



Las especies de *Phyllophaga* (s.str.) del grupo *rugipennis* (Coleoptera: Melolonthidae)

Miguel Angel Morón

Departamento de Entomología,
Instituto de Ecología, A.C.
Apartado Postal 63,
Xalapa, Veracruz 91000 México
moron_ma@ecologia.edu.mx

**Escarabeidos de Latinoamérica:
Estado del conocimiento**

G. ONORE, P. REYES-CASTILLO
& M. ZUNINO (comp.)

ISBN: 84-932807-4-7

m3m : Monografías Tercer Milenio
vol. 3, SEA, Zaragoza,
30, Septiembre-2003.
pp.: 19-34

Editor del volumen:

A. Melic — S. E. A.
Sociedad Entomológica Aragonesa
<http://entomologia.rediris.es/sea>
Avda. Radio Juventud, 37
50012 Zaragoza (ESPAÑA)
amelic@telefonica.net

Con la colaboración de:

**Instituto de Ecología y Biología
Ambiental (IEBA)**
Università degli Studi di Urbino
Urbino, Italia

Compiladores:

Giovanni Onore
Pontificia Universidad Católica de Ecuador.

Pedro Reyes-Castillo
Instituto de Ecología, Xalapa (México).

Mario Zunino
Università degli Studi di Urbino (Italia).

**LAS ESPECIES DE *PHYLLOPHAGA* (S.STR.)
DEL GRUPO *RUGIPENNIS*
(COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE)**

Miguel Angel Morón

Resumen

El grupo *rugipennis* está formado por 17 especies adaptadas a los ambientes húmedos, sobre todo en bosques nebulares y bosques tropicales lluviosos, distribuidos desde el noreste y sur de México hasta el noreste y oeste de Colombia. *Phyllophaga rugipennis* (Schauffus) 1858 y *P. tenuipilis* (Bates) 1888 se han citado de México y Guatemala; *P. lissopyge* (Bates) 1888 de Nicaragua a Panamá; *P. hemilissa* (Bates) 1888, y *P. laeviscutata* (Moser) 1918 de Costa Rica y Panamá; *P. pachypyga* (Burmeister) 1855 de Colombia y Venezuela; *P. brevisetosa* (Moser) 1918, y *P. pruinipennis* (Moser) 1918, de Colombia; *P. densata* (Moser) 1918, de México a Panamá; *P. nevermanni* Saylor, 1935, *P. monteverdosa* Morón, 2001, *P. chorotega* Morón, 2001 y *P. cartaginesa* Morón, 2001 de Costa Rica; *P. godmani* (Bates) 1889, *P. chinanteca* Morón y Nogueira, 1997, *P. enkerliniana* Morón y Deloya, 1998 y *P. candelaria* Morón, 2001 de México. Los resultados de los análisis fenético y filogenético realizados coinciden en que el grupo puede estar estructurado por cinco subgrupos: "*tenuipilis-densata*", "*nevermani-hemilissa*", "*godmani-chinanteca-enkerliniana-rugipennis-candelaria*", "*brevisetosa-pruinipennis-pachypyga*", y "*chorotega-laeviscutata-monteverdosa*"; mientras que *Phyllophaga lissopyge* y *P. cartaginesa* pueden interpretarse como especies con posición transicional. Once especies del grupo se encuentran sólo por arriba de los 1.000 m de altitud, y las otras seis se localizan entre el nivel del mar y los 2.200 m de altitud. Los adultos de *P. nevermanni* y *P. laeviscutata* se han colectado durante todo el año, mientras que el vuelo de *P. enkerliniana*, *P. chinanteca* y *P. cartaginesa* parece estar restringido durante uno a tres meses al año. Las otras especies vuelan principalmente durante los meses de primavera y verano. La superficie sensorial de la maza antenal de los machos de varias especies de este grupo muestra algún grado de relación directa con la altitud, sugiriendo alguna tendencia adaptativa para buscar a las hembras bajo las condiciones frías y húmedas del aire, que prevalecen durante las noches en las montañas que habitan. Se incluye una clave dicotómica para separar las 17 especies del grupo *rugipennis*, e ilustraciones de sus caracteres diagnósticos.

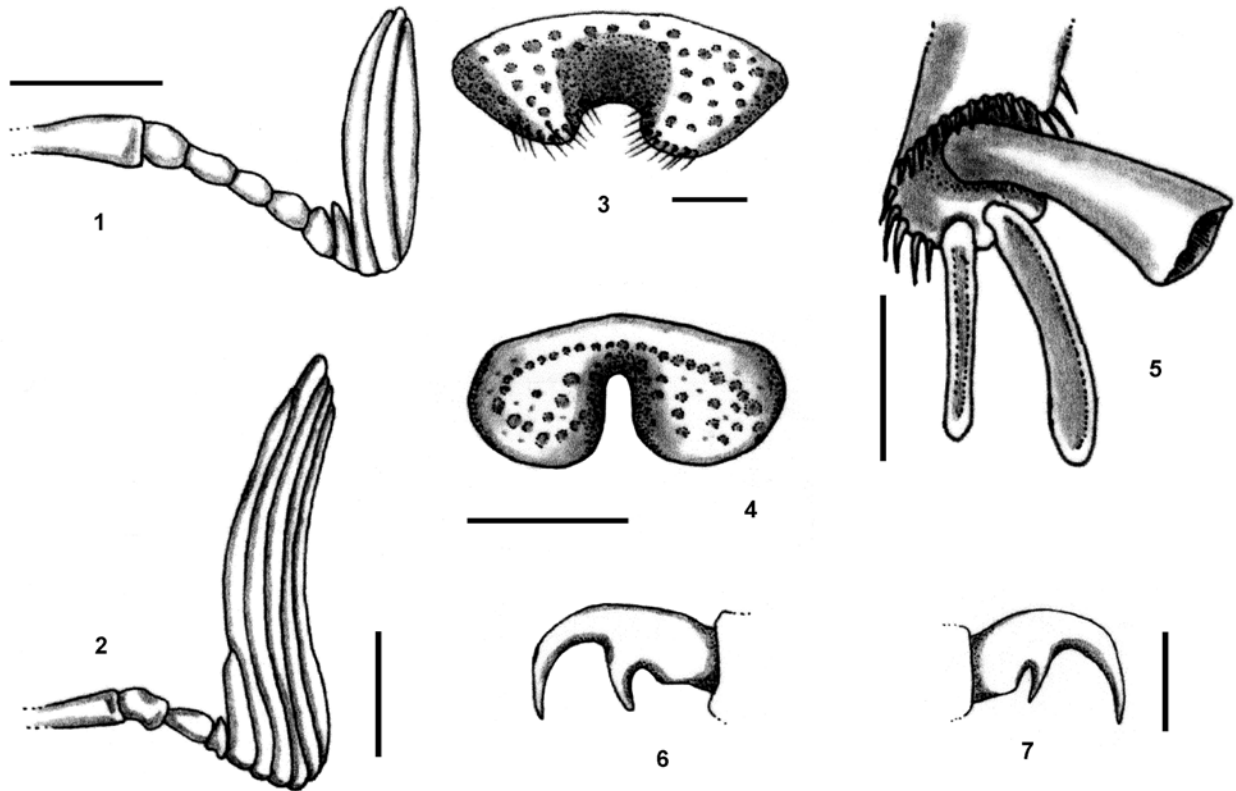
Palabras clave: Melolonthidae, escarabajos de Mayo, sistemática, América Central, Colombia, México.

**The species of *Phyllophaga* (s.str.) in the *rugipennis* group
(Coleoptera: Melolonthidae)**

Abstract

The *rugipennis* group includes 17 species adapted to humid environments, mainly cloud forests and tropical rain forests distributed from northeastern and southern Mexico to northeastern and western Colombia. *Phyllophaga rugipennis* (Schauffus) 1858 and *P. tenuipilis* (Bates) 1888 have been recorded from Mexico and Guatemala; *P. lissopyge* (Bates) 1888 from Nicaragua to Panama; *P. hemilissa* (Bates) 1888, and *P. laeviscutata* (Moser) 1918 from Costa Rica and Panama; *P. pachypyga* (Burmeister) 1855 from Colombia and Venezuela; *P. brevisetosa* (Moser) 1918, and *P. pruinipennis* (Moser) 1918 from Colombia; *P. densata* (Moser) 1918 from southern Mexico to Panamá; *P. nevermanni* Saylor, 1935, *P. monteverdosa* Morón, 2001, *P. chorotega* Morón, 2001 and *P. cartaginesa* Morón, 2001 from Costa Rica; *P. godmani* (Bates) 1889, *P. chinanteca* Morón and Nogueira, 1997, *P. enkerliniana* Morón and Deloya, 1998 and *P. candelaria* Morón, 2001 from Mexico. Five subgroups were identified within the group "*rugipennis*" as a result of phenetic and phylogenetic analyses: "*tenuipilis-densata*", "*nevermani-hemilissa*", "*godmani-chinanteca-enkerliniana-rugipennis-candelaria*", "*brevisetosa-pruinipennis-pachypyga*", and "*chorotega-laeviscutata-monteverdosa*". *Phyllophaga lissopyge* and *P. cartaginesa* appear as transitional species. Eleven species of the group are found only above 1,000 m of altitude and six others are located between sea level and 2,200 m of altitude. Adults of *P. nevermanni* and *P. laeviscutata* have been collected all around the year, whereas *P. enkerliniana*, *P. chinanteca* and *P. cartaginesa* appear to fly only during one to three months of the year. The other species fly mainly during the Spring and Summer months. The antennal club's sensorial surface of the males of most species of this group appears to be directly linked to altitude, to a greater or lesser degree, suggesting some adaptive trend in connection with the search for females under the cold and humid air conditions prevailing at night in the mountains where they live. A key to the 17 species of the *rugipennis* group and figures of diagnostic structures are also included.

Key words: Melolonthidae, May beetles, systematics, Central America, Colombia, Mexico.



Figs. 1-7. Estructuras diagnósticas de las especies del grupo "rugipennis". 1) Antena de un macho de *Phyllophaga densata*. 2) Antena de un macho de *P. godmani*. 3) Vista frontal del labro de *P. lissopyge*. 4) Vista frontal del labro de *P. hemilissa*. 5) Aspecto dorso-distal del ápice de la metatibia del macho de *P. rugipennis*, mostrando la inserción de los espolones y el basitarsómero. 6) Uña protarsal de un macho de *P. monteverdosa*. 7) Uña protarsal de un macho de *P. laeviscutata*. Líneas de escala = 1 mm, excepto en figs. 6-7 = 0,5 mm.

Figs. 1-7. Diagnostic structures of the species in the group "rugipennis". 1) Male antenna of *P. densata*. 2) Male antenna of *P. godmani*. 3) Frontal view of labrum of *P. lissopyge*. 4) Frontal view of labrum of *P. hemilissa*. 5) Dorsal view of apex of male metatibia of *P. rugipennis*, showing insertion of spurs and basitarsomerus. 6) Male protarsal claw of *P. monteverdosa*. 7) Male protarsal claw of *P. laeviscutata*. Sclae bar = 1 mm, except in figs. 6-7 = 0.5 mm.

