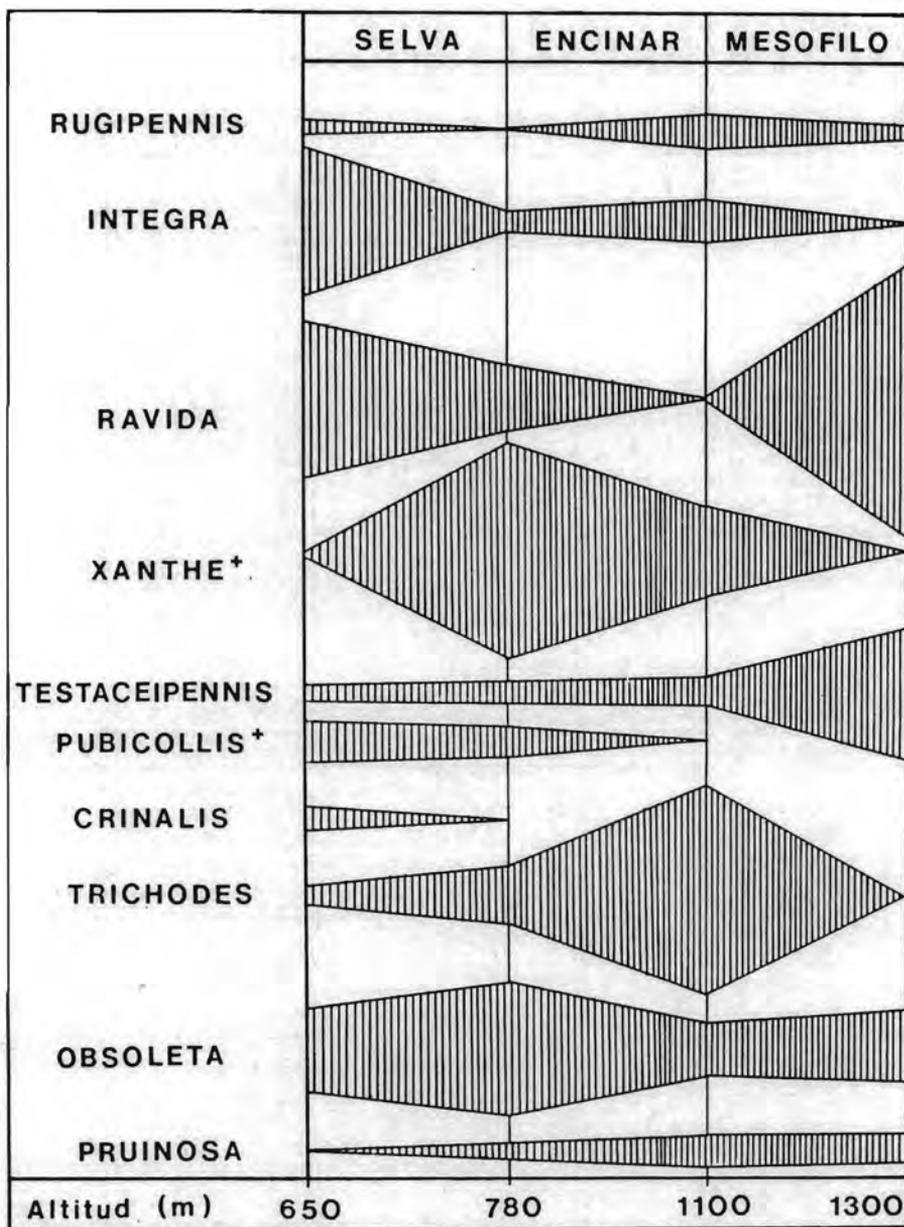


Fig. 297. Distribución espacial del predominio porcentual de diez especies de *Phyllophaga* en un gradiente altitudinal en la cañada de Otongo, Hgo., durante el mes de mayo. (+) = identidad preliminar.

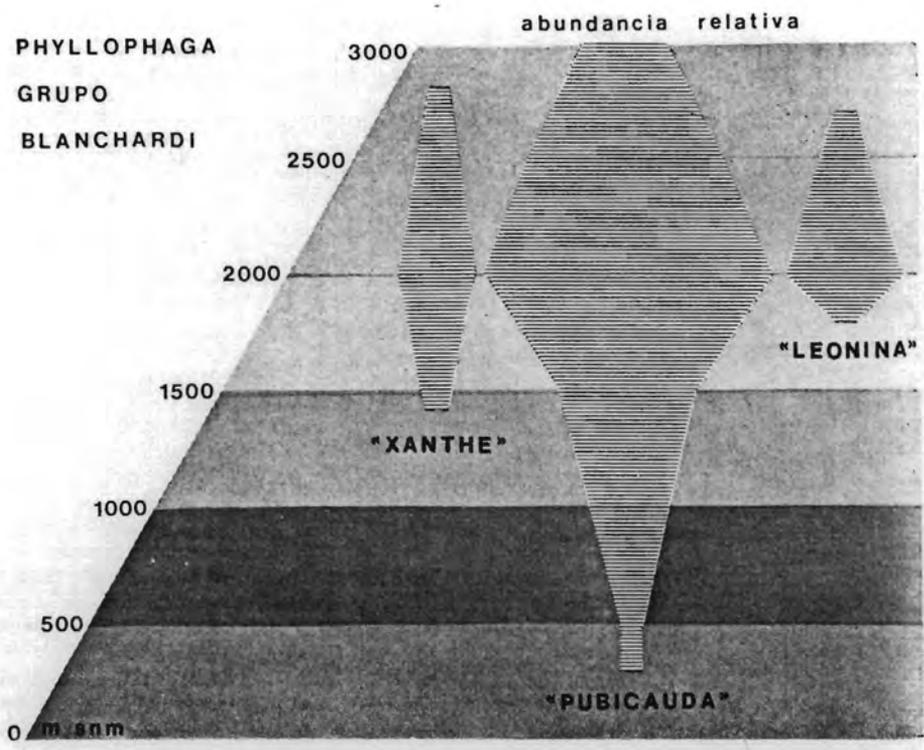


Fig. 298. Abundancia relativa de las especies de *P.* (*Phyllophaga*) grupo "blanchardi" en un gradiente altitudinal. La amplitud de las gráficas indica la cantidad de registros para las especies de cada complejo.

Densidad de larvas de Phyllophaga en varias localidades de México

Especie	Localidad	Huéspedes	Suelo	Insolación	larvas/m ²
<u>P. rubella</u> *	San Cayetano, Méx.	<u>Pinus patula</u>	moderada, profundo arcillo-arenoso	moderada	45-97
<u>P. trichodes</u> **	Laguna Verde, Ver.	pastos	moderada, profundo arcillo-arenosa	acentuada	107-316
<u>P. brevidens</u>	Yautepec, Mor.	caña de azúcar	profundo - franco	moderada	15-50
<u>P. brevidens</u>	Casasano, Mor.	caña de azúcar	muy somero-arcilloso	moderada	3
<u>P. cavata</u>	La Michilfa, Dgo.	pastos	somero-migajón-arenoso	moderada	12
<u>P. cavata</u>	La Michilfa, Dgo.	pastos	somero-migajón-arenoso	atenuada	7
<u>P. cavata</u>	La Michilfa, Dgo.	pastos y trébol	somero-migajón-arenoso	acentuada	29
<u>P. vetula</u>	Xochimilco, D.F.	pastos	franco-somero	acentuada	21-110
<u>P. obsoleta</u>	Tepeoco, Hgo.	pastos	arcilloso-somero	acentuada	3
<u>P. obsoleta</u>	Otongo, Hgo.	pastos	arcilloso-muy somero	acentuada	2

* según datos de Islas, 1964.

** según datos de Villalobos, 1984.

La densidad de estas larvas por unidad de superficie también depende del tipo de suelo, su profundidad, humedad y cantidad de fragmentos de roca presentes, así como de la insolación que recibe el piso (cuadro 33).

De acuerdo con las observaciones preliminares del autor y con los datos de Lavelle et al. (1981) y Villalobos (1984) el tamaño y la densidad de las larvas de Phyllophaga les confieren una gran importancia como integrantes de la macrofauna edáfica en muchos de los ecosistemas de la Zona de Transición Mexicana, ya que su biomasa por m^2 , estimada en peso fresco, varía de 28 a $159g/m^2$ en los pastizales tropicales situados entre los 50 y 800m de altitud (Laguna Verde, Ver.), lo cual representa entre el 25 y el 95% del total de la biomasa de invertebrados edáficos encontrados, mientras que en los bosques tropicales su biomasa varía entre los 2 y $25g/m^2$, que son equivalentes del 4 al 65% del total de la biomasa de invertebrados cuantificada.

F) DISTRIBUCION ALTITUDINAL. Las especies de Phyllophaga muestran una compleja distribución en las montañas, y planicies mexicanas, derivada de sus propios movimientos de invasión, de su tolerancia climática, de sus activos procesos de diversificación, y de los fenómenos de retracción y expansión de las comunidades vegetales ante los cambios climáticos y orogénicos acaecidos cuando menos en los últimos 20 millones

de años.

El subgénero Phyllophaga muestra una distribución altitudinal que abarca desde el nivel del mar hasta los 3,000 m con 14 grupos de especies representados entre el nivel del mar y los 1000m, 12 grupos entre los 1000 y 2000 m, y siete grupos entre los 2000 y 3000 m (cuadro 34). El subgénero Phytalus exhibe una distribución altitudinal que comprende desde el nivel del mar hasta los 3,400 m, con cinco grupos de especies representados entre el nivel del mar y los 1000 m, siete grupos entre los 1000 y 2000 m, seis grupos entre los 2000 y 3000 m, y solo un grupo supera la cota de los 3000 m; mientras que los dos grupos de especies del subgénero Chlaenobia están limitados entre el nivel del mar y los 1800 m de altitud (cuadro 35). Por su parte, el subgénero Listrochelus muestra una distribución que abarca desde el nivel del mar hasta los 3100 m de altitud, con siete grupos de especies representados entre el mar y los 1000 m, ocho grupos entre los 1000 y 2000 m, y cuatro grupos entre los 2000 y 3000 m (cuadro 36).

En un análisis general preliminar se puede apreciar que la franja altitudinal que posee el mayor número de grupos de especies representados (28) es la que abarca de los 500 a los 1000 m, seguida por la franja de 1500 a 2000 m, que contiene representantes de 27 grupos específicos; pero si analizamos la distribución altitudinal de

Phyllophaga a nivel específico encontramos frecuentemente que la diversidad se acentúa entre las cotas de 1500 a 2500 m, como en el caso de las especies de Phytalus o en el caso de las especies de P. (Phyllophaga), grupo "blanchardi" (fig. 298).

Concientes de la necesidad de completar muchos registros altitudinales para la mayor parte de las especies de este género, consideramos que este tipo de distribución es uno de los factores más destacados a estudiar para comprender sus fenómenos de especiación, y la importancia de las montañas mexicanas como centros de diversificación de Phyllophaga, así como para sostener la idea de que en muchos casos las tierras bajas tropicales han sido colonizadas principalmente por elementos desarrollados en las montañas adyacentes.

G) DISTRIBUCION LATITUDINAL. Las especies de Phyllophaga también tienen una distribución amplia y compleja en sentido latitudinal dentro del territorio mexicano, a causa de los mismos factores que determinan su distribución altitudinal, a los que podemos agregar su probable ancestría asiática.

CUADRO 34

Distribucion altitudinal de los grupos de especies de Phyllophaga (s.str.) en México.

Grupos de especies <u>Phyllophaga</u> (s.str.)	Distribución altitudinal (m)							
	0	500	1000	1500	2000	2500	3000	3500
Rorulenta	*****	*****						
Ephilida	*****	*****						
Fucata	*****	*****	*****	*****				
Submucida	*****							
Blanchardi		*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Schizorhina		*****	*****	*****	*****	*****	*****	
Molopia					*****	*****	*****	
Ignava		*****	*****	*****	*****			
Ravida	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	
Maculicollis	*****	*****						
Anodentata	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	
Rugipennis	*****	*****	*****	*****				
Setidorsis	*****	*****	*****					
Porodera		*****	*****	*****				
Heteronycha				*****	*****	*****	*****	
Testaceipennis	*****	*****	*****					

CUADRO 35

Distribución altitudinal de los grupos de especies de P. (Phytalus) y P. (Chlaenobia) en México

Grupos de especies <u>P. (Phytalus)</u>	Distribución altitudinal (m)							
	0	500	1000	1500	2000	2500	3000	3500
Pruinosa	*****	*****	*****					
Senicula					*****	*****	*****	
Bucephala		*****	*****	*****	*****	*****		
Lineata				*****	*****	*****		
Macrocera		*****	*****	*****	*****	*****		
Obsoleta	*****	*****	*****	*****	*****			
Pallida	*****	*****	*****					
Pentaphylla			*****	*****	*****	*****		
Grupos de especies <u>P. (Chlaenobia)</u>								
Vexata	*****	*****	*****	*****				
Latipes	*****	*****	*****	*****				

CUADRO 36

Distribución altitudinal de los grupos de P. (Listrochelus) en México.

Grupos de especies <u>P. (Listrochelus)</u>	Distribución altitudinal (m)							
	0	500	1000	1500	2000	2500	3000	3500
Timida	*****	*****	*****	*****				
Scoparia	*****	*****	*****	*****	*****			
Mucorea	*****	*****	*****	*****				
Flavipennis				*****				
Laportaei	*****	*****	*****	*****	*****			
Cavata					*****	*****	*****	
Densicollis	*****	*****	*****					
Pilosipes		*****						
Falsa				*****				
Fimbripes					*****	*****	*****	
Senex	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****

Varios de los grupos de especies de los subgéneros Phyllophaga y Phytalus extienden esta distribución entre los 14 y los 34°N, mientras que los miembros de P. (Chlaenobia) se localizan entre los 14 y 30°N, y la gran mayoría de los grupos de P. (Listrochelus) se encuentran entre los 18 y 34°N.³⁵

Una barrera parcial para la actual dispersión meridional de un grupo septentrional como éste, situada en sentido latitudinal, está representada por la Cuenca del Balsas, y ha sido rebasada hacia el Sur por un 54% de los grupos de especies de Phyllophaga, de los cuales solo uno es exclusivo de las montañas situadas al Sur de esta Cuenca (Phytalus, "senicula"), y tres solo se localizan entre el Eje Neovolcánico y Chiapas (Phytalus, "macrocera; lineata"; Phyllophaga "heteronycha"). La otra barrera parcial, situada en sentido meridional, está representada por el Istmo de Tehuantepec, y solo ha sido rebasada ampliamente por un 35% de los grupos específicos, tres de los cuales llegan a Sudamérica (Phyllophaga, "testaceipennis, rorulenta y setidorsis"), y seis alcanzan Costa Rica y Panamá (Phyllophaga, "ravida, blanchardi, schizorhina, rugipennis"; Phytalus, "obsoleta"; y Chlaenobia, "latipes").

³⁵ Aún cuando algunas especies de Listrochelus, sin asignación grupal precisa, se han encontrado aisladas en las montañas del Norte de Chiapas y en Nicaragua.

