

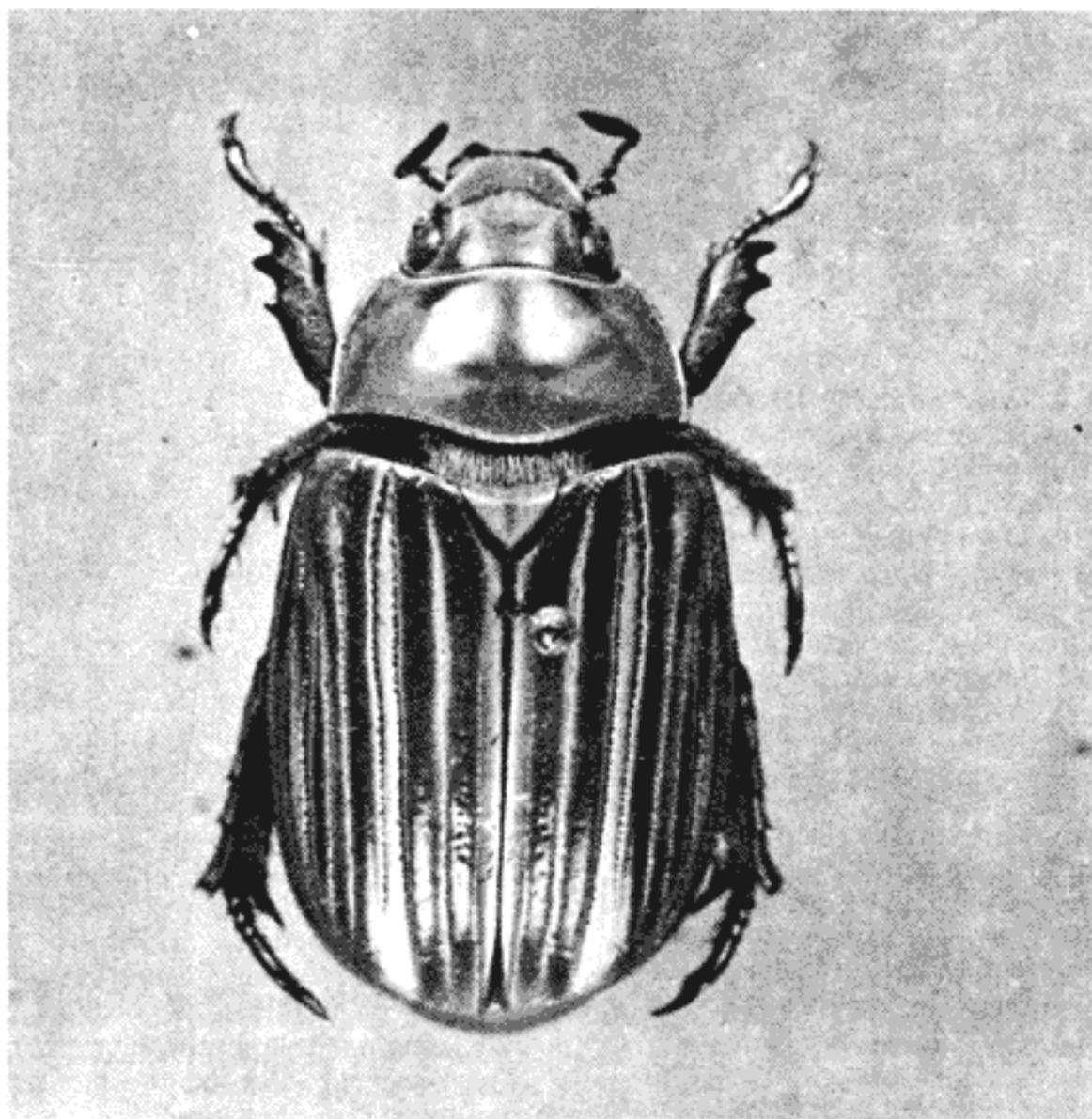
Una aproximación ecológica - evolutiva

Los estudios biosistemáticos con coleópteros rutelinos

MIGUEL ANGEL MORON*

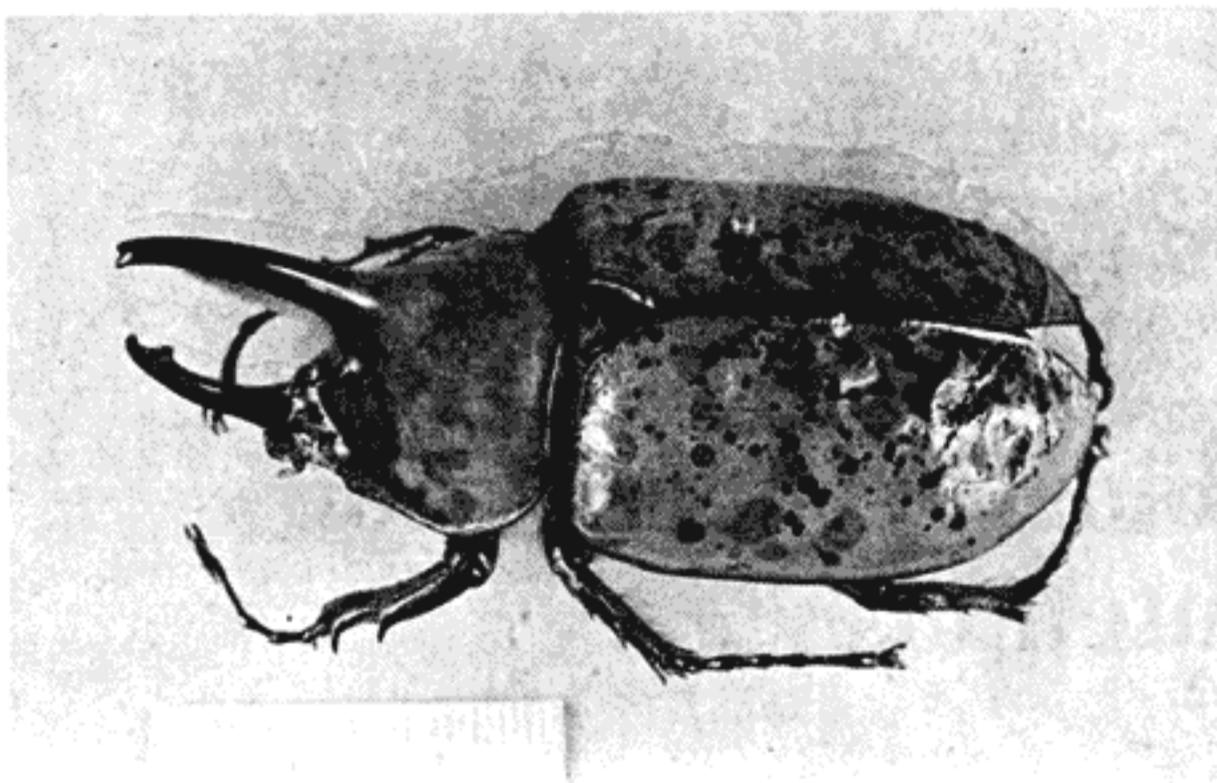
En los últimos años hemos empleado el término Biosistemática para referirnos al conjunto de estudios de taxonomía comparada que nos permiten definir las relaciones existentes entre los taxa monofiléticos, proponer esquemas evolutivos y plantear hipótesis sobre sus patrones de distribución geográfica y ecológica.

Para ello ha sido necesario trabajar no solamente con los adultos sino también con los estados inmaduros, ya que, sobre todo entre los insectos holometábolos, cada etapa del desarrollo muestra estructuras, órganos y sistemas que les permiten adaptarse y evolucionar en líneas diferentes, cuyo éxito común cristaliza en la supervivencia y progresión de la especie; por ejemplo, las larvas poseen numerosas adaptaciones para cumplir con su propósito fundamental, que es la obtención de nutrientes en substratos casi siempre diferentes a los que explotan los adultos. Entre tales adaptaciones encontramos aquellas que se expresan en la constitución de las piezas bucales, los accesorios ventriculares, las proporciones del mesenterón, el número de ciegos intestinales, las peculiaridades histológicas de los epitelios mesentérico y proctodeal, así como las modificaciones en los estigmas respiratorios y en la disposición



1. Aspecto dorsal de un macho de *Plusiotis adelaida* Hope (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae, Rutelini, Pelidnotina)

* Instituto de Ecología, México, D.F.



del sistema traqueal, además de los accesorios cuticulares que facilitan la penetración o la permanencia en un substrato determinado.

Las pupas no sólo representan una etapa de transición morfológica-fisiológica, sino que han desarrollado estructuras especiales para protegerse durante la etapa crítica de la formación de los órganos reproductores, tales como una cutícula especialmente endurecida o impermeable, espinas, proyecciones o ganchos para sujetarse o aislarse del substrato, estigmas respiratorios especiales para regular la evapotranspiración o evitar el ingreso de partículas indeseables.

Los adultos han perfeccionado órganos y patrones de comportamiento para mantener el aislamiento reproductivo, para la localización del substrato alimentario propio para la progenie y para la dispersión de la especie; esto se puede observar en las antenas, los palpos, la coloración corporal, la cubierta setífera, los ojos compuestos, las proporciones de las alas, el desarrollo de la musculatura pterotorácica, las modificaciones en los órganos copuladores y en la fenología.