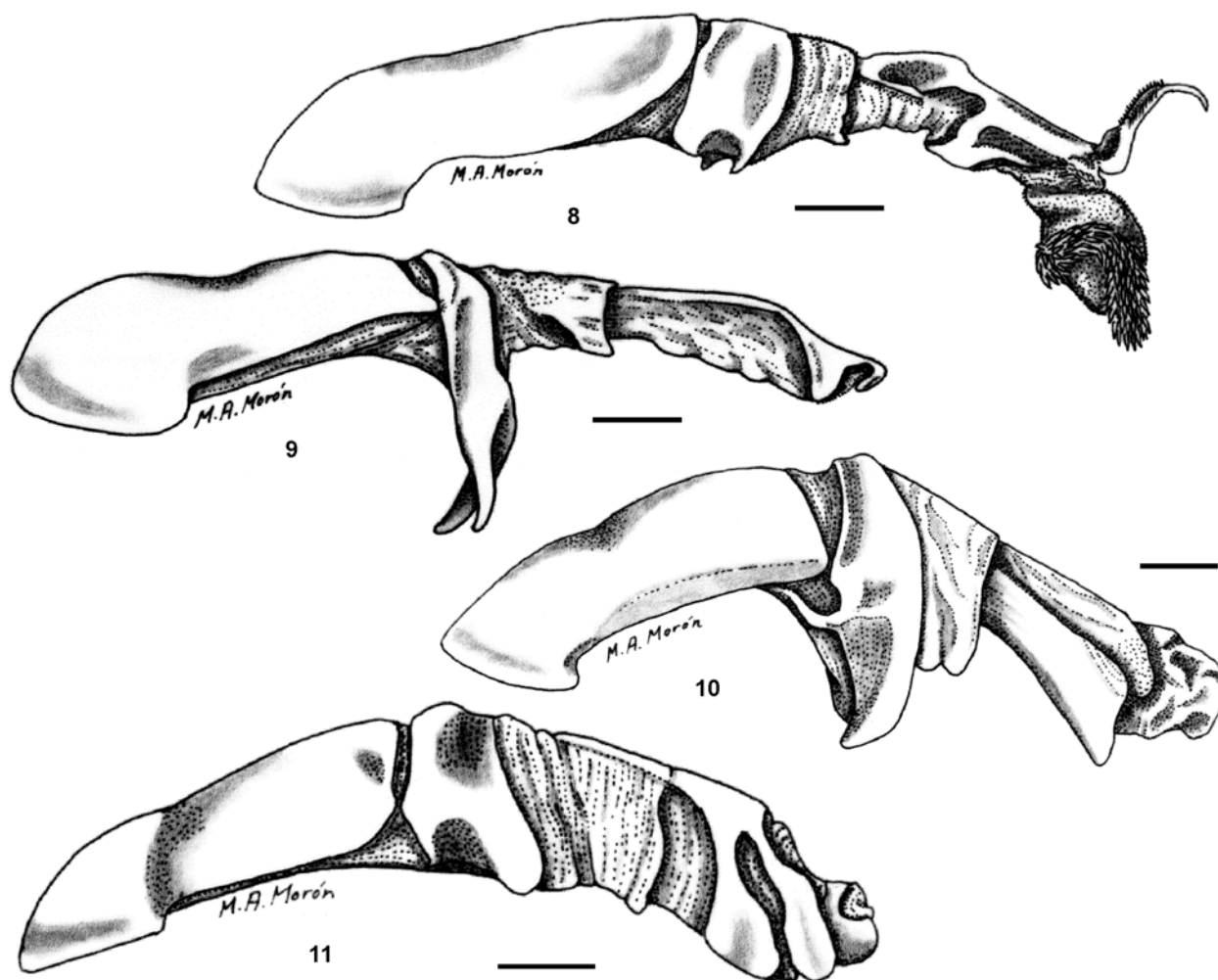
Antecedentes

Bates (1888) separó las 87 especies de "*Lachnosterna*" Hope, 1837 (= *Phyllophaga* Harris, 1827) entonces conocidas de Centroamérica en seis grupos de especies, de acuerdo con la forma de las uñas tarsales, la posición y tamaño del denticulo de su borde inferior. Así, consideró nueve especies con el denticulo unguinal situado atrás de la mitad e inclinado hacia la dilatación basal, dentro del "grupo de especies V". Tomando en cuenta éste y otros siete caracteres, Morón (1986) definió el grupo *rugipennis* para incluir seis especies de *Phyllophaga* (*sensu stricto*) distribuidas entre México y Panamá. Durante décadas la mayoría de las especies del grupo sólo se conocieron por los ejemplares empleados por Herman Carl Konrad Burmeister (1855), Ludwig Wilhelm Schauffuss (1858), Henry Walter Bates (1888), Julius Moser (1918) y Lawrence Webster Saylor (1935) para sus descripciones. El estudio reciente de éstos tipos y otros 3,000 ejemplares recolectados entre 1960 y 1999, ha proporcionado información importante para confirmar la diagnosis del grupo, aumentar la lista de especies incluídas, precisar su distribución geográfica y ecológica, así como para proponer hipótesis

sobre sus relaciones con otros grupos de especies de *Phyllophaga*.

Descripción diagnóstica del grupo *rugipennis*

Son especies de *Phyllophaga* (*s.str.*) que presentan la siguiente combinación de caracteres: cuerpo robusto, alargado, ligeramente ensanchado hacia atrás, con 13,2 a 26,5 mm de longitud corporal y 5,7 a 12,6 mm de anchura humeral; tegumento dorsal opaco o brillante, pardo oscuro, pardo grisáceo o pardo rojizo; áreas dorsales pruinosas y/o con sedas erectas, delgadas, esparcidas, o con vestidura densa de sedas cortas, aunque algunas especies son glabras. Cabeza ancha en relación con la anchura del protórax (0,6-0-7,1); ojos grandes y prominentes; clipeo corto, con el borde anterior redondeado, ligeramente sinuado o caso recto, ángulos anteriores redondeados; canthus ocular moderadamente ancho, con ápice redondeado y con 10-12 sedas cortas en el dorso. Antenas formadas por 10 artejos, maza antenal tan larga como los cinco artejos precedentes (Fig. 1) o más larga que todos los segmentos precedentes

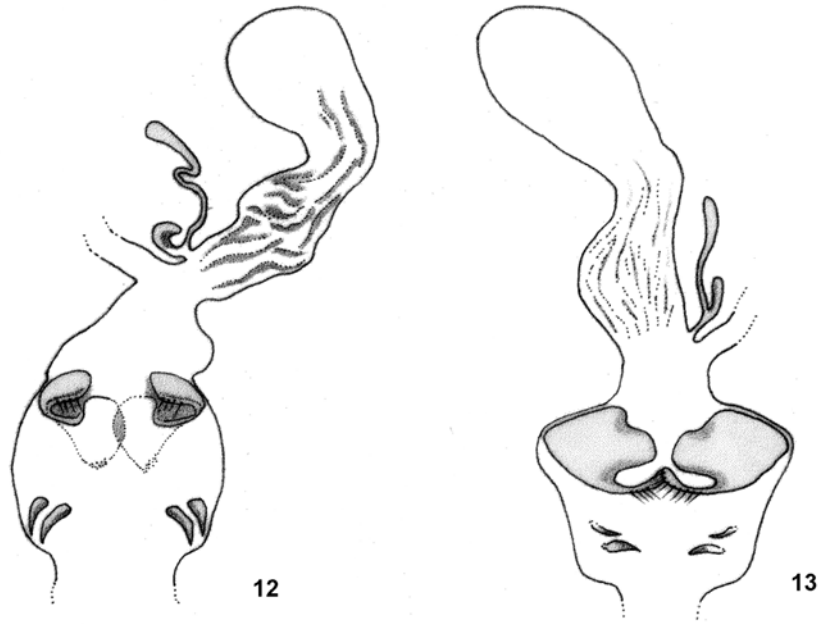


Figs.8-11. Aspectos lateral de las cápsulas genitales masculinas con el eedeago extendido. 8) *P. rugipennis*. 9) *P. hemilissa*. 10) *P. densata*. 11) *P. tenuipilis*. Líneas de escala = 1 mm.

Figs. 8-11. Lateral view of male genital capsules with aedeagus extended. 8) *P. rugipennis*. 9) *P. hemilissa*. 10) *P. densata*. 11) *P. tenuipilis*. Scale bars = 1 mm.

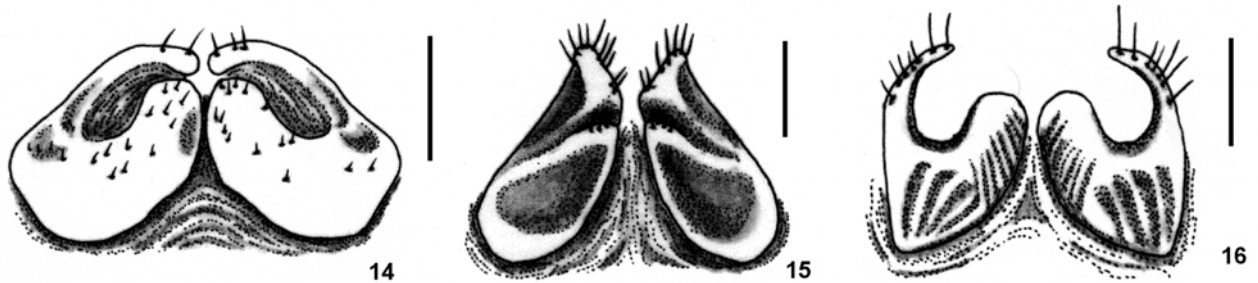
(Fig.2). Labro bilobulado (Fig. 3) o profundamente escotado (Fig. 4). Pronoto 1,5 a 1,6 veces más ancho que largo, con los ángulos posteriores obtusos, redondeados o poco prominentes. Elitros con los callos humerales y apicales prominentes, redondeados; borde epipleural progresivamente estrecho hacia el ápice, con flecos formados por numerosas o escasas sedas largas o cortas. Alas metatorácicas completamente desarrolladas. Vestidura esternal moderada o escasa. La mitad posterior del 5° esternito abdominal escasamente constreñida en relación con los esternitos precedentes. Placa pigidial usualmente convexa, moderada a ligeramente prominente, pocas veces bituberculada en las hembras, con el borde basal ampliamente borrado en la porción media, con 6-12 sedas delgadas en el borde apical. Protibias con dos dentículos redondeados grandes y uno pequeño en el borde exterior. Espolón protibial casi recto, 1,5 veces más largo que el 2° protarsómero. Protarsos más largos que la tibia respectiva (1:0,8) Primero y segundo protarsómeros usualmente con proyecciones ventro-apicales redondeadas o agudas. Meso y metatarsómeros alargados,

ensanchados hacia el ápice, con una corona de sedas apicales y una o dos hileras ventrales de sedas rígidas. Metatarsos más largos que las metatibias (1,2:1). Dimorfismo sexual moderada a fuertemente notable en las antenas, últimos esternitos, placa pigidial y vestidura dorsal. Machos y hembras con los dos espolones apicales de las metatibias articulados (Fig. 5); el espolón superior es 1,2-1,3 veces más largo que el inferior; los espolones femeninos son más anchos que los masculinos, con los ápices menos aguzados; uñas tarsales muy similares entre machos y hembras, con un denticulo agudo en el borde inferior cercano a la prominencia basal, más corto que el denticulo apical y normalmente inclinado hacia la base de la uña (Figs. 6-7). Parámetros usualmente cortos y ensanchados, siempre fusionados en su parte dorso-basal y algunas veces fusionados en sus partes ventro-basales; eedeago ancho y largo, con soporte esclerotizado y estructuras macroscópicas esclerosadas preapicales o apicales, laminares o espiniformes (Figs. 8-11) (Morón, 2001). Genitales femeninos del tipo “grácil” (Coca-Abia *et al.*, 1993); en algunas especies las paredes internas del



