



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

**CARRERA EN BIOLOGÍA**

**Ciclo de vida y descripción de estadios inmaduros de**

***Charidotella bivulnerata* Boheman (Coleoptera:**

**Chrysomelidae: Cassidinae)**

**TESIS**

**PARA OBTENER EL TÍTULO DE**

**BIÓLOGA**

**PRESENTA:**

**JANIS QUIAHUITL VIGIL RAZO**

**JURADO DE EXÁMEN**

**DIRECTOR: DR. GEOVANNI MIGUEL RODRIGUEZ MIRÓN**

**ASESORA: DR. SARA LÓPEZ PÉREZ**

**ASESORA: BIOL. MARÍA MAGDALENA ORDÓNEZ RESÉNDIZ**

**SINODAL: M. EN C. GUADALUPE BRIBIESCA ESCUTIA**

**SINODAL: DRA. PAULINA CIFUENTES RUIZ**



**CIUDAD DE MÉXICO**

**20 de marzo 2024**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme la oportunidad de tener una formación de calidad.

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, por ser el lugar de mi formación académica.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IA205322 y a la Colección Coleopterológica de la Fes Zaragoza por permitirme el uso del espacio y equipo.

Al Dr. Geovanni Miguel Rodríguez Mirón por aceptar dirigir este trabajo, por confiar en mí, por su tiempo, paciencia y sus valiosos comentarios.

A mis sinodales Dra. Sara López Pérez, Biol. María Magdalena Ordóñez Reséndiz, Dra. Paulina Cifuentes Ruiz, M. en C. Guadalupe Bribiesca Escutia por aceptar ser parte de este trabajo, por su tiempo, apoyo y sus valiosos comentarios.

A la M. en C. María Cristina Mayorga Martínez por su apoyo en la determinación de Hemípteros.

A la Dra. Ana María Soriano Martínez por su apoyo en la determinación de la planta *Ipomoea stans* Cav.

A la Biol. Miriam Aquino Romero por su apoyo en la edición de fotografías.

Al Dr. Daniel Edwin Domínguez León y cDr. Mireya González Ramírez por sus enriquecedores comentarios.

## AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A mi mamá, Beatriz Razo Ángeles, por todo el amor que me has brindado a lo largo de mi vida, por inspirarme a ser fuerte y luchar por lograr mis metas, sin tu apoyo no estaría donde estoy, te amo.

A mi hermanita, Jatziri por darme ánimos, ser mi mejor amiga y la mejor compañera que la vida me pudo dar, te amo.

A mi papá, Jesus Vigil por todo tu amor y las risas que compartimos, te amo.

A mis abuelitas, Berta y Elia, por su amor infinito y su apoyo, las amo.

A mis abuelitos Leo y Marce, por su gran amor y por abrirme las puertas de su casa, les amo y extraño mucho.

A mis tías, tíos, primas y primos, por impulsarme y hacerme sentir tan querida aun estando lejos de mi casa, en especial a mis tías Gelo y Mari, por dejarme vivir con ustedes y por todo su amor y amabilidad, sin ustedes esto no sería posible, gracias infinitas.

A los amixes que conocí en la universidad Ileana, Andy, Natali, Naomi, Leo, Arturo, Ximena, Rebeca, Ame, por hacer todo más bonito y compartir momentos que recordaré por siempre.

A Ileana por ser una gran amiga e inspirarme a ser mejor cada día, te amo.

A Naomi por hablarme desde el primer día, por estar conmigo a lo largo de todos estos años y ser mi mejor amiga, por tantas risas y compartir los momentos tristes, te amo.

A mis amixes Alan y Eliezer porque a pesar de la distancia su amistad está presente y es un tesoro para mí.

Al Dr. Gio y la Dr. Sara por confiar en mí, ayudarme a ser mejor académica y personalmente, por permitirme conocerlos, convivir con ustedes y la pequeña Alicia, muchas gracias por todo su apoyo.

Al Dr. Santiago Zaragoza, Ishwari, Miriam, Edwin, Mireya y Anel, por recibirme con los brazos abiertos en el Lab. Zaragoza durante mi servicio social, por inspirarme y brindarme su amistad.

El hecho de que estés corriendo hacia tu sueño,  
significa que lo estás haciendo bien.  
Es todo lo que importa.  
Solo mantén el ritmo,  
no te pongas nerviosa.  
Confía en ti.

Grow up- Stray Kids

## ÍNDICE

RESUMEN .....	8
INTRODUCCIÓN .....	9
MARCO TEÓRICO.....	11
Metamorfosis .....	11
Cassidinae .....	13
Ciclo de vida en casidinos.....	15
Larvas de Cassidinae s. <i>str.</i> .....	16
ANTECEDENTES .....	18
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA .....	20
OBJETIVOS .....	20
General .....	20
Particulares .....	20
MATERIAL Y MÉTODO .....	21
Sitio de observación.....	21
Identificación.....	22
Trabajo de campo .....	22
Ciclo de vida .....	22
Descripción de estados inmaduros .....	23
RESULTADOS.....	24
Ciclo de vida e historia natural .....	24
Descripción de estadios inmaduros .....	31
DISCUSIÓN .....	38
Biología.....	42
CONCLUSIONES.....	43
REFERENCIAS.....	45

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cerro Chimalhuache. ....	21
Figura 2. . A) Escudo extendido de exubias y excremento de <i>Charidotella bivulnerata</i> , B) Daño causado por adultos de <i>C. bivulnerata</i> adultos a hoja de <i>Ipomoea stans</i> Cav, .....	25
Figura 3. Ciclo de vida de <i>Charidotella bivulnerata</i> Boheman, 1855.....	26
Figura 4. A) Adulto de <i>Charidotella bivulnerata</i> en vista dorsal, B) Adulto de <i>C. bivulnerata</i> en vista ventral, C) Pareja de <i>C. bivulnerata</i> sobre <i>Ipomoea stans</i> Cav., D) <i>Ipomoea stans</i> Cav., E) Adultos de <i>C. bivulnerata</i> y <i>Zygogramma signatipennis</i> Stål, 1859 en corteza. ....	26
Figura 5. A) Adulto de <i>Charidotella bivulnerata</i> en vista dorsal, B) Adulto de <i>C. bivulnerata</i> en vista ventral, C) Pareja de <i>C. bivulnerata</i> sobre <i>Ipomoea stans</i> Cav., D) <i>Ipomoea stans</i> Cav., E) Adultos de <i>C. bivulnerata</i> y <i>Zygogramma signatipennis</i> Stål, 1859 en corteza. ....	27
Figura 6. Huevo de <i>Charidotella bivulnerata</i> . ....	28
Figura 7. A) Prepupa de <i>Charidotella bivulnerata</i> Boheman, 1855 en vista dorsal, B) prepupa de <i>C. bivulnerata</i> en vista ventral, C) adulto recién emergido de <i>C. bivulnerata</i> .....	29
Figura 8. Artrópodos asociados a <i>Ipomoea stans</i> Cav. Coleoptera: A) Chrysomelidae (Alticini), B) Curculeonidae (Entiminae), C) Chrysomelidae ( <i>Zygogramma signatipennis</i> , Stål, 1859) D) Cerambicidae, E) Elateridae, F) Scarabaeidae ( <i>Euforia basalis</i> , Gory y Percheron, 1833) G) Curculeonidae. Hemiptera: H) Miridae, I) Pentatomidae ( <i>Edessa</i> sp.), J) Pentatomidae ( <i>Proxys</i> sp.), K) Phymatidae, Himenoptera: L) Formicidae.....	30
Figura 9. Primer estadio larval de <i>Charidotella bivulnerata</i> Boheman, 1855, A) Vista dorsal, B) Vista ventral. ....	32

Figura 10. Primer estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Bohemam, 1855, A) Cabeza vista frontal, B) Cabeza vista ventral. oc: ocelos; an: antena; cl: clipeo; lb: labro; pm: palpo maxilar, C) Primer par de escolos trifurcado..... 33

Figura 11. Ultimo estadio larval de *Charidotella bivulnerata*. A) Vista dorsal, B) Vista ventral. .... 34

Figura 12. Ultimo estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855, A) Vista dorsal, B) Vista ventral. .... 35

Figura 13. Ultimo estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855, A) Cabeza vista frontal. oc: ocelos; an: antena; cl: clipeo; lb: labro, B) Maxila y labio. pm: palpo maxilar; pl: palpo labial; mol: mola; pre: prementum, C) Mandíbula derecha, D) Mandíbula izquierda, E) Maxila y labio. mol: mola; pl: palpo labial; pm: palpo maxilar; pre: prementum..... 36

Figura 14. Pupa de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855. A) Vista dorsal, B) Vista ventral, C) Vista lateral. .... 37



## RESUMEN

Coleoptera es el orden más diverso de insectos donde Chrysomelidae es una de las familias más diversas. Dentro de los crisomélidos una de las subfamilias con mayor número de especies es Cassidinae que incluye a los hispinos y cassidinos. En general la morfología de los estadios inmaduros de escarabajos es poco estudiada y las especies de Cassidinae no son la excepción. El objetivo del presente trabajo es describir el ciclo de vida y los estadios inmaduros de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855; además de hacer observaciones sobre su historia natural y biología. El desarrollo de *C. bivulnerata* se observó en cautiverio, a partir de ejemplares capturados en el cerro Chimalhuache ubicado en Chimalhuacán, Estado de México.

La actividad de *C. bivulnerata* inicia a finales del mes de junio y termina en el mes de octubre. El ciclo de vida hasta que el adulto emerge se completa en alrededor de 32 días, pasa por cinco estadios larvarios que duran en promedio 14 días. Se encontraron diferencias en la forma del cuerpo y tamaño entre el primer y último estadio larval.

## INTRODUCCIÓN

El planeta alberga un gran número de insectos, actualmente se conocen alrededor de un millón de especies descritas, aunque se estima que el número total podría estar alrededor de cinco millones de especies (Grimaldi y Engel, 2005), la clase Insecta se divide en dos subclases Apterygota que comprende insectos pequeños sin alas y Pterygota que incluye a los insectos que poseen alas (Sáenz y De la Llana, 1990). Entre el 45 y el 60% de todas las especies que existen de insectos son holometábolos, los órdenes más conocidos de insectos holometábolos son Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera y Coleoptera (Bellés, 2009).

Coleoptera comprende 380,000 especies descritas, siendo así el orden más diverso de organismos representando el 40% de todos los insectos (Grimaldi y Engel, 2005; Zhang et al., 2018), incluidos los taxones extintos se agrupa en 207 (Ślipiński et al., 2011) o 211 familias (Bouchard et al., 2011). La palabra Coleoptera (Koleos=escudo, pteron=ala), fue acuñada por Aristóteles haciendo referencia al primer par de alas que se encuentran fuertemente esclerosadas, llamadas élitros (Resh y Cardé, 2009).

El orden Coleoptera se divide en cuatro subórdenes, Archostemata en donde se encuentra una de las familias actuales más primitivas (Cupedidae). Incluye alrededor de 40 especies (Hörnschemeyer, 2005), sus integrantes son barrenadores especializados de madera, con larvas ligeramente esclerotizadas y generalmente sin patas (Grimaldi y Engel, 2005). Myxophaga es un suborden pequeño con adultos y larvas diminutas, especializados para su vida acuática y semiacuática, se alimentan de algas. El suborden Adephaga, incluye especies terrestres y acuáticas, en gran parte depredadores, comprenden aproximadamente el 10% de todos los escarabajos.

Polyphaga es el más diverso ecológicamente, sus larvas y los adultos tienen hábitos alimenticios variados; además, es muy diverso en términos de estructura y tamaño (Grimaldi y Engel, 2005; Bouchard et al., 2011).

En México se conocen 13, 195 especies de escarabajos (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008), distribuidos en 110 familias (Ordóñez-Reséndiz et al., 2019), una de las familias más diversas es Chrysomelidae. Dentro de los crisomélidos una de las subfamilias más diversas es Cassidinae, también conocidos como escarabajos tortuga o hispinos. Actualmente se reconocen 6, 319 especies en 341 géneros y 36 tribus (Borowiec y Świętojańska, 2014), distribuidas en todo el mundo alcanzando su mayor diversidad en los trópicos (Arnett, 1968, Windsor, 1987). En México se registran 338 especies de casidinos en 67 géneros (Ordóñez- Reséndiz y López-Pérez, 2021).