Por lo anterior, si deseamos conocer las relaciones filéticas reales de un grupo de especies y sus tendencias evolutivas, no debemos limitar nuestro estudio sólo a las formas adultas, como hasta el momento ha venido ocurriendo en la mayoría de los grupos de insectos, porque así sólo se está considerando una parte del proceso, tal vez la más aparente, pero que es, además, la que mantiene una relación más breve con su hábitat. Porque la vida del adulto generalmente sólo representa una pequeña parte de la duración total del ciclo de vida, mientras que las larvas participan en el flujo

energético del ecosistema con mayor intensidad y durante más tiempo. Por ejemplo, el desarrollo larvario de *Plusiotis adalaida* Hope (fig. 1) dura 540 días, durante los cuales se alimenta con madera podrida de pino, mientras que el adulto vive entre 60 y 98 días alimentándose con agujas de pino (Morón, 1985); en tanto que el crecimiento larvario del dinastino *Dynastes hyllus* Chevrolat (fig. 2) dura entre 467 y 740 días alimentándose con detritos forestales, el adulto vive un promedio de 120 días alimentándose con escurrimientos azucarados y corteza tierna de las ramas de distintos árboles (Morón, 1987).

Entre los coleópteros rutelinos hemos observado una gran cantidad de estructuras que pueden ser interpretadas como caracteres "neutros", pues aparentemente no se les puede atribuir un valor adaptativo ni parecen estar sujetas a un proceso de selección evidente. Estas estructuras han sido las más utilizadas para los estudios taxonómicos y para los arreglos sistemáticos, ya que hasta donde ha podido comprobarse muestran constancia de tipo específico. Entre ellas se cuentan: el número y tamaño de las sedas o espinas presentes en las distintas regiones de la epifaringe, la parte ventral del último segmento abdominal y los pliegues dorsales transversales de los segmentos corporales larvarios; el número de estrías longitudinales de los élitros, la microescultura de la cabeza, el pronoto y la placa pigidial de los adultos, entre muchas otras.

Las estructuras afectadas por el fenómeno del dimorfismo sexual merecen un comentario especial debido al alto grado de modificaciones que sufren en su estructura básica, lo que con frecuencia las

lleva a la hipertelia y a la incapacidad para cumplir con su función original, tal como ocurre en los machos de varias especies de rutelinos de la subtribu Heterosternina (figs. 3-4), en los cuales cada uno de los artejos que constituyen las patas posteriores alcanza un cierto grado de hipertrofia específica. Las modificaciones de cada artejo nos pueden permitir separar hasta ocho caracteres taxonómicos con una combinación inclusive de catorce estados derivados posibles, ya que las metacoxas pueden presentar tubérculos redondeados, procesos espiniformes casi rectos o muy recurvados y oponibles; los metatrocánteres son sencillos o con una prolongación espiniforme; los metafémures muestran una longitud y grosor variables y pueden estar provistos con uno o dos procesos espiniformes; las metatibias tienen una longitud y curvatura variable y en ocasiones presentan un proceso espiniforme muy notable, además de que sus espolones apicales exhiben distintos grados de reducción o fusión (fig. 5).

Hasta hace poco la clasificación de este interesante grupo se basaba exclusivamente en las características antes mencionadas que, además de que no presentan una relación de crecimiento alométrico (que sí existe en las estructuras hipertrofiadas de otros escarabajos) no tienen ninguna función biológica evidente, aún cuando a primera vista podría pensarse que son útiles para saltar o para sujetar a la hembra durante la cópula. La primera función no es viable, a pesar

"SYSTEMATISTS BEGAN TO STUDY ORGANIC DIVERSITY AS THE PRODUCT OF EVOLUTION AND TO RECOGNIZE THAT EVERY CLASSIFICATION IS A SCIENTIFIC THEORY WITH THE PROPERTIES OF ANY SCIENTIFIC THEORY: THAT IS, IT IS EXPLANATORY, BECAUSE IT EXPLAINS THE EXISTENCE OF NATURAL GROUPS AS THE PRODUCT OF COMMON DESCENT, AND IT IS PREDICTIVE, BECAUSE IT CAN MAKE HIGHLY ACCURATE PREDICTIONS ABOUT THE PATTERN OF VARIATION OF UNSTUDIED FEATURES OF ORGANISMS AND THE PLACING OF NEWLY DISCOVERED SPECIES.

FINALLY, SYSTEMATICS ESTABLISHED MANY NEW CONTACTS WITH OTHER AREAS OF BIOLOGY BY ADOPTING THE THESIS THAT THE CHARACTERISTICS OF THE LIVING ORGANISM ARE AS IMPORTANT (OR MORE SO) FOR CLASSIFICATION AS THOSE OF PRESERVED SPECIMENS".

Ernst Mayr, 1976

de que la musculatura asociada con estas patas está muy bien desarrollada, tanto que la parte ventral-posterior de la caja pterotorácica también está hipertrofiada. La segunda función parecía más probable, hasta que se observó la cópula de una de estas especies, *Macropoides crassipes* (Horn), notándose que sólo las uñas metatarsales son apoyadas en los bordes latero-posteriores de los élitros femeninos, mientras que los fémures o las tibias hipertrofiadas no participan en el proceso (Morón, 1983).