Figs. 12-13. Genitales femeninos internos. 12) Vista dorsal en *P. rugipennis*; con el pedúnculo de la bolsa copulatriz provisto de pliegues muy esclerosados. 13) Vista ventral en *P. tenuipilis*; con el pedúnculo de la bolsa copulatriz sin pliegues esclerosados.

Figs. 12-13. Inner female genital parts. 12) Dorsal view in *P. rugipennis*; with heavy sclerotized folds in the stalk of bursa copulatrix. 13) Ventral view in *P. tenuipilis*; without sclerotized folds in the stalk of bursa copulatrix.



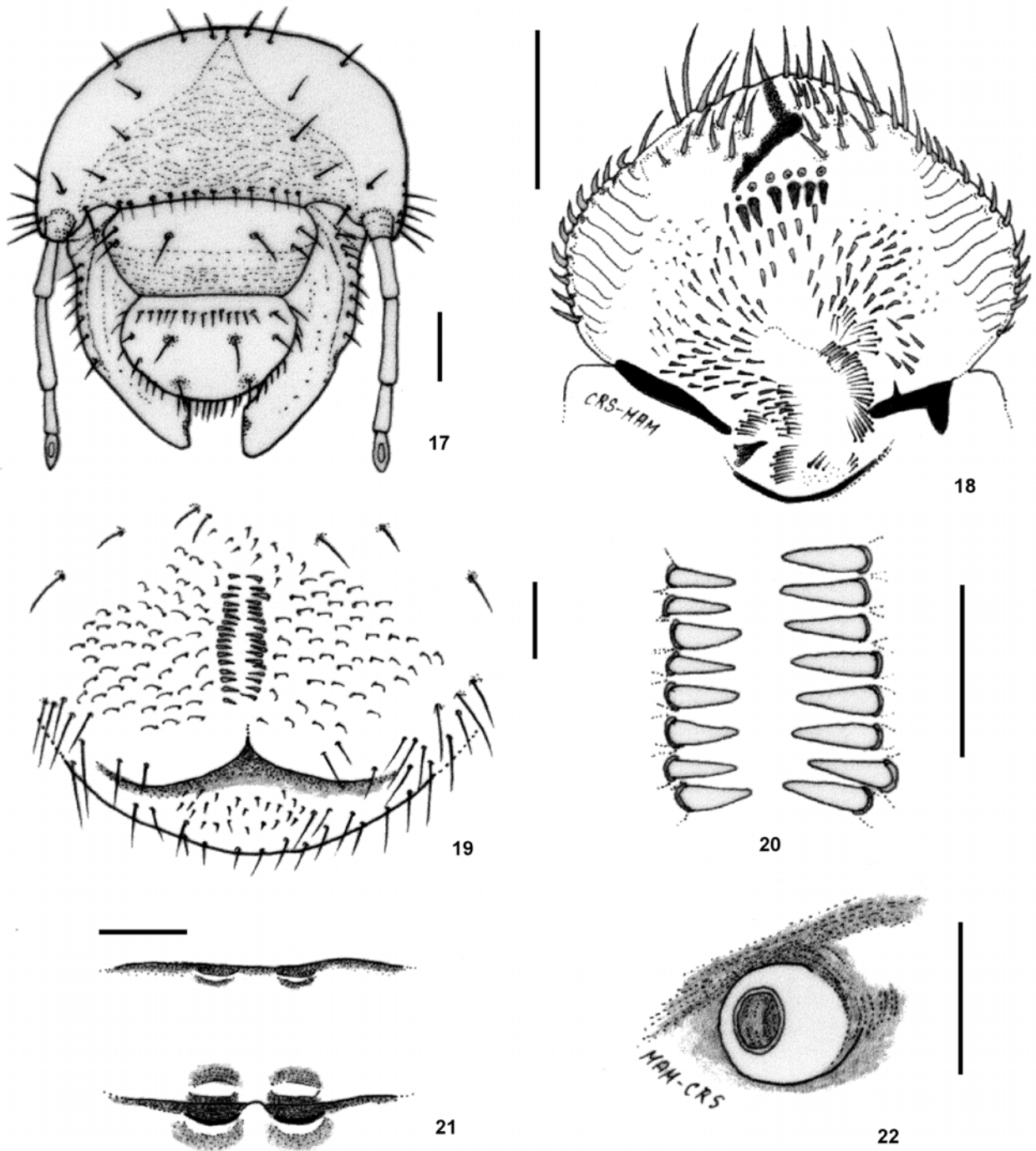
Figs. 14-16. Placas genitales femeninas, aspecto ventral, mostrando distintos grados de aproximación entre las placas dorsales y ventrales. 14) *P. rugipennis*. 15) *P. hemilissa*. 16) *P. chinanteca*. Líneas de escala = 1 mm.

Figs. 14-16. Female genital plates, ventral view, showing different degree of approximation between dorsal and ventral plates. 14) *P. rugipennis*, 15) *P. hemilissa*. 16) *P. chinanteca*. Scale bars = 1 mm.

pedúnculo de la bolsa copulatriz muestran pliegues muy esclerosados (Fig. 12), mientras que en otras especies dichos pliegues están poco esclerosados (Fig. 13). Las placas genitales femeninas dorsales, superiores o púbicas se observan fusionadas lateralmente con las placas ventrales o esternitos (Figs. 14-16). Hasta la fecha, el grupo está formado por 17 especies, distribuidas entre México, América Central, Venezuela y Colombia (Morón, 2001).

Debido a que solo se ha descrito la larva de tercer estadio y la pupa de una especie del grupo *rugipennis* (Ramírez-Salinas *et al.*, 2000) se estima en forma preliminar que las larvas de éste grupo pueden mostrar la siguiente combinación de caracteres propia de *P. tenuipilis*: anchura de la cápsula cefálica 5,8 a 7 mm; superficie de la frente

finamente rugosa con 2 sedas posterofrontales y 8-14 sedas anterofrontales (Fig. 17); epifaringe sin proplegmatia (Fig. 18); palidia convergentes en ambos extremos (Fig. 19), cada palidium formado por 11-18 pali cortos (Fig. 20); y el diámetro de las placas respiratorias de los estigmas en los segmentos abdominales sexto y séptimo es similar al de la placa respiratoria del quinto segmento. Las pupas de *P. tenuipilis* se pueden distinguir por la presencia de dos pares de órganos dioneiformes bien diferenciados, uno mucho mayor que el otro (Fig. 21), los peritremas de los estigmas respiratorios de los segmentos abdominales segundo a cuarto prominentes y redondeados, con reborde fino (Fig. 22), los estigmas del octavo segmento abdominal apenas prominentes y los urogomphi cortos y aguzados.



Figs.17-22. Estados inmaduros de *P. tenuipilis*. Larva de tercer estado. 17) Aspecto frontal de la cápsula cefálica. 18) Epifaringe. 19) Raster. 20) Detalle de los palidia. Pupa. 21) órganos dioneiformes en los terguitos basales. 22) Peritrema globoso del 3er. estigma respiratorio del abdomen. Líneas de escala = 1 mm, excepto figs. 20, 22 = 0,5 mm.

Figs. 17-22. Immature stages of *P. tenuipilis*. Third instar larva. 17) Frontal view of head capsule. 18) Epipharynx. 19) Raster. 20) Detail of palidia. 21) dioneiform organs on basal tergites. 22) Globose peritreme of 3rd. abdominal respiratory plate. Scale lines = 1 mm, except figs. 20,22 = 0.5 mm.

Estructura y relaciones del grupo

Con base en el estudio de los caracteres de las especies representadas en México, y empleando el método de Wagner, Morón (1986:184) obtuvo una inferencia cladística donde el grupo "*rugipennis*" se ubica en la base de una línea que comprende a diez grupos de especies del subgénero, en una posición próxima al grupo "*rorulenta*", mientras que en la base de otra línea con seis grupos de especies se encuentra el grupo "*blanchardi*". Pero al incorporar las especies de Centroamérica y el norte de Sudamérica es necesario tomar en cuenta otros caracteres de todas las especies del grupo "*rugipennis*" ahora conocidas, que amplían y precisan la diagnosis de dicho grupo (Morón, 2001). Para este trabajo fueron seleccionados 33 caracte-

res de las 17 especies del grupo "*rugipennis*" y de dos elementos externos de los grupos "*schizorrhina*" y "*blanchardi*" (Tabla I), y se obtuvo una matriz de datos (Tabla II) que fué analizada mediante un método fenético, de análisis de agrupamientos (Statistical 5) basado en distancias euclídeas para obtener enlaces completos con el vecino más lejano; y mediante un método filogenético, cladístico, basado en una búsqueda heurística con máxima parsimonia (PAUP 4.0b8) y optimización del estado de los caracteres con transformación acelerada (ACCTRAN).

Los resultados obtenidos con los dos métodos fueron parecidos y confirman la existencia de cinco subconjuntos de especies. El dendrograma producido por análisis de

Tabla I. Caracteres y estados empleados en los análisis fenético y cladístico de las especies del grupo de *Phyllophaga rugipennis*.