De las 36 tribus de casidinos registradas a nivel mundial (Borowiec y Świętojańska, 2014), en México se distribuyen 13 (Ordóñez-Reséndiz y López-Pérez, 2021). Sin embargo, recientemente se ha considerado que las tribus Aspidimorphini e Ischyrosomychini forman parte de la tribu Cassidini formando Cassidini *sensu lato* (López-Pérez et al., 2018). Cassidini *s. l.* es la tribu con mayor número de especies registradas a nivel mundial, caso similar para México donde se registran 122 especies dentro de 20 géneros (Ordóñez Reséndiz y López-Pérez, 2021). A pesar de la diversidad de los casidinos, aún falta recabar información sobre su historia natural, morfología de estados inmaduros y ecología (López-Pérez y Zaragoza-Caballero, 2018).

Los casidinos son insectos fitófagos, algunas especies son minadores de hojas mientras que otras solo raspan una capa de las hojas. La actividad minera puede dar

lugar a ampollas, parches, secado de hojas e incluso pérdida de hojas enteras; por otro lado, el raspado de las hojas permite el ingreso de fitopatógenos a las plantas hospederas (Salvo y Valladares, 2007). Por lo anterior, los casidinos en sus diferentes estadios pueden llegar a considerarse seria amenaza para maderas duras, bambúes, cultivos de palma aceitera, cultivos alimentarios y plantas ornamentales (Chaboo, 2007). En contraste, los casidinos también han servido como agentes de control biológico para varias plantas consideradas malezas (Chaboo, 2007).

Conocer el ciclo de vida de los insectos, así como la morfología y comportamiento de sus estadios inmaduros es fundamental para tener un mejor entendimiento de las especies. En este trabajo se presenta el ciclo de vida y la descripción morfológica de los estadios inmaduros de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 y adicionalmente datos de su biología.

## **MARCO TEÓRICO**

### **Metamorfosis**

La metamorfosis se refiere a un cambio dramático en un organismo de una etapa de desarrollo a otra, esto ocurre en algunos anfibios y en varios grupos invertebrados (Grimaldi y Engel, 2005). La metamorfosis en los insectos se presenta de tres maneras distintas; amétabola, hemimetábola y holometábola (Costa e Ide, 2006).

Los insectos apterygota son organismos ametábolos, su desarrollo se caracteriza por no presentar cambios en la morfología externa durante su vida postembrionaria. Después de abandonar el huevo, el recién emergido se asemeja a un adulto en miniatura; durante su desarrollo se generan diferentes procesos de

ecdysis lo que trae consigo solo el aumento de tamaño (Berlese, 1913 en Costa e Ide, 2006).

Los insectos hemimetábolos eclosionan en forma de ninfa con una morfología que es similar a la del adulto, crecen progresivamente a través de mudas hasta llegar a la última fase (adulto), que tiene una morfología ligeramente diferente a la ninfa, sobre todo por la presencia de alas membranosas y genitalia desarrollada, entre los grupos más familiares se encuentran los ortópteros, los blátidos y los hemípteros (Bellés, 2009).

Los insectos con un desarrollo holometábolo (endopterygota) eclosionan en forma de larva, que corresponde a una morfología bastante diferente a la del adulto. Crecen progresivamente a través de mudas hasta llegar a la última fase larvaria, tras la cual sigue la fase generalmente inmóvil denominada pupa, y el desarrollo concluye con la fase imago o adulto, donde ya presentan alas y genitales completamente formados (Bellés, 2009). La larva es la característica definitoria de los insectos holometábolos; esta forma inmadura generalmente presenta un cuerpo blando, delgado y alargado, tres pares cortos de patas torácicas o ninguna y sin alas. Tienen una cápsula cefálica esclerotizada con mandíbulas, diminutos palpos y antenas, y ojos reducidos o por lo general, solo omatidios. Durante la metamorfosis, los diversos órganos son completamente remodelados o degeneran (Tettamanti et al., 2011).

Los linajes holometábolos presentan una impresionante diversidad, ya que comprenden casi el 85% de todos los insectos (Grimadi y Engel, 2005). Los órdenes más conocidos de holometábolos son los coleópteros, los himenópteros, los lepidópteros y los dípteros (Bellés, 2009).

## Cassidinae

Tradicionalmente se reconocía a los casidinos o escarabajos tortuga (Cassidinae *sensu stricto*) y a los hispinos o escarabajos minadores (Hispiniae *sensu stricto*) como subfamilias distintas dentro de Chrysomelidae debido a algunas diferencias de comportamiento, apariencia en general y diferencias en el modo de alimentación de las larvas. Los Cassidinae *s. str.* presentan larvas exofágicas con procesos laterales en el tórax y presencia de urogonfos; además las larvas son raspadoras en *contraste* con las larvas de Hispiniae *s. str.* que son endófagas y no presentan procesos laterales ni urogonfos y son minadoras (Chaboo 2007; López-Pérez, 2017, Staines 2002). Sin embargo, actualmente se considera que los escarabajos tortuga y minadores conforman la subfamilia Cassidinae (Chaboo, 2007).

Los adultos de Cassidinae *s. str.* se caracterizan por la forma del cuerpo fuertemente ovalado o circular, a menudo expandido lateralmente, dorsalmente convexo y ventralmente aplanado, semejando a una diminuta tortuga (White, 1983). Generalmente es difícil distinguir machos y hembras externamente, pero las hembras pueden ser 10-20% más largas que los machos (Jolivet, 1999; Chaboo, 2007).

En los escarabajos tortuga se presentan tonalidades sin brillo, metálicas e iridiscentes y algunas especies tienen la capacidad de cambiar de color en un instante (Barrows, 1979). Incluso hay especies que poseen la habilidad de cambiar su coloración de manera reversible como mecanismo de defensa y en respuesta a diversos estímulos externos. Esto es posible gracias a su capacidad de regular el porcentaje de humedad contenida en los estratos de su cutícula, a través de los microporos que la integran, logrando que la luz se refracte de diferente manera cuando la humedad aumenta o disminuye (Sandoval-Becerra et al., 2014).

Los casidinos son insectos fitófagos, pueden ser polívoros o monóvoros y alimentarse de la parte superior e inferior de las hojas, varias especies se alimentan de los integrantes de las familias Convolvulaceae Juss y Solanaceae Juss (Peterson, 1951) las larvas dejan rastros característicos o manchas en hojas mientras se alimentan (Speight et al., 2008). El conocimiento en la selección de familias de plantas hospedadoras sugiere que Hispinae s. str. prefiere monocotiledóneas mientras que Cassidinae s. str. prefiere dicotiledóneas (Crowson, 1981).

Los Cassidinae son voladores reacios, cuando los adultos son amenazados exhiben una respuesta de escape llamada tanatosis donde caen sobre vegetación o el suelo y fingen la muerte (Bleich, 1928; Nichols, 1989). Uno de los comportamientos más interesantes de las larvas en Cassidinae s. str. es el reciclaje de heces y exuvias para construir un escudo que se lleva sobre el dorso y es retenido en algunas pupas (Chaboo, 2007).

Los escarabajos tortuga son cosmopolitas pero su mayor diversidad se encuentra en las regiones tropicales (Crowson, 1981; Leschen y Reid, 2004). Algunos casidinos cuando se encuentran en zonas con condiciones de sequía extremas pueden entrar en un estado de latencia, llegando a congregarse varios individuos en un microclima más húmedo (Chaboo, 2007). En áreas tropicales con una estación seca marcada, Cassidinae s. str. puede tener diapausa en verano y un invierno con pico de actividad a mediados de enero hasta marzo y mediados de junio hasta noviembre (Bhattacharya y Verma, 1982). En las regiones donde la estación seca no es tan distinta, los escarabajos pueden estar activos durante todo el año. En climas templados, los adultos pasan el invierno bajo la corteza, en la hojarasca en la base

de la planta huésped o en el suelo (Chittenden, 1924; Hendrickson, 1930; McCauley, 1938; Kosior, 1975).

### **Ciclo de vida en casidinos**

Los sitios de ovoposición de los escarabajos tortuga incluyen las hojas apicales o tallos de sus plantas hospedantes (Windsor y Choe, 1994). Los huevos suelen estar adheridos de forma individual por su propio pedúnculo a la superficie de las hojas. En el género *Acromis* Chevrolat, 1836 los huevos están agrupados en racimos y suspendidos por un solo pedúnculo (Chaboo, 2001). En algunas especies los huevos están fuertemente adheridos por una resistente cubierta, que los esconde y protege de las condiciones adversas del medio ambiente, la cobertura de protección que encierra al huevo puede ser desde muy rugosa, gruesa y dura parecida a la cáscara de una nuez, hasta fina y membranosa (Morales y Guerrero, 2014). De acuerdo con Jolivet y Verma (2002) algunas especies de Cassidinae elaboran una compleja ooteca que resguarda sus huevos. Al ser recién ovopositados los huevos pueden presentar una coloración amarillenta o blanquecina, la cual pasa a ser más oscura con el paso del tiempo (Córdova-Ballona y Sánchez-Soto, 2008; Morales y Guerrero, 2014).

Los huevos pueden eclosionar a los pocos días de la ovoposición o durar hasta 18 días dependiendo de la temperatura (Chaboo, 2007). Las larvas emergen de los huevos por un extremo (Peterson, 1951). Al eclosionar, las larvas permanecen en la misma planta huésped para comenzar a alimentarse (Rodríguez- Mirón y López-Pérez, 2017). Se ha observado que las larvas se alimentan de la epidermis y el parénquima del envés de las hojas, dejando únicamente la epidermis superior (García et al., 1996).



Los escarabajos tortuga suelen tener cinco estadios larvales de vida libre, sin embargo, existen casos donde se presentan sólo tres o hasta nueve de ellos (Chaboo, 2007). En algunos casos el quinto estadio larvario es inactivo y sésil conocido como prepupa (Peterson, 1951). La pupa siempre se desarrolla de forma externa y está adherida al lado ventral de las hojas o de tallos. Contrariamente a la percepción general de que las pupas de insectos son una etapa inmóvil, algunas pueden presentar movimiento. Los individuos responden al tacto por una flexión abdominal rápida y espasmódica, estos movimientos pueden alejar a los enemigos (Ford y Cavey, 1985; Chaboo, 2002).

Los ciclos de vida de la mayoría de los casidinos se completan dentro de 2 a 3 semanas en hábitos tropicales o dentro de 2 a 3 meses en climas templados (Chaboo,2007).

### **Larvas de Cassidinae s. str.**

Al emerger, las larvas comienzan a alimentarse de su planta hospedera. Cuando defecan, algunas especies comienzan a formar un escudo que pueden comprender heces, exuvias o ambas y parecen caer en cuatro tipos de arquitectura básica: pilas exuviales, pilas exuviales con filamentos fecales, capa fecal húmeda y disposición en forma de cesta o de nido de pájaro. Los escudos son construidos por larvas, pero pueden ser retenidos por las pupas en algunas especies (Chaboo y Nguyen, 2004).

Las larvas que retienen el escudo tienen modificaciones morfológicas asociadas con la construcción, mantenimiento y conservación del escudo. Presentan el ano flexible, compuesto por el segmento abdominal X y una elongación que permite la construcción y reconstrucción si el escudo está dañado. Los procesos caudales del

segmento abdominal IX sostienen el escudo en el cuerpo y proporcionan movilidad (Chaboo, 2007).

Análisis químicos de los escudos llevados por las larvas en casidinos, han revelado que tanto los escudos exuvio-fecales como los escudos de solo exuvias pueden tener productos químicos derivados de plantas que pueden actuar como defensa, los compuestos químicos se han identificado solo como mono y sesquiterpenos (Gomez et al., 1999 en Chaboo, 2005).

Las larvas maduras miden de 6 a 15 mm, algunas especies son deprimidas, muy anchas (en forma de huevo) y claramente espinosas a lo largo de los márgenes laterales, otras son más alargadas y desde una vista lateral tienen forma de "C" (Chaboo, 2007). Las larvas de Cassidinae s. str. pueden tener un aspecto ornamental, siendo ovalado alargado, algo aplanado, con numerosas proyecciones laterales en el tórax y el abdomen (Chaboo, 2007). La mayoría de las especies poseen dos proyecciones muy largas (urogonfos) en la parte dorsal del octavo segmento abdominal, que en algunos casos retienen las exuvias y las heces. El color de la larva varía desde una distribución uniforme del pigmento hasta especies donde se segrega en áreas definidas. Los colores son tonos de casi blanco, amarillo, naranja, verde, marrón y casi negro (Peterson, 1951).