Para tratar de reconstruir un árbol filogenético de este grupo de especies se seleccionaron otros caracteres también aplicables a las hembras, como la den-

sidad de la cobertura setífera ventral, la forma del borde anterior del clípeo, la continuidad del margen basal del pronoto, la forma del margen elítral externo, el tipo de puntuación de los élitros y las proporciones del abdomen y el pterotórax, entre otras. Además se incorporó al análisis la estructura del aparato copulador masculino esclerosado, con énfasis en las proporciones de los parámetros (fig. 6), que aún cuando no participan directamente en la cópula, retienen y dan apoyo al órgano intromitente o edeago, y muestran constancia específica.

La inferencia cladística obtenida con base en los caracteres hasta aquí citados,

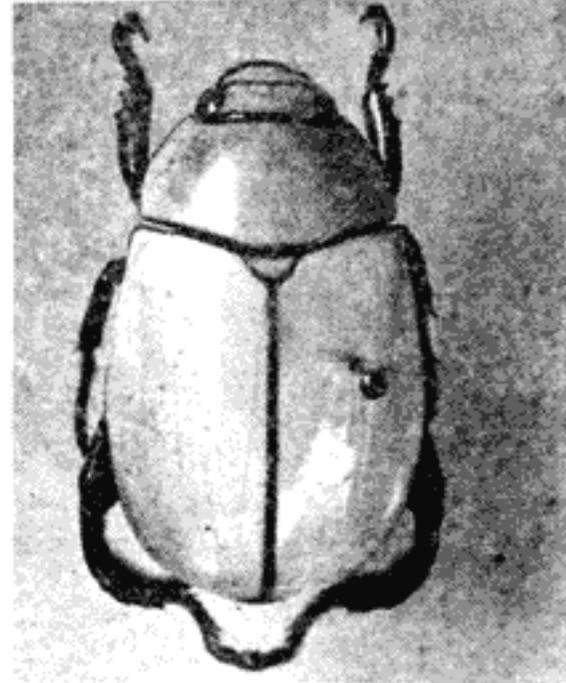
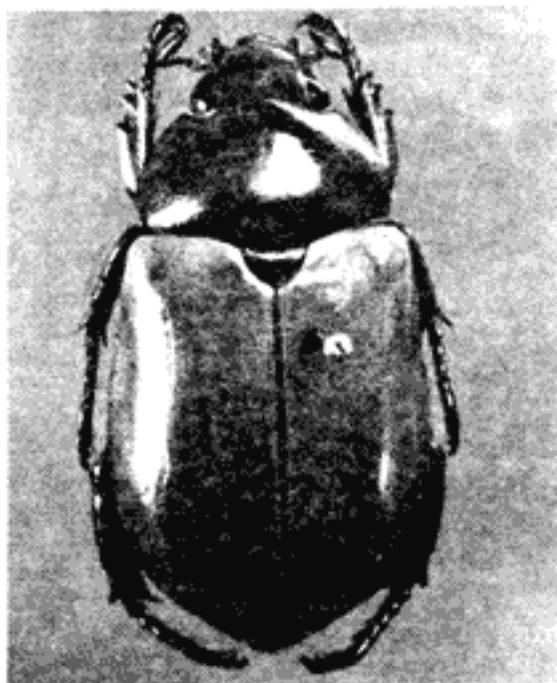
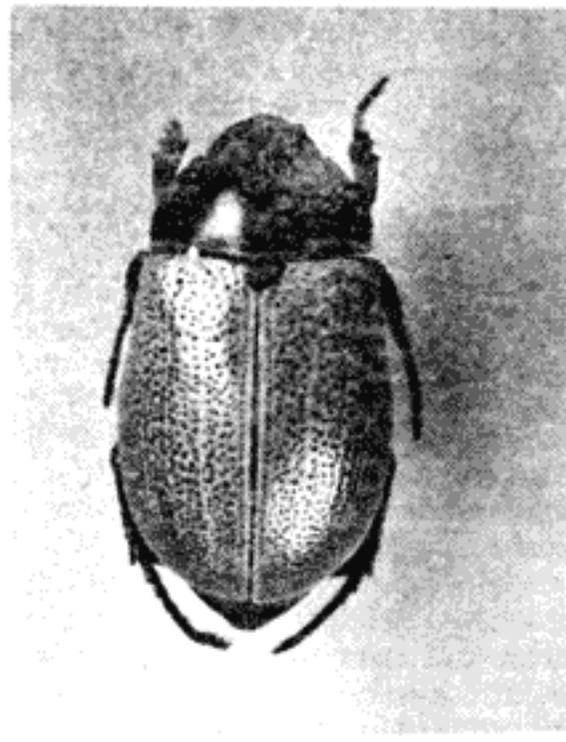
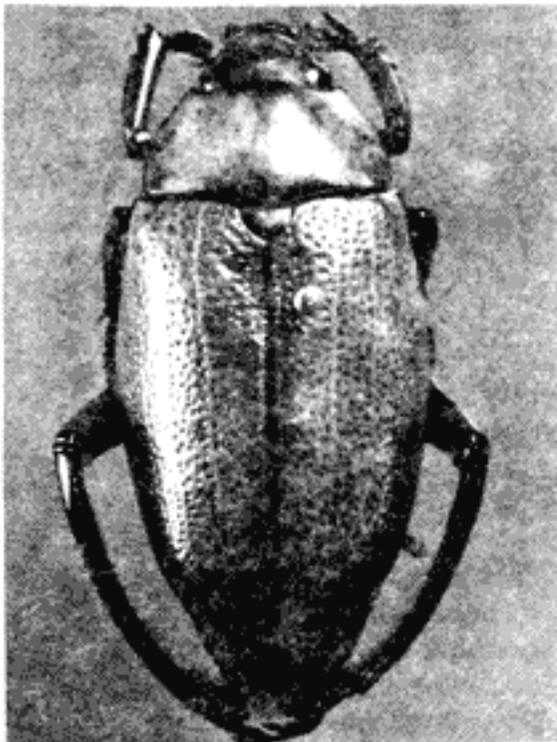
nos muestra una serie de relaciones entre las quince especies conocidas, que además concuerdan muy bien con su distribución geográfica y ecológica, lo cual en conjunto puede permitir hacer una reconstrucción del proceso evolutivo que dio origen a estos taxa.