CARACTERES	0	1
1 artejos de la maza antenal	tres	cuatro a seis
2 longitud maza antenal	tan larga como los 5-6 precedentes	más larga que los 6 precedentes
3 superficie anterior del labro	ampliamente excavada	profundamente hendida
4 vestidura del pronoto	abundante	escasa o ausente
5 superficie del pronoto	brillante	opaca
6 superficie de los élitros	brillante	opaca
7 vestidura de los élitros	abundante	escasa o ausente
8 vestidura de la placa pigidial	abundante	escasa o ausente
9 superficie de la placa pigidial	brillante	opaca
10 gránulos en el 5° esternito abdominal	escasos o ausentes	abundantes
11 surco longitudinal de la placa anal	ausente o vago	presente, bien marcado
12 forma de los parámetros	entera	bifurcada
13 longitud de los parámetros	cortos	largos
14 proyecciones lateroventrales parámetros	ausentes	presentes
15 proyecciones ventromesiales parámetros	ausentes	presentes
16 gancho preapical dorsal del edeago	ausente	presente
17 paquetes de espinas preapicales edeago	ausentes	presentes
18 escotadura prebasal de las uñas	amplia, redondeada	estrecha, angulosa
19 sedas ventrales en los tarsómeros	escasas	abundantes
20 borde anterior del clipeo	recto o poco sinuado	escotado
21 ángulos anteriores del pronoto	poco prominentes	no prominentes
22 bordes laterales del pronoto	lisos o poco crenulados	crenulados o aserrados
23 puntuación del escutelo	escasa, poco abundante	ausente
24 proporción entre lamelas	desiguales	iguales
25 mitad posterior del 5° esternito	no constreñida	constreñida
26 fusión ventral de los parámetros	incompleta	completa
27 borde anterior del labio	sinuado	escotado
28 5° artejo antenal	redondeado	proyectado
29 4° artejo antenal	redondeado	proyectado
30 sedas en el disco clipeal	presentes	ausentes
31 puntuación del pronoto	moderada o densa	escasa o ausente
32 puntuación de los élitros	abundante o rugosa	escasa o moderada
33 puntuación de la placa pigidial	abundante o rugosa	escasa o moderada

Tabla II. Matriz de los valores empleados en los análisis fenético y cladístico del grupo de *Phyllophaga rugipennis*

carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
RUGI	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	
CAND	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	
BREV	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
PRUI	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	
PACH	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	
LISS	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
CHOR	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	
LAEV	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	
MONT	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
HEMI	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
NEVE	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	
CART	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	
TENU	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	
DENS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GODM	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
CHIN	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
ENKE	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
SCHI	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
BLAN	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1

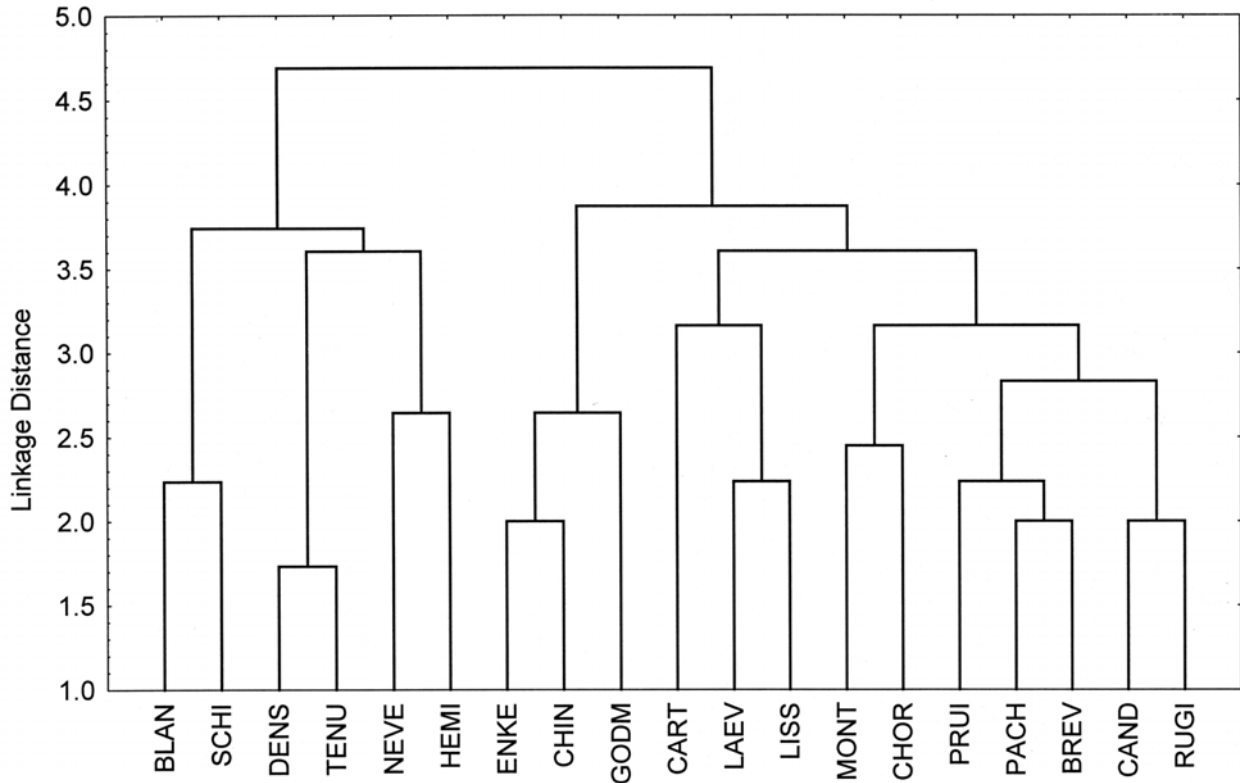


Fig. 23. Dendrograma que muestra los agrupamientos de especies de *Phyllophaga* del grupo "rugipennis", basado en distancias euclidianas de enlace completo con el vecino más lejano.

Fig. 23. Dendrogram showing linkage distances of species of *Phyllophaga* in the "rugipennis" group, based on euclidean distances of complete linkage with farthest neighbor.

agrupamientos (Fig. 23) contiene dos ramas principales, la primera de ellas con las entidades externas reunidas en un par (BLAN-SCHI) y dos pares de especies muy relacionadas entre sí, pero bastante alejadas del otro par (TENU-DENS y HEMI-NEVE). *Phyllophaga tenuipilis* y *P. densata* se distribuyen en la misma región (México-Guatemala) su vestidura es única en el grupo y externamente son difíciles de separar entre sí; *P. hemilissa* y *P. nevermanni* poseen una estructura genital y vestidura tarsal única entre las demás especies del grupo y solo se encuentran en Costa Rica y Panamá.

En la segunda rama se ubica un primer conjunto (GODM-CHIN-ENKE) formado por tres especies exclusivas de México, *P. godmani*, *P. chinanteca* y *P. enkerliniana*, caracterizadas por las lamelas antenales supernumerarias e hipertrofiadas; y un segundo conjunto más heterogéneo dividido en un primer subconjunto con otro trío de especies (LISS-LAEV-CART) que habitan entre Nicaragua y Panamá, *P. lissopyge* y *P. laeviscutata* presentan un gran parecido, mientras que *P. cartaginesa* se distingue fácilmente por la hipertrofia antenal. En el segundo subconjunto (MONT-CHOR) se reúnen dos especies exclusivas de Costa Rica, *P. monteverdosa* y *P. chorotega*, que se distinguen de las subsecuentes por la forma de las proporciones y accesorios genitales, las uñas tarsales y la vestidura dorsal. El tercer subconjunto (PACH-BREV-PRUI) esta

formado con el trío de especies sudamericanas muy parecidas entre sí, y un par de especies (RUGI-CAND) distribuidas entre México y Guatemala, que tienen un aspecto externo similar pero importantes diferencias en los genitales.

El cladograma producido con PAUP (Fig. 39) nos muestra los grupos externos separados, y una segregación parafilética temprana de *P. tenuipilis* y *P. densata*. Después se separan *P. hemilissa*, *P. nevermanni*, *P. cartaginesa* y *P. lissopyge*, también en condición parafilética. A continuación se forma una politomía que incluye las tres especies colombianas difíciles de separar, y dos linajes bien definidos, uno que reúne a *P. monteverdosa*, *P. laeviscutata* y *P. chorotega*, con afinidades indudables, y otro que agrupa a *P. godmani*, *P. chinanteca*, *P. enkerliniana* con *P. rugipennis*, dejando a *P. candelaria* en una posición intermedia. A reserva de emplear más caracteres para lograr una separación más fina en los análisis, es evidente la integridad de un conjunto de 11 especies, con *P. lissopyge* y *P. cartaginesa* como elementos transicionales, y la segregación de *P. nevermanni*-*P. hemilissa* y *P. tenuipilis*-*P. densata*, como elementos que podrían configurar otros grupos distintos, pero estrechamente relacionados con el grupo "rugipennis" (*s.str.*). En tanto se resuelve la estructura de los grupos de especies "schizorhina" y "blanchardi" para facilitar un análisis integral, se propone dejar en el grupo a las 17 especies citadas.

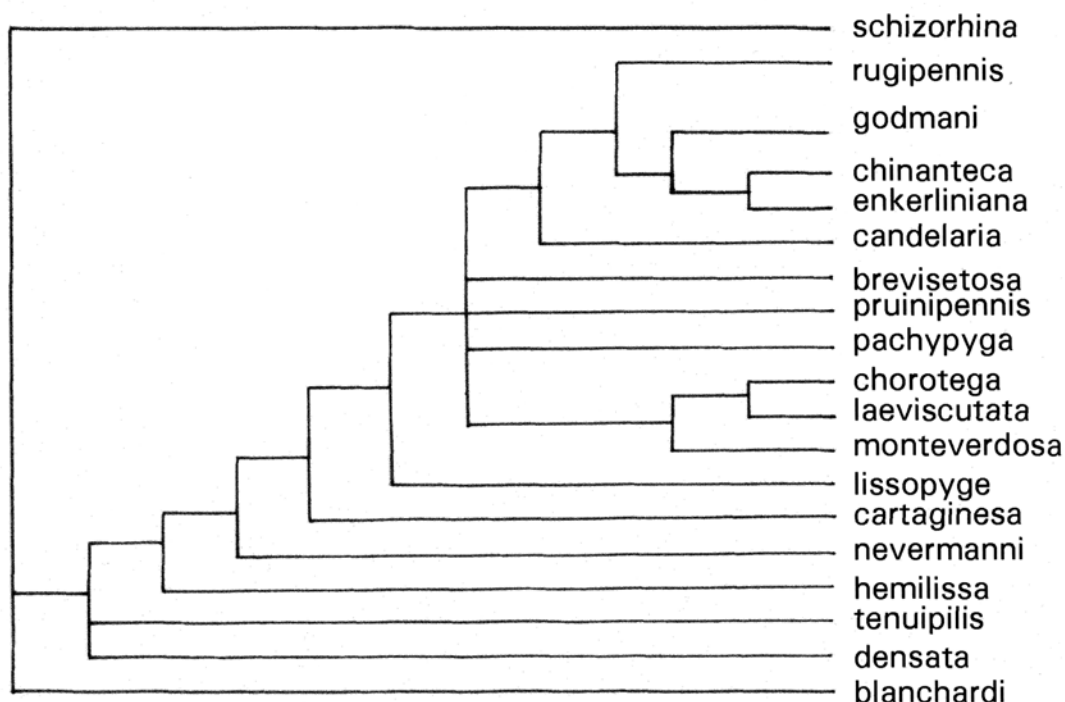


Fig. 24. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre las especies de *Phyllophaga* del grupo “*rugipennis*”, basado en el árbol de concenso del 50% de la regla de mayoría en 122 árboles igualmente parsimoniosos resultantes de la búsqueda heurística (caracteres con igual peso); longitud del árbol = 82, índice de consistencia (CI) = 0,402, índice de homoplasia (HI) = 0,597, índice de retención (RI) = 0,626 e índice de consistencia reescalado (RC) = 0,251.