Las larvas presentan cicloalexia que es un comportamiento defensivo peculiar en larvas gregarias de algunas especies de Cassidinae (Jolivet, 1988; Vasconcellos-Neto, 1988). Por la noche, las larvas convergen en un círculo cerrado, durante el día cuando se les molesta, las larvas pueden formar rápidamente un arreglo similar de círculos cerrados con las cabezas juntas dirigidas hacia adentro y los abdómenes dirigidos hacia afuera, y rápidamente flexionan su abdomen en lo que parece estar

coordinado ondas de movimiento. La naturaleza coordinada de la cicloalexia sugiere que algún sistema de comunicaciones es operando entre las larvas. Vasconcellos-Neto y Jolivet (1989) sugirieron que el dispositivo de señalización puede ser vibratorio o por medio de feromonas.

## ANTECEDENTES

Las etapas inmaduras de los insectos son pobremente conocidas y los Cassidinae no son la excepción. Con datos disponibles sólo para alrededor de 6% de las especies conocidas, la falta de información para más de 5, 600 especies es una brecha enorme en nuestra comprensión biológica de los casidinos (Chaboo, 2007).

Algunos de los trabajos se enfocan en la biología, ecología y morfología. Por ejemplo, Morales y Guerrero (2014), en Cuba estudiaron a dos especies; *Agroiconota bivittata* (Say, 1827) y *Deloyala guttata* (Olivier, 1790), documentando su ciclo de vida, la morfología en los diferentes estadios de desarrollo y su consumo foliar en la planta de camote (*Ipomoea batatas* L.). En Panamá se han estudiado también aspectos del ciclo biológico de *Terpsis quadrivittata* Champion, 1893, donde se observaron sus hábitos alimenticios y enemigos naturales (Santos et al., 2019). Por su parte Swietojanska y Windsor (2008) realizaron la descripción de estadios inmaduros de *Asteriza flavicornis* (Olivier, 1790) y la redescrición de las larvas y pupa de *Physonota alutacea* Boheman, 1854 y sugieren que estas especies deberían ubicarse en la misma tribu.

En Argentina, se ha estudiado la duración del ciclo de vida, mortalidad, comportamiento reproductivo y enemigos naturales de *Chelymorpha varians* Blanchard, 1851, además de su importancia como biocontrolador de *Convolvulus arvensis* L. (Hamity. y Neder de Román, 2008). Mientras que Rodrigues y José (2007),

describieron el huevo, el quinto estadio larval y la pupa; además, documentaron la planta hospedera para *Charidotis gemellata* Boheman, 1855.

En Costa Rica, se conoce el ciclo de vida, cuidado maternal, hábitos alimenticios y enemigos naturales de la especie *Omaspides bistriata* Boheman, 1862 (Ramírez y Sánchez-Ocampo, 2020); además, se ha trabajado con la biología de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 comparando su ciclo de vida con la de otras especies de casidinos (Gomes et al., 2012).

En Brasil se han estudiado aspectos de la biología de *Mettriona elatior* (Klug, 1820) y su impacto sobre *Solanum viarum* Dunal (Solanaceae) e identificó que el quinto estadio larval y los adultos presentan el mayor potencial de alimentación del área foliar (Rossini et al., 2002). Por otra parte, García et al., (1996) realizaron observaciones sobre la biología de *Spaethiella tristis* (Boheman, 1850) y su daño a la palma aceitera, indicando que su ciclo de vida fue de aproximadamente 56 días en condiciones de laboratorio. Albertoni y Leocádio (2018), describen la historia de vida y la morfología de los estadios inmaduros de *Spaethiella intricata* (Boheman, 1850) asociados con bromelias.

En México, Rodríguez-Mirón y López-Pérez (2017), describieron el primer y último estadios larvales y la pupa de *Enagriia ovata* (Boheman, 1854), también es descrito el ciclo de vida; además de comparar los estadios inmaduros con otras especies de la misma tribu (Ischyrosomychini) donde encontraron diferencias que podrían considerarse como caracteres diagnósticos supraespecíficos. López-Pérez et al. (2021), describieron la morfología de las pupas de *Physonota humilis* Boheman, 1856 y *Physonota stigmatilis* Boheman, 1854 y generaron una clave para pupas de cinco especies de *Physonota* Boheman, 1854. Mientras que Córdova-Bayona y

Sánchez-Soto (2008) describieron la morfología del huevo, fases larvales y pupa de *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman, 1862.

## **PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA**

En la actualidad los trabajos orientados a realizar ciclos de vida y a describir los estadios inmaduros de los coleópteros aún son escasos, en comparación con la gran riqueza de especies que se conocen y la familia Cassidinae no es la excepción, por ello, conocer el ciclo de vida y describir los estadios inmaduros de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 resulta tan importante, pues se brinda información que contribuye al conocimiento y mejor entendimiento de las especies y de estas fases de desarrollo tan poco estudiadas.

## **OBJETIVOS**

### **General**

- Describir el ciclo de vida de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855.

### **Particulares**

- Describir los estados inmaduros de *Charidotella bivulnerata*.
- Realizar observaciones de la historia natural de *Charidotella bivulnerata*.
- Conocer aspectos de la biología y morfología de *Charidotella bivulnerata*.

## MATERIAL Y MÉTODO

### Sitio de observación

El cerro Chimalhuache (Fig. 1) se ubica en el municipio de Chimalhuacán, que se localiza en la porción oriental del Estado de México. Tiene una altura de 2,540 msnm y una extensión aproximada de 8.71 km<sup>2</sup> (Moreno-Sánchez y Espejel-Mena, 2013).



*Figura 1.* Cerro Chimalhuache.

La vegetación del sitio corresponde a matorral xerófilo; el clima en el municipio es semiseco templado (BS1Kw) con verano fresco y lluvioso; en el invierno se registra un total de lluvias del 5% y heladas en los meses de noviembre a febrero. La temperatura media anual es de 15.8 °C, con máximas de 34°C y mínimas de 4°C. La precipitación anual promedio en los últimos 10 años en el municipio es de 700 mm. El período de mayor lluvia es en el verano, entre los meses de junio a septiembre (Ruvalcaba, 2019).

## **Identificación**

La determinación taxonómica de los adultos a nivel de género se realizó con ayuda de la clave de López-Pérez y Zaragoza-Caballero (2018). La determinación a nivel de especie se llevó a cabo con la base en la descripción original y Borowiec (2007).

## **Trabajo de campo**

Las observaciones en campo se realizaron en el cerro Chimalhuache, las visitas se realizaron cada 15 días a partir del mes de junio y hasta octubre del año 2022. Se observaron las plantas hospederas de *C. bivulnerata* la cual fue identificada como *Ipomoea stans* Cav. con ayuda de la Dra. Ana María Soriano y se tomaron registros del estadio en el que se encontraban los ejemplares, así como la presencia de otros insectos en la planta hospedera e igualmente si existía algún tipo de interacción con *C. bivulnerata*.

## **Ciclo de vida**

Se recolectaron 10 parejas de ejemplares adultos de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 junto con su planta hospedera, posteriormente, estos ejemplares fueron mantenidos en cautiverio. Las parejas se mantuvieron en cajas Petri de 85 x 15mm, a una temperatura promedio de 24°C, este valor se obtuvo de monitorear las temperaturas del estado de México durante el periodo en que se mantuvo a los ejemplares. En cada visita al cerro Chimalhuache se colectaron hojas de la planta hospedera que se mantuvieron en refrigeración. A diario se colocó follaje fresco de la planta hospedera en las cajas Petri. Se humedeció cada 24 horas introduciendo una bola pequeña de algodón con agua y cloro, sin embargo, las condiciones de humedad no pudieron ser controladas. A partir de 130 de los huevos colocados en cautiverio,

se registró el número de ejemplares vivos en cada estadio, así como la duración en días de los distintos estadios inmaduros proporcionando un promedio, rango de días de duración por estadio y la desviación estándar (s).

### **Descripción de estados inmaduros**

Los ejemplares del primer y último estadio, y la pupa, fueron sacrificados en alcohol al 70%. Para la descripción de los estadios inmaduros se siguió la terminología utilizada por Borowiec y Swietojanska (2004), Costa e Ide (2006) y Swietojanska y Windsor (2008), la coloración de los ejemplares fue descrita con base en los tonos observados en alcohol.

Las observaciones y mediciones de los ejemplares se hicieron utilizando un microscopio estereoscopio Carl Zeiss 508®. Las fotografías digitales fueron tomadas en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), con un microscopio estereoscópico Carl ZEISS® Axio Zoom V16, equipado con una cámara Zeiss AxioCam MRc5 y con el software ZENTM = Zeiss Efficient Navigation pro-2012. Los ejemplares y laminillas utilizados para este estudio fueron depositados en la Colección Coleopterológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (CCFES-Z).



## RESULTADOS

### Ciclo de vida e historia natural

*Huevo.* En promedio el periodo de incubación del huevo fue de nueve días, sin embargo, registró valores mínimos y máximos de ocho y 14 días respectivamente (s= 1.87; n=130).

Desarrollo larvario. El primer estadio larvario tuvo una duración promedio de dos días, con valor mínimo y máximo de uno y tres días (s= 0.67; n=81). El segundo estadio larvario tuvo una duración promedio de dos días, aunque en algunos casos duró tres días (s=0.5; n=75). El tercer estadio larvario tuvo una duración promedio de dos días, aunque en algunos casos duró tres días (s= 0.5; n=60). El cuarto estadio larval duró en promedio tres días, aunque en algunos casos tuvo una duración de cuatro días (s=1.61; n=49). El quinto estadio larval tuvo una duración promedio de tres días, aunque en algunos casos llegó a durar cinco días (s=1.22; n=35).

Las larvas comienzan a almacenar sus heces en los urogonfos desde el primer estadio, en cada muda, las exuvias se acumularon junto al excremento formando un escudo que se mantendría hasta la etapa de pupa, este escudo facilitó conocer el estadio en que se encontraba la larva (Fig. 2 A).

Las larvas del estadio I al IV se alimentan del parénquima de las hojas de *Ipomoea stans* Cav. raspándolas con las mandíbulas; preferentemente comen desde el haz de la hoja dejando sólo la epidermis inferior (lado del envés) provocando marcas circulares en la hoja. En cambio, las larvas del estadio V se alimentan del limbo dejando orificios de forma irregular en la hoja al igual que los adultos (Fig. 2 B). Las larvas presentan una movilidad considerable en estos estadios. Cuando las larvas

de *C. bivulnerata* pasan por el proceso de muda, disminuye su actividad física para la ecdisis.

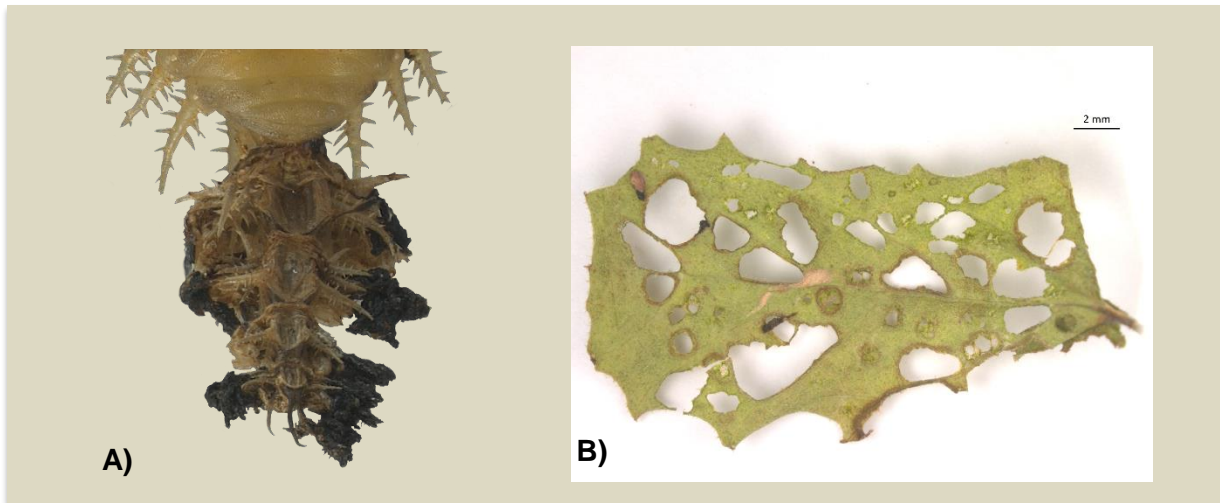


Figura 2. . A) Escudo extendido de exubias y excremento de *Charidotella bivulnerata*, B) Daño causado por adultos de *C. bivulnerata* adultos a hoja de *Ipomoea stans* Cav,

*Prepupa y Pupa.* Al completarse el desarrollo larval cada individuo se fija (con una sustancia de color marrón) en el haz de sus hojas hospederas con el segundo, tercero y cuarto segmento abdominal para pasar al estadio de prepupa que dura en promedio siete días, teniendo una variación de tres días ( $s=1.01$ ;  $n=35$ ). El estadio de pupa sigue pegado a la hoja y tiene una duración promedio de siete días, con valores mínimos y máximos de 5 y 8 días respectivamente ( $s=1.01$ ;  $n=35$ ) en este estadio aún se conserva en los urogonfos el escudo de heces y exuvias.