(Cuadros 37-38).

En lo referente a la distribución septentrional de estos grupos encontramos que el 86% de ellos tienen representantes al Norte del Trópico de Cáncer, de los cuales once son exclusivos de esa área extratropical

(Phyllophaga, "ignava, fucata, ephilida, submucida, maculicollis"; Phytalus, "pallida"; Listrochelus, "falsa, pilosipes, densicollis, flavipennis, timida"); y seis grupos también existen en los estados del Centro y Este de los Estados Unidos de América, e inclusive en Canadá (Phyllophaga, "submucida, ephilida, anodentata"; Listrochelus, "falsa, fimbripes"; Phytalus, "obsoleta").

A modo de resumen tenemos que el 56% de los grupos de especies de este género parecen ser exclusivos de la Zona de Transición Mexicana (sensu Halffter, 1964, 1976); riqueza a la que hay que añadir cerca de 20 especies endémicas de México actualmente en incerta sedis grupal, las dos especies del subgénero endémico Triodonyx, y más de 30 especies aún no descritas.

H) PATRONES DE DISTRIBUCION. Tomando en cuenta principalmente la información recopilada en este capítulo trataremos de explicar la distribución de las especies de Phyllophaga en la Zona de Transición Mexicana de acuerdo con las ideas propuestas por G. Halffter (1964, 1974, 1976).

CUADRO 37

Distribución latitudinal (°N) de los grupos de especies de P. (Phyllophaga) en México.

<u>P. (Phyllophaga)</u> grupos	34	32	30	28	26	24	22	20	18	16
Ravida	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Heteronycha								*****		
Blanchardi	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Testaceipennis								*****		
Rorulenta		*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Setidorsis	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Maculicollis				*****	*****	*****				
Schizorhina				*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Submucida	←*****	*****	*****	*****	*****	*****				
Rugipennis						*****	*****	*****	*****	*****
Ephilida	←*****	*****	*****	*****	*****					
Anodentata	←*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Molopia	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****			
Porodera	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****	*****
Fucata	*****	*****	*****	*****	*****					
Ignava	*****	*****	*****	*****	*****	*****				
							↑		↑	
							Trópico de Cancer		Cuenca del Balsas	

CUADRO 38

Distribución Latitudinal (°N) de los grupos de especies de P. (Listrochelus), P. (Phytalus) y P. (Chlaenobia) en México.

<u>P. (Listrochelus)</u> grupos	34	32	30	28	26	24	22	20	18	16	14			
Timida	*****													
Scoparia	*****													
Mucorea	*****													
Flavipennis	*****													
Laportaei	*****													
Cavata	*****													
Densicollis	*****													
Pilosipes	*****													
Falsa	◀*****													
Pimbripes	◀*****													
Genex	*****													
<u>P. (Phytalus)</u>														
ruinosa	*****▶													
enicula	*****													
obsoleta	◀*****	*****▶												
allida	*****													
pentaphylla	*****													
macrocera	*****													
ucephala	*****													
lineata	*****													
<u>P. (Chlaenobia)</u>														
texata	*****													
latipes	*****▶													
						↑						↑		
						Trópico de Cáncer							Cuenca del Balsas	

Asumiendo que el género tuvo su origen en el Viejo Mundo y que se estableció desde antiguo en Norteamérica, tal vez durante el Eoceno (hace 40-50 millones de años), podríamos postular que sus especies han seguido el patrón de distribución Paleoamericano con amplio éxito. De acuerdo con Halffter (1976) en ocasiones es difícil determinar si un grupo que en apariencia se ajusta al Patrón Paleoamericano tuvo su origen en los trópicos del Viejo Mundo, desde donde se extendió a través de Behringia, cuando allí existían condiciones climáticas templadas o templado-cálidas³⁶ que le confirieron propiedades de "corredor-filtro"; o si el grupo en cuestión se originó en la propia Norteamérica desde donde se extendió hacia la Zona de Transición Mexicana y hacia Eurasia, aprovechando las mismas condiciones favorables de Behringia.

La actual distribución de los géneros americanos (Cnemarachis, Clemora) y orientales (Holotrichia, Brahmina, Microtrichia) afines a Phyllophaga y su diversidad regional nos hacen pensar en que, si su origen se sitúa en el trópico asiático, entonces las tierras templadas de Norteamérica han actuado como un centro de di-

³⁶ Pearson (1978), basándose en los datos de Penny (1969), Chaney (1947) y Axelrod (1960), considera que las zonas tropicales durante el Eoceno abarcaron hasta los 45-50° lat. N asociados con climas probablemente húmedos y templados que se extendieron hasta las regiones actualmente polares. Axelrod & Bailey (1969; citados por Pearson, 1978:164) estimaron temperaturas de 16 a 22°C para el Oeste de Norteamérica durante el Eoceno, que representan las temperaturas más altas del Terciario para esa área.

diversificación tan prolífico que no parece tener equivalente asiático, ya que los territorios de E.U.A. y Canadá reúnen cerca de 120 especies endémicas de Phyllophaga (Luginbill & Painter, 1953), mientras que en las zonas templadas situadas al Norte de los Himalayas no existen más de 60 especies endémicas de Holotrichia y Brahmina (Dalla-Torre, 1912); y por su parte, la Zona de Transición Mexicana ha sido un centro de diversificación aún más importante que las zonas asiáticas situadas en la misma franja latitudinal, ya que tan solo México reúne más de 200 especies endémicas, en tanto que las zonas aledañas al Trópico de Cáncer en Asia cuentan con menos de 100 endemismos conocidos (mapa 7). Al parecer la especiación insular Indopacífica ha sido equivalente a la Antillana, con 70-90 especies propias de cada archipiélago (Dalla-Torre, 1912; Blackwelder, 1944), a pesar de que la superficie de las islas asiáticas es mucho mayor que la de las caribeñas. Por último cabe señalar que en Sudamérica existen cerca de 80 especies endémicas, mientras que en Australia no existe ninguno de los géneros mencionados, aún cuando las 20 especies de los géneros endémicos Antitrogus y Metatrogus (Britton, 1978) pueden considerarse como sus equivalentes ecológicos. Todo lo anterior concuerda con las características propuestas por Halffter para definir a los elementos que siguen un patrón de dispersión Paleoamericano, ya que implica una amplia diver-

sificación ecológica, notable predominio en climas templado-cálidos, abundancia de endemismos geográficos y especialización ecológica, que a su vez también evidencian una gran antigüedad del grupo, en este caso apoyada por los registros fósiles norteamericanos de White River, y Florissant, Colorado, fechados del Eoceno y Mioceno respectivamente, que nos indican la presencia de formas más o menos primitivas como Melolonthites avus Cockerell (Eoceno) y Miolachnosterna tristoides Wickham (Mioceno), así como de formas más modernas, inclusive relacionables con las especies actuales, como Phyllophaga disrupta Cockerell y Listrochelus puerilis Wickham (Mioceno) (Wickham, 1914; Cockerell, 1921; 1927).

También la distribución de Phyllophaga en la Zona de Transición Mexicana corresponde con los planteamientos de Halffter (1976:19) referentes a que deben haberse dispersado desde Norteamérica hacia el Sur antes del levantamiento del Altiplano Mexicano, y de la conformación de las Sierras Madre (Mioceno), ya que aún cuando estas montañas no representan barreras infranqueables para dichas especies, ni tampoco corredores obligados para su distribución, sí han representado un factor importante para su especiación, que repercute en la formación de endemismos montanos establecidos a mediana altitud (como ya fué ilustrado en el inciso F de este capítulo); factor que es tan importante como el proceso de desertización exten

siva del Noroeste de México y el Suroeste de los E.U.A., que a su vez ha determinado la formación de grupos de especies de Phyllophaga, muy adaptados a la vida en el desierto tal vez desde el Plioceno.

Asímismo, también se aprecia en su distribución la probable influencia de las glaciaciones pleistocénicas que, de acuerdo con Halffter, pudieron dividir a los elementos paleoamericanos en una fauna del Suroeste y otra del Sur y Este de los E.U.A., ya que las especies de Phyllophaga de Arizona y Nuevo México están más relacionadas con los grupos de México que con los grupos del Este, que tienen poca relación con los de la Zona de Transición Mexicana; además, las glaciaciones debieron provocar la extinción o avance hacia el Sur de muchos grupos de especies, ya que en algunas zonas posiblemente más afectadas por el frío y la sequía, resulta sorprendente la escasez de especies de Phyllophaga, como en California, Oregon, Washington, Idaho y Nevada, que reúnen solo 16 especies, de las cuales cinco son endémicas, mientras hacia el Este de las Montañas Rocosas y al Sur de los Grandes Lagos, se encuentran cerca de 100 especies representando a varios grupos exclusivos del área, porque al parecer esas montañas después del Pleistoceno sí han representado una barrera meridional efectiva para estos últimos grupos de Phyllophaga. Por último, su profunda penetración y diversificación en Sudamérica, desde donde

tal vez pudieron colonizar exitosamente el arco antillano, también concuerda con las características del Patrón Paleoamericano con amplio éxito. A continuación pasaremos al análisis de la distribución de cada uno de los subgéneros que contienen a la mayor parte de las especies de Phyllophaga mexicanas. La distribución del subgénero Phytalus, señalada en el cuadro 39, sugiere la existencia de cuando menos tres centros de diversificación en la Zona de Transición Mexicana, de los cuales el más importante parece ser el Valle de Oaxaca y los sistemas montañosos aledaños, seguido por la Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico; en los cuales el porcentaje de endemismos es dos a tres veces superior al de otras áreas. La Sierra Madre Oriental parece actuar principalmente como un "corredor" para la dispersión septentrional de las especies diversificadas en las inmediaciones del Nudo Mixteco y del Eje Neovolcánico.

Es muy interesante destacar la ausencia total de representantes de Phytalus en las penínsulas de Baja California y Yucatán, así como en la Meseta Norte de México, lo cual nos puede indicar que estas especies son poco tolerantes a las condiciones de aridez, en donde sí prosperan las especies de los subgéneros Listrochelus y Phyllophaga, aunque también parecen retraerse de las zonas tropicales más húmedas de México en las cuales son abundantes las especies de los subgéneros Chlaenobia y Phyllophaga (Mapa 3).

Considerando estos datos, puede proponerse que los antecesores del subgénero Phytalus se establecieron tempranamente en la Zona de Transición Mexicana, y con posterioridad se diversificaron en el intrincado mosaico ecofisiográfico de Mesoamérica, sin detener una profunda penetración hacia Sudamérica, en cuyo inmenso territorio se establecieron tanto en las planicies tropicales más húmedas como en las vertientes montañosas más frescas, en donde al parecer han manifestado otro proceso de diversificación que ha dado origen cuando menos a 24 especies endémicas, sobre todo del Escudo Brasileño, que a pesar de su enorme área cercana a los 13 millones de kilómetros cuadrados mantiene una mayor uniformidad ecológica que no se puede comparar con la multiplicidad de ambientes que se encuentran en poco más de dos millones de kilómetros cuadrados de la Zona de Transición Mexicana, que reúne a 38 especies exclusivas. Un cálculo comparativo muy tosco nos señalaría que en Sudamérica existen 1.8 especies de Phyllophaga (Phytalus) por cada millón de kilómetros cuadrados, en tanto que en la Zona de Transición Mexicana existen 19 especies de este subgénero por cada millón de kilómetros cuadrados, o sea diez veces más diversidad en seis veces menos área, datos que concuerdan con las características del Patrón Paleoamericano con amplio éxito.

CUADRO 39

Distribución de las especies del subgénero Phytalus

Area	No. de especies	% de especies endémicas.
Suroeste EUA	3	1.4
Este EUA	3	2.8
Sureste EUA	2	-
Península de Baja California	-	-
Noroeste de México	3	1.4
Meseta Norte de México	-	-
Meseta Central de México	1	-
Sierra Madre Occidental	5	7.2*
Eje Neovolcánico	6	7.2*
Sierra Madre Oriental	8	2.8
Sierra Madre del Sur	3	4.3
Valle de Oaxaca	10	8.6*
Península de Yucatán	-	-
Núcleo Centroamericano	6	5.7
Depresión Nicaraguense	3	1.4
Costa Rica - Panamá	4	4.3
Región Andina	7	10.1*
Escudo Brasileño	16	23.1*
Trinidad	1	1.4

* posibles centros de diversificación

CUADRO 40

Distribución de las especies del subgénero Listrochelus

Area	No. de especies	% de especies endémicas
Centro EUA	5	-
Sureste EUA	14	17.6*
Suroeste EUA	25	14.7*
California	2	-
Baja California Sur	6	17.6*
Noroeste de México	17	11.7*
Meseta Norte de México	5	5.8
Meseta Central de México	1	-
Eje Neovolcánico	2	-
Sierra Madre Occidental	7	8.8
Sierra Madre Oriental	3	8.8
Sierra Madre del Sur	1	2.9
Valle de Oaxaca	2	5.8
Península de Yucatán	-	-
Núcleo Centroamericano	1	2.9
Nicaragua	1	2.9

* posibles centros de diversificación

La distribución altitudinal y latitudinal del subgénero Chlaenobia en México es poco común para las especies de Phyllophaga, y parece sugerir a primera vista que corresponde con un patrón de dispersión Neotropical con penetración media (sensu Halffter, 1976), pero aún cuando existen algunas especies sudamericanas que podrían incluirse en el subgénero, la filiación del grupo septentrional de manera que la explicación a su actual distribución radica en que también forman un linaje muy antiguo, conservador de caracteres plesiomorfos, que debieron alcanzar la Zona de Transición Mexicana probablemente antes del Mioceno, adaptándose a las condiciones tropicales o subtropicales entonces existentes, que fueron modificadas en forma notable durante los períodos geológicos posteriores por la consolidación de los sistemas montañosos y los progresivos descensos de temperatura, reduciendo tanto la diversidad como la distribución de estas especies hasta después del Pleistoceno, cuando al expanderse nuevamente las formaciones tropicales permitieron a Chlaenobia una nueva distribución de tipo neotropical como la actual que en realidad constituye una derivación acentuada del Patrón Paleoamericano con amplio éxito (Mapa 4).

Por su parte, la distribución de las especies del subgénero Listrochelus abarca principalmente el noroeste de la Zona de Transición Mexicana y cuatro núcleos pequeños delimitados en la Sierra Madre del Sur, el Eje Neo -

volcánico y la Sierra Madre Oriental, con registros esporádicos en el Núcleo Centroamericano y en las tierras altas de Nicaragua (cuadro 40). La gran cantidad de caracteres apomórficos que reúnen sus especies nos hacen pensar que es uno de los linajes más recientemente constituidos de Phyllophaga, cuya estructura unguinal no tiene equivalente en otros Rhizotrogina del Mundo y sugiere una evolución completamente Norteamericana derivada de antecesores tal vez similares a Phyllophaga (s.str.), (subgénero con el que está más relacionado). La ubicación de sus posibles centros de diversificación al Norte del Trópico de Cáncer y la frecuencia de sus registros en tierras altas (arriba de los 2000 m de altitud) pueden llevar a suponer que este subgénero sigue un patrón de dispersión Neártico (sensu Halffter, 1976), pero el alto grado de endemismos en Baja California Sur, las numerosas especies adaptadas a condiciones de aridez o subtropicales, las especies exclusivas de la Cuenca del Balsas y el amplio rango de distribución altitudinal de otros grupos específicos nos muestran que P. (Listrochelus) sigue un patrón Paleoamericano con poca penetración meridional (Mapa 5).