Fig. 24. Cladogram showing phylogenetic relations between species of *Phyllophaga* in the “*rugipennis*” group, based on 50% majority-rule consensus tree of 122 equally parsimonious trees resulting from heuristic search (characters equally weighted), tree length = 82, CI = 0.402, HI = 0.597, RI = 0.626 and RC = 0.251.

Clave para identificar los machos de las especies del grupo *rugipennis*

- 1 Maza antenal con tres lamelas de tamaño similar (Fig. 1) 2
- 1' Maza antenal con cinco o seis lamelas de diferente tamaño (Fig. 2) 15
- 2 Tegumento elitral brillante, con o sin vestidura densa de sedas cortas. 3
- 2' Tegumento elitral opaco, pruinoso, a veces con sedas delgadas, erectas y esparcidas. 6
- 3 Pronoto con puntos setíferos pequeños, densos y homogéneos. 4
- 3' Pronoto con puntos esparcidos y heterogéneos. 5
- 4 Clípeo y frente fina y densamente punteados, como el disco pronotal. Maza antenal dos veces más larga que los cinco artejos precedentes. Parámetros cortos, redondeados; edeago con soporte esclerotizado dorso-lateral (Fig. 11) *P. tenuipilis*
- 4' Clípeo y frente con puntos grandes y redondos, más toscos que los puntos del disco pronotal. Maza antenal ligeramente más larga que los seis artejos precedentes. Parámetros largos, recurvados; edeago con soporte esclerotizado ventro-lateral (Fig. 10) *P. densata*
- 5 Placa pigidial sin sedas. Bordes laterales del pronoto ampliamente angulados. Area preapical de los élitros sin sedas. Parámetros largos, con proyecciones laterales dentiformes (Fig. 25) *P. nevermanni*
- 5' Placa pigidial con sedas largas. Bordes laterales del pronoto fuertemente angulados. Area preapical de los élitros con sedas esparcidas. Parámetros cortos, redondeados (Fig. 26). *P. cartaginesa*
- 6 Labro profundamente escotado (Fig. 4). Pronoto siempre brillante, sin sedas macroscópicas. Parámetros largos, bifurcados (Fig. 27). *P. hemilissa*
- 6' Labro ampliamente escotado (Fig. 3). Pronoto opaco, pruinoso or brillante, con o sin sedas cortas. Parámetros, cortos, no bifurcados 7
- 7 Elitros con sedas largas y erectas esparcidas 8
- 7' Elitros sin sedas largas erectas. 9

8	Pronoto con algunas sedas erectas de diferentes longitudes, principalmente hacia los bordes anterior y posterior. Uñas tarsales con un pequeño denticulo seguido por una escotadura estrecha (Fig. 7). Parámetros cortos, con los bordes latero-distales ampliamente proyectados (Fig. 28)	<i>P. laeviscutata</i>
8'	Pronoto con muchas sedas cortas y erectas sobre toda la superficie del disco. Uñas tarsales con un denticulo pequeño seguido de un seno redondeado (Fig. 6). Parámetros cortos, con los bordes latero-dorsales reducidos, no proyectados (Fig. 29)	<i>P. monteverdosa</i>
9	Placa pigidial con sedas diminutas, a veces muy esparcidas.	10
9'	Placa pigidial con sedas erectas, cortas o medianas..	12
10	Placa anal no canaliculada mesialmente. Nicaragua a Panama	11
10'	Placa anal canaliculada mesialmente. Parámetros con proyecciones dentiformes ventro laterales claramente angulosas (Fig. 30). Colombia	<i>P. brevisetosa</i>
11	Parámetros con proyecciones dentiformes ventro-laterales largas, ligeramente recurvadas y ampliamente separadas (Fig. 31). Edeago con paquetes de espinas latero preapicales	<i>P. chorotega</i>
11'	Parámetros con proyecciones ventro laterales cortas, redondeadas y moderadamente separadas (Fig. 32). Edeago sin paquetes de espinas latero preapicales	<i>P. lissopyge</i>
12	Angulos anteriores del pronoto ligeramente obtusos o rectos, pero con el ápice claramente proyectado hacia adelante. Mexico a Honduras	13
12'	Angulos anteriores del pronoto casi rectos pero con el ápice redondeado, no proyectado. Colombia y Venezuela	14
13	Quinto esternito convexo o ligeramente aplanado en medio. Placa anal cóncava, más o menos canaliculada mesialmente. Parámetros con proyecciones dentiformes ventro laterales cortas y redondeadas, además de proyecciones ventrales pequeñas (Figs. 8, 33)	<i>P. rugipennis</i>
13'	Quinto esternito profundamente cóncavo en medio. Placa anal convexa, estrechamente dividida en su línea media. Parámetros sin proyecciones ventro laterales, pero con proyecciones ventrales anchas y redondeadas (Fig. 34).	<i>P. candelaria</i>
14	Placa pigidial punteado rugosa. Parámetros con proyecciones dentiformes ventro laterales cortas y redondeadas (Fig. 35)	<i>P. pruinipennis</i>
14'	Placa pigidial punteada. Parámetros sin proyecciones dentiformes ventro laterales (Fig. 36).	<i>P. pachypyga</i>
15	Maza antenal formada por cinco lamelas (Fig. 2). Pronoto brillante. Elitros opacos, pruinosos.	16
15'	Maza antenal formada por seis lamelas (Fig. 43). Pronoto y élitros opacos, finamente pruinosos. Parámetros con los bordes distales ampliamente recurvados y proyectados (Fig. 37)..	<i>P. chinanteca</i>
16	Disco del pronoto con sedas largas y delgadas. Parte media del quinto esternito con un agregado de gránulos, redondeado y reducido. Parámetros con los bordes distales fuertemente recurvados (Fig. 38)	<i>P. enkerliniana</i>
16'	Disco del pronoto sin sedas delgadas y largas. Parte media del quinto esternito con un agregado de gránulos, redondeado y amplio. Parámetros con los bordes distales ampliamente recurvados (Fig. 39)..	<i>P. godmani</i>

Lista comentada

A continuación se presenta la distribución temporal, geográfica y ecológica de cada especie, y lo poco que se conoce sobre su biología y hábitos.

Phyllophaga rugipennis (Schaufuss) 1858

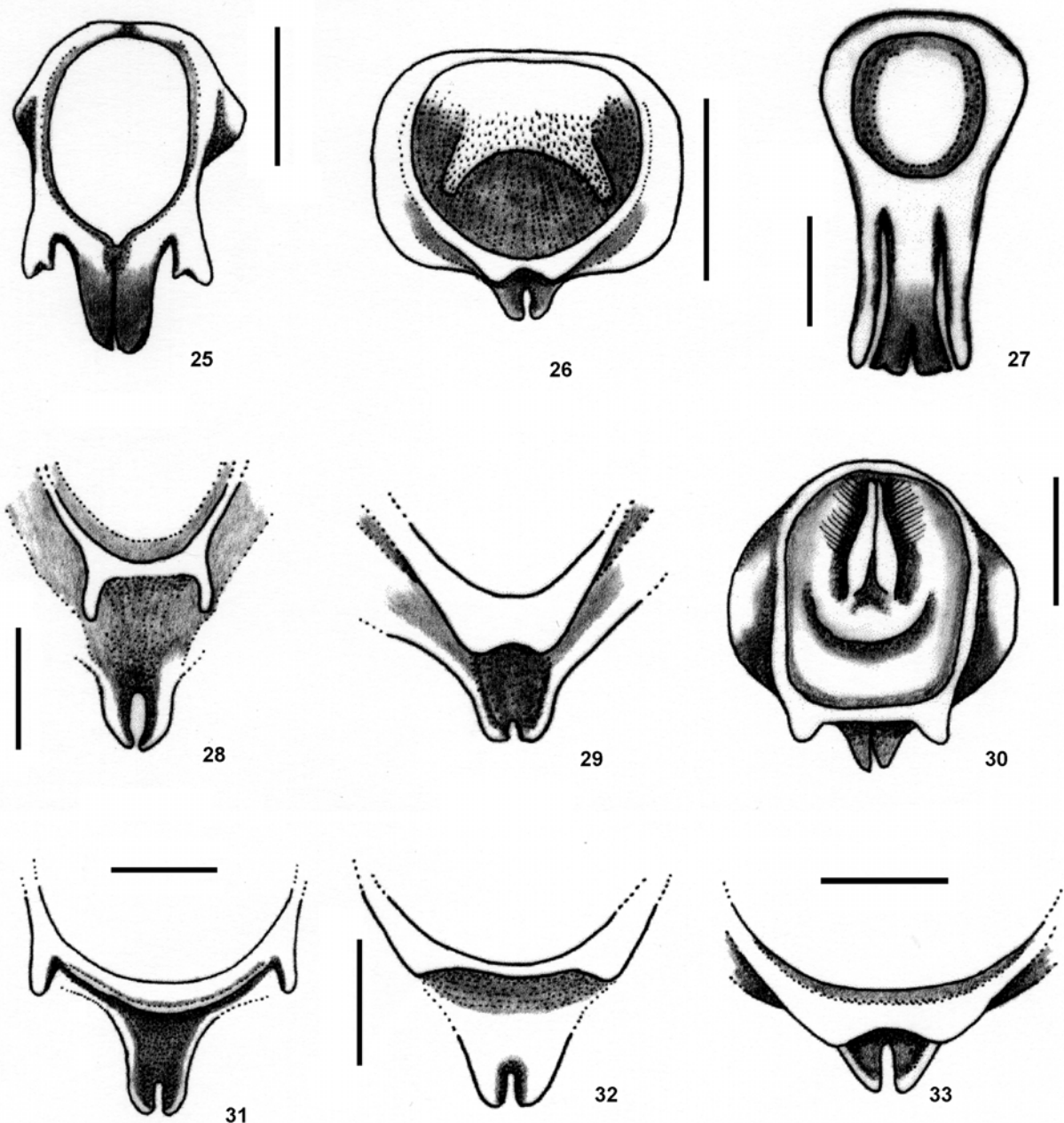
Se encuentra en el este y sureste de México, Guatemala, Belice y Honduras. Habita laderas de montañas con alta precipitación, neblina frecuente y distintas comunidades vegetales como bosque nebuloso, bosques de pino y encino, plantaciones de café o bosques tropicales de montaña ubicados entre los 160 y 1.880 m de altitud, pero es más frecuente entre los 1.000 y 1.500 m. Los adultos vuelan entre febrero y septiembre. Aparentemente sus larvas se alimentan con materia orgánica del suelo, pero se ha registrado daño a las raíces de brócoli, *Brassica oleracea* L. var. *italica* (Cruciferae) atribuido a esta especie en Baja Verapaz, Guatemala (Dix, 1997).