*Adulto.* Las parejas colectadas en campo vivieron un promedio de 55 días en cautiverio. Los machos murieron alrededor de una semana antes que las hembras, después de la última cópula las hembras continuaron la ovoposición de uno a tres huevos al día.

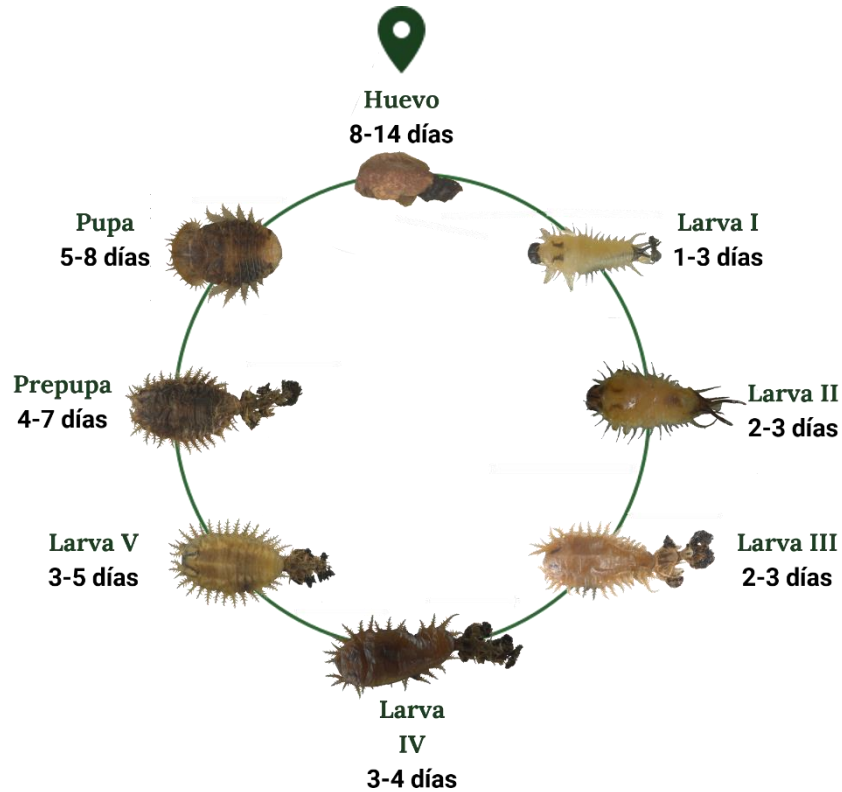


Figura 3. Ciclo de vida de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855.

Los adultos de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 (Fig 4.A-C) comienzan su actividad a finales del mes de junio, concluyendo en el mes de octubre debido a que su planta hospedera *Ipomoea stans* Cav. es anual (Fig. 4D), tienen un periodo de diapausa donde los adultos se resguardan bajo corteza o bajo rocas (Fig. 4E) hasta que las condiciones son adecuadas para su desarrollo.

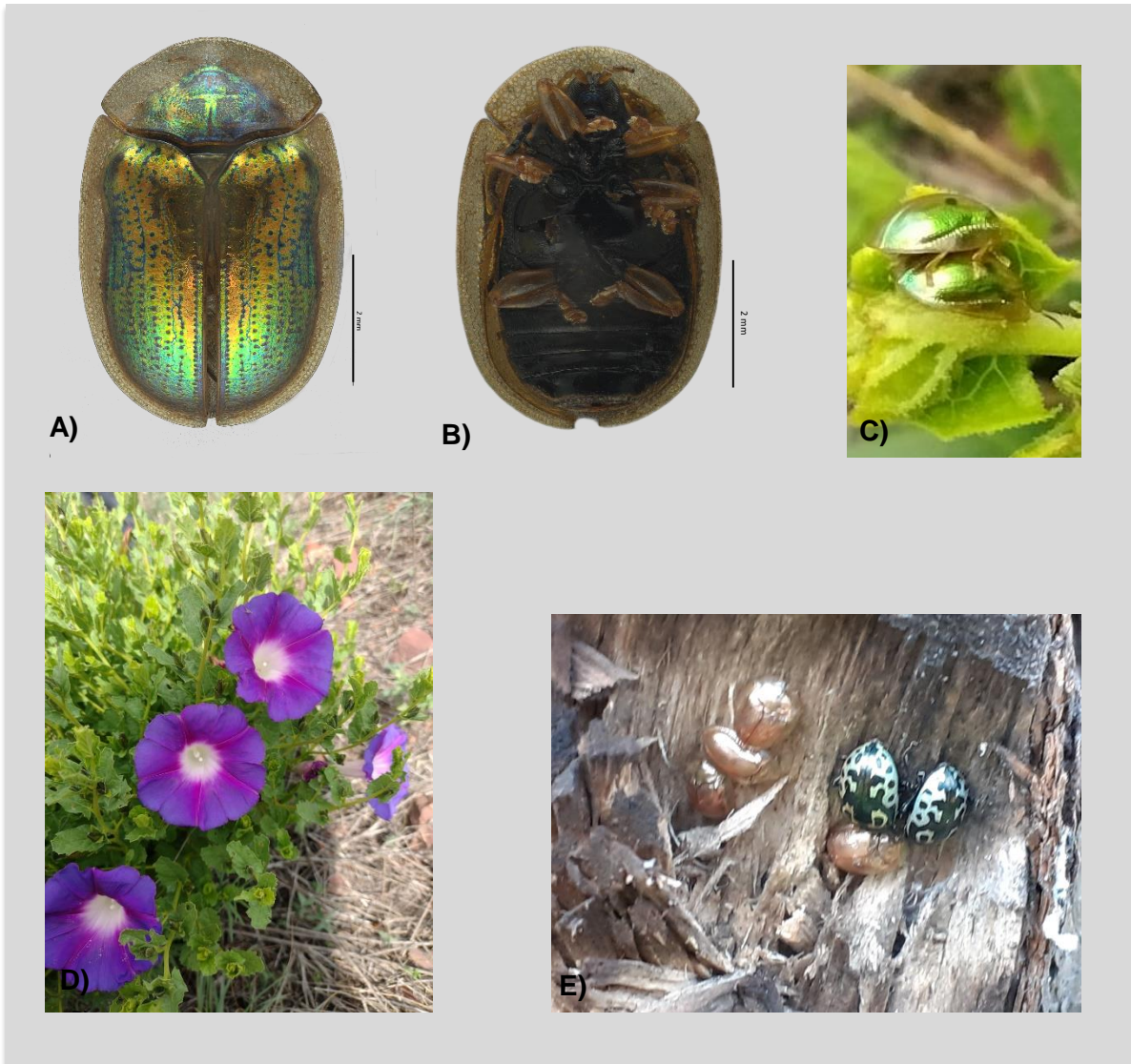


Figura 5. A) Adulto de *Charidotella bivulnerata* en vista dorsal, B) Adulto de *C. bivulnerata* en vista ventral, C) Pareja de *C. bivulnerata* sobre *Ipomoea stans* Cav., D) *Ipomoea stans* Cav., E) Adultos de *C. bivulnerata* y *Zygogramma signatipennis* Stål, 1859 en corteza.

En cautiverio, después de las cópulas, las hembras ovopositan hasta 25 huevos al día con gran preferencia por el haz de la hoja, generalmente la hembra coloca los huevos de forma individual (Fig. 5). Las larvas al emerger comienzan a alimentarse de la hoja hospedera. Las larvas son solitarias y no presentan cicloalexia. La ecdisis se lleva a cabo en cada cambio de estadio y la cutícula desprendida se queda en los urogonfos formando junto con el excremento un escudo. En campo este escudo se observa con las exuvias y una capa delgada de heces, sin embargo, en

cautiverio este escudo se notaba más grueso y almacenando mayor cantidad de heces.



Figura 6. Huevo de *Charidotella bivulnerata*.

En el estado de prepupa *C. bivulnerata* deja de alimentarse y de forma solitaria se fija en el haz de la hoja, en este estadio conserva la forma de larva (Fig. 6 A, B). La pupa se mantiene pegada al haz de la hoja y conserva el escudo de exuvias en los urogonfos. Se colectaron 30 ejemplares en estadio de pupa en campo para detectar casos de parasitismo, pero no se encontró ninguno.

El adulto recién emergido es de color verde pálido con coloraciones rojizas y presenta cuatro motas negras con los élitros traslúcidos y suaves (Fig. 5C), posteriormente alcanza su tonalidad verde iridiscente.

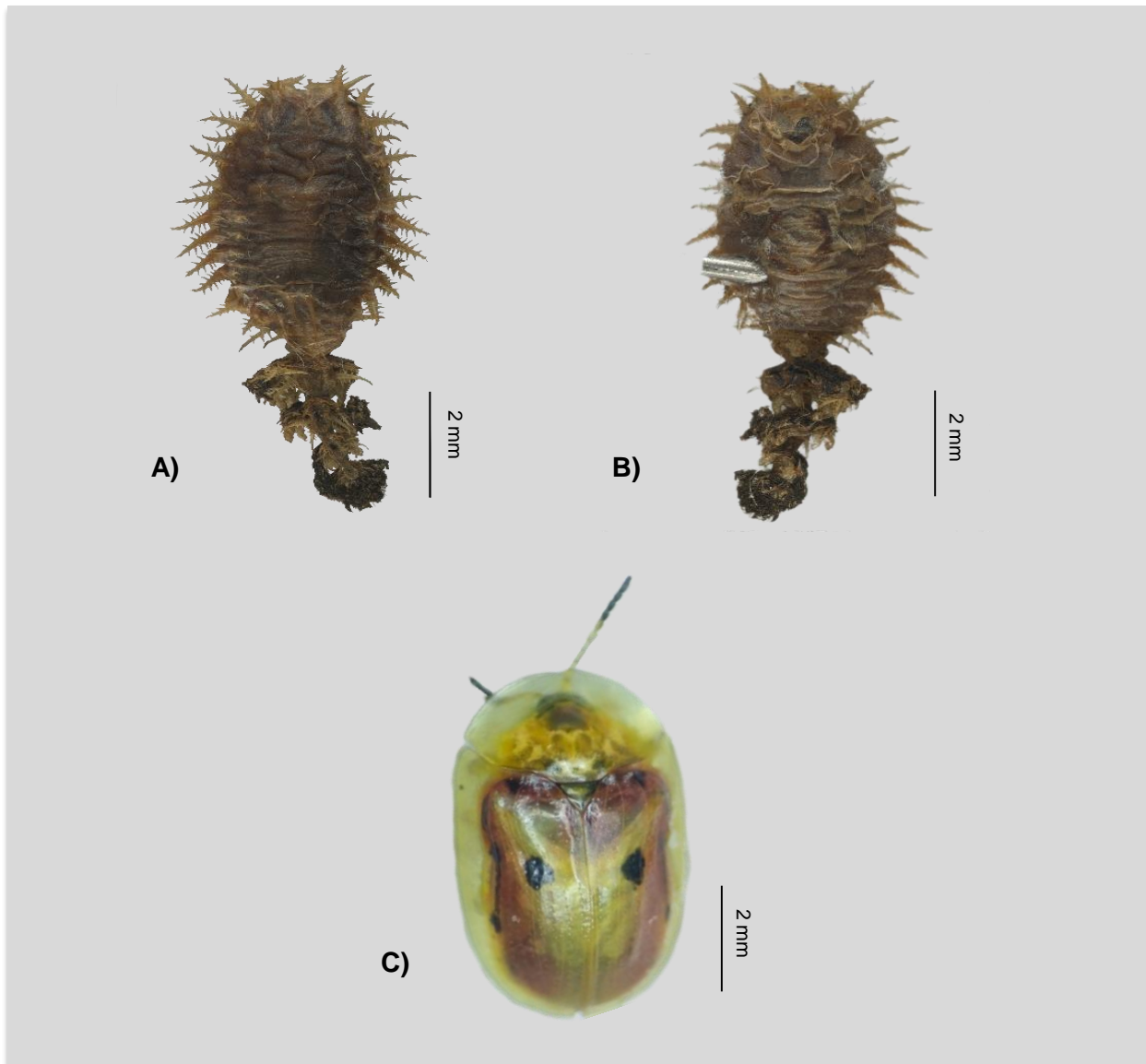


Figura 7. A) Prepupa de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 en vista dorsal, B) prepupa de *C. bivulnerata* en vista ventral, C) adulto recién emergido de *C. bivulnerata*.