Finalmente, la distribución de las numerosas especies del subgénero Phyllophaga es bastante compleja dentro del mismo patrón Paleoamericano, y aquí nos limitaremos a analizar solo dos grupos de especies bien conocidos. Las especies del grupo "ravida" tienen dos formas de dis-

tribución acordes con los complejos definidos en este trabajo, el complejo "dentex" se distribuye principalmente en las tierras altas situadas al Noroeste del Istmo de Tehuantepec en donde se concentran dos tercios de los endemismos del grupo "ravidia"; y el complejo "dasypoda", que tiene una distribución exclusivamente tropical, desde Sinaloa y Veracruz por ambas vertientes hasta Panamá, con todos sus endemismos al Sureste de la Depresión Nicaraguense (cuadro 41), lo cual sugiere dos probables centros de diversificación constituidos después de la máxima penetración ecuatorial de sus antecesores y dos avances hacia el Noroeste posteriores a las fluctuaciones climáticas pleistocénicas, uno por la vertiente interna de la Sierra Madre Occidental y otro por las planicies costeras, especialmente la del Pacífico (Mapa 8).

Las especies del grupo "blanchardi" poseen una de las más amplias distribuciones altitudinales del subgénero, que abarca casi 3,000 m, pero su distribución latitudinal se concentra especialmente alrededor del Eje Neovolcánico, y la Sierra Madre del Sur en donde se propone la existencia de tres o cuatro centros de diversificación (cuadro 42), a partir de los cuales posiblemente se realizó la colonización de los hábitats situados al Norte del Trópico de Cáncer (Mapa 9). La presencia de tres especies aisladas en el Núcleo Centroamericano y en Costa Rica evidencia una débil penetración antigua hacia el Sureste del Istmo de Tehuantepec, que también concuerda con las características del Patrón Paleoamericano repetidamente citado.

CUADRO 41

Distribución de las especies del grupo "ravida" subgénero
Phyllophaga (sensu stricto).

Area	No. de especies	No. de especies	% de especies endémicas
Suroeste de EUA	2	2	-
Sureste de EUA	2	2	-
Península de Baja California	-	-	-
Noroeste de México	1	1	-
Meseta Norte de México	-	-	-
Meseta Central México	4	4	-
Sierra Madre Occidental	3	3	-
Eje Neovolcánico	2	2	18*
Sierra Madre Oriental	2	2	-
Sierra Madre del Sur	2	2	9
Valle de Oaxaca	2	2	9
Península de Yucatán	-	-	-
Planicies Costeras SE Méx.	1	1	-
Núcleo Centroamericano	2	2	-
Depresión Nicaraguense	1	1	-
Costa Rica-Panamá	3	3	18*
Sudamérica y Antillas	-	-	-

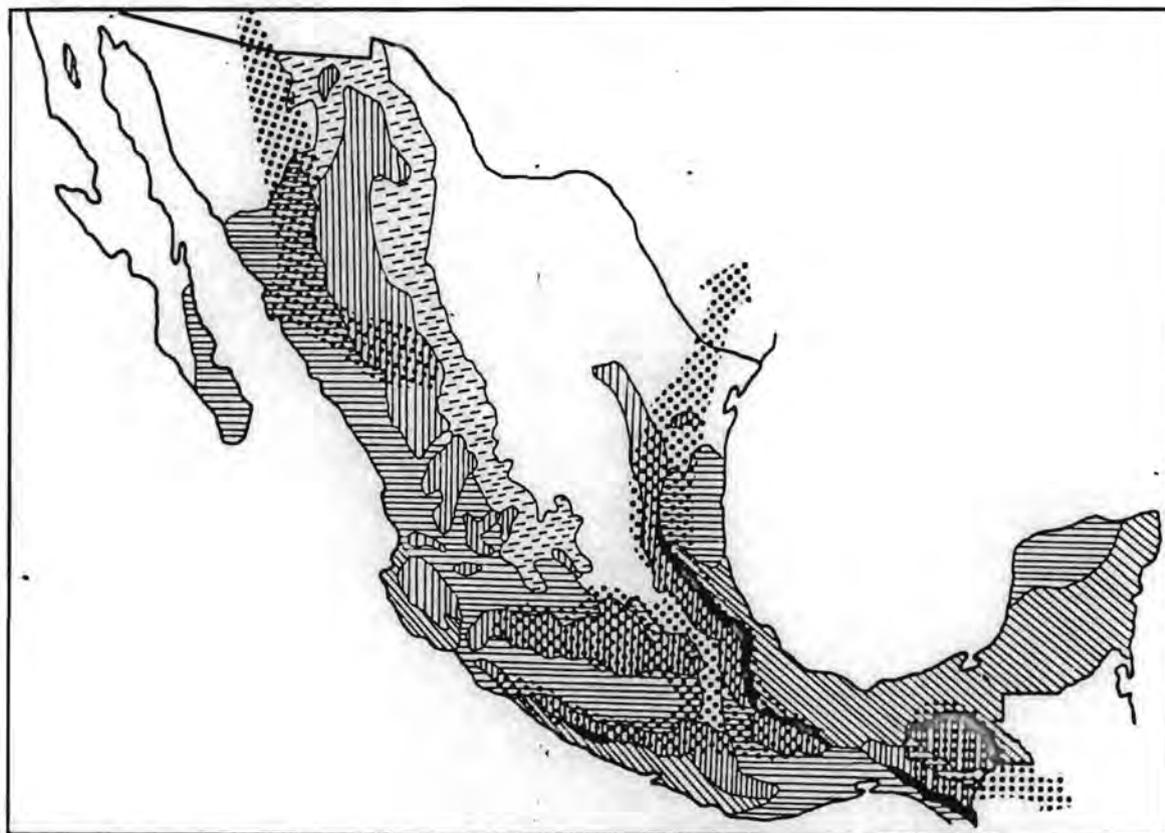
* posibles centros de diversificación

CUADRO 42

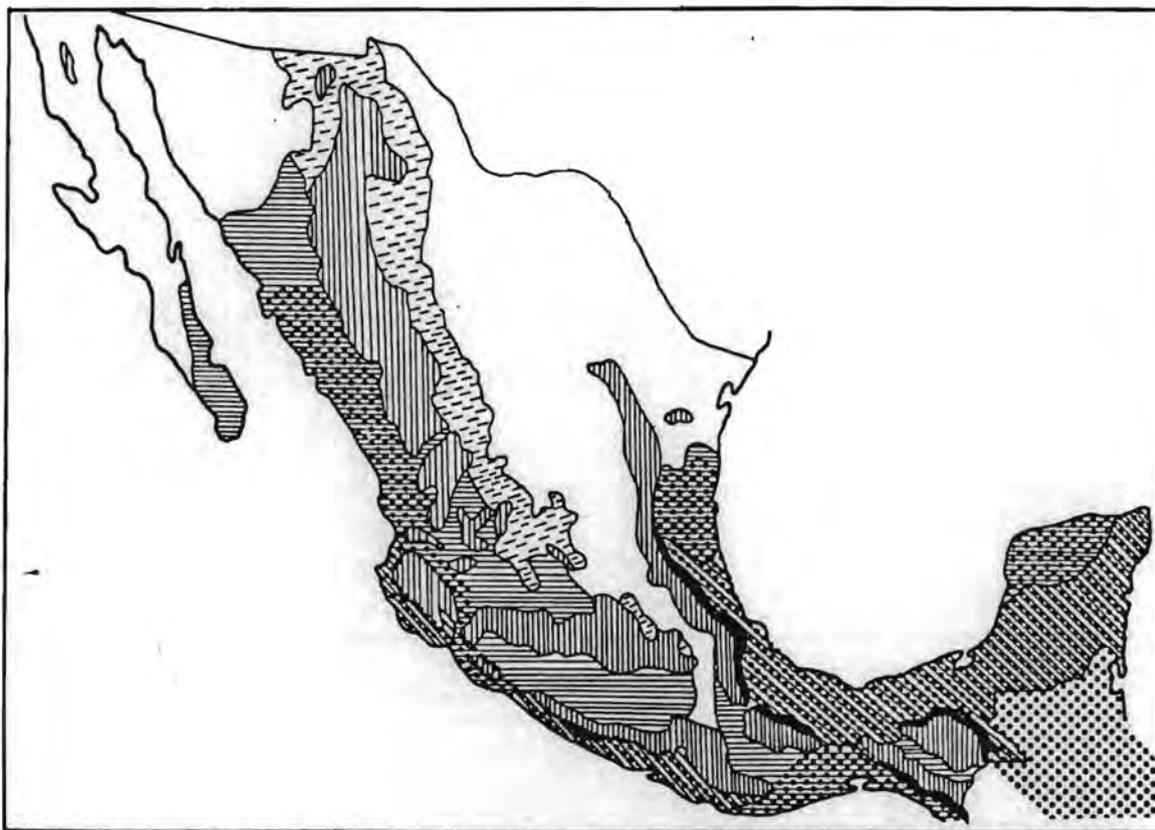
Distribución de las especies del grupo "blanchardi" subgénero
Phyllophaga (sensu stricto)

Area	No. de especies	% de especies endémicas
Arizona, EUA.	3	-
Península de Baja California	-	-
Noroeste de México	3	-
Meseta Norte de México	3	2
Meseta Central de México	13	8*
Eje Neovolcánico	11	19*
Sierra Madre Occidental	6	8*
Sierra Madre del Sur	5	11*
Sierra Madre Oriental	1	-
Valle de Oaxaca	3	5
Península de Yucatán	-	-
Planicies costeras SE Méx.	-	-
Núcleo Centroamericano	2	5
Depresión Nicaraguense	-	-
Costa Rica - Panamá	1	2

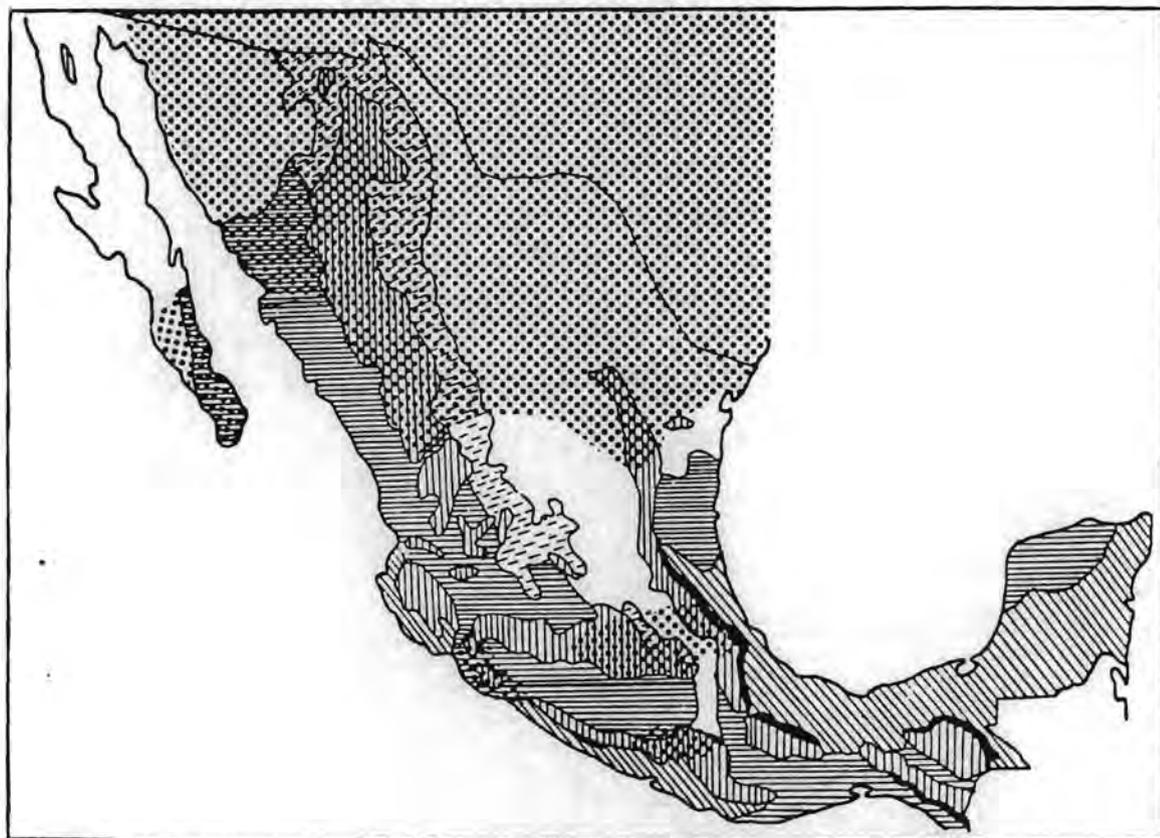
* posibles centros de diversificación



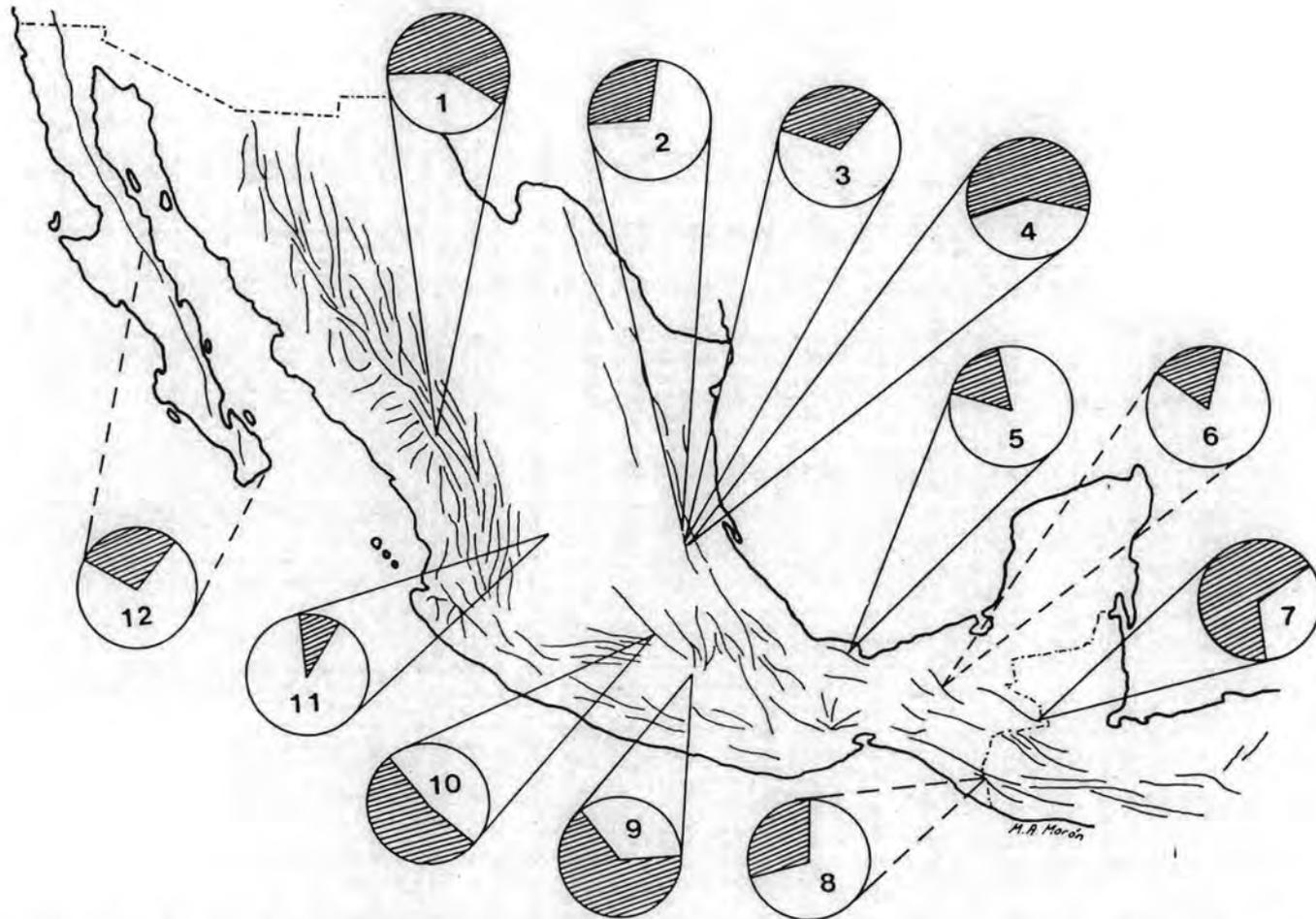
Mapa 3. Distribución de las especies de *Phyllophaga* (*Phytalus*) en México (marcada con puntos), sobrepuesta con la distribución de los principales tipos de vegetación del país (*sensu* Rzedowski, 1978). CLAVE: rayado vertical = bosque de coníferas y encinos; rayado horizontal = bosque tropical caducifolio; rayado inclinado = bosque tropical perennifolio; rayado discontinuo = pastizal natural; negro = bosque mesófilo de montaña; blanco = matorral xerófilo.