En principio los Heterosternina mantienen una unidad plesiomórfica en sus caracteres básicos y muestran una elevada frecuencia de sinapomorfias en sus caracteres secundarios con una "tendencia" hacia la hipertelia de las estructuras asociadas con el pterosternón, situación posiblemente favorecida por el tamaño pequeño de las poblaciones ancestrales con un potencial biótico reducido y un ciclo vital largo, sujetos a una baja presión de selección escasa y nula competencia y elevadas posibilidades de aislamiento geográfico-ecológico (Morón, 1983).

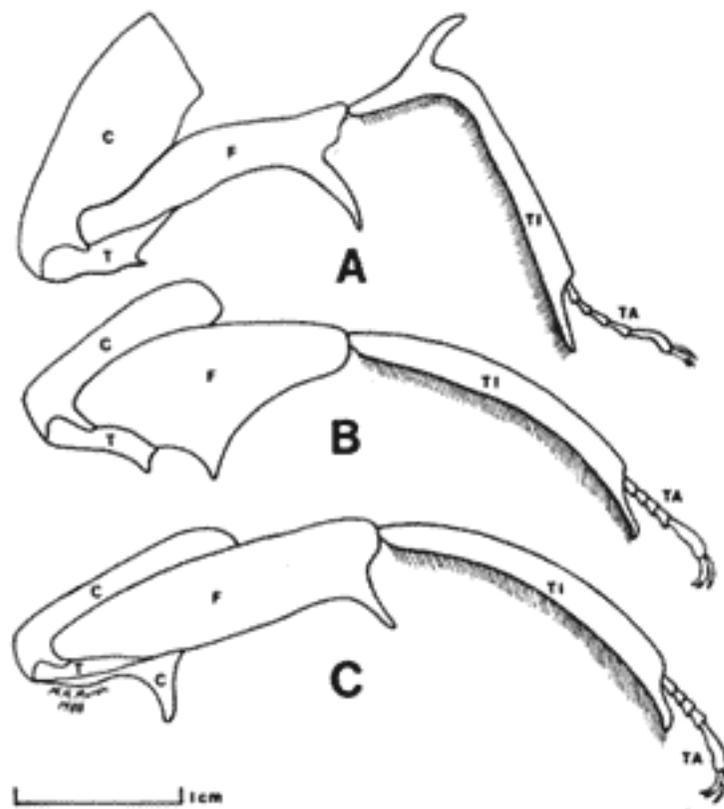
El elevado porcentaje de géneros monotípicos montanos endémicos de México y Centroamérica (87.5%) sugiere un origen antiguo, posiblemente sudamericano, debido a las relaciones de los Heterosternina con otras subtribus consideradas como más primitivas, cuya distribución actual casi está limitada a Brasil, Perú y Venezuela. De acuerdo con las hipótesis de Halffter (1976, 1978, 1987) acerca de los patrones de distribución de los Coleoptera Lamellicornia en la Zona de Transición Mexicana (ZTM), los ancestros sudamericanos de los Heterosternina debieron ser buenos voladores para tener posibilidades de atravesar la cadena de islas que, durante el Oligoceno-Mioceno, permitieron cierta comunicación entre Norte y Sudamérica; de modo que avanzando hacia el Noroeste pudieron llegar hasta el "Núcleo Centroamericano" (NCA) cuyas montañas se formaron entre el Mioceno y el Plioceno.