Durante las visitas a campo se registraron artrópodos que se encontraban en la planta hospedera de *C. bivulnerata*. Corresponden a hemípteros de las familias Miridae, Pentatomidae y Phymatidae; himenópteros y coleópteros de las familias Chrysomelidae, Scarabaeidae, Cerambycidae, Curculionidae y Elateridae; además se observó a una araña alimentándose de una larva de *C. bivulnerata* (Fig. 6).



Figura 8. Artrópodos asociados a *Ipomoea stans* Cav. Coleoptera: A) Chrysomelidae (*Alticini*), B) Curculeonidae (*Entiminae*), C) Chrysomelidae (*Zygogramma signatipenis*, Stål, 1859) D) Cerambycidae, E) Elateridae, F) Scarabaeidae (*Euforia basalis*, Gory y Percheron, 1833) G) Curculeonidae. Hemiptera: H) Miridae, I) Pentatomidae (*Edessa* sp.), J) Pentatomidae (*Proxys* sp.), K) Phymatidae, Himenoptera: L) Formicidae.

## Descripción de estadios inmaduros

### *Primer estadio larval*

Medidas (n = 10). Longitud total (desde la parte distal de la cabeza hasta el ápice de los urogonfos): 1 a 1.3 mm. Ancho del mesonoto (parte media): 0.53 a 0.65 mm. Longitud desde el borde anterior del pronoto a la base de los urogonfos: 1.1 a 1.3 mm.

*Cuerpo.* Alargado, más angosto posteriormente y más ancho en el mesonoto. De color amarillo pálido, pronoto con dos motas negras (Fig. 8A). Parte ventral amarilla (Fig. 8B), con 8 pares de espiráculos, un par en el tórax y siete en el abdomen. Presenta 15 pares de escolos laterales de diferentes longitudes, amarillos, cónicos, con pequeñas ramificaciones. El primer par de escolos trifurcado (Fig. 8C) y los pares del 10 al 13 muy cortos y con ápice truncado, ápice del 1-9, 14 y 15 redondo. Posee un par de urogonfos.

*Cabeza.* Marrón, redonda (Fig. 8D), con cinco ocelos; antena con dos segmentos. Clípeo glabro, más ancho que largo (Fig. 8D). Labro más ancho que largo, margen anterior concavo, con sedas cortas en el centro (Fig. 8E). Mandíbulas pardas-amarillentas, fuertemente esclerosadas, con cuatro dientes cónicos. Palpo maxilar conado con dos artejos y palpo labial conado con un artejo (Fig. 8D). Mola glabra con ápice truncado; prementum con dos sedas dorsalmente.

*Tórax.* Pronoto glabro, con la base emarginada. Posee dos pares de escolos laterales, el primero trifurcado. Mesonoto presenta tres pares de escolos laterales de tamaño similar. Metanoto posee dos pares de escolos.

*Abdomen.* Presenta ocho segmentos con un par de escolos cada uno. En los segmentos del III al VI los escolos son más cortos que el resto, los últimos dos pares



de escolos son más largos que el resto. Patas amarillas con tres segmentos, una uña parda falcada. En el último segmento abdominal un par de urogonfos largos y delgados, presentan una capa de excremento sobre ellos, formando un escudo.

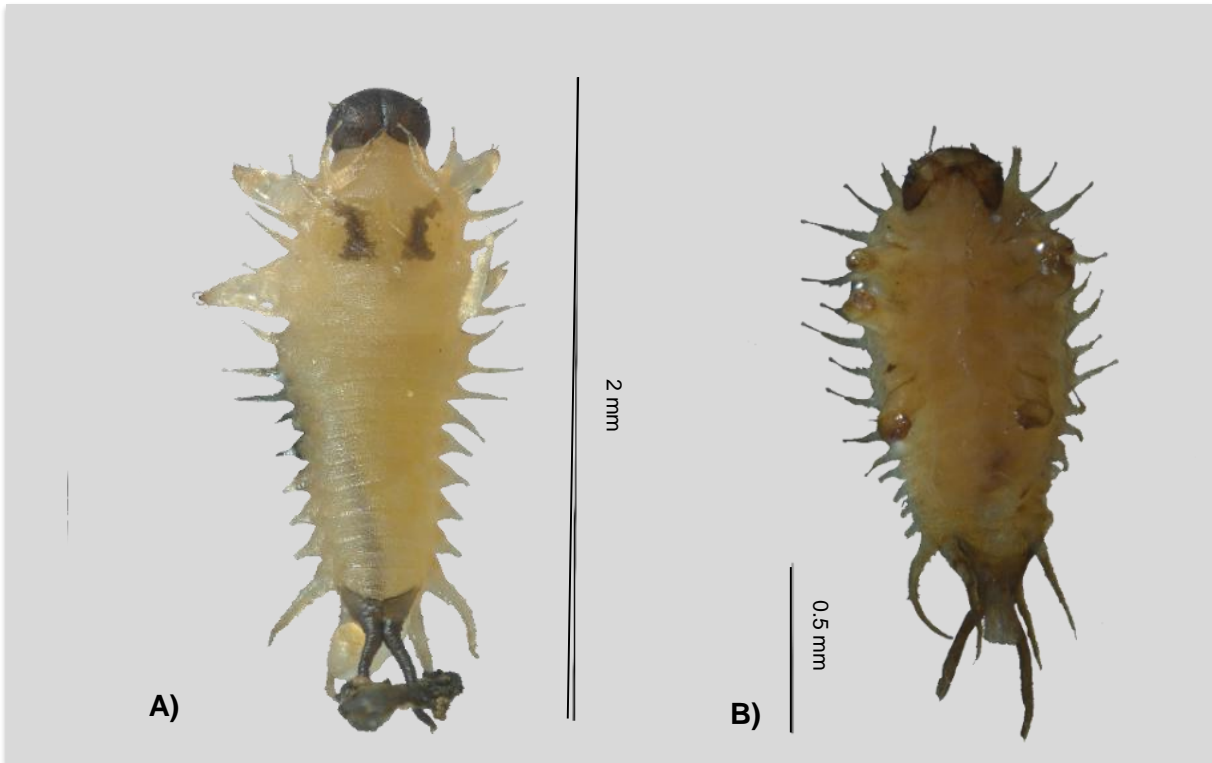


Figura 9. Primer estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855, A) Vista dorsal, B) Vista ventral.

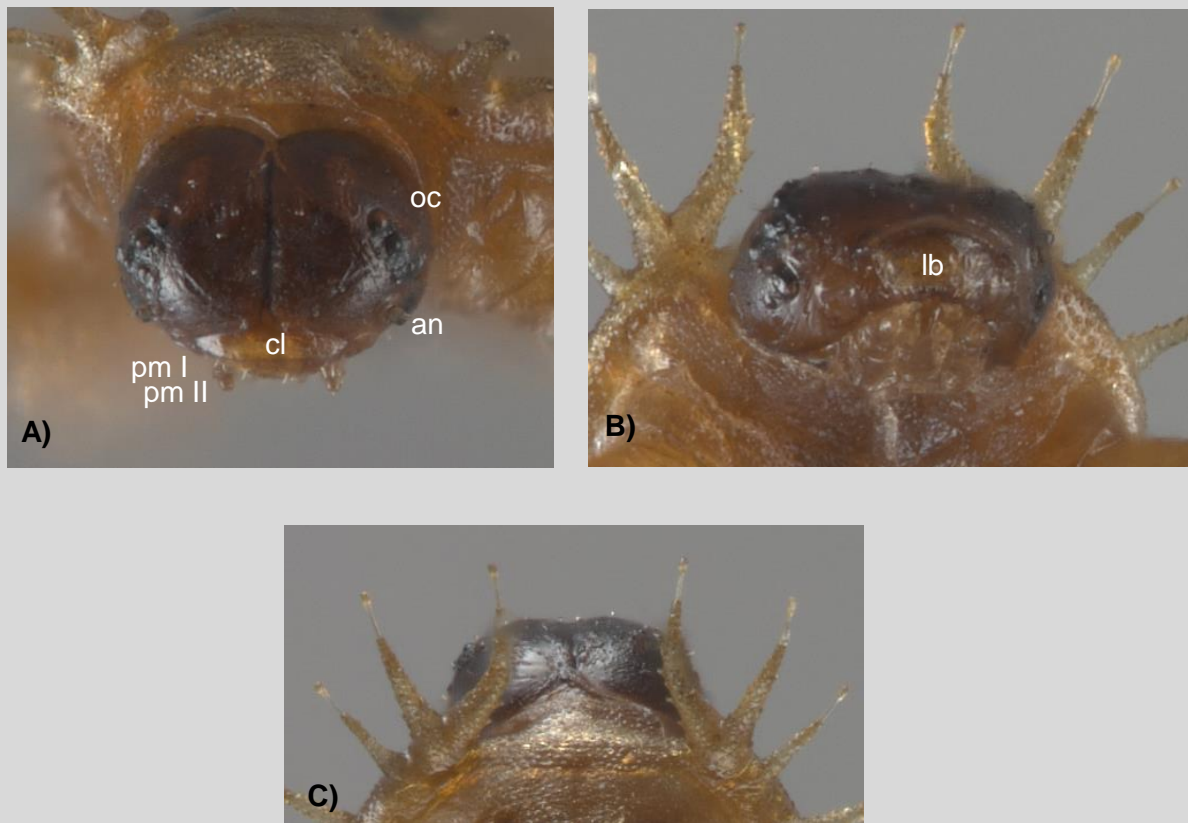


Figura 10. Primer estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Bohemam, 1855, A) Cabeza vista frontal, B) Cabeza vista ventral. oc: ocelos; an: antena; cl: clipeo; lb: labro; pm: palpo maxilar, C) Primer par de escolos trifurcado.

#### *Quinto estado larval*

*Medidas* (n = 10). Longitud total (desde la parte distal de la cabeza hasta el ápice de los urogonfos): 8.8 a 10.8 mm. Ancho del mesonoto (parte media): 2 a 2.8 mm. Longitud desde el borde anterior del pronoto a la base de los urogonfos: 5.7 a 7.2 mm.

*Cuerpo*. Ovalado, mesotórax más amplio que el resto del cuerpo, segmentos abdominales delgados. Dorso de color café amarillento, posee dos motas negras con forma de U en el pronoto (Fig. 9A). Se distinguen puntos negros (sedas) repartidos en todo el cuerpo. Con 15 pares de escolos amarillos, de la cabeza hacia los urogonfos se observa el primer par de escolos trifurcado dos segmentos con

ramificaciones y un segmento sin ramificaciones y más corto, los pares del II al XV ramificados y un par de urogonfos cubiertos por exuvias y excrementos.

*Cabeza.* Esclerosada, hipognata, retraída hacia el pronoto, presenta algunas sedas distribuidas en toda la cabeza, sutura epicraneal unida a la sutura del clípeo (Fig. 9C). Cinco ocelos presentes a cada lado. Antenas con dos segmentos el primero más ancho que el segundo. Clípeo glabro, más ancho que largo. Labro con presencia de sedas, ligeramente emarginado, más ancho que largo. Mandíbula fuertemente esclerosada con cuatro dientes cónicos (Figs. 9E y F). Palpo maxilar y labial conados. Mola glabra con ápice truncado; palpo maxilar con dos artejos, palpo labial con un artejo, prementum con dos sedas dorsalmente, posmentum con tres sedas cortas (Fig. 9D).

*Tórax.* Pronoto con dos pares de escolos laterales, el primero trifurcado. Presenta un par de espiráculos tubulares de elevación notable. Mesotórax con tres pares de escolos laterales ramificados. Metatórax con dos pares de escolos ramificados.

*Abdomen.* Segmentos del I al VIII con un par de escolos laterales ramificados. Urogonfos esclerosados, largos y delgados, cubiertos por exuvias amarillas que se van acumulando desde la primera hasta la última muda y excremento formando un escudo en forma de triángulo. Patas de color café. Presentan algunas sedas y una uña parda-rojiza, curva y aguda (Fig. 9B).