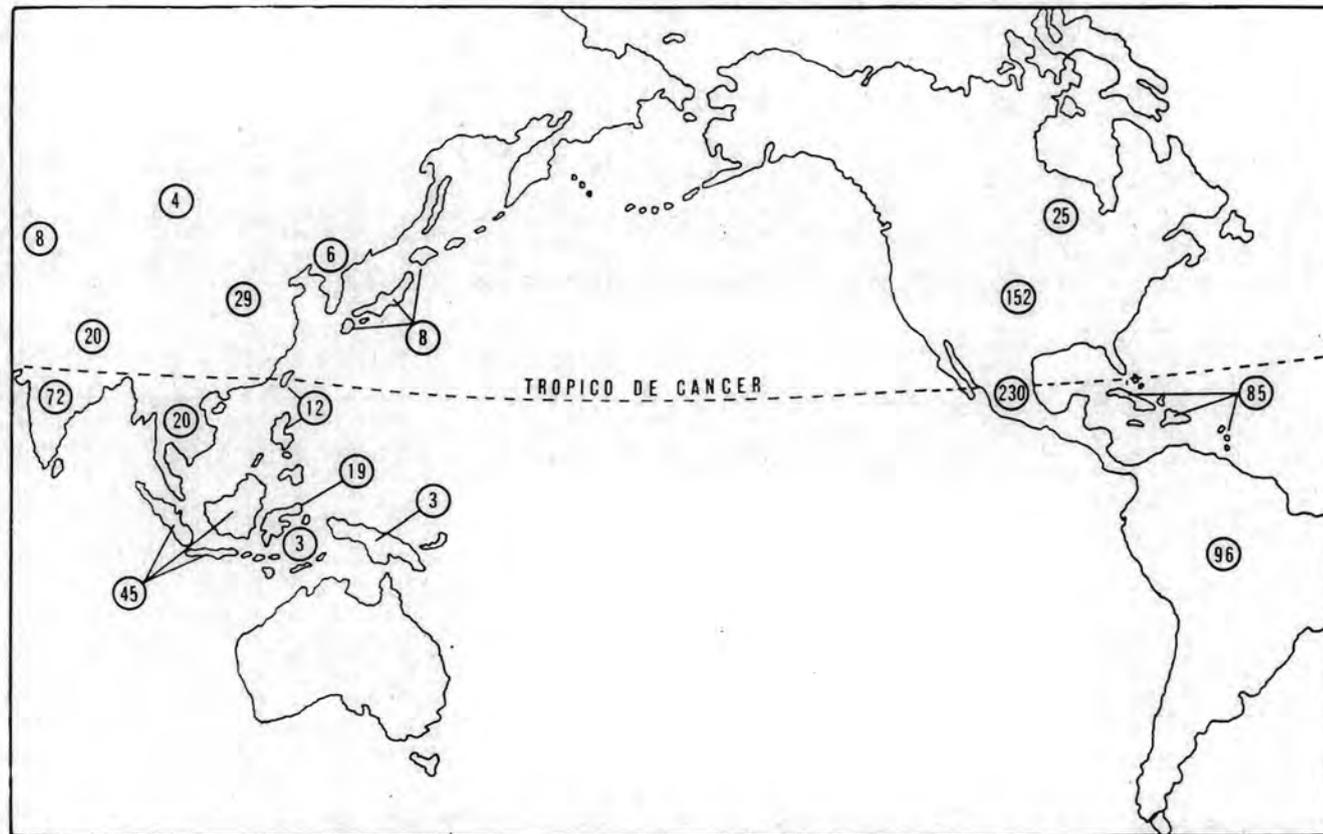
Mapa 4. Distribución de las especies de *Phyllophaga* (*Chlaenobia*) en México (marcada con puntos), sobrepuesta con la distribución de los principales tipos de vegetación del país (*sensu* Rzedowski, 1978). CLAVE: rayado vertical = bosque de coníferas y encinos; rayado horizontal = bosque tropical caducifolio; rayado inclinado; = bosque tropical perennifolio; rayado discontinuo = pastizal natural; negro bosque mesófilo de montaña; blanco = matorral xerófilo.



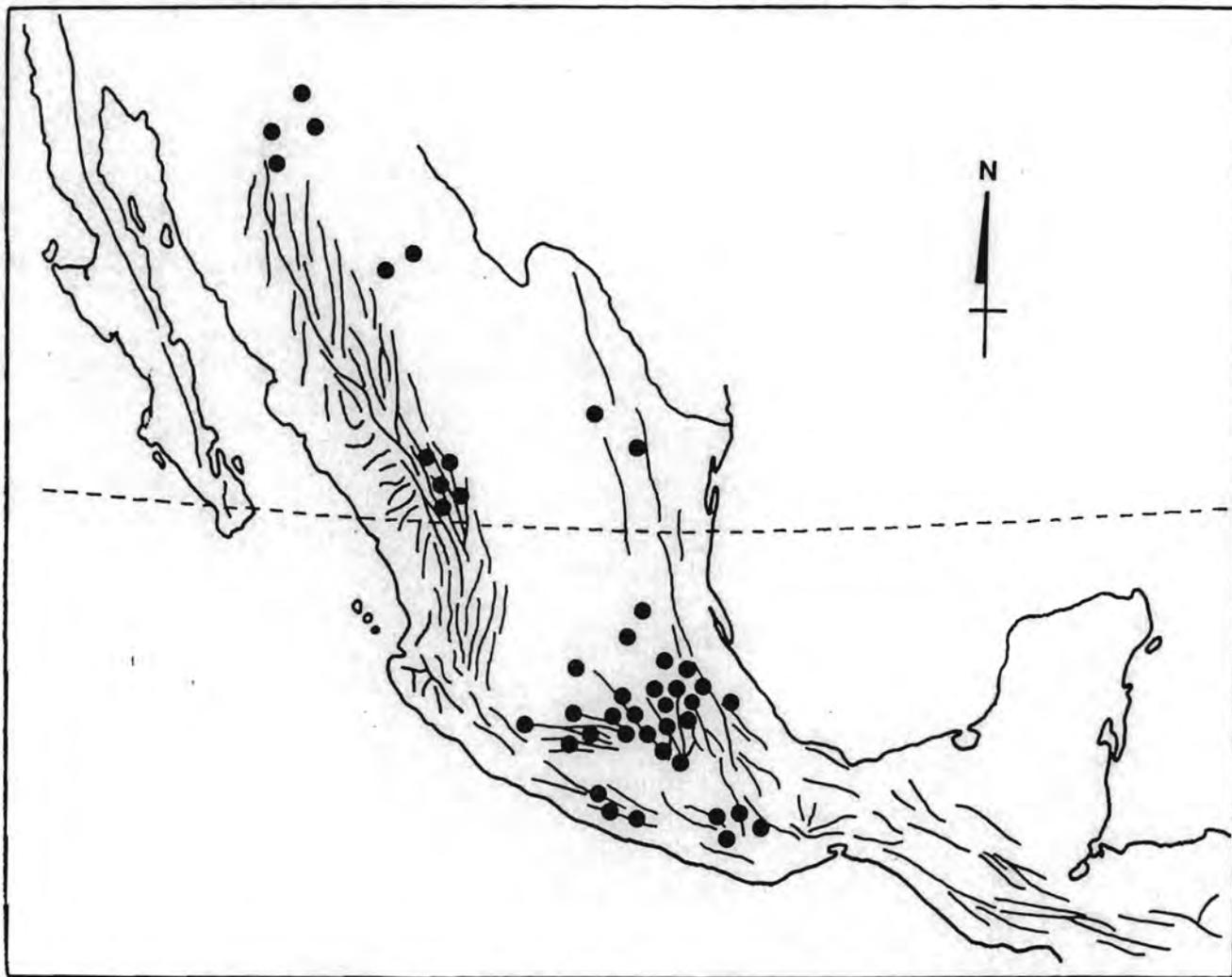
Mapa 5. Distribución de las especies de *Phyllophaga* (*Listrochelus*) en México (marcada con puntos), sobrepuesta con la distribución de los principales tipos de vegetación del país. CLAVE: rayado vertical = bosque de coníferas y encinos; rayado horizontal = bosque tropical caducifolio; rayado inclinado = bosque tropical perennifolio; rayado discontinuo = pastizal natural; negro = bosque mesófilo de montaña; blanco = matorral xerófilo (sensu Rzedowski, 1978).



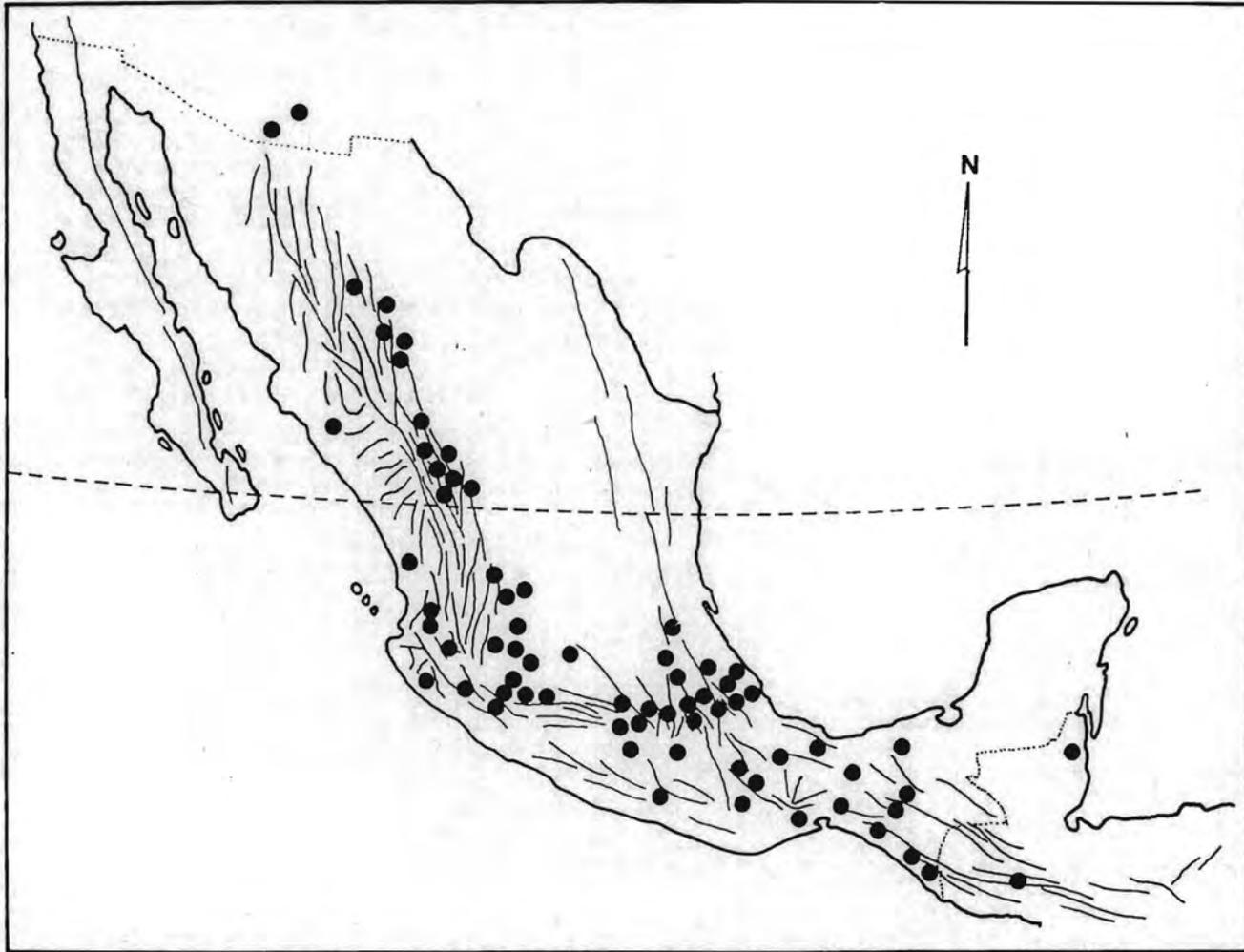
Mapa 6. Ciclogramas del predominio porcentual de las especies de *Phyllophaga* entre otros géneros de Melolonthidae con larvas rizófagas en 12 localidades mexicanas. 1) La Michilía, Dgo.; 2) Otongo, Hgo.; 3) Molango, Hgo.; 4) Zacualtípán, Hgo.; 5) Los Tuxtlas, Ver.; 6) Sierra Norte de Chiapas; 7) Boca del Chajul, Chis.; 8) Soconusco, Chis.; 9) Jojutla, Mor.; 10) Villa de Allende, Méx.; 11) Calvillo, Ags.; 12) Baja California Sur. (Ver cuadro 30).



Mapa 7. Números de especies de *Phyllophaga*, *Cnemerachis*, *Clemora* (América) *Holotrichia*, *Brahmina*, y *Microtrichia* (Asia), registradas en cada área, de acuerdo con Blackwelder (1944), Dalla-Torre (1912), Luginbill & Painter (1953) y el autor.