Esta área comprendió una parte de lo que ahora ocupan Chiapas, Guatemala, Honduras, El Salvador y algo de Nicaragua, y permaneció parcialmente aislada del resto de México durante el Plioceno. Su relativa juventud y ubicación estratégica debieron proporcionar un medio rico y poco explotado para los coleópteros saproxilófagos, ya que no sólo los heterosterninos parecen haber prosperado en el NCA, sino que existen evidencias para argumentar que varios grupos que ahora habitan en los bosques nebulares de México, Centro y Sudamérica, pudieron lograr su diversificación primaria en esa zona.

Debido a que consideramos a los Heterosternina como un grupo desarrollado en las condiciones propias del bosque



3. Aspecto dorsal de un macho de *Heterosternus buprestoides dupont* (Rutelini, Heterosternina). Observe las proporciones de las patas posteriores. Longitud máxima: 60 mm.
4. Aspecto dorsal de una hembra de *Heterosternus buprestoides Dupont* (Rutelini, Heterosternina). Longitud máxima: 43 mm.
5. Aspecto dorsal de una hembra de *Plesio sternus setosus* Morón (Rutelini, Heterosternina). Longitud máxima: 33 mm.
6. Aspecto dorsal de un macho de *Macropoides crassipes* (Horn) (Rutelini, Heterosternina). Longitud máxima: 32 mm.



7. Vista latero-ventral de las patas posteriores izquierdas masculinas hipertrofiadas de : A) *Paraheterosternus ludeckei* Becker; B) *Heterosternus oberthuri* Ohaus; C) *Heterosternus rodriguezii* Candeze. Abreviaturas: C=coxa; T=trocánter; F=fémur; TI=tibia; TA=tarso. Observe el desarrollo de espinas en los diferentes artejos.

mesófilo de montaña, su dispersión y evolución originales deben haber estado condicionadas por la distribución de este tipo de vegetación que, como Rzedowski (1978) lo ha puntualizado, tiene una historia compleja y es el resultado de una interesante mezcla florística en donde los elementos arbóreos tienen un origen predominantemente boreal, mientras que los elementos herbáceos tienen más afinidades con la flora neotropical. Esto último es importante porque las larvas de Heterosternina se han encontrado sobre todo en troncos de árboles con origen boreal (*Platanus*, *Liquidambar*, *Alnus*, *Quercus*, *Pinus*) junto con otros escarabajos de procedencia sudamericana antigua, lo cual apoya la hipótesis de los "nichos vacíos" o del "substrato sin explotar" que debieron encontrar estos coleópteros en el NCA.

Es probable que cuatro de los linajes primitivos de Heterosternina hayan cruzado el área de Tehuantepec antes del Pleistoceno, avanzando por los bosques húmedos de las vertientes externas de las cadenas montañosas entonces presentes, en los cuales no existían sus equivalentes ecológicos, lo cual les debió permitir prosperar y diversificarse rápidamente. Las líneas "HOMIOSTERNUS" y "PARAHETEROSTERNUS" debieron dispersarse por la vertiente del Pacífico hasta una latitud cercana a los 22-24° Norte, que actualmente corresponden con las sierras de Durango y Nayarit, en donde han quedado *Homoiosternus beckeri* Ohaus (O), una de las especies con mayor número de caracteres plesiomórficos, y *Paraheterosternus ludeckei* (Becker) (A) como representantes relictuales septentrionales de sus líneas.

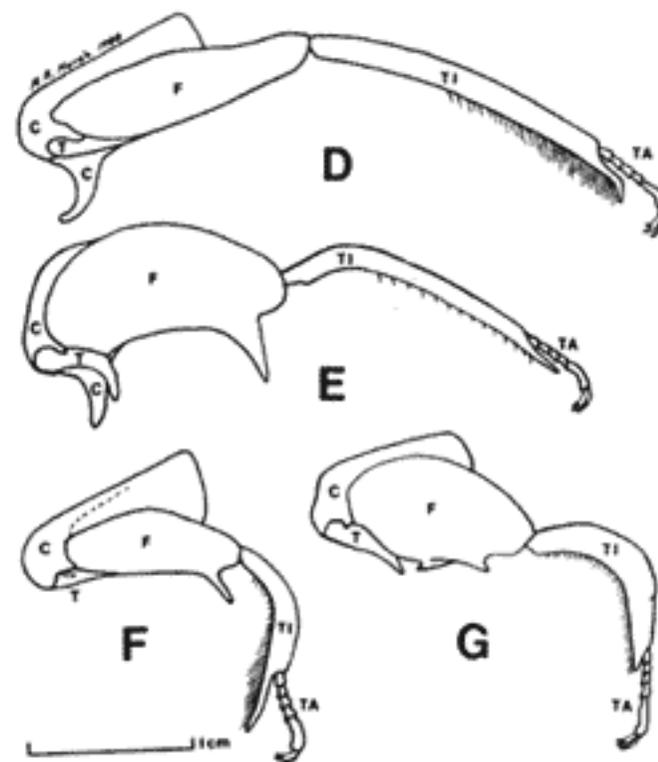
Las líneas "PLESIOSTERNUS" y "PARISOLEA" por su parte pudieron dispersarse por la vertiente del Golfo de México hasta alcanzar una latitud también cercana a los 24° Norte, que corresponde con la actual sierra de Hidalgo, en donde han quedado: *Plesiossternus setosus* Morón (J) como relicto septentrional, y *Parisolea pallida* (Candeze) (L), especie con un alto porcentaje de caracteres plesiomórficos, cuya distribución montana discontinua se extiende desde Hidalgo hasta el NCA.