Phyllophaga godmani (Bates) 1889

Se ha encontrado en algunas montañas de Puebla y Veracruz, México, en ambientes con bosque nebuloso o de bosque mixto con pinos y encinos muy húmedos, ubicados entre los 1.200 y 2.400 m de altitud, donde los adultos vuelan entre marzo y junio. Se distingue de todas las especies antes citadas por que la maza antenal masculina esta integrada por cinco lamelas muy largas y una lamela corta, y la maza antenal femenina cuenta con tres lamelas largas y dos cortas.

Phyllophaga chinanteca Morón y Nogueira, 1997

Sólo se conoce de una región en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, situada entre los 800 y 1.980 m de altitud, donde prosperan bosques nebulosos, bosques mixtos muy húmedos y plantaciones de café, donde los adultos vuelan entre mayo y junio. Además de las diferencias en las cápsulas genitales, se distingue de *P. godmani* porque la maza antenal masculina esta formada por seis lamelas muy



Figs.25-33. Parámetros de especies de *Phyllophaga* del grupo “*rugipennis*”. Aspecto distal completo: 25) *P. nevermanni*. 26) *P. cartaginesa*. 27) *P. hemilissa*. Detalle de la parte ventro-apical: 28) *P. laeviscutata*. 29) *P. monteverdosa*. Aspecto distal completo: 30) *P. brevisetosa*. Detalle de la parte ventro-apical: 31) *P. chorotega*. 32) *P. lissopyge*. 33) *P. rugipennis*. Líneas de escala = 1 mm.

Figs.25-33. Paramera of species of *Phyllophaga* in the group “*rugipennis*”. Complete distal view: 25) *P. nevermanni*. 26) *P. cartaginesa*. 27) *P. hemilissa*. Detail of ventro-apical view :28) *P. laeviscutata*. 29) *P. monteverdosa*. Complete distal view: 30) *P. brevisetosa*. Detail of ventro-apical view: 31) *P. chorotega*. 32) *P. lissopyge*. 33) *P. rugipennis*. Scale lines = 1 mm.

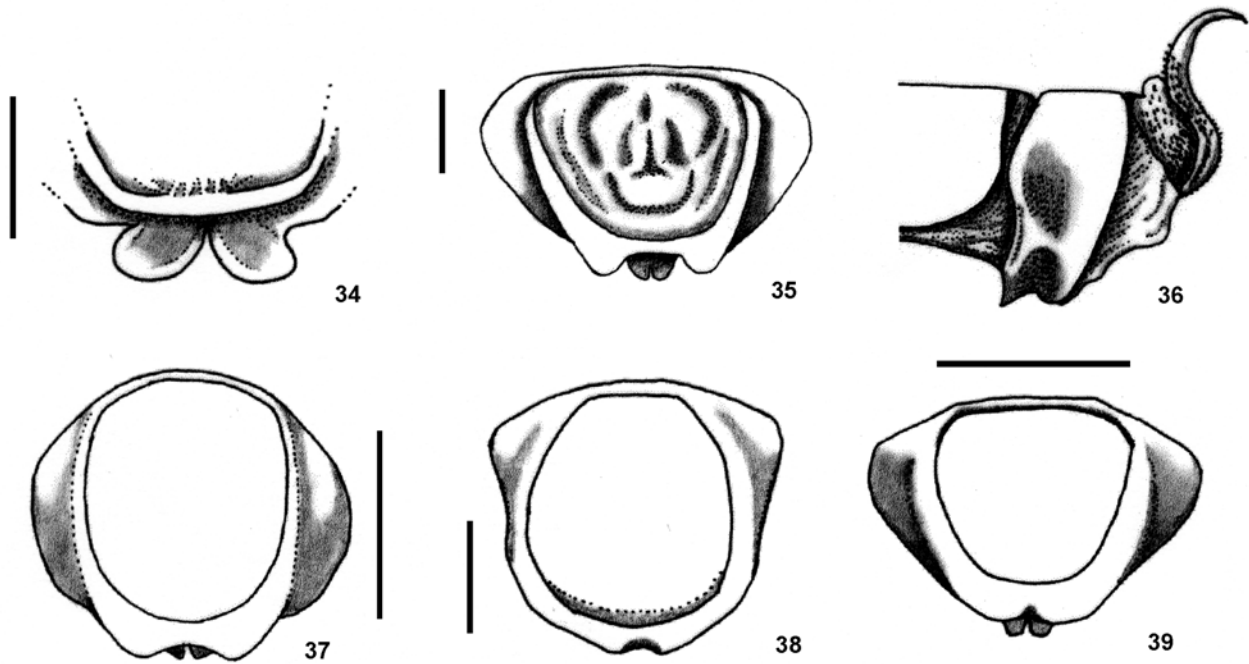
largas y una lamela corta, mientras que las hembras la maza reúne tres lamelas largas, dos medianas y una corta.

***Phyllophaga enkerliniana* Morón y Deloya, 1998**

Parece ser endémica de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, en la sierra madre de Chiapas, México, en bosques nebulares situados a 2.000 m de altitud, donde los adultos vuelan durante febrero. Externamente es muy parecida a *P. godmani*, pero sus genitales son bastante diferentes.

***Phyllophaga candelaria* Morón, 2001**

Se localiza en la vertiente occidental, orientada al Pacífico de las montañas de Oaxaca, México. Habita laderas de montañas con alta precipitación estacional, en las que los bosques nebulares y las plantaciones de cafeto se ubican entre los 1.250 y 1.450 m de altitud, donde los adultos vuelan entre mayo y septiembre. Dorsalmente esta especie es parecida a *P. rugipennis*, pero su placa pigdial esta



Figs. 34-39. Parámetros de especies de *Phyllophaga* del grupo “*rugipennis*”. Detalle de la parte ventro-apical: 34) *P. candelaria*. Aspecto distal completo: 35) *P. pruinipennis*. Aspecto lateral: 36) *P. pachypyga*. Aspecto distal completo: 37) *P. chinanteca*. 38) *P. enkerliniana*. 39) *P. godmani*. Líneas de escala = 1 mm.

Figs. 34-39. Paramera of species of *Phyllophaga* in the group “*rugipennis*”. Detail of ventro-apical view: 34) *P. candelaria*. Complete distal view: 35) *P. pruinipennis*. Lateral view: 36) *P. pachypyga*. Complete distal view: 37) *P. chinanteca*. 38) *P. enkerliniana*. 39) *P. godmani*. Scale lines = 1 mm.

claramente proyectada hacia el ápice, y el genital masculino es bastante diferente.

***Phyllophaga brevisetosa* (Moser) 1918**

Solo se conoce del oeste de Colombia. Se dispone de muy pocos ejemplares con escasos datos de colecta, pero al parecer habita en bosques tropicales caducifolios situados entre los 500 y 1.200 m de altitud, donde los adultos vuelan en marzo. Externamente es parecida a *P. rugipennis* pero su maza antenal es más corta y los detalles y proporciones de la cápsula genital masculina son distintos.

***Phyllophaga pruinipennis* (Moser) 1918**

Solo se conoce del centro de Colombia por un par de ejemplares deteriorados y sin datos precisos sobre su captura. Se requieren ejemplares frescos para confirmar su identidad, afinidades y distribución geográfica y ecológica.

***Phyllophaga pachypyga* (Burmeister) 1855**

Al parecer se localiza entre el centro de Colombia y el oeste de Venezuela, pero se conocen pocos ejemplares con datos de captura muy breves, que sugieren su presencia en ambientes cercanos a los 2.000 m de altitud cerca de la sierra de Tequendama. También se requieren ejemplares frescos para verificar su afinidades y distribución.

***Phyllophaga chorotega* Morón, 2001**

Esta distribuida en el noroeste y centro de Costa Rica. Habita en laderas con alta precipitación, entre los 800 y 1.600m de altitud, en las que prosperan bosques nebulares, bosques tropicales caducifolios o plantaciones de cafeto,

donde los adultos vuelan entre marzo y agosto. Aparentemente tiene una distribución parapátrica con *P. lissopyge*, pero esta especie ocupa las zonas más húmedas, mientras *P. chorotega* se ubica en las zonas un poco más secas.

***Phyllophaga laeviscutata* (Moser) 1918**

Se encuentra entre el sureste de Costa Rica y el noroeste de Panamá. Habita en laderas con precipitación moderada, ubicadas entre 800 y 1.950 m de altitud en las que se desarrollan bosques tropicales caducifolios, bosques nebulares o plantaciones de cafeto, donde los adultos vuelan entre marzo y enero. Se parece a *P. chorotega* y *P. lissopyge*, pero la forma y proporciones de las estructuras ventrales de los parámetros es diferente, y el área dorsal preapical del edeago de *P. laeviscutata* es mucho más corta que en las otras especies. Externamente se distingue de éstas dos especies por su tamaño corporal un poco más pequeño, coloración rojiza, maza antenal más larga y sedas erectas conspicuas en los élitros.

***Phyllophaga monteverdosa* Morón, 2001**

Habita en la reserva biológica de Monteverde, Costa Rica, en laderas con lluvias moderadas, situadas entre 820 y 1.520 m de altitud, en las que predominan bosques tropicales caducifolios y bosques nebulares, donde los adultos vuelan entre marzo y julio. La abundancia de sedas erectas en el pronoto y las proporciones de la cápsula genital masculina permiten distinguirla con facilidad.

***Phyllophaga lissopyge* (Bates) 1888**

Se le ha registrado desde el centro de Nicaragua hasta el

centro de Panamá. Habita laderas de montaña con bosques nebulares, bosque tropical perennifolio y plantaciones de cafeto establecidas entre los 620 y 2.136 m de altitud, donde los adultos vuelan entre febrero y noviembre. Externamente es parecida a *P. chorotega*, pero su maza antenal es más corta, las proporciones de los parámetros son diferentes y el edeago no tiene paquetes de espinas preapicales.

***Phyllophaga cartaginesa* Morón, 2001**

Sólo se conoce de un par de localidades en la porción central de Costa Rica, con laderas situadas entre los 1.400 y 2.600 m de altitud, que reciben abundantes lluvias favorables para los bosques nebulares, donde vuelan los adultos en abril, mayo y septiembre. Es parecida a *P. nevermanni*, pero los machos se distinguen por la extrema longitud de sus lamelas antenales y la forma del último esternito abdominal. La forma de los parámetros es semejante a los de *P. godmani*, pero el par de estructuras digitiformes ventrales del edeago es único entre las especies del grupo.