Mapa 8. Distribución conocida de las especies de *Phyllophaga* (*s. str.*) grupo "ravida" en México, en relación con una simplificación de los sistemas orográficos más importantes.



Mapa 9. Distribución conocida de las especies de *Phyllophaga* (s. str.) grupo "blanchardi" en México, en relación con una simplificación de los sistemas orográficos más importantes.

Toda vez que sean conocidos más registros precisos de la distribución de cada uno de los grupos específicos de Phyllophaga en la Zona de Transición Mexicana será posible afinar un análisis zoogeográfico - evolutivo profundo y detallado del género en América, que culminará la serie de monografías iniciada con el presente trabajo.

1944. Systematic notes on Meloidinae beetles belonging to Holotrichia and related genera. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 11) 9: 631-648.

1948. Further notes on the beetle genus Lachnosterna (Col. Meloidinae), with descriptions of three new genera. Proc. Roy. Entomol. Soc. London (ser. B) 17: 49-54.

HARRIS, R. E. 1933. New species of North American Scarabaeinae (Coleop.). Can. Entomol. 65: 133-138.

1935. New species of North American Scarabaeinae (Coleop.). Can. Entomol. 67: 49-52.

BATES, H. W. 1888-89. Biologia Centrali-Americana, Insecta Coleoptera. Vol. 2 (part 2): 181-416.

BREWER, K. R. 1978. Control de plagas del suelo con Carabidae. En: Memoria Mesa Redonda Plagas del Suelo Guadaluajara. Jal. Soc. Mex. Ent. México. pp. 71-72.

BERBERET, R. C. & T. J. HELMS. 1972. Comparative anatomy and histology of selected systems in larval and adult Phyllophaga anxia (Coleoptera: Scarabaeidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 65: 1026-1033.

BLACKWELLER, R. E. 1941. Checklist of the Coleoptera insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Part 2. Bull. U.S. Nat. Mus. 185: 189-341.

LITERATURA CITADA

- ARNETT, H.R. Jr. 1973. The beetles of the United States. The American Entomological Institute. Ann Arbor, Michigan.
- ARROW, G.J. 1933. A few new melolonthine Coleoptera from Mexico. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 10) 11:145-151
- _____ 1944. Systematic notes on melolonthine beetles belonging to Holotrichia and related genera. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 11) 9: 631-648.
- _____ 1948. Further notes on the beetle genus Lachnosterna (Col. Melolonthinae), with descriptions of three new genera. Proc. Roy. Entomol. Soc. London (ser. B) 17:49-54.
- BARRET, R.E. 1933. New species of North American Scarabaeinae (Coleop.) Can. Entomol. 65:129-130.
- _____ 1935. New species of North American Scarabaeidae II (Coleop.) Can Entomol. 67: 49-52.
- BATES, H.W. 1888-89. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. 2 (Part 2): 161-416
- BENTLEY, K.R. 1978. Control de plagas del suelo con Carbofuran. EN: Memoria Mesa Redonda Plagas del Suelo. Guadalajara, Jal. Soc. Mex. Ent. México. pp. 71-73.
- BERBERET, R.C. & T. J. HELMS. 1972. Comparative anatomy and histology of selected systems in larval and adult Phyllophaga anxia (Coleoptera: Scarabaeidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 65: 1026-1053.
- BLACKWELDER, R.E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 2. Bull. U.S. Nat. Mus. 185: 189-341.

BLACKWELDER, R.E. 1973. Checklist of the Scarabaeidae of Canada, United States, Mexico, Central America and the West Indies. IN: Checklist of the Beetles... Family 30 (red version). R.E. Blackwelder, R.H. Arnett, Jr. & Assoc. (Eds.) NABF project. BRIA, N.Y. pp. 53-68.

BLANCHARD, E. 1845. Histoire des insectes. Vol. 1. Didot, Paris. 398 pp.

_____ 1850. Catalogue de la collection entomologique. Classe des insectes ordres des Coléopteros. Vol. 1. Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. 240 pp.

BLOECKER, J.C. Jr. 1936. The status of Phyllophaga lanceolata (Say) (Col. Scarabaeidae). Bull. S. Calif. Acad. Sci. 35:52-61.

BOVING, A.G. 1942. A classification of larvae and adults of the genus Phyllophaga (Coleoptera, Scarabaeidae). Mem. Entomol. Soc. Wash. 2: 1-96.

_____ 1942. Descriptions of the larvae of some West Indian melolonthine beetles and a key to the known larvae of the tribe. Proc. U.S. Nat. Mus. 92 (3146): 167-176.

BRENSKE, E. 1892. Neue Arten der Coleopteren-Gattung Holotrichia (Lachnosterna). Berliner Entomol. Z. 37:159-192.

BURMEISTER, H. 1855. Handbuch der Entomologie. Vol. 4 (Part 2) Berlin 569 pp.

BUTLER, G. D. Jr. & F.G. WERNER, 1961. Distribution and host plants of May Beetles in Arizona. Ariz. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. 147: 1-19.

CARTWRIGHT, O.L. 1935. A new species of Phyllophaga from Florida (Coleop. Scarabaeidae). Entomol. News 46: 102-104.

1939. Eleven new American Coleoptera (Scarabaeidae, Cicindelidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 32:353-364.
1944. New Scarabaeidae from United States (Coleoptera). Ann. Entomol. Soc. Amer. 37: 28-36.
1946. A new Phyllophaga from Alabama and Georgia (Scarabaeidae: Coleoptera). Entomol. News 57:10-12.
- CASEY, T.L. 1884. Contributions to the destructive and systematic coleopterology of North America. Part I. Collin's Printing House, Philadelphia. 198 pp.
- CAZIER, M.A. & A. T. McCLAY, 1943. A revision of the genus Coenonycha (Coleoptera, Scarabaeidae). American Museum Novitates, No. 1239: 1-27.
- CHAPIN, E.A. 1932. Revision of the pleurosticti Scarabaeidae of Cuba and the Isle of Pinos I. The Melolonthinae. Ann. Entomol. Soc. Amer. 25:173-209.
1934. A new Listrochelus injuring Pinus ponderosa Lawson in the Rocky Mountain region (Coleoptera; Scarabaeidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 47:93-94.
1935. Review of genus Chlaenobia Blanchard (Coleoptera; Scarabaeidae). Smithson. Misc. Collect. 94 (9):1-20.
1937. Phyllophaga acunai n.sp. with notes on related Cuban species. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. 11:3-4.
- CROWSON, A.R. 1981. The Biology of the Coleoptera. Academic Press, London. 802 pp.
- DALLA-TORRE, K.W. 1912. Scarabaeidae: Melolonthinae III Pars 49. Vol. 20. IN: Coleopterorum Catalogus. Junk, W. (publisher) and Schenkling, S. (editor). pp. 135-290.

- DAVIS, J.J. 1919. New species and varieties of Phyllophaga.
Ill. State Nat. Hist. Surv. Bull. 13:329-338.
- DEJEAN, De M. LE COMTE. 1833. Catalogue des Coléopteres
de la collection De M. Le Comte Dejean Lamellicornes
Chez Meguignon-marvis Pereet Fils, Paris. 503 pp.
- DELOYA, L.C. 1984. Breve análisis de los Coleópteros Lame-
licornios del Sur del Estado de Morelos. Resúme-
nes XIX Congr. Nal. de Entomol. Guanajuato, Gto.
SME- CONACYT-SECEP, UNAM. México. pp. 65-66.
- EDMONDS, W.D. 1972. Comparative skeletal morphology, sys-
tematics, and evolution of the Phanaeinae dung
beetles. (Col. Scarabaeidae). Univ. Kansas Sci.
Bull. XLIX (1):731-874.
- ENDRODI, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Col. Lame-
llicornia) I Teil. Ent. Abh. Mus. Tierk Dresden.
Bd. 33: 1-40.
- ERICHSON, W.F. 1847-48. Naturgeschichte der Insecten
Deutschlands, Coleoptera. 1st Abtheilung. Vol.3.
Nicolaischen Buchhandlung, Berlin, 968 pp.
- ESCAMILLA, A. 1978. Nuevos insecticidas contra plagas del
suelo. EN: Memoria Mesa Redonda plagas del suelo.
Guadalajara, Jal. Soc. Mex. Ent. México. pp.75-77.
- FABRICIUS, J.C. 1775. Systema entomologiae. Flensburgi et
Lipsiae. 832 pp.
- _____ 1792. Entomologia systematica. Toma 1.
Impensis Christ. Gottl. Proft., Hafniae. 538 pp.
- FALL, H.C. 1908. New Scarabaeidae. Entomol. News 19:159-
164.
- _____ 1929. On Phyllophaga debilis LeConte, with
descriptions of three new species. Bull. Brooklyn
Entomol. Soc. 24:110-114.
- _____ 1937. Miscellaneous notes and descriptions
(Coleoptera). Can. Entomol. 69:29-32.

- FREGOSO, E.F. 1978. El control de las principales plagas del suelo en maíz en el estado de Jalisco. EN: Memoria Mesa Redonda sobre plagas del suelo: Soc. Mex. Ent. México. pp. 45-52.
- FREY, G. 1975. Bestimmungstabelle der sudamerikanische Arten der Gattung Phyllophaga Harris und ihrer Untergattung Phytalus Er. Ent. Arb. Mus. Frey 26: 201-226.
- _____ 1976. Eine neue Phyllophaga aus Venezuela. Ent. Arb. Mus. Frey 27: 299-300.
- FROELICH, J.A. 1801-02. Bemerkungen über einige seltene Käfer. Melolontha. Naturforscher 29: 111-113.
- GARCIA, E. y Z. FALCON, 1974. Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana. 2a. Ed. Porrúa, México. 197 pp.
- GARCIA-MARTELL, C. 1977. Lista de insectos y ácaros perjudiciales a los cultivos de México. Fitófilo 73, México. 175 pp.
- GEMMINGER, M. et E. HAROLD, 1869. Catalogus Coleopterorum, hucusque descriptorum synonymicus et systematicus. Vol. IV. Scarabaeidae. Sumptu E. H. Gummi. Monachii. pp. 979-1346.
- GIBSON, W.W. y J.L. CARRILLO, 1959. Lista de insectos de la colección de la oficina de Estudios Especiales, SAG. Folleto Misc. No. 9 Oficina de Estudios Esp., SAG. México. pp. 106-116.
- GLASGOW, R.D. 1916. Phyllophaga Harris (Lachnosterna Hope); a revision of the synonymy, and one new name. Ill. State Nat. Hist. Surv. Bull. 11: 365-379.
- _____ 1925. New Phyllophaga (Scarabaeidae). Can. Entomol. 57: 293-296.
- GRABER, V. 1890. Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschriften der Kaiserlichen

Akademie der Wissenschaften, Wien, Math.-nat.Kl.
57:1-114.

GRYLLENHAL, L. 1817. IN: Schonherr, Synonymia insectorum.
Toma 1. Part 3. Appendix. 266 pp.

HALFFTER, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género Canthon Hoffsg. (Col. Scarab.).
Ciencia (Mex.). 20 (9-12):225-320.

_____ 1964. La entomofauna americana. Ideas acerca de su distribución. Folia Entomol. Mex. 6: 1-108.

HALFFTER, G. & W.D. EDMONDS. 1982. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae) an Ecological and Evolutive Approach. Publ. 10, Instituto de Ecología, México. 176 pp.

_____ & E.G. MATTHEWS, 1966. The Natural History of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae (Col. Scarab.) Folia Entomol. Mex. 12-14:312 pp.

HAROLD, E. von. 1869. Abänderungen vergebener Namen. Coleop. Hefte 5: 123-124.

HARRIS, T.W. 1827. Minutes towards a history of some American species of Melolonthinae particularly injurious to vegetation. Mass. Agr. J. (Repository) 10(1):1-12.

HAYES, W.P. 1922. External morphology of Lachnosterna crassissima Blanch. (Scarabaeidae-Coleoptera). Trans. Amer. Microsc. Soc. 41: 1-19.

HENTZ, N.M. 1830. Description of eleven new species of North American insects. Trans. Amer. Phil. Soc. 3: 253-258.

HENTZ, N.M. 1884. Description of eleven new species of North American insects. Bull. Brooklyn Entomol.

- Soc. 6: 109-112.
- HINTON, E.H. 1969. Algunas pequeñas estructuras de insectos observadas con microscopio electrónico explorador. Acta Politécnica Mexicana, X (50): 181-201.
- HOLLOWAY, A.B. 1963. Wing development and evolution of New Zealand Lucanidae (Insecta: Coleoptera). Trans. Royal Soc. New Zealand, Zoology, 3(11):99-116.
- HOPE, F.W. 1837. The Coleopterists manual. Lamellicorn insects of Linneus and Fabricius. Part I. H.G. Bohn, London. 121 pp.
- HORN, G.H. 1878. Revision of the species of Listrochelus of the United States. Trans. Amer. Entomol. Soc. 7: 137-148.
- _____ 1885. Descriptions of new North American Scarabaeidae. Trans. Amer. Entomol. Soc. 12:117-128.
- _____ 1887. Revision of the species of Lachnosterna of American north of Mexico. Trans. Amer. Entomol. Soc. 14:209-296.
- _____ 1894. The Coleoptera of Baja California. Proc. Calif. Acad. Sci. (ser. 2) 4: 302-449.
- HOWDEN, H.F. 1960. A new species of Phyllophaga from the Big Bend region of Texas and Coahuila, with notes on other Scarabaeidae of the area. Can. Entomol. 92:457-464.

- _____ 1971. Five unusual genera of new world
Scarabaeidae (Coleoptera). Can. Entomol. 103:
1463-1471.
- IABLOKOFF- KHNZORIAN, S.M. 1977. Uber die Phylogenie der
Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). Entom. Abh.
Mus. Tierk. Dresden, 41 (5): 135-200.
- ILLIGER, J.C.W. 1802. In Oliver, Entomologie, translated
with notes by J.W. Illiger. Braunschweig.
- ISLAS, S.F. 1964. Biología y combate de la gallina ciega
Phyllophaga rubella (Bates) en San Cayetano, Méx.
Bol. Tec. Inst. Nac. Invest. Forest. Mex. 13:1-23.
- JANSSENS, A. 1949. Contribution a l'etude des Coleópteres
Lamelicornes XII. Table synoptique et essai de
classification pratique des Coléopteres Scaraba-
eidae. Bull. Inst. royal des Sciences naturelles
de Belgique, 25 (15): 1-30.
- JEANNEL, R. 1949. Ordre des Coleopteroides. IN: Grassé,
P.P. (Ed.) Traité de Zoologie. Vol. 9. Masson et
Cie., Paris.
- KIRBY, W. 1837. In Richardson, Fauna Boreali-Americana.
Insects. Coleoptera. Part 4. Norwich, London, 249
pp.
- KIRSCH, T. 1873. Beiträge zur Kenntnis der Peruanischen
Käferfauna. Berliner Entomol. Z. 17: 339-418.
- _____ 1885. Neue sudamerikanische Käfer. Berliner
Entomol. Z. 29: 207-224.