Durante el período glacial pleistocénico debió ocurrir la dispersión hacia el Noroeste de las líneas "HETEROSTERNUS" y "MACROPOIDES", favorecida

por las condiciones más templadas que permitieron la expansión de los bosques con pino, encino y liquidambar en terrenos bajos. Estas líneas, a diferencia de las anteriores que predominan por arriba de los 1500 m. de altitud, están ligadas a bosques más cálidos, muestran un menor número de caracteres plesiomórficos y tienen una distribución latitudinal más limitada en la vertiente del Pacífico.

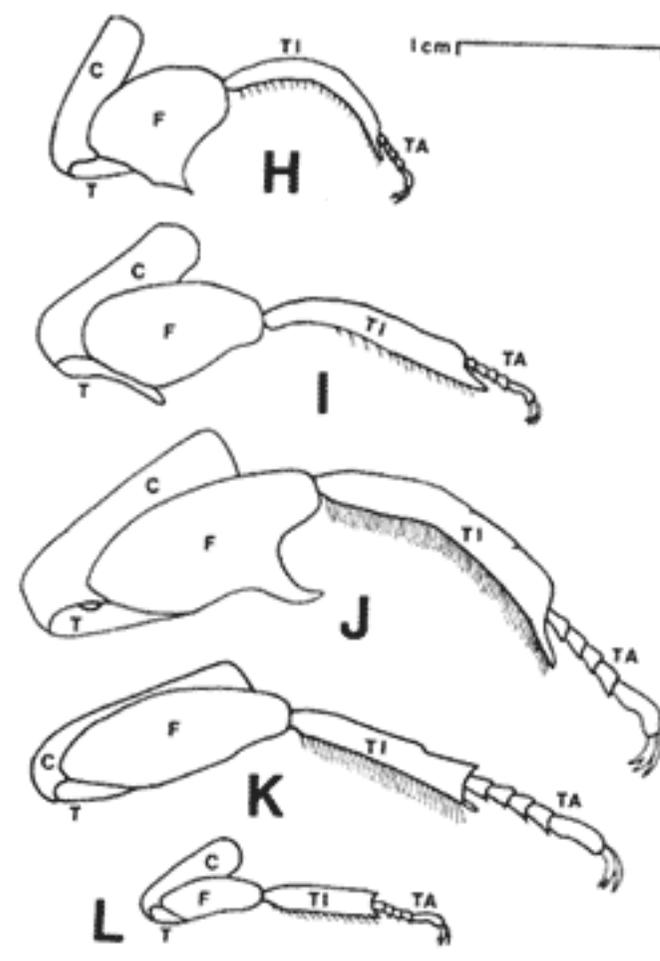
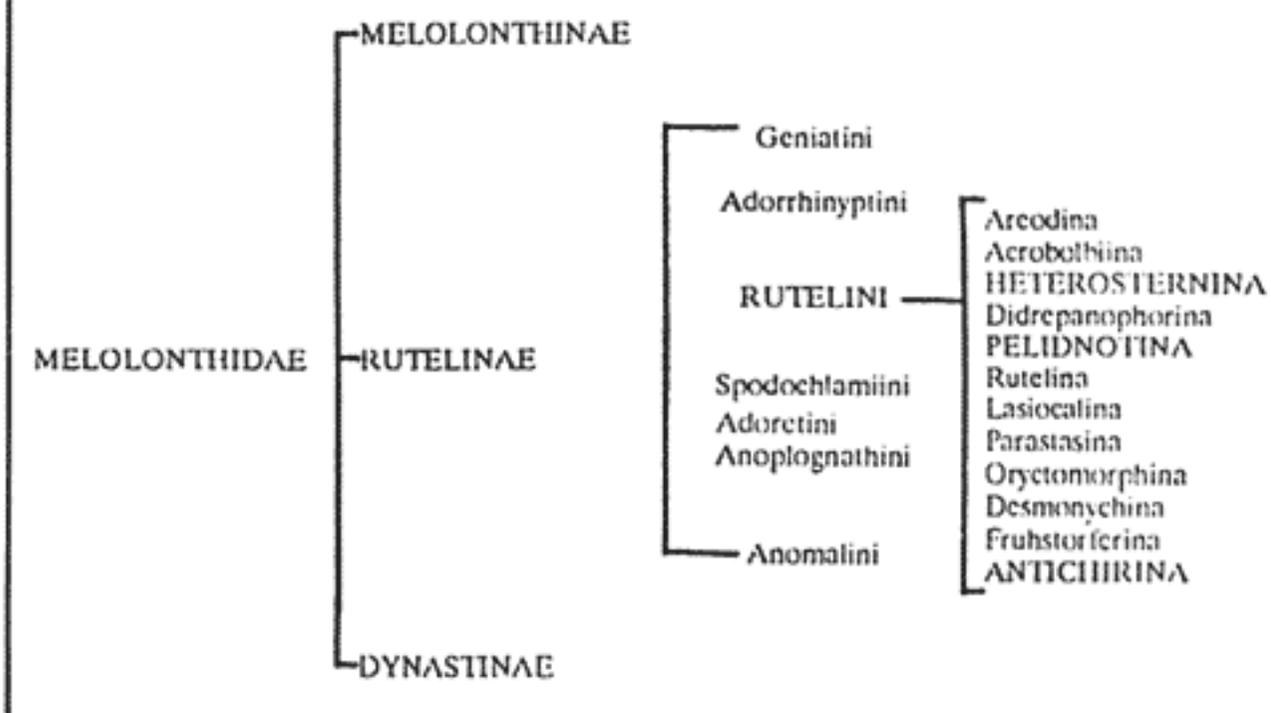
Casi al mismo tiempo de estima que debió ocurrir una dispersión desde el NCA hacia el Sureste, aprovechando la reciente constitución del puente centroamericano, la disminución relativa de la temperatura y la constitución de nuevos macizos montañosos con origen volcánico. En este sentido pensamos que avanzaron algunos elementos de las líneas "PARISOLEA" y "HETEROSTERNUS" hasta las cordilleras de Costa Rica y Panamá, en donde existe una de las especies con mayor número de caracteres apomórficos: *Heterosternus oberthuri* Ohaus (B).