***Phyllophaga nevermanni* (Saylor) 1935**

Ha sido registrada de varias localidades en el norte, centro y este de Costa Rica, en planicies costeras y laderas con lluvias abundantes, ubicadas entre los 50 y 1.250 m de altitud, en las que se desarrollan bosques tropicales perennifolios, bosques nebulares y plantaciones de cafeto, donde los adultos vuelan entre marzo y diciembre. La cápsula genital masculina y las uñas tarsales son similares a las de *P. hemilissa*, pero se distingue fácilmente por sus élitros glabros y brillantes.

***Phyllophaga hemilissa* (Bates) 1888**

Se localiza entre el noroeste de Costa Rica y el este de Panamá, en laderas con lluvias moderadas, situadas entre los 1.000 y 1.800 m de altitud, en las cuales se desarrollan bosques tropicales caducifolios, bosques nebulares y plantaciones de cafeto, donde los adultos vuelan entre marzo y junio. Se distingue por el pronoto pardo oscuro brillante que contrasta con los élitros grisáceos, pruinosos, la vestidura ventral abundante de los tarsos, y por la forma de los parámetros.

***Phyllophaga tenuipilis* (Bates) 1888**

Es bastante común en el sur y sureste de México y en Guatemala, en planicies costeras, y laderas con abundantes lluvias (al menos estacionales) situadas entre los 20 y 2.100 m de altitud, con vegetación muy variable, como bosques tropicales perennifolios o caducifolios, bosques nebulares, bosques mixtos con encinos y pinos, terrenos agrícolas y plantaciones de cafeto, donde los adultos vuelan entre febrero y octubre. Sus larvas se han encontrado en huertas y sembradíos de maíz, pero no se ha confirmado que causen daño a las raíces de los cultivos (Ramírez-Salinas *et al.*, 2000). Externamente se parece a *P. densata*, y se distingue de ésta por la forma de la placa pigidial femenina y el tamaño corporal más modesto; los parámetros son muy diferentes en las dos especies.

***Phyllophaga densata* (Moser) 1918**

Con amplia distribución entre el sureste de México y el canal de Panamá, en planicies costeras y laderas con

abundante precipitación, situadas entre los 5 y 1.300 m de altitud, cuyas condiciones favorecen los bosques tropicales perennifolio y subcaducifolio, bosques nebulares o plantaciones tropicales, donde vuelan los adultos entre diciembre y agosto, y se les ha observado consumiendo el follaje de *Psidium guajaba* L. (Myrtaceae) y *Amaranthus* sp. (Amaranthaceae) (Argüello *et al.*, 1999). Esta especie y *P. tenuipilis* se distinguen de los otros miembros del grupo porque tienen el cuerpo cubierto con una vestidura setífera microscópica muy densa. La maza antenal masculina de *P. densata* es más corta que la de *P. tenuipilis*.

Distribución ecológica, altitudinal y temporal

Once especies del grupo habitan en ambientes cálido húmedos, como el bosque tropical perennifolio, los bosques mesófilos de montaña más templados, y las comunidades secundarias derivadas de éstos o las plantaciones tropicales o subtropicales. *Phyllophaga cartaginesa*, *P. godmani* y *P. enkerliniana* prefieren bosques templados o fríos, pero siempre húmedos, como el bosque mesófilo de montaña, bosque nebuloso o “elfin forest”, los bosques húmedos de pino y encino, y los cafetales de montaña. Mientras que *P. densata* y *P. laeviscutata* viven en ambientes tropicales cálidos con un amplio período de sequía, como ocurre en los bosques tropicales caducifolios o subperennifolios. *Phyllophaga rugipennis*, *P. lissopyge* y *P. tenuipilis* son las especies que muestran un mayor rango de adaptación, ya que se les puede encontrar tanto en bosques cálido-húmedos, como en ambientes templado húmedos, y también en condiciones cálidas con amplio período de sequía.

De acuerdo con su distribución altitudinal es posible definir tres conjuntos: A) de tierras bajas con amplia penetración a tierras altas: *P. tenuipilis* (50-2.100 m), *P. nevermanni* y *P. densata* (50-1.300 m); B) de tierras altas con ligera penetración a zonas de mediana altitud: *P. cartaginesa* (1.400-2.600 m), *P. godmani* (1.600-2.400 m), *P. chinanteca* (800-2.000 m) y *P. enkerliniana* (2.000 m); C) principalmente de mediana altitud: *P. rugipennis* (800-1.600 m), *P. candelaria* (1.200-1.500 m), *P. lissopyge* (600-2.100 m), *P. chorotega* (800-1.600 m), *P. laeviscutata* (800-2.000 m), *P. monteverdosa* (800-1.600 m) y *P. hemilissa* (1.000-1.800 m) (Fig. 40).

Los adultos de *P. nevermanni* y *P. laeviscutata* se han colectado durante todo el año, mientras que el vuelo de *P. enkerliniana*, *P. chinanteca* y *P. cartaginesa* parece estar restringido durante uno a tres meses al año. Las otras especies vuelan principalmente durante los meses de primavera y verano (Fig. 41). La mayor amplitud de la época de vuelo parece estar relacionada con una menor latitud y/o con una menor altitud.

Desarrollo antenal

Las especies de este grupo muestran un interesante fenómeno de relación entre la proporción de la longitud de la maza antenal masculina y la distribución altitudinal, donde las especies que se ubican hacia tierras bajas, como *P. densata* (Fig. 1), tienen la maza antenal más corta (relación:

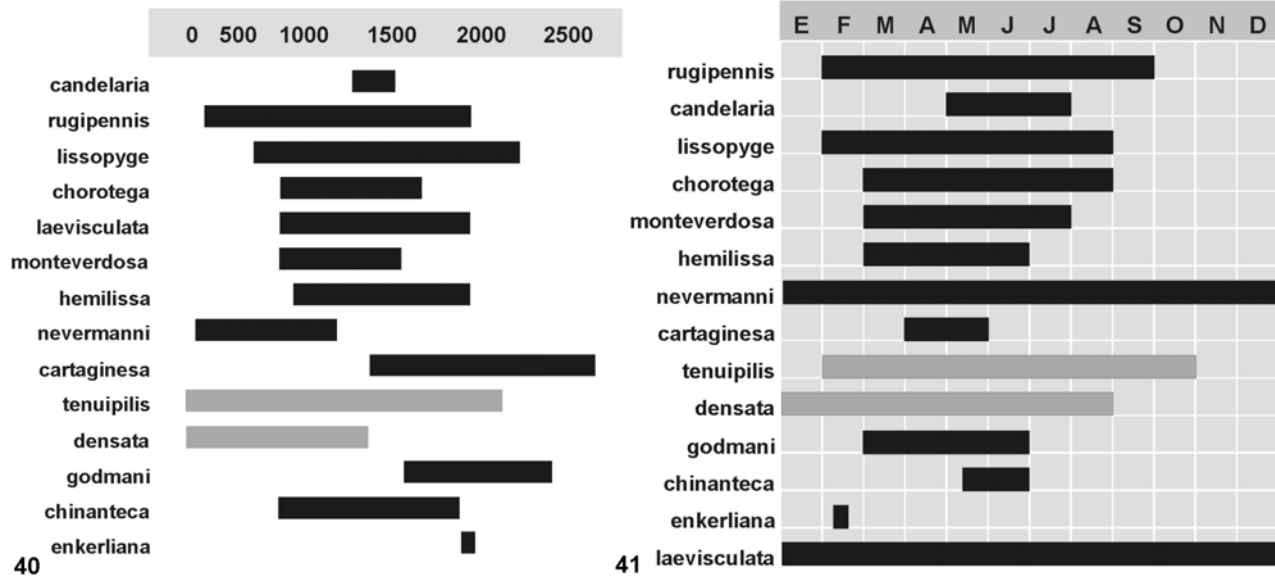


Fig. 40. Síntesis de la distribución altitudinal en 14 especies de *Phyllophaga* del grupo "rugipennis". Escala superior en metros sobre el nivel del mar. **Fig. 41.** Síntesis de la distribución temporal de 14 especies de *Phyllophaga* del grupo "rugipennis". Referencia superior con las iniciales de los meses.

Fig. 40. Altitudinal distribution of 14 species of *Phyllophaga* in the group "rugipennis". Upper scale in meters over sea level. **Fig. 41.** Temporal distribution of 14 species of *Phyllophaga* in the group "rugipennis". Upper reference with capitals of Spanish names of months.

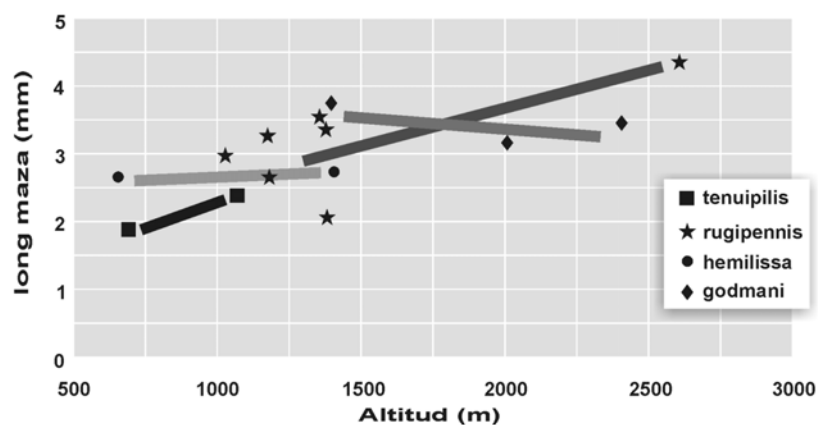
longitud maza antenal / longitud corporal = 0,07-0,14) y en el extremo opuesto del rango altitudinal tienen la maza antenal mucho más larga ($l_{ma} / l_c = 0,16-0,23$) como *P. cartaginesa* (Fig. 45). En *P. tenuipilis* y *P. densata* se observan las menores dimensiones antenales (1,9-2,4 mm). En *P. hemilissa* y *P. nevermanni* se observa la maza antenal de los machos más alargada (2,7-2,8 mm) y en *P. godmani*, *P. chinanteca* (Fig. 43), *P. enkerliniana* y *P. cartaginesa* (Fig. 45) se alcanzan las mayores longitudes en sus mazas antenales (3,2-4,4 mm). *Phyllophaga rugipennis* (Fig. 44), *P. lissopyge*, *P. laevisculata*, *P. brevisetosa*, *P. pruiniipennis*, *P. nigrofusca*, *P. monterverdosa*, *P. candelaria* y *P. chorotega* muestran una gradación en el desarrollo de estas estructuras (2,1-3,7 mm). Si se comparan las relaciones de proporción de la longitud de la maza antenal con la altitud promedio donde habitan las especies se obtiene una relación proporcional directa (Fig. 42).