- KNOCH, A.W. 1801. Neue Beiträge zur Insectenkunde. Theil 1. Schwickertschen Verlage, Leipzig. 208 pp.
- KRIKKEN, J. 1970. Termitaxis holmgreni gen. nov., sp. nov., a blind flightless termitophilous scarab from Peru (Col. Aphodiidae). Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen-Amsterdam. Proc. Series C, 73 (5): 469-475.
- _____ 1980. Geotrupidae from the Nepal Himalayas. New flightless species of Geotrupes Latr. 1796, with a biogeographical discussion. (Insecta: Coleoptera). Senckenbergiana biol. 61 (5-6): 369-381.
- LACORDAIRE, J.T. 1856. Histoire naturelle des insectes. Genera des Coléopteres. Vol. 3. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris. 594 pp.
- LANGSTON, J.M. 1924. New Phyllophaga from Mississippi (Coleoptera, Scarabaeidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 17:449-451.
- _____ 1927. A new species of Phyllophaga from Mississippi. Ann. Entomol. Soc. Amer. 20:221-223.
- LATREILLE, P.A. 1806-1807. Genera Crustaceorum et Insectorum Secundum Ordine Naturalem in familias disposita, Iconibus Exemplisque Plurimus Explicata. 3 vols. Paris.
- LECONTE, J.L. 1850. General remarks upon the Coleoptera of Lake Superior. In. Agassiz, L. Lake Superior:

- its physical character, vegetation and animals.
Boston. pp. 201-242.
- _____ 1854. Description of some new Coleoptera
from Texas, chiefly collected by the Mexican
Boundary Commission. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.
6: 439-448.
- _____ 1856. Synopsis of the Melolonthidae of
the United States. J. Acad. Nat. Sci. Phila.
(ser. 2) 3: 225-288.
- _____ 1870. Synonymical notes on North American
Coleoptera. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 4) 6: 394-
404.
- _____ 1873. Systematic notes on the Coleoptera
of North America. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 25:
321-336.
- _____ (Ed.) 1883. The complete writings of Thomas
Say on the entomology of North America, 2 S.E.
Cassino, Boston. 814 pp.
- LINELL, L.M. 1896. New species of North American
Coleoptera of the family Scarabaeidae. Proc. U.S.
Nat. Mus. 18:721-731.
- _____ 1897. Descriptions of new species of North
American Coleoptera in the families Cerambycidae
and Scarabaeidae. Proc. U.S. Nat. Mus. 19:393-
401.

LUGINBILL, P. & H.R. PAINTER, 1941. A new species of Phyllophaga (Coleoptera). Ann. Entomol. Soc. Amer. 34: 716-717.

_____ 1953. May beetles of the United States and Canada. U.S. Dep. Agr. Tech. Bull. 1060. 102 pp.

MACLEAY, W. S. 1819. Horae Entomologicae; or essays on the Annulose Animals. 1(1); 1-524.

MANNERHEIM, C.G. 1829. Description de quarante nouvelles especes de scarabéides du Bresil avec figures. Mem. Soc. Imp. Nat. Moscou, vol. 7 (Nouv. Mem. vol. 1) pp. 29-80.

MATSUDA, R. 1970. Morphology and Evolution of the Insect Thorax. Memoirs of the Entomological Soc. of Canada. No. 76. 431 pp.

_____ 1976. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen; with special reference to developmental patterns and their bearing upon systematics. Pergamon Press, Oxford. 533 pp.

MELSHEIMER, F.E. 1844-45. Description of new species of Coleoptera of the United States. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 2:134-160.

MENEES, J.H. 1963. Embryonic and postembryonic homologies of insect genitalia as revealed in development of male and female reproductive systems of the European chafer, Amphimallon majalis Razour-

mowski (Col. Scarab.). Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem. No. 381. 59 pp.

MICHEL, J.B. 1978. Importancia económica de las plagas del suelo en el estado de Jalisco. EN: Memoria Mesa Redonda Plagas del Suelo. Soc. Mex. Ent. México. pp. 53-59.

MORON, M.A. 1979. Fauna de Coleópteros Lamelicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México 50, ser Zoología (1):375-454.

_____ 1981. Fauna de Coleopteros Melolonthidae de la Reserva de la Biosfera "La Michilfa", Durango, México. Folia Entomol. Mex. 50:3-69.

_____ 1981. Breve análisis del subgénero Phyllophaga (Listrochelus) Blanchard, 1850 en México (Coleoptera; Melolonthidae). Folia Entomol. Mex. 48: 71-72.

_____ 1982. Notas sobre Phyllophaga (I): Redescripción de Phyllophaga pentaphylla (Bates), 1888 y comentarios sobre su posición sistemática dentro del género (Coleoptera; Melolonthidae; Melolonthinae). Folia Entomol. Mex. 52: 17-26.

_____ 1982. Breve análisis del subgénero Phyllophaga (Chlaenobia) Blanchard, 1850 en México (Col. Melolonthidae). Folia Entomol. Mex. 54:97-99.

- MORON, M.A. 1982. Lectotype designations in the "Rhizotroginae" species described by H.W. Bates in the Biologia Centrali Americana, 1888-89 (Col. Melolonthidae). Folia Entomol.Mex. 53:87-102.
- _____ 1983. Breve análisis del subgénero Phyllophaga (Phytalus) Erichson, 1847 en México. (Col. Melolonthidae). Resúmenes del XVIII Cong. Nal. de Entomol. Tapachula, Chis. SME- SECEP, UNAM. México. 147-148.
- _____ 1983. Introducción a la biosistemática y ecología de los Melolonthidae edaffícolas de México (Ins. Coleoptera). EN: II Mesa Redonda de Plagas del Suelo. Chapingo, Méx.
- _____ 1984. Breve análisis de las especies del grupo "ravida" subgénero Phyllophaga (sensu str.) (Coleoptera; Melolonthidae). Resúmenes XIX Cong. Nal. de Entomol. Guanajuato, Gto. SME-CONACYT-SECEP, UNAM. México. pp. 188-189.
- _____ 1984. Escarabajos; 200 millones de años de evolución. Publ. 14. Instituto de Ecología. México, D.F. 130 pp.
- _____ 1985. Breve análisis de las especies del grupo "blanchardi" subgénero Phyllophaga (sensu str.) (Col. Melolonthidae). Resúmenes XX Cong. Nal. Entomol. Cd. Victoria, Tamps. SME-CONACYT. México.

- MORON, M.A. y S. ZARAGOZA. 1976. Coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae de Villa de Allende, Edo. de México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México 47 (ser. Zoología) (2):83-118.
- MORON, M.A. y R. TERRON. 1981. Fauna de Coleopteros Lamelicornios de la cañada de Otongo, Hidalgo. Folia Entomol. Mex. 48: 22-23.
- MORON, M.A., F.J. VILLALOBOS y C. DELOYA. 1985. Fauna de Coleópteros Lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. Resúmenes del XX Cong. Nal. Entomol. Cd. Victoria, Tamps. SME-CONACYT. México.
- MOSER, J. 1918. Neue Arten der Gattungen Lachnosterna Hope und Phytalus Er. (Col.). Stettiner Entomol. Z. 79: 19-74.
- _____ 1918. Neue amerikanische Melolonthiden. Stettiner Entomol. Z. 79: 95-167.
- _____ 1921. Neue Melolonthiden-Arten der Gattungen Lachnosterna Hope, Phytalus Er. und Listrochelus Blanch. (col.) Deut. Entomol. Z. 3:247-262.
- _____ 1921. Neue Melolonthiden von Mittel-und Süd-Amerika. Stettiner Entomol. Z. 82:133-182.
- MOSER, J. 1926. Beitrag zur Kenntnis der Melolonthiden (Col.). Stettiner Entomol. Z. 87:198-208.
- NONFRIED, A.F. 1891. Neue afrikanische, central-amerikanische und ost-asiatische Melolonthiden und Ruteliden. Berliner Entomol. Z. 36:221-240.

- NONFRIED, A.F. 1894. Beschreiben neuer Lamellicornen, Buprestiden und Cerambyciden aus Central und Süd-Amerika. Entomol. Nachr. 20:113-128.
- OLIVIER, A.G. 1789. Entomologie ou histoire naturelle des insectes. Coleopteres. 1 Bandouin, Paris. 478 pp.
- PAULIAN, R. 1933. Essai d'une phylogénie des lamellicornes coprophages. I. Ent. Nachrichtenbl. vol. 7: 103-107.
- _____. 1943. Les Coléoptères. Formes-Moeurs-Role, Payot, Paris. 396 pp.
- PIKE, K.S., R.L. RIVERS, C.Y. OSETO & Z.B. MAYO. 1976. A world bibliography of the genus Phyllophaga. University of Nebraska Miscellaneous Publication 31. 21 pp.
- REINHARD, H.J. 1939. New and little known Phyllophaga from Texas. J. Kans. Entomol. Soc. 12:47-63.
- _____. 1940. Notes on Texas Phyllophaga with description of one new species (Col. Scarabaeidae). J. Kans. Entomol. Soc. 13:4-5.
- _____. 1940. The life history of Phyllophaga lanceolata (Say) and Phyllophaga crinita Burmeister. J. Econ. Entomol. 33: 572-578.
- _____. 1941. The life history of Phyllophaga tristis (F.) and allied forms. J. Econ. Entomol. 34: 526-532.

REINHARD, H.J. 1942. The life history of Phyllophaga
farcta and P. crassissima. J. Econ. Entomol. 35:

576-582.

_____ 1944. The life history of Phyllophaga
calceata and P. micans. J. Econ. Entomol. 37:

581-587.

_____ 1946. A new Phyllophaga of Texas (Coleop-
tera; Scarabaeidae). J. Kans. Entomol. Soc. 19:

69-70.

_____ 1946. The life histories of some Texas
Phyllophaga. J. Econ. Entomol. 39:475-480.

_____ 1950. The Phyllophaga of Texas (Col.
Scarabaeidae) J. Kans. Entomol. Soc. 23:27-51.

REYES-CASTILLO, P. 1970. Coleoptera Passalidae. Morfología
y División en grandes grupos; géneros americanos.

Folia Entomol. Mex. 20-23: 1-240.

RIOS, F. y S. ROMERO-PARRA, 1982. Importancia de los da-
ños al maíz por insectos del suelo en el Estado
de Jalisco, México. (Coleoptera). Folia Entomol.

Mex. 52:41-60.

RITCHER, P.O. 1937. A new species of Phyllophaga (Col.
Scarabaeidae) from Kentucky. Entomol. News 48:

285-287.

_____ 1938. A field key to Kentucky white grubs.

J. Kans. Entomol. Soc. 11:24-27.

- RITCHER, P.O. 1939. Observation on white grub pupation. J. Kans. Entomol. Soc. 12: 64-69.
- _____ 1949. Larvae of Melolonthinae with keys to tribes, genera and species. (Coleoptera; Scarabaeidae). Ky. Agr. Exp. Sta. Bull. 537:1-36.
- _____ 1958. Biology of Scarabaeidae. Annu. Rev. Entomol. 3: 311-334.
- _____ 1966. White grubs and their allies. Oregon State University Press. Corvallis. 219 pp.
- _____ 1969a. Morphology of the posterior procoxal bridges in Scarabaeoidea (Coleoptera). Coleop. Bull. 23 (4); 89-92.
- _____ 1969b. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance, I. The abdominal spiracles. Ann. Ent. Soc. Amer. 62: 869-880.
- _____ 1969c. Ibid. II. Thoracic spiracles and adjacent sclerites. loc. cit. 62: 1388-1398
- ROBINSON, M. 1938. Studies in the Scarabaeidae. I (Coleoptera). Trans. Amer. Entomol. Soc. 64: 110-114.
- _____ 1948. Studies in the Scarabaeidae IV. (Coleoptera). Trans. Amer. Entomol. Soc. 74:29-36.
- RODRIGUEZ DEL BOSQUE, A. 1981. Preferencia en la oviposición de Phyllophaga crinita Burm. (Col. Scarab.) Folia Entomol. Mex. 48:37-38.

- RODRIGUEZ DEL BOSQUE, A. 1982. Aspectos sobre la biología y comportamiento de la gallina ciega Phyllophaga crinita Burm. (Col. Scarab.) Folia Entomol. Mex. 54: 43-44
- ROSANDER, R.W. & F.G.WERNER. 1970. Larvae of some Arizona species of Phyllophaga (Col. Scarabaeidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 63: 1136-1142.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México. 432 pp.
- S.A.G. 1950. Principales plagas y enfermedades de los cultivos en la República Mexicana. Secr. Agric. y Gan. Oficina Fed. para la Def. Agrícola, México.
- SANDERSON, M.W. 1937. Three new species of Phyllophaga (Coleoptera; Scarabaeidae) with notes on two species new to Kansas. J. Kans. Entomol. Soc. 10: 14-19.
- _____ 1939. A new genus of Scarabaeidae with descriptions and notes on Phyllophaga. J. Kans. Entomol. Soc. 12: 1-15
- _____ 1942. Descriptions and records of distribution of Phyllophaga (Col. Scarab.) J. Kans. Entomol. Soc. 15:49-55.
- _____ 1958. Faunal affinities of Arizona Phyllophaga, with notes and descriptions of new species. J. Kans. Entomol. Soc. 31: 158-173.

- SANDERSON, M.W. 1965. Phyllophaga sayloria, n.sp. from Nuevo León, México. (Coleoptera; Scarabaeidae). Proc. Calif. Acad. Sci. 31: 559-562.
- SAY, T. 1824. Descriptions of coleopterous insects collected in the late expedition to the Rocky Mountains, performed by order of Mr. Calhoun, Secretary of War, under the command of Major Long. J. Acad. Nat. Sci. Phila. 3: 238-282.
- _____ 1825. Descriptions of new species of coleopterous insects inhabiting the United States. J. Acad. Nat. Sci. Phila. 5 (1):160-204.
- _____ 1835. Descriptions of new North American coleopterous insects, and observations on some already described. Boston J. Nat. Hist. 1(3): 210-305.
- SAYLOR, L.W. 1935. Short studies in American Scarabaeidae (III). Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 5:33-38.
- _____ 1935. New neotropical Scarabaeidae of the genus Phyllophaga (Col.) Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 5: 496-501.
- _____ 1936. Four new neotropical melolonthids (Col. Scarab.) Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 6:293-296.
- _____ 1936. Three new neotropical melolonthids (Col. Scarabaeidae). J. Entomol. Zool. 28:62-64.
- _____ 1937. Necessary changes in status of important rhizotrogid genera (Col. Scarab.). Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 7: 318-322.

SAYLOR, L.W. 1937. Six new neotropical melolonthids
(Col. Scarab.). Proc. Roy. Entomol. Soc. London
(ser. B) 6: 30-33.

_____ 1938. New neotropical melolonthid scarabs
(Coleoptera). Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 8:
340-348.

_____ 1938. Seven new neotropical scarab beetles.
Proc. Biol. Soc. Wash. 51: 185-190.

_____ 1939. Revision of the beetles of the melolon-
thine subgenus Phytalus of the United States. Proc.
U.S. Nat. Mus. 86 (3048): 157-167.