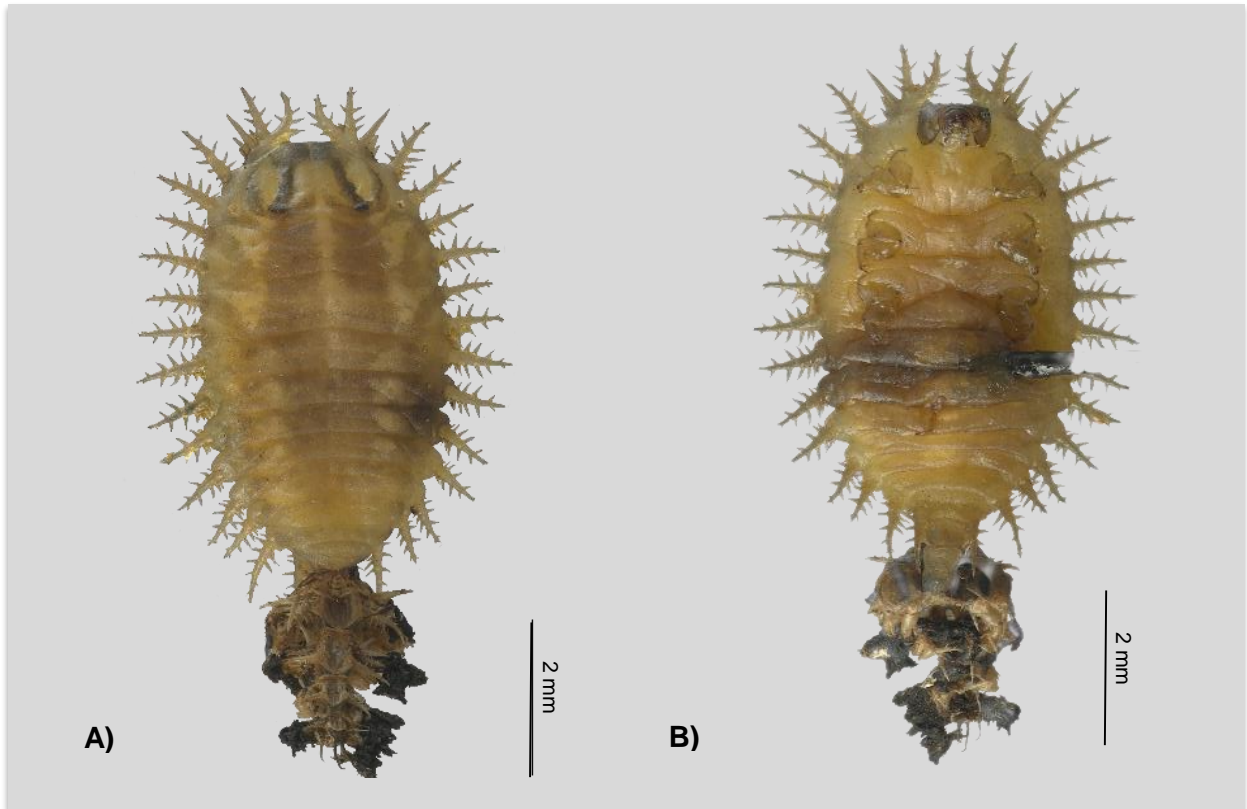


Figura 12. Último estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855, A) Vista dorsal, B) Vista ventral.

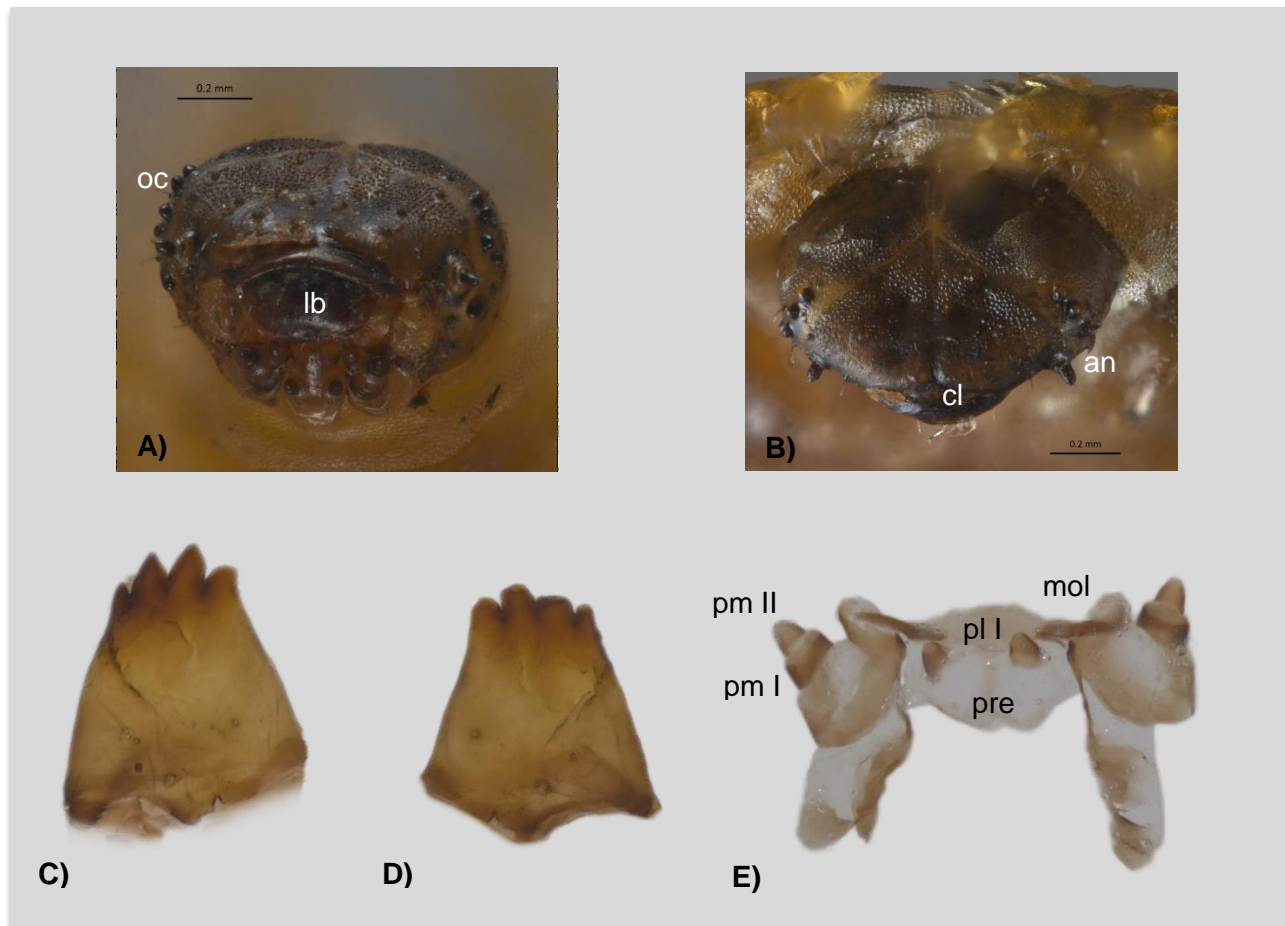


Figura 13. Último estadio larval de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855, A) Cabeza vista frontal. oc: ocelos; an: antena; cl: clipeo; lb: labro, B) Maxila y labio. pm: palpo maxilar; pl: palpo labial; mol: mola; pre: prementum, C) Mandíbula derecha, D) Mandíbula izquierda, E) Maxila y labio. mol: mola; pl: palpo labial; pm: palpo maxilar; pre: prementum.

### Pupa

*Medidas* (n = 10). Longitud total: 4 a 6.8 mm. Ancho (segundo segmento abdominal): 2.8 a 3.8 mm. Largo del pronoto: 1.3 a 1.9 mm. Ancho del pronoto: 3.3 a 3.8 mm.

*Cuerpo*. Cuerpo ovalado de color amarillo a marrón oscuro (Fig. 10A), con la cabeza retraída en el pronoto y no expuesta en vista dorsal. Cuerpo más ancho en los segmentos del I-III, estrecho a partir del IV segmento abdominal.

*Cabeza*. Vértice no expuesto; frente acanalada; ojos cubiertos por antenas; los antenómeros parecen fusionados amarillentos con protuberancias; labro transversal triangular (Fig. 10B).

**Tórax.** Pronoto ovalado en vista dorsal, con 25 proyecciones cortas y ramificaciones pequeñas en los márgenes, en algunas pupas se presentan más proyecciones, alrededor de 32; margen anterior redondeado; margen posterior bisinuado; dorsalmente amarillento con una línea transversal negra en el medio, una marca en forma de cruz sin protuberancias. Mesonoto marrón con dos motas negras en el medio, segmentos abdominales (vista dorsal) de color marrón con manchas negras, superficie con tubérculos, margen anterior bisinuado, margen posterior bisinuado. Metanoto con margen anterior bisinuado y posterior transversal, posee tubérculos por toda la superficie dorsal. Pro y meso patas visibles, meta patas cubiertas por los élitros.

**Abdómen.** Los segmentos I-V presentan un par de escolos triangulares ramificados aplanados, segmentos del I-V y el VII con un par de espiráculos. Abertura espiracular redonda de tamaño decreciente hacia la parte posterior (Fig. 10C). La pupa retiene el escudo de excretas y exuvias de las larvas.

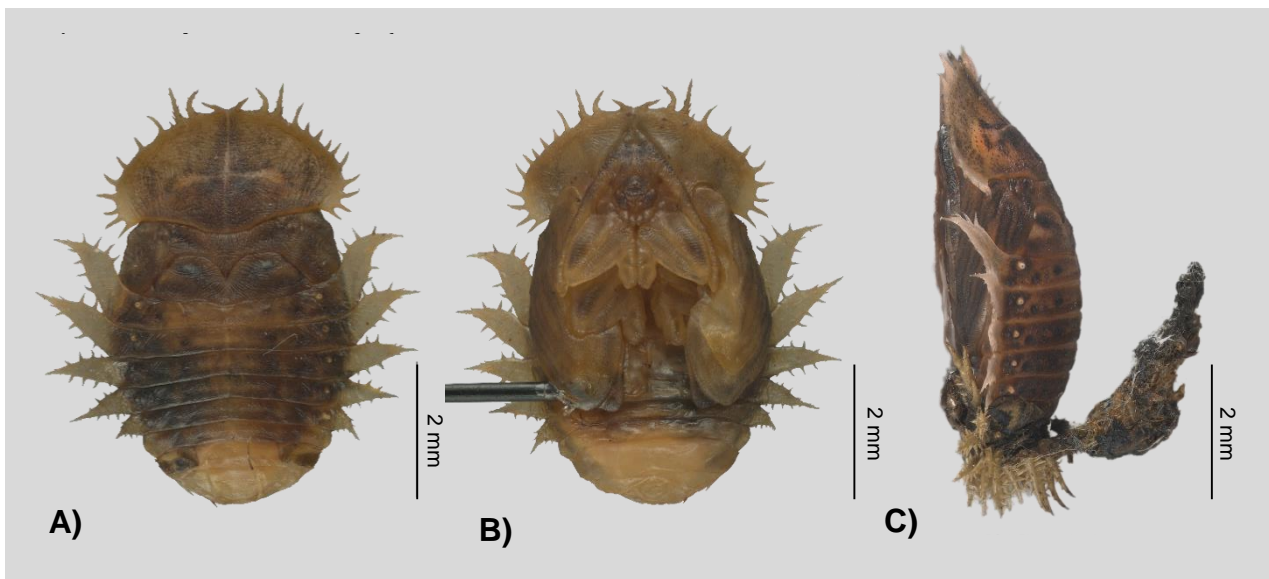


Figura 14. Pupa de *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855. A) Vista dorsal, B) Vista ventral, C) Vista lateral.

## DISCUSIÓN

En la mayoría de las especies de la subfamilia Cassidinae, el desarrollo desde huevo a la eclosión del adulto se completa entre dos y tres semanas en climas tropicales o en dos a tres meses en zonas templadas (Chaboo, 2007). Sin embargo, en hispinos existen casos en los que el desarrollo es más amplio, pueden durar desde un año (*Chelobasis perplexa* Baly, 1858) hasta 428 días (*Alurnus humeralis* Rosenberg, 1898). En casidinos se ha observado que el desarrollo se completa hasta en seis meses (Strong y Wang, 1977; Wang, 1977 en Chaboo, 2007; Villancis, 1968).