Este fenómeno puede ser resultado de diferentes estrategias de comportamiento para el encuentro de los sexos, bajo distintas condiciones de humedad en el aire, y en *P. godmani*, *P. chinanteca* y *P. enkerliniana* el alargamiento también se observa asociado con la multiplicación del número de lamelas antenales en los dos sexos, de tres a cinco o seis (Figs. 1-2, 43-45), de modo que la superficie olfativa puede verse incrementada hasta en un 200 o 300 %.

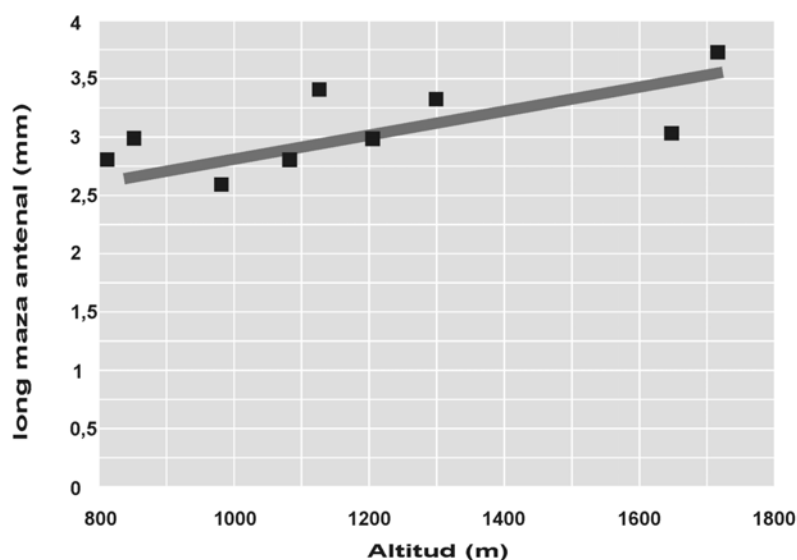
De acuerdo con la escasa información disponible sobre el comportamiento sexual en el género *Phyllophaga*, es común que las hembras atraigan a los machos empleando feromonas que principalmente son liberadas durante la exposición de las placas genitales femeninas, mientras la hembra reposa en el follaje o en el suelo (King, 1984;

Morón, 1986; Eberhard, 1993). Las feromonas liberadas al aire son captadas por las antenas de los machos, que así dirigen su vuelo hacia las hembras para dar inicio al cortejo y en su caso al apareamiento. De acuerdo con las leyes de la difusión de los gases, el aire frío tiene menos capacidad para dispersar un compuesto volátil, y el aire saturado de humedad tiene más reducida esta capacidad. Por ello, es probable que la búsqueda nocturna de señales químicas en el aire húmedo y frío de las montañas sea más difícil que en condiciones más cálidas, como las que pueden presentarse en las tierras bajas a la misma latitud. Por ello tendría sentido el aumento en la capacidad olfativa del macho, ya sea incrementando la superficie sensible a los químicos diluidos en el aire, o intensificando la sensibilidad de los quimiorreceptores.

Evidentemente, éste fenómeno no debe ser analizado con base en muestras pequeñas de cada especie, y debería estudiarse en todos los sitios posibles dentro del área de distribución de una especie euriótica, para tener idea de una buena parte de la variación que se puede presentarse bajo diferentes condiciones ambientales. Por el momento, esta demanda solo puede ser parcialmente satisfecha para una especie con amplia distribución geográfica y altitudinal, como *P. rugipennis*. En una serie de muestras procedentes de once localidades de México y Guatemala situadas entre los 810 y 1.720 m de altitud, se observó la gradación en la longitud de la maza antenal ilustrada sinópticamente en la Figura 46, lo cuál confirma parte de la hipótesis inicialmente expuesta sobre la relación proporcional directa entre el tamaño de las antenas y la altitud donde habitan las poblaciones de una especie.



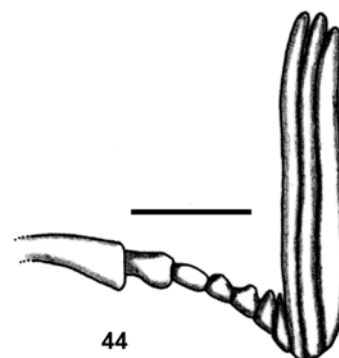
42



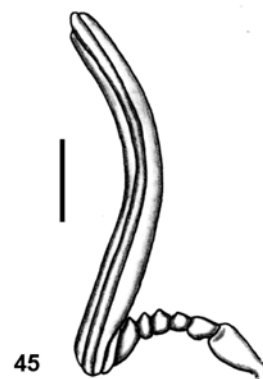
46



43



44



45

Fig. 42. Relación entre la longitud de la maza antenal masculina y la altitud de las áreas que habitan 14 especies de *Phyllophaga* del grupo “*rugipennis*”. Los diferentes símbolos, excepto (◻) corresponden a tres subgrupos formados por dos o tres especies, cuyas relaciones se indican con diferentes líneas en la gráfica. Con el símbolo (◻) se indican las demás especies del grupo, excepto las sudamericanas. El menor valor es el de *P. densata* y el mayor es de *P. cartaginesa*. **Figs. 43-45.** Antenas de los machos de *Phyllophaga*. 43) *P. chinanteca*. 44) *P. rugipennis*. 45) *P. cartaginesa*. Líneas de escala = 1 mm. **Fig. 46.** Relación entre la longitud de la maza antenal masculina y la altitud de nueve localidades donde habita *P. rugipennis* en México. La menor longitud corresponde a un ejemplar de Finca Irlanda, Huixtla, montañas al sur de Chiapas y la mayor longitud a un ejemplar de Tapilula, montañas al norte de Chiapas.

Fig. 42. Relation between male antennal club length and altitude of the areas inhabited by 14 species of *Phyllophaga* in the group “*rugipennis*”. Different symbols, except (◻) refers to three subgroups formed by two or three species, which relations are indicated by different lines on the graphic. Symbol (◻) represents the other species in the group, except the South American ones. Minimum value is *P. densata* and maximum value is *P. cartaginesa*. **Figs. 43-45.** Male antennae of *Phyllophaga*. 43) *P. chinanteca*. 44) *P. rugipennis*. 45) *P. cartaginesa*. Scale lines = 1 mm. **Fig. 46.** Relation between male antennal club length and the altitude of nine Mexican localities where *P. rugipennis* is living. Minor length correspond to one specimen from Finca Irlanda, Huixtla, mountains in southern Chiapas, and major length correspond to one specimen from Tapilula, mountains in northern Chiapas.

Agradecimiento

Se reconoce la valiosa ayuda de Cuauhtémoc Deloya (Instituto de Ecología, Xalapa, IEXA) y Guillermo Nogueira (Guadalajara, México) para la recolección de numerosas muestras empleadas en éste trabajo. Angel Solís (INBio, Costa Rica), Enio Cano (Universidad del Valle de Guatemala), Manfred Uhlig (Universidad Humboldt, Berlin), Henry F. Howden (Museo Canadiense de Historia Natural, Ottawa), Carla Schneider (Universidad Martin Luther, Halle), Brett C. Ratcliffe (Universidad de Nebraska, Lincoln, UNL), Luis C. Pardo (Palmira, Valle, Colombia), Daniel Curoe (México, D.F.) y Harold Argüello (Esteli,

Nicaragua) proporcionaron ejemplares y datos de las colecciones a su cargo. Aura Paucar (UNL) y José Antonio Gómez (IEXA) aplicaron los programas para los análisis de la estructura del grupo estudiado. Roberto Arce (IEXA) preparó parte del material analizado y César V. Rojas (IEXA) colaboró en la formación de la base de datos para sintetizar la distribución geográfica y en la edición de las ilustraciones. Este trabajo representa una contribución al proyecto "Sistemática y Biología del género *Phyllophaga* en México y América Central" apoyado por el convenio 225260-5-25723-N, CONACYT, México.

Bibliografía

- Argüello, H., Cáceres, O. & Morón, M. A. 1999. *Guía ilustrada para identificación de especies de gallina ciega (Phyllophaga spp.) Presente en las principales zonas agrícolas de Nicaragua*. PROMIPAC-Nicaragua, Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano, Honduras.
- Bates, H. W. 1886-1890. Pectinicornia and Lamellicornia. Págs. 1-432 en: F. D. Godman and O. Salvin [eds.], *Biologia Centrali Americana*. Insecta, Coleoptera, vol. 2, part 2.
- Burmeister, H. 1855. *Handbuch der Entomologie*, vol.4 (part 2), Berlin.
- Coca-Abia, M., Martín-Piera, F. & Morón, M. A. 1993. Anatomía y morfología de la genitalia femenina de las especies mexicanas del género *Phyllophaga* (sensu lato) (Coleoptera: Melolonthidae). Relaciones filogenéticas con otros géneros del área mediterránea. *Giornale Italiano di Entomologia*, **6**: 263-274.
- Dix, A. M. 1997. *The biology and ecology of broccoli white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) in Chilascó, Baja Verapaz, Guatemala. An integrated approach to pest management*. Ph.D. dissertation, University of Georgia, Athens, GA.
- Eberhard, W.G. 1993. Copulatory courtship and the morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). *Journal of Natural History*, **27**: 683-717.
- King, A.B.S. 1984. Biology and identification of white grubs (*Phyllophaga*) of economic importance in Central America. *Tropical Pest Management*, **30**(1): 36-50.
- Morón, M. A. 1986. *El género Phyllophaga en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica*. Instituto de Ecología, México.
- Morón, M.A. 2001. Revision of the *rugipennis* group of *Phyllophaga* (sensu stricto) Harris (Coleoptera: Melolonthidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **94**(6): 771-808.
- Morón, M. A. & Deloya, C. 1998. Nuevas especies de *Phyllophaga* Harris (Coleoptera: Melolonthidae) de Morelos, Puebla y Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, **104**: 109-119.
- Morón, M.A. & Nogueira, G. 1997. A new species of *Phyllophaga* Harris from southern Mexico (Coleoptera: Melolonthidae, Melolonthinae). *Coleopterists Bulletin*, **51**(3): 257-264.
- Moser, J. 1918. Neue arten der gattungen *Lachnosterna* Hope and *Phytalus* Er. (Col.). *Stettiner Entomologische Zeitung*, **79**: 19-74.
- Ramírez-Salinas, C., Morón, M. A. & Castro-Ramírez, A. 2000. Descripción de los estados inmaduros de seis especies de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae; Melolonthinae) de la región Altos de Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, **109**: 73-106.
- Saylor, L. W. 1935. New neotropical Scarabaeidae of the genus *Phyllophaga* (Col.). *Revista de Entomologia* (Rio de Janeiro), **5**: 496-501.
- Schaufuss, C. W. 1858. *Ancylonycha rugipennis*. *Stettiner Entomologische Zeitung*, **19**: 318.