_____ 1940. Revision of the scarabeid beetles of
the Phyllophaga subgenus Listrochelus of the U.S.
with discussion of related subgenera. Proc. U.S.
Nat. Mus. 89 (3095): 59-130.

_____ 1940. Ten new neotropical beetles of the
scarab genus Phyllophaga. Proc. Biol. Soc. Wash.
53: 109-117.

_____ 1940. Ten new West Indian scarab beetles of
the genus Phyllophaga, with two new names. J. Wash.
Acad. Sci. 30:305-314.

_____ 1941. Descriptions of new beetles of the
genus Phyllophaga from neotropical regions. Proc.
Biol. Soc. Wash. 54: 25-30

_____ 1941. A new Mexican scarab beetle. Proc.
Biol. Soc. Wash. 54: 67-68.

SAYLOR, L.W. 1941. Five new Guatemalan scarab beetles of the genus Phyllophaga. J. Wash. Acad. Sci. 31: 384-388.

_____ 1941. Six new Costa Rican scarab beetles of the genus Phyllophaga. Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 12:534-541.

_____ 1942. Notes on beetles related to Phyllophaga Harris with descriptions of new genera and subgenera. Proc. U.S. Nat. Mus. 92 (3145): 157-165.

_____ 1943. Eight new Mexican scarab beetles collected by the Hoogstrall expeditions. Proc. Biol. Soc. Wash. 56:21-28.

_____ 1943. Revision of the rorulenta group of the scarab beetle genus Phyllophaga. Proc. Biol. Soc. Wash. 56: 129-142.

_____ 1943. Six new lamellicorn Coleoptera of Mexico. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. 4: 25-31.

_____ 1943. Sixteen new Mexican scarab beetles of the genus Phyllophaga. Rev. Entomol (Rio de Janeiro) 14: 262-281.

_____ 1943. Synoptic revision of the testaceipennis group of the beetle genus Phyllophaga. J. Wash. Acad. Sci. 33: 106-110.

_____ 1948. Contributions toward a knowledge of the insect fauna of lower California. No. 10. Coleoptera: Scarabaeidae. Proc. Calif. Acad. Sci. 24:337-374.

SAYLOR, L.W. 1948. Four new South American melolonthine scarab beetles. Rev. Entomol. (Rio de Janeiro) 19: 353-357.

SCHAEFFER, C. 1907. New Scarabaeidae. J.N.Y.Entomol.Soc. 15: 60-75

1908. New Coleoptera, with notes on some New Jersey Histeridae. Entomol. News 19:318-321.

1909. New Coleoptera chiefly from Arizona. Brooklyn Inst. Arts. Sci. Mus.Sci. Bull.1:375-386.

SCHAUFUSS, C.W. 1858. Ancylonycha rugipennis. Stettiner Entomol. Z. 19: 318.

SHARP, D. & F.MUIR, 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. Trans. Ent. Soc. Lond. part III: 477-642.

SMITH, J.B. 1889. Notes on the species of Lachnosterna of temperate North America, with descriptions of new species. Proc. U.S. Nat. Mus. 11: 481-525.

SMITH, D.S. 1964. The structure and development of flightless Coleoptera: A light and electron microscopic study of the wings, the thoracic exoskeleton and rudimentary flight muscles. J. Morph.114:107-184.

SMYTH, E.G. 1915. Report of work at the South Coast Laboratory. Rep. Brd. Comm. Agr. P.R. 3:40-53.

1917. The white-grubs injuring sugar cane in Porto Rico. J.Agr.Univ.P.R.1:47-92,141-169.

- SNODGRASS, R.E. 1909. The thorax of insects and articulation of the wings. Proc. U.S. nat. Mus. 36:511-595.
- _____ 1935. Principles of insect morphology. Mc. Graw Hill Book Company, N.Y. 667 pp.
- _____ 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smith. Misc. Coll. 135 (6): 1-60.
- VILLADA, M.M. 1901. Catálogo de la colección de Coleópteros Mexicanos del Museo Nacional, formada y clasificada por el Dr. E. Dugés. 2a. ed. Imprenta del Museo Nacional. México. pp. 131-132.
- VILLALOBOS, F.J. 1984. Análisis de una comunidad de coleópteros edafícolas de un pastizal de Laguna Verde, Veracruz; datos preliminares. XIX Congreso Nal. de Entomol. Guanajuato, Gto. SME-CONACYT-SECEP, UNAM, México. 72-74.
- _____ 1985. Desarrollo larval de los coleópteros Melolonthidae edafícolas de un pastizal de Laguna Verde, Veracruz. EN: Resúmenes del XX Cong. Nal. Entomol. Cd. Victoria, Tamps. SME-CONACYT. México.
- VINSON, J. 1946. On Nesosisyphus, a new genus of coprine beetles from Mauritius. Proc. R. Ent. Soc. London, 15 (7-8): 89-96.
- WALKER, F. 1866. In: Lord, J.K. The naturalist in Vancouver Island and British Columbia. Vol.2.London.pp309-334.

WICKHAM, H.F. 1903. New Coleoptera from the western United States. Can. Entomol. 35:67-74.

WILLIAMS, J.L. 1945. The anatomy of the internal genitalia of some Coleoptera. Proc. Entomol. Soc. Wash. 47:73-91

ZUNINO, M. y G. HALFFTER, 1981. Descrizione di Onthophagus micropterus n.sp. (Col. Scarab.) note sulla sua distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. Boll. Mus. Zool. Univ. Torino, 8: 95-110.

COCKERELL, T.D.A. 1927. Fossil insects in the British Museum. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 9) 20:282-294.
COCKERELL, T.D.A. 1931. Fossil insects from Colorado and Wyoming. Proc. U.S. Nat. Mus. 29:36.
COPPEL, G.H. & J.W. MERTINS, 1977. Biological Insects Past & Present: Advanced Series in Agricultural Sciences. Springer-Verlag, Berlin, pp. 73-158.
DANIELS, W.E. 1966. The association of a tanglefoot trap with Rhyssalus kohlertii (Coleoptera: Scarabaeidae) with other larvae and their allies. Ann. Entomol. Soc. Amer. 59:1071.
DAVIS, J. J. 1919. Contributions to a knowledge of the natural enemies of Rhyssalus. Ill. State Nat. Hist. Surv. Bull. 12:123-138.
ESCOFO, R.J. 1984. Análisis de la fauna de Coleopteros Scarabaeidae y Meloidae de Galicia, Esp. de Aquecedores. Tesis profesional Centro Básico-Biología Univ. Auton. de Aquecedores. pp. 25-89.
HALFFTER, G. 1974. Elementos antiguos de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae) en las implicaciones filogeográficas. Quaestiones entomologicae 10: 223-262.

ADENDA A LA LITERATURA CITADA

(Especialmente referida en el capítulo VI).

- ALLEN, T.R. 1975. The occurrence and importance of ground beetles in agricultural and surrounding habitats. IN: Carabid beetles; their evolution, natural history and classification. T.L. Erwin, G.E. Ball & D.R. Whitehead (Eds.). W. Junk bv Publishers, Hague. pp. 485-505.
- BERBERET, R.C. & T.J. HELMS, 1970. Notes on the biology of *Tiphia berbereti* (Hymenoptera: Tiphidae), a parasite of larval *Phyllophaga anxia*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 63:471-473.
- BRITTON, B.E. 1978. A revision of the Australian Chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). Vol. 2. Tribe Melolonthini. Aust. J. Zool. Suppl. Ser. No.60: 1-150.
- COCKERELL, B. 1921. Eocene insects from Colorado and Wyoming. Proc. U.S. Nat. Mus. 59:36.
- COCKERELL, T.D.A. 1927. Fossil insects in the British Museum. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser.9) 20:585-594.
- COPPEL, C.H. & J.W. MERTINS, 1977. Biological Insect Pest Suppression. Advanced Series in Agricultural Sciences 4. Springer-Verlag, Berlin. pp. 73-158.
- DANIELS, N.E. 1966. The association of a rangeland grub *Phyllophaga koehleriana* (Coleoptera: Scarabaeidae), with asilid larvae and with mites. Ann. Entomol. Soc. Amer. 59:1021.
- DAVIS, J. J. 1919. Contributions to a knowledge of the natural enemies of *Phyllophaga*. Ill. State Nat. Hist. Surv. Bull. 13:53-138.
- ESCOTO, R.J. 1984. Análisis de la fauna de Coleopteros Scarabaeidae y Melolonthidae de Calvillo, Edo. de Aguascalientes. Tesis profesional Centro Básico-Biología, Univ. Autón. de Aguascalientes. pp. 25-89.
- HALFFTER, G. 1974. Eléments anciens de l'Entomofaune Néotropicale: Ses implications biogeographiques. Quaestiones entomologicae 10: 223-262.

- HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. Folia Entomol. Mex. 35: 1-62.
- HAMMOND, G. H. 1961. Observations on infection of white grubs, Phyllophaga spp. by Cordyceps ravenelli Berk and Curt. Eastern Canada. Can. Field Natur. 175:41-42.
- HENZELL, R.F. 1970. Phenol, an attractant for the grass grub beetle (Costelytra zealandica) (White) (Scarabaeidae, Coleoptera). N.Z.J. Agr. Res. 13:294.
- HENZELL, R.F. & M.D. Lowe, 1970. Sex attractant of the grass grub beetle. Sciences, 168:1005.
- HENZELL, R.F., LOWE, M.D., TAYLOR, H.J. & E. BOSTON, 1969. Laboratory demonstration of a chemical sex attractant in Costelytra zealandica (White) Scarabaeidae; Coleoptera). N.Z.J. Sci. 12: 252.
- HENZELL, R.F., TAYLOR, H.J. & M.D. Lowe, 1970. Studies on laboratory handling and bioassay of the sex attractant of the grass grub Costelytra zealandica (White) (Scarabaeidae; Coleoptera). N.Z.J.Sci. 13:460.
- JENNINGS, D.T. 1974. Crab spiders (Aranea: Thomisidae) preying on scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Coleop. Bull. 28(1): 41-43.
- KELSEY, J.M. 1967 Costelytra zealandica (White) sex attraction. N.Z. Entomol. 3 (5):57.
- KING, P.D. 1977. Effect of plant species and organic matter on feeding behaviour and weight gain of larval black beetle, Heteronychus arator (Coleoptera, Scarabaeidae). N.Z. Journal of Zool. 4: 445-448.
- LAVELLE, P., M. E. MAURY, y V. SERRANO, 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz. Epoca de lluvias. EN: Estudios ecológicos en el trópico mexicano. P. Reyes-Castillo (Ed.) Publicación 6. Instituto de Ecología. México, D. F. 73-105.
- LEONARD, M.D. N. 1933. Notes on the giant toad, Bufo marinus (L.) in Puerto Rico. J. Econ. Entomol. 26: 67-72.
- LILLY, C.E. & J.D. Shorthouse, 1971. Responses of males of the 10-lined June beetle Polyphylla decemlineata (Col. Scarabaeidae) to female sex pheromone. Can Entomol. 103:1757.

- LIM, K.P., R.K. Stewart & W.N. Yule, 1981. Natural enemies of the common June beetle Phyllophaga anxia (Coleoptera: Scarabaeidae) in Southern Quebec. Ann. Soc. Entomol. Quebec, 26(1): 14-27.
- MORON, M.A. 1977. Descripción del macho de Cyclocephala picta Burm. (Col. Melolonthidae, Dynastinae). An. Inst. Biol. UNAM 48, Zool. (1): 133-140.
- OSBORN, G.O. & C.P. HOYT, 1970. Phenolic resins as chemical attractants for males of the grass grub beetle Costelytra zealandica (Coleoptera, Scarabaeidae). Ann. Entomol. Soc. Amer. 63 (4): 1145-1147.
- PEARSON, R. 1978. Climate and Evolution. Academic Press. London. pp. 159-176.
- RICHARDS, W.O. & R.G. Davies, 1977. Imms' General Textbook of Entomology. Vol. 2. Classification and Biology. 10th. Ed. Chapman and Hall. London. pp. 1201-1234.
- SOO HOO, C.F. & R.J. ROBERTS, 1965. Sex attraction in Rhopaea (Col. Scarabaeidae). Nature (London) 205:724.
- TRAVIS, B.V. 1939. Habits of the June beetle Phyllophaga lanceolata (Say) in Iowa. J. Econ. Entomol. 32:690.
- WEISER, J. 1977. An Atlas of insect diseases. 2th. Ed. W. Junk by Publishers. The Hague. pp. 48-240.
- WICKHAM, F.H. 1914. New Miocene Coleoptera from Florissant. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. LVIII(11): 423-460.

INDICE TAXONOMICO

Los nombres actualmente válidos están subrayados, los sinónimos sin subrayar. Con números romanos se indica la lámina en que aparece una ilustración del taxón en cuestión.

- abdominalis Moser 180,246,
acapulca Saylor 178,224,
aegrota Bates (Chlaenobia)53,
 175, 183,
aegrota Bates (Phytalus) 30,
 198, VIII, LIV
aequata Bates 175, 184,
almada Saylor 176, 268
ambigenus Bates 30,62,175,
 195, LIV,
ambiguus Dalla Torre 195
Amphimallon 97, 133
Ancognatha 301,304,307,308,
 310
Ancylonycha 10,11,19,23,26,27,
 28,33, 155
angulicollis Bates 31,179,231,
 LIX
anodontata Bates 31, V,
anolaminata Moser 180,246,
Anomala 301,303,304,307,308,
 309, 310.
anomalooides Bates, 31, 177,
 207, LVII,
antennalis Moser 180,246,
Antitrogus 323
anxia 112,
Aphodiinae 94, 133
ardara Saylor 180,246,
arenicola Howden 180
arribans Saylor 178,216,
arrowi Chapin 183,
atra Moser 179, 232,
atrata Moser 169, 180,
babis Saylor 178, 217,
balia Say 10,
baroni Bates 31,51,62,180,
batillifer Bates 30,59,63,116,117,
 175,195,
beameri Sanderson 175,191,
beckeri Moser 178,217,
bicallosa Bates 184
bilobatata Saylor 175,194,
blanchardi Arrow 106,178,216,298,
 303,
bolacoides Bates 30,62,175,190,LV,
Brahmina 23,24,26,322,323,