Para *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 el tiempo de desarrollo es más largo que en otras especies de la tribu Cassidini (27 a 32 días), en *Agroiconota bivittata* (Say, 1827) y *Deloyala guttata* (Olivier, 1790) el ciclo de desarrollo se completa en 18 y 23 días respectivamente (Morales y Guerrero, 2014), en insectos se ha observado que a mayor temperatura la duración del ciclo de desarrollo es menor y en la medida en que se disminuye la temperatura, el tiempo se prolonga (Castro et al., 2016). El desarrollo de *A. bivittata* y *D. guttata* se mantuvieron en cautiverio a una temperatura de 26°C (Morales y Guerrero, 2014), en contraste con *C. bivulnerata* que se mantuvo a 24°C; sin embargo, existen casos como en la tribu Hemisphaerotini donde se han registrado ciclos de vida que van desde los 50 días hasta los seis meses a una temperaturas de 28°C (Albertoni y Leocádio, 2018; García et al., 1996), otros factores que pueden influir en el desarrollo son la humedad o la calidad del alimento que consumen las larvas (Chaboo, 2007).

Comúnmente en los casidinos se presentan cinco estadios de desarrollo (huevo, larva, prepupa, pupa y adulto) (Chaboo,2007), cada estadio es una parte importante en el desarrollo del insecto; sin embargo, en los trabajos donde se describe el ciclo de vida o estadios inmaduros de alguna especie se pone mayor atención a los estadios de huevo, primera larva, última larva y pupa.

Las hembras de casidinos realizan la ovoposición de distintas formas. Pueden colocar los huevos de manera individual, en racimos o en grandes grupos, estar desnudos o cubiertos por ootecas o alguna estructura similar (Chaboo, 2007). En *C. bivulnerata* las hembras colocan los huevos en el haz de la hoja de manera solitaria. Algunas especies de la tribu Cassidini como *A. bivittata*, *D. guttata*, y *Terpsis quadrivittata* Champion, 1893, colocan los huevos en el envés de la hoja (Morales y Guerrero, 2014; Santos et al., 2019) esto sirve para protegerlos de la exposición directa a la luz solar y evitar la desecación (Grimaldi y Engel, 2005). En cambio *C. bivulnerata* evita la desecación al proteger los huevos en una ooteca. Las ootecas son una cubierta dura secretada por glándulas colaterales en el sistema reproductor femenino que también protege de los depredadores y los parasitoides (Grimaldi y Engel, 2005).

El desarrollo del huevo en *C. bivulnerata* (8 a 14 días), coincide con especies como *A. bivittata* y *Metriona elatior* Klug, 1829, también de la tribu Cassidini que duran 8 días (Morales y Guerrero, 2014; Rossini et al., 2002). Se observa una diferencia marcada del tiempo de desarrollo del huevo entre especies de diferentes tribus. En Hemisphaerotini la incubación del huevo dura hasta 20 días (*Spaethiella tristis* Boheman, 1850 y *Spaethiella intricata* Boheman, 1850) (García et al., 1996: Alberoni y Leocádio, 2018).



En la subfamilia Cassidinae generalmente se presentan cinco fases larvales, como en *C. bivulnerata* pero dentro de la tribu Cassidini se han observado especies como *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman, 1862 con solo cuatro estadios larvales o *T. quadrivittata* con seis (Mesomphaliini) (Córdova-Bayona y Sánchez-Soto, 2008; Santos et al., 2019). En algunas especies de hispinos se observan un número contrastante de fases larvales, dos en *Promecotheca cumingii* Baly, 1858 y nueve en *A. humeralis* (Chaboo,2007).

Entre los distintos estadios larvales de *C. bivulnerata* no se encontraron diferencias morfológicas entre el primer, segundo, tercero y cuarto estadio, pero existen algunas diferencias entre el quinto y el resto de los estadios. El primer estadio larval de *C. bivulnerata* tiene un cuerpo alargado a diferencia del quinto estadio con forma ovalada, en otras especies como *Enagria Ovata* (Boheman, 1854) y *Physonota alutacea* Boheman, 1854 se han encontrado diferencias entre el número de dientes de las mandíbulas (Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017; Swietojanska y Windsor, 2008); sin embargo, en la mayoría de trabajos consultados sólo se describe la última larva, por ello no se conocen tan detalladamente las diferencias entre el primer y último estadio larval de muchas especies.

Al comparar las descripciones de primer estadio larval de *C. bivulnerata* con los de *A. bivittata*, *D. guttata* y *E. ovata* se encontraron diferencias en el color del cuerpo pues presentan coloraciones que van desde tonos amarillos a negro; además difieren en el número y color de escolos laterales, *C. bivulnerata* cuenta con 15 pares amarillentos presentando el primer par trifurcado, *A. bivittata* 18 pares, *D. guttata* 16 pero no presenta ninguno trifurcado y *E. ovata* 12 pares negros (Morales y Guerrero, 2014; Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017).

El primer estadio larval de *C. bivulnerata* puede durar solo un día, resaltando que es la primera vez que se registra este periodo de desarrollo, ya que en otras especies de la tribu Cassidini el primer estadio larval dura en promedio cinco días (*M. elatior* y *Chelymorpha varians* Blanchard, 1851) (Rossini et al., 2002; Hamity. y Neder de Román, 2008). En el caso del quinto estadio larval de *C. bivulnerata* su duración es de entre dos a cinco días que es lo generalizado en la tribu Cassidini (Morales y Guerrero, 2014; Rossini et al., 2002).

El concepto de prepupa como una fase intermedia entre el último estadio y la pupa es muy antiguo (Costa e Ide, 2006). Entre los cambios en el desarrollo que se han observado durante el estadio de prepupa, se destacan, el inicio en la segmentación de las antenas y los esbozos de las piezas bucales, los esbozos de las patas adquieren gran tamaño y se distingue claramente el inicio del proceso de segmentación (Vaca y Michel, 2022).

En *C. bivulnerata* la prepupa tiene una duración de entre 4 y 7 días, lo que es mayor al tiempo de otras especies de la misma tribu como *A. bivittata*, *D. guttata* y *M. elatior* en las cuales dura hasta 3 días (Morales y Guerrero, 2014; Rossini et al., 2002). Incluso es mayor al tiempo de especies en otras tribus, como *C. varians* (Stolaini) y *T. quadrivittata* (Mesomphaliini) donde tiene una duración de dos días (Santos et al., 2019; Cecilia y Neder, 2008). Un caso contrastante es el de la especie *E. ovata* de la tribu Ischirosonychini, donde el estado de prepupa dura solo 12 horas (Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017).

Las pupas del escarabajo tortuga, como muchos otros grupos de insectos, rara vez se recolectan y crían, sin embargo, desde la síntesis de Świętojańska (2009) se

han descrito más casos de pupas (López-Pérez et al., 2021). La pupa de *C. bivulnerata* presenta un pronoto con presencia de proyecciones en los márgenes. Sin embargo, esto no es una generalidad, ya que en la subfamilia Cassidinae también se encuentran especies sin presencia de proyecciones, por ejemplo, *Physonota stigmatilis* Boheman, 1854, *Physonota humilis* Boheman, 1856, *Omaspides pallidepennis* Boheman, 1854 (Gomes et al., 2012; López-Pérez et al., 2021).

## Biología

En los escarabajos tortuga se observa el reciclaje de heces y exuvias (Chaboo, 2007). *Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 conserva las exuvias y las heces tanto en fase larval como en estado de pupa esto se ha observado también en *Deloyala guttata* (Olivier, 1790). Otras especies de la tribu Cassidini como *Agroiconota bivittata* (Say, 1827) solo conservan las exuvias. Eso también se ha documentado en *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman, 1862 en la tribu Spilophorini (Morales y Guerrero, 2014; Cordova-Ballona y Sánchez-Soto, 2008). Los escudos pueden ser diferentes entre tribus, por ejemplo, en Hemisphaerotini, *Spaethiella intricata* (Boheman, 1850) forma un escudo con filamentos fecales que conforman una estructura similar a un nido (Albertoni y Leocárdio, 2018) mientras en las tribus Mesomphaliini e Ischyrosomychini algunas especies conservan las heces en una pila húmeda (Santos et al., 2019; Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017; López-Pérez et al., 2021).

*Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 presenta un comportamiento solitario, las larvas se mueven sobre las hojas sin formar grupos. Al ser amenazadas no mostraron cicloalexia, que es un fenómeno que consiste en la agrupación de las larvas

de manera circular y el movimiento de los últimos segmentos abdominales recubiertos por excremento (Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017).

Cassidinae es la subfamilia más frecuentemente parasitada dentro de Chrysomelidae (Cuignet et al., 2008). En la tribu Mesomphaliini se han encontrado especies del género *Chelymorpha* parasitadas por Hymenoptera y Tachinidae (Toma y Marinho, 2020). En la tribu Ischyrosomychini en pupas de *Enagria ovata* (Boheman, 1854) colectadas en el Cerro Chimalhuache, se encontraron pupas de dípteros Tachinidae (Rodríguez-Mirón y López-Pérez, 2017). Sin embargo, en las pupas silvestres de *C. bivulnerata* colectadas en el mismo sitio no se encontraron casos de parasitismo.

Los depredadores más frecuentes del escarabajo tortuga son otros insectos; hemípteros de la familia Pentatomidae, himenópteros de la familia Vespidae y Formicidae y coleópteros de la familia Carabidae, además de arácnidos (Olmstead, 1996; Eisner y Eisner, 2000). *C. bivulnerata* es depredada en fase larvaria por arañas, estas fases y la pupa son las más vulnerables (Chaboo, 2007).

Durante su periodo de diapausa *C. bivulnerata* se oculta bajo la corteza de los árboles, En esta temporada los adultos comparten espacios con otros crisomélidos como *Zygogramma signatipennis* Stål, 1859.

## CONCLUSIONES

*Charidotella bivulnerata* Boheman, 1855 pasa por cinco estadios larvales lo que es común en Cassidinae. El desarrollo desde la puesta del huevo a la emergencia del adulto tiene una duración promedio de 32 días, siendo mayor al de otras especies de la tribu Cassidini como *A. bivittata* y *D. guttata*.

La actividad de *C. bivulnerata* inicia a finales de junio, cuando su planta hospedera *Ipomoea stans* Cav., recupera el follaje y termina en el mes de octubre cuando la planta comienza a secarse. Posteriormente los adultos entran en periodo de diapausa refugiándose bajo rocas y corteza. En la planta hospedera también se encuentran frecuentemente otros organismos alimentándose o usándola como refugio o sitio de casa. *C. bivulnerata* puede ser presa de arañas, y no se observó ningún otro tipo de interacción.

Se encontraron diferencias morfológicas entre el primer y último estadio larval en la forma del cuerpo. Al comparar los estadios larvales con otras especies de casidinos se encontraron diferencias morfológicas a nivel de género en el número de escolos laterales y dientes, también se observaron diferencias en la pupa en la presencia de escolos con especies de la misma tribu.

Actualmente nos queda mucho por conocer de las fases inmaduras de los escarabajos, por ello, realizar trabajos orientados a conocer el ciclo de vida y los estadios inmaduros es necesario y valioso para poder comprender mejor el desarrollo de las especies.

## REFERENCIAS

Albertoni F.F. y Leocádio M. (2018). The bromeliad leaf-scrafer tortoise beetle *Spaethiella intricata* (Boheman, 1850) from Brazil (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae), description of immatures and biology. *Zootaxa*, 3, 395-418.

Aragón, G. A., Morón, M. Á., López-Olguín, J. F. y Cervantes-Peredo, L. M. (2005). Ciclo de vida y conducta de adultos de cinco especies de *Phyllophaga* Harris, 1827 (Coleoptera: Melolonthidae; Melolonthinae). *Acta zoológica mexicana*, 21, 87-99.

Arnett, R. H. (1968). *The beetles of the United States. A Manual or Identification*. Ann Arbor, Michigan, U.S.A: The American Entomological Institute.

Barrows, E. M. (1979). Life cycles, mating, and color change in tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *The Coleopterists Bulletin*, 33, 9-16.

Bellés, X. (2009). Origen y Evolución de la Metamorfosis de los insectos. En H. Dopazo y A. Navarro (Eds). *Evolución y Adaptación 150 años después del origen de las especies* (pp.191-199), España: Obrapropia editorial.

Bhattacharya, S. y Verma, K. K. (1982). Ovariole structure and adult diapause in the tortoise beetle, *Aspidomorpha miliaris* (Chrysomelidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 118, 101-110.

Bleich, O. E. (1928). Thanatose und Hypnose bei Coleopteren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie*, 10, 1-61.

Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2004). The first instar larva of *Cassida nebulosa* L. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) a model description. *Annales Zoologici*, 53, 189-200.

Borowiec, L. (2007). Two new species of *Charidotella* Weise (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Cassidini), with a key to *Charidotella sexpunctata* group. *Zootaxa*, 1586, 59-66.

Borowiec, L. y Świętojańska, J. (2014). Cassidinae Gyllenhal, 1813. En: R.A.B. Leschen & R.G. Beutel (Eds.). *Handbook of Zoology, Arthropoda, Insecta, Coleoptera, Beetles. Vol. 3, Morphology and Systematics (Phytophaga)* (pp. 198-217). Berlin/Boston: De Gruyter.

Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H., Newton, A. F., Reid, C. A., Schmitt, M., Ślipiński, S. A., Smith, A. B. (2011). Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1-972.

Castro C. J. P., Castillo B. G., Salazar-Ortega J. A., Castro J., Castillo G., Salazar J. (2016). Influencia de la temperatura sobre el ciclo de vida de la especie necrofaga *Compsomyiops arequipensis* Mello, 1968 (Diptera: Calliphoridae). *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 28, 105-116.

Chaboo, C. S. (2001). Revision and phylogenetic analysis of *Acromis* Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugenysini). *The Coleopterists Bulletin*, 55, 50-67.

Chaboo, C. S. (2002). First report of immatures, genitalia and maternal care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Eugenysini). *The Coleopterists Bulletin*, 56, 50-67.

Chaboo, C. S. (2007). "Biology And Phylogeny of The Cassidinae Gyllenhal Sensu Lato (Tortoise And Leaf-Mining Beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae)". Faculty Publications: Department of Entomology.

Chaboo, C. S. y Nguyen, T. (2004). Immatures of *Hemisphaerota palmarum* (Boheman), with a discussion of the caudal process and shield architecture in the tribe Hemisphaerotini (Chrysomelidae: Cassidinae). En: P. Jolivet, J. A. Santiago-Blay, M. Schmitt (Eds.), *New contributions in biology of the Chrysomelidae* (pp. 171-184). The Hague: Kugler Publications.

Chittenden, F. H. (1924). The argus tortoise beetle. *Journal of Agricultural Research*, 27, 43-51.

Córdova-Ballona, L. y Sánchez-Soto, S. (2008). Datos Bioeconomicos y Descripción de los Inmaduros de *Calyptocephala gerstaeckeri* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae), Plaga de la Palma Aceitera (*Elaeis guineensis* J.) y de la Palma



Camedor (*Chamaedorea elegans* Mart.) (Arecaceae) en Tabasco, México. *Neotropical Entomology*, 37, 674-680.

Costa, C. y Ide, S. (2006). Etapas de desarrollo. En: C. Costa, S. Ide y C. E. Simonka (Eds). *Insectos inmaduros. Metamorfosis e identificación* (pp. 99-134). Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza: Monografías 3er Milenio m3m.

Crowson, R. A. (1981). *The biology of the Coleoptera*. London: Academic Press.

Cuignet, M., Windsor, Donald M., Reardon, J., y Hence, T. (2008). The diversity and specificity of parasitoids attacking Neotropical tortoise beetles (Chrysomelidae, Cassidinae). En P. H. Jolivet, J. A. Santiago-Blay, y M. Schmitt. (Eds.), *Research on Chrysomelidae*, (pp. 345–367). Leiden: The Netherlands.

Ford, E. J. y Cavey, J. F. (1985). Biology and larval descriptions of some Maryland Hispinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Coleopterists Bulletin*, 39, 36-59.

Garcia, M. V. B., Pamplona, M. S. R. A., Moraes, L. A. C. y Araújo J. C. A. (1996). Observaciones sobre la biología de *Spaethiella tristis* (Boh.) (Coleoptera:Chrysomelidae) y daños causados a Dendezeiro. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 25, 339-342.

Gómez, N.E., Witte, L. y Hartmann, T. (1999). Chemical defense in larval tortoise beetles: essential oil composition of fecal shields of *Eurypedus nigrosignata* and

foliage of its host plant, *Cordia curassavica*. *Journal of Chemical Ecology* ,25, 1007-1027.

Gomes, P. A. A., Prezoto, F. y Frieiro-Costa. F. A. (2012). Biology of *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 1-8.

Grimaldi, D. y Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge, New York, Melbourne.

Hamity, V. C. y Neder de Román, L. E. (2008). Aspectos bioecológicos de *Chelymorpha varians* Blanchard (Coleoptera: Chrysomelidae, Cassidinae) defoliador de Convolvuláceas. *IDESIA*, 26, 69-73.

Hendrickson, G. O. (1930). Biologic notes on *Microrhopala vittata* Fabr. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Canadian Entomologist*, 62, 98-99.

Hörnschemeyer, T. (2005). Archostemata Kolbe, 1908. *Coleoptera*, 4, 29–42

Jolivet, P. (1988). Une nouvelle stratégie de defense: la stratégie de defense annulaire (cycloalexie) chez quelques larves de Chrysomelides brésiliens. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 92, 291-299.

Jolivet, P. (1999). Sexual behavior among Chrysomelidae. En M.L. Cox (ed.), *Advances in Chrysomelidae biology* (pp.391-409). Leiden: Backhuys.

Jolivet, P. y Verma, K. K. (2002). *Biology of Leaf Beetles*. Intercept Limited, Andover, Hampshire, Inglaterra.

Kosior, A. (1975). Biology, ecology and economic importance of cassids (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) of the Ojców National Park. *Acta Zoologica Cracoviensa*, 20, 251-392.

Leschen, R. y Reid, C. (2004). New Zealand Chrysomelidae. *Chrysomela Newsletter*, 43, 7-8.

Llorente-Bousquets, J. y Ocegueda, S. (2008). *Estado del conocimiento de la biota, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. México: Conabio.

López-Pérez, S. (2017). Aspectos sistemáticos y biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae). *Dugesiana*, 24, 35-46.

López-Pérez, S. y Zaragoza-Caballero S. (2018). Cassidini sensu lato (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 672-704.

López-Pérez, S., Rodríguez-Mirón, G. M. y Chaboo, C. S. (2021). Morphology of the pupae of *Physonota humilis* Boheman and *Physonota stigmatilis* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Ischyrosonychini). *Zootaxa*, 5027, 107-119.

McCauley, R. H. (1938). A revision of the genus *Microrhopala* (Coleoptera: Chrysomelidae) in America, north of Mexico. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 33, 145-168.

Morales, R. A. y Guerrero, M. Z. V. (2014). Bioecología y morfología de *Agroiconota bivittata* (Say) y *Deloyala guttata* (Oliver) (Coleoptera: Chrysomelidae, Cassidinae). *Bioma*, 25, 31-40.

Moreno-Sánchez, E. y Espejel-Mena, J. (2013). Chimalhuacán en el contexto local, sociourbano y regional. *Quivera. Revista de Estudios Territoriales*, 15, 77-99.

Nichols, S.mW. (1989). The Torre-Bueno glossary of entomology. New York: New York Entomological Society.

Niño-Maldonado, S. (2000). Los crisomélidos del bosque mesófilo de la reserva de la biósfera El Cielo, Gómez Farías, Tamaulipas. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Facultad de Agronomía. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L044. México, D.F.

Ordóñez Reséndiz, M. M., Rodríguez-Mirón, G. M. y López-Pérez S. (2019). Estado actual de la Colección Coleopterológica (insecta) de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (CCFES-Z), UNAM, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 35, 1-14.

Ordóñez Reséndiz, M. M. y López-Pérez S. (2021). Escarabajos mexicanos (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae y Chrysomelidae): nuevos registros y lista de verificación. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92, 1-133.

Peterson, A. (1951). *Larvae of insects, coleoptera, diptera, neuroptera, siphonaptera, micoptera, trichoptera, Part II*. Ann Arbor, Michigan: Edwards Brothers, Inc.

Ramírez, R. C. y Sánchez-Ocampo, M. (2020). Maternal care in *Omaspides bistrata* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini). *Revista Chilena de Entomología*, 46, 613-622.

Resh, V. H. y Cardé, R. T. (2009). *Encyclopedia of Insects*. China: Elsevier.

Rodrigues, F. F. y José, B. Z. (2007). Descrição dos imaturos e primeiro registro de planta hospedeira de *Charidotis gemellata* Boheman. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51, 234-238.

Rodríguez-Mirón, G. M. y López-Pérez S. (2017). Descripción de estadios inmaduros de *Enagria ovata* (Coleoptera: Chrysomelidae) y notas sobre su biología. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 300-306.

Rossini, A., Gravena, R., Antônio de Bortoli, S., Antonio, P. R. y Evangelista, S. A. (2002). Aspectos biológicos de *Metriora elatior* Klug (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) sobre plantas de *Solanum viarum* Dunal (Solanaceae). *Acta Scientiarum*, 24, 1433-1438.

Ruvalcaba, G. (2019). *Diseño de una propuesta para el manejo sustentable del Parque Deportivo y Ecológico Cerro Chimalhuache, en Chimalhuacán, Estado de México*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de México. México, Toluca.

Sáenz, M. y De La Llana, A. (1990). *Entomología sistemática*. Managua, Nicaragua: UNA.

Salvo, A. y Valladares, G. R. (2007). Parasitoides de minadores de hojas y manejo de plagas. *Ciencia e investigación agraria*, 34, 167-185.

Sandoval-Becerra, F. M., Sánchez-Reyes, U. J., Niño-Maldonado, S., Navarrete-Heredia, J. L. y Barragán-Ramírez, J. L. (2014). Escarabajos Tortuga. Joyas que cambian de color.

Santos, A., Abrego, J. L. y Lanuza-Garay, A. (2019). Aspectos biológicos de *Terpsis quadrivittata* Champion, 1893 (Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini) en el Parque Nacional Altos de Campana, Provincia de Panamá Oeste, Panamá. *Revista científica CENTROS*, 8, 1-9.

Ślipiński, S. A., Leschen, R. A. B., Lawrence, J. F. (2011). Order Coleoptera Linnaeus, 1758. En: Z. Q. Zhang (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness* (pp. 203- 208). New Zealand: Magnolia press.

Speight, M. R., Hunter, M. D. y Watt A. D. (2008). *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Hoboken: Wiley-Blackwell.

Staines, C. L. (2002). The New World tribes and genera of Hispines (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104, 721-784.

Strong, D. R. y Wang M. D. (1977). Evolution of insect life histories and host plant chemistry: hispine beetles on Heliconia. *Evolution*, 31, 854-862.

Świętojańska J. y Windsor, D. M. (2008). Immature stage of *Asteriza flavicornis* (Olivier) and *Physonota alutacea* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Annales Zoologici*, 58, 641-665.

Świętojańska, J. (2009) The Immature Stages of Tortoise Beetles with Review of all Described Taxa (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Polish Taxonomical Monographs*. 16, 157.

Tettamanti, G., Cao, Y., Feng, Q., Grimaldi, A. y Eguileor, M. (2011) Autophagy in Lepidopteras: more than old wine in new bottle. *Invertebrate Survival Journal*, 8: 5-15.

Toma R. y Marinho A.T. (2020). New Tachinidae parasitoid records for Mesomphaliini (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in the Neotropical region. *Revista Chilena de Entomología*, 4: 699-705.

Vaca V. G. y Michel A. A. (2022). Análisis histológico durante la metamorfosis de *Phyllocnistis citrella* Stainton, 1856 (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae). *Revista Chilena de Entomología*, 48, 165-180.

Vasconcellos-Neto, J. (1988). Genetics of *Chelymorpha cribraria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meaning. En P. Jolivet, E. Petitpierre y T.H. Hsiao (Eds.), *Biology of Chrysomelidae*: 217-232. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Vasconcellos-Neto, J. y Jolivet, P. (1989). Ring defense strategy (Cycloalexy) among brazilian chrysomelidae larvae (Coleoptera). En D. G. Furth y T. N. Seeo (Eds.), *Second International Symposium of the Chrysomelidae. Entomography 6*.

Villacis Santos, J. (1968). Algunas características biológicas y etológicas del *Alurnus humeralis* Rosenberg “gusano chato o cogollero” de la palma africana. *Turrialba*, 18, 115-128.

Wang, M. (1977). The developmental ecology of *Chelobasis perplexa* on its host plant *Heliconia imbricata* in Middle America. Masters dissertation, Florida State University, Tallahassee, 43 pp.

White, R. E. (1983). *A field guide to the beetles of North America*. Boston: Houghton Mifflin.

Windsor, D. (1987). Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama. *Psyche*, 94, 127-150



Windsor, D. M., y Choe, J. C. (1994). Origins of parental care in chrysomelid beetles. En P.H. Jolivet, M.L. Cox, and E. Petitpierre (Eds.), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae* (pp. 111-117). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Zhang, S. Q., Che, L. H., Li, Y., Liang D., Pang, H., Slipinski, A. y Zhang, P. (2018). Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9, 1-11.