- brama Saylor 180,252,
brevidens Bates 31,120,121,122,
 128,129,LXIX,LXX,LXXII,LXXIII,
 LXXIV,LXXVI,LXXVII,LXXVIII,179,
 246,282,311,LXIX,LXX,LXXII,LXXIII,
 LXXIV,LXXVI,LXXVII,LXXVIII,
bucephala Bates 30,62,176,196,
bueta Saylor 177,281,
calculiventris Saylor 180,
callosiventris Moser 178,215,
canipolea Saylor 179,229,
Canthon 72,75,
 Carabidae 94,95,
carminator Horn 177,275,
castanea Nonfr.180,
castaniella Bates 31,62,180,LVII
cavata Bates 53,56,65,79,91,116,
 121,122,LXXV,176,274,298,311,X,
 XXI,XXV,XXXIV,XXXV,XXXIX,XLIV,LX,
 LXXV,
cavifrons Linell 183
cazieri Saylor 207,260
cazieriana Saylor 177,207,
 Cerambycidae 95,
certanca Saylor 179,232,
 Cetoniinae 133
chiapas Saylor 180
chapini Saylor 176,272
chiapensis Chapin 184,
Chirodines 16,19,24,88,135,138,
 157,159,199,
Chlaenobia 13,19,24,29,34,50,64,
 70,73,83,114,118,135,138,156,160,
 162,163,175,181,313,318,321,330,
 XXV,XXIX,XXXIV,XXXV,XXXVI,XXXIX,
 LXI,
chlaenobiana Saylor 164,176,
ciliatipes Blanch. 181,
cinnamomea Blanch. 28,31,105,107,
 178,223,XLVII,LI,
ciudadensis Bates 30,61,63,74,77,
 84,89,91,106,176,196,XXVI,XXXVI,
 XLIV,
Clemora 24,26,322
Cnemarachis 24,26,322
cochisa Saylor 176,274,
Colaspis 6
colima Saylor 180,
colimana Moser 180,
colimana Arrow 184
collaris Moser 178,214,
cometes Bates 30,55,106,175,191,VI,
 LXI,
contaminata Fall 179,229,
costaricensis Moser 208,
crassissima Blanch, 64,65,71,
crenonycha Saylor 180
cribricollis Blanch.27,31,52,54,
 114,216,XVI,XVIII,XIX,XX,XLIV,LXIII,
cribrosa LeC.77,79,80,84,89,91,93,
 102,119,121,180,261,263,VII,XXXIII,

- XXXVI, XXXVIII, XLI, XLIX,
crinalis Bates 31, 91, 179, 226,
crinipennis Bates 31, 57, 62, XXI,
crinita Burm. 8, 119, 121, 122, 179,
 245, 282, 298,
cristagalli Arrow 100, 176, 268,
culminata Bates 177, 281,
 Curculionidae 94, 95
cushmani Saylor 177, 281,
Cyclocephala 301, 302, 303, 306,
 307, 308, 309,
dampfi Arrow 236,
dasypoda Bates 31, 63, 74, 84, 89,
 91, 177, 208, LXV, LXVIII.
debilis Horn 192,
debilis Arrow 281
densicollis LeC. 177, 275,
dentex Bates 6, 8, 31, 177, 207, 298,
Diabrotica 6
Diplotaxis 301, 304, 307,
disca Saylor 180
disparilis Bates 74, 84, 89, 177, 282,
 XXVI, XLIV,
dissimilis Chapin 184,
divertens Bates 31, 108, 180, 249,
 LVIII
dulcis Bates 31, 178, 217,
durango Saylor 177, 282,
durangoensis Bates 274
durangosa Saylor 178, 214,
durangoana Moser 180,
 Dynastinae 133, 301,
Dyscinetus 301, 307,
eligia Sanderson 176, 274,
emburyi Saylor 176, 196,
Endrosa 11, 155,
epilida Say 119, 179, 241, L,
epulara Sanderson 175, 191,
epigaea Wick. 180, 263,
eniba Saylor 180, 252,
estacea Saylor 176, 270,
Eugastra 16, 19, 50, 80, 91, 92, 93, 102
 120, 135, 157, 160, 261, 293,
eurypis Bates 31, 180, 249,
extranea Fall 229,
falsa LeC. 177, 278, 298,
farcta LeC. 56, 93, 180, VII, XLVIII,
 LXII,
fervida Fabr. 10
fimbripes LeC. 177, 279,
fissilabris Bates 30, 52, 62, 176,
 196,
flavipilosa Moser 180
flavipennis Horn 176,
foralita Saylor 176, 270,
foveicollis Bates 31, 56, 63, 178,
 215,

- freeborni Saylor 180
fucata Horn 180,254,
fulviventris Moser 177,208,
galeanae Saylor 180
gaumeri Bates 31,62,108,170,
 180,LIX,
gentryi Saylor 268
 Geotrupinae 94,133,
gestis Saylor 178,216,
ghentata Saylor 180
gigantea Bates 31,61,63,106,
 179,226,XXVI,
gigantissima Saylor 180,257,258,
ginigra Saylor 179,232,
glaberrima Blanch. 179,241,
glabricula LeC. 31,179,236,
glabripennis LeC.245,
godmani Bates 31,62,172,180,
 LVIII,
granti Saylor 176,271,
gravidula Moser 178,215,
guerrerocana Saylor 180
 Gynnis 11,19,155,
haagi Saylor 177,210,
helvola Melsh. 270
heteronycha Bates 31,56,57,63,
 116,177,210, XXIII,LVII,
heterophylla Bates 31,117,207,
 XXX,LVII,
heynei Moser 109,168,LIX,
hidalgoana Saylor 178,216,
hintonella Saylor 178,216
hintoni Saylor 175,194,
hirsuta Knoch 10,
hirticollis Moser 178,215,
hirticula Knoch 10,22,201,
hirtifrons Moser 176,198,
hoegei Bates 30,62,108,175,195,IV,
hoegella Saylor 178,217,
Holotrichia 14,23,322,323,
hoogstraali Saylor 175,189,
huachuca Saylor 176,272,
ignava Horn 180,256,
inflativentris Moser 178,217,
inflexa Barret 179,227,
inopia Sanderson 217,
instabilis Blackw. 175,183,
integra Say 27,31,179,246,XXXIII,
integriceps Moser 180
 Lachnosterna 10,11,19,29,31,34,50,
 75,154,
laevigata Blanch. 191,
lalanza Saylor 60,74,84,85,89,91,
 180,258,XXVI,

- lanceolata Say 64,74,78,84,89,
 91,93,119,121,180,260,282,288,
 VII, XXVI,XXXVI,XLVIII,
laportei Blanch. 28,176,264,271,
laticeps Blanch. 28,241,
latidens Schaeff.178,217,
latipes Bates 63,75,105,106,175,
 184,IV,XLVII,LII,
lenis Horn 179,246,
leonina Bates 31,178,217,LVII
lineata Bates 30,62,74,108,176,
Listrochelus 15,19,28,29,34,37,
 56,61,70,73,88,110,114,119,120,
 127,135,144,147,156,159,160,161,
 162,176,264,293,313,317,318,321,
 324,326,329,330,331,
longiclava Moser 116,XXIII,
longifoliata Moser 180,246
longipilosa Bates 31,55,67,77,78,
 92,121,122,129,LXXI,179,246,XXV,
 XXVII,XXVIII,XXXI,XXXIV,XXXV,XXXVI,
 XXXVII,XXXIX,XL,XLI,XLIII,XLVIII,
 XLIX,LX,LXXI,
 Lucanidae 94,95,
macrocera Bates 30,63,175,195,VI
macrophylla Bates 31,74,91,LXXIX,
 177,207,186,VI,LXXIX,
maculicollis LeC. 179,229,
magnicornis Moser 180,246,
martiana Saylor 180
maxima Bates 62,177,281,L,LIX,
meadei Saylor 176,274,
Melolontha 10,27,93,138,140,142,
 143,154,
 Melolonthidae 94,
 Melolonthinae 301,
 Melolonthini 14,133,157,301,
Melolonthites 324,
menetriesi Blanch. 226
Metatrogus 323,
mexicana Blanch.28,31,172,180,
 XLII,
michaelbacheri Saylor 177,275,
michoacana Saylor 180
microcerus Arrow 178,216,
microchaeta Moser 180
microdon Bates 31,179,246
micros Bates 176,274,
mimicana Saylor 176,267,
minutissima Saylor 176,198,
Miolachnosterna 324,
miraflorea Saylor 177,275,
misteca Bates 31,63,105,117,179,
 246,XLVII,LII,LIII,
mitlana Saylor 180,252,
moei Saylor 178,217,
molopia Bates 31,53,63,74,106,114,
 180,249,VI,XI,XXVI,LXIII,
monticola Melsh. 270
monstrosa Saylor 176,268,

- mucorea LeC. 176,270,
multiplora Bates 31,180,252,
necaxa Saylor 180
Neodontocnema 23,
nigerrima Bates 31,52,180,249,LVIII,
nisuens Saylor 180
nitidula LeC. 229,
nogales Saylor 177,278,
nosa Blackw. 62, 176, 198,LIV,
nubipennis Bates 30,62,175,195,LIV,
oaxaca Saylor 175,195,
oaxena Saylor 175,
obliquestriata Saylor 177,282,
oblongula Bates 177,282,
obsoleta Blanch. 28,30,53,56,175,191,
 303,311,IX,XVIII,XIX,XX,XXII,LXI,
obtusa LeC. 270
omiltaneus Dalla Torre 197,
omiltemia Bates 30,108,176,197,LV,
onita Saylor 180,246,
Onthophagini 94,
opaca Moser 180,254,
opacicollis Horn 177,279,
Orizabus 301,307,
orosina Moser 208
pachuca Saylor 178,216,
pallida Horn 175,192,
pallidicornis Moser 180
parilis Bates (Listrochelus) 56,
 177,223,279,LX,
parilis Bates (Lachnosterna) 31,
parumpunctata Bates 31,178,217,
 LVI,
parvisetis Bates 31,63,117,178,
 223,V,XLIII,LXII,
Passalidae 72,94,95,
peccata Blackw 175,184,
peninsulana Moser 179,246,
peninsularis Saylor 177,277,
pentaphylla Bates 30,63,115,175,
 193,XXXI,
personata Chapin 175,185,
Phanaeina 72,97,101,102,
piceola Bates 31,62,
pilidorsis Saylor 177,210,
piliventris Moser 178,215,
pilosicollis Knoch 245,
pilosipes Saylor 177,277,
pilositarsis Blackw. 175,184,
pilosula Moser 179,226,
pilula Moser 180
Phyllophaga 5,7,10,11,19,24,25,
 26,27,33,36,37,50,51,70,73,75,77,
 87,92,94,96,104,110,112,114,118,
 120,135,144,145,147,154,157,160,
 165,166,167,168,201,292,301,302,
 303,304,307,313,315,318,320,326,
 327,331,333,LVI,

- Phytalus 12,19,28,29,30,33,34,37,
 61,64,70,75,114,135,144,146,156,
 160,163,164,165,175,186,292,313,
 316,318,321,326,327,328,LIV,LV,
 LXIV,
plairi Saylor 75,91,179,232,
platti Saylor 176,198,
platyrhina Bates 30,63,175,195,
plena Fall 176,270,
poculifer Bates 30,70,83,164,176,
 XXIX,XLII,LV,
polyphylla Bates 31,177,207,
ponerosus Blackw. 270
porodera Bates 31,180,252,
praesidii Bates 53,59,63,106,176,
 272,IV,XXVI,
pruinosa Blanch. 28,30,175,189,
prolixa Bates 30,188,
 Ptinidae 94,95,
puberea Mann. 12,
puberula LeC. 277
pubicauda Bates 31,178,215,LVIII,
pubicollis Blanch.28,30,168,180,
pulcher Linell 270
punctuliceps Bates 30,191,
punctulicollis Bates 31,178,217,
 XXIV,LVI,
quadriphylla Saylor 180
quercina Knoch 10,
ravida Blanch. 6,8,28,31,54,56,
 106,121,122,129,LXXV,177,207,282,
 298,303,XVII,XXIII,XXXII,LXXI,
 LXXV,
reinhardi Saylor 176,270,
Rhizotrogus 154,
robustus Horn 189,
rolbakeri Saylor 179,232,
rorulenta Burm. 31,87,178,223,
rostripyga 98,116,
rubella Bates 8,31,108,179,246,
 282,298,311,LVIII,
rufithorax Moser 178,217,
rugicollis Bates 31,178,215,LVI,
rugipennis Schauff. 28,31,54,179,
 238,XII,LXIV,LXV,LXVI,LXVII,
rugithorax Saylor 176,198,
rugulosa Blanch. 28,31,52,179,
 232,LIX,
 Rutelinae 133,301,
saginata Mann. 12,
sandersonia Saylor 189,
saylori Sanderson 180,256,
scabrifrons Bates 31,
scabripyga Bates 56,59,175,184,
 IV,XXVI,XLIII,
schenklingi Moser 107,178,214,
 L,LVI,
schizorhina Bates 31,52,62,75,
 179,231,

- Scarabaeinae 133,
 Scarabaeini 94,
scissa Bates 31,179,231,
scuticeps Bates 75,106,177,282,
 IV,
scoparia LeC. 176,268,
segregans Bates 31,108,180,249,LIX,
senex Horn 177,281,
senicula Bates 30,175,190,IV,
setidorsis Bates 31,63,179,226,
setifera Burm. 28,31,54,63,117,179,
 226,XIII,
setipennis Bates 31,249,
sinaloana Saylor 175,189,
sinuaticeps Moser 178,217,
spinitarsis Moser 180,246,
stipitalis Blanch. 28,180,
sinicollis Saylor 178,216,
Snowi Saylor 176,267,
sonora Saylor 175,192
 Stenothorax 154
Stipitalis Blanch. 172,XXX,
straminea Bates 30,62,176,196,
sturmi Bates 31,53,54,63,105,107,
 116,170,180,283,V,XIV,XXIV,XLVII,
 LI,LXII,
submetallica Bates 31,179,232,
submucida LeC. 179, 236,
subopaca Moser 179,227,
subrugosa Moser 180
tancitara Saylor 176,198,
tarsalis Schaeff. 177,278,
temascalis Saylor 180,246,
temascaltepeca Saylor 176,198,
temaxa Saylor 178,223
temora Saylor 178,224,
 Tenebrionidae 94,95,
tenuipilis Bates 31,56,63,105,
 107,109,179,238,XLVII,LI,LII,
 LXII,
tejulpicas Saylor 178,216,
terminalis Saylor 176,268
testaceipennis Blanch. (Phyllophaga)
 28,31,54,105,107,109,117,178,220,
 XV,XLVII,LI,LII,LIII,
testaceipennis Moser 270
texana LeC. 270
timida Horn 176,267,
 Tostegoptera 14,19,55,64,78,80,
 92,120,135,156,160,258,293,
torta LeC. 179,236,
 Trichestes 11,155,
trichia Bates 31,179,226,
trichodes Bates 30,74,83,106,175,
 189,311,XXV,XXXI,XXXIV,XXXV,
 XXXIX,XLII,LXI,
tridens Bates 31,63,106,177,210,V,

tridilonycha Saylor 177,210,

tristis Fab. 245.

riodonyx 24,50,60,135,157,159,
257,

trochanter Saylor 77,78,176,
268,XXXVI,

troestschi Bates 226

tumulosa Bates 106,117,175,184,
XXXVIII,

unituberculata Bates 175,

valia Saylor 177,282,

vanalleri Schaeff 175,191,

venodiola Saylor 176,270,

verruciventris Moser 178,214,

vetula Horn 179,246,298,303,311,

vexata Horn 175,183,

vicina Moser 180

virilis Reinh. 179,241,

xanthe Bates 31,57,62,63,178,214,
XXII,XXVI,LVI,

xanthocoma Bates 30,62,75,108,175,
190,LIV,

yaqui Saylor 177,281,

yucateca Bates 31,179,246,

zunilensis Bates 200