Cuando los efectos postglaciales desaparecieron y las temperaturas favorecieron el reestablecimiento del bosque tropical perennifolio y el desarrollo del bosque tropical deciduo, los bosques templados paulatinamente fueron retrayéndose hacia las montañas que originalmente ocupaban, entonces debió iniciarse el aislamiento ecológico de las poblaciones de los Heterosternina y de otros rutelinos saproxilófagos originarios del NCA. A esta sucesión debemos agregar la intensa actividad volcánica que se acentuó en Colima, Michoacán, Veracruz, el estado de México, Chiapas y Guatemala, la cual según diversos autores, como Halffter (1987), tuvo una gran influencia en los



8. Patas posteriores izquierdas masculinas de: D) *Heterosternus buprestoides* Dupont; E) *Macropoidelimus mniszcechi* (Sallé); F) *Promacropoides bertrandii* Sigwalt; G) *Macropoides crassipes* (Horn). Abreviaturas: C=coxa; T=trocánter; F=fémur; TI=tibia; TA=tarso. Observe la hipertrofia de los distintos artejos.

Ubicación de las subtribus de rutelinos con respecto a otros grupos de Coleoptera Melolonthidae.



9. Patas posteriores izquierdas masculinas de: H) *Macropoides nietoi* Guérin; I) *Macropoides cribricollis* Ohaus; J) *Plesiosternus setosus* Morón; K) *Mesosternus halffteri* Morón; L) *Parisolea pallida* (Candeze). (Las patas de *Homoio sternus* son muy parecidas a la figura K, y las patas de *Parisoleoides* y *Elcarmeniella* son muy parecidas a la figura L). Abreviaturas: C=coxa; T=trocánter; F=fémur; TI=tibia; TA=tarso.

fenómenos de especiación de los insectos montícolas.

De este modo quedaron aisladas al Norte del Istmo de Tehuantepec cuatro especies de cuatro géneros; en el NCA existen cinco especies de cinco géneros y en las montañas de Tlamanca una especie. *Heterosternus buprestoides* Dupont (D) mantiene en la actualidad una distribución fragmentaria que evidencia que antiguamente tenía una mayor área de dispersión la cual comprende la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Oriental, la Sierra de Los Tuxtlas y parte de la Sierra Madre de Chiapas, limitada a una estrecha franja altitudinal ubicada entre los 800 y 1100 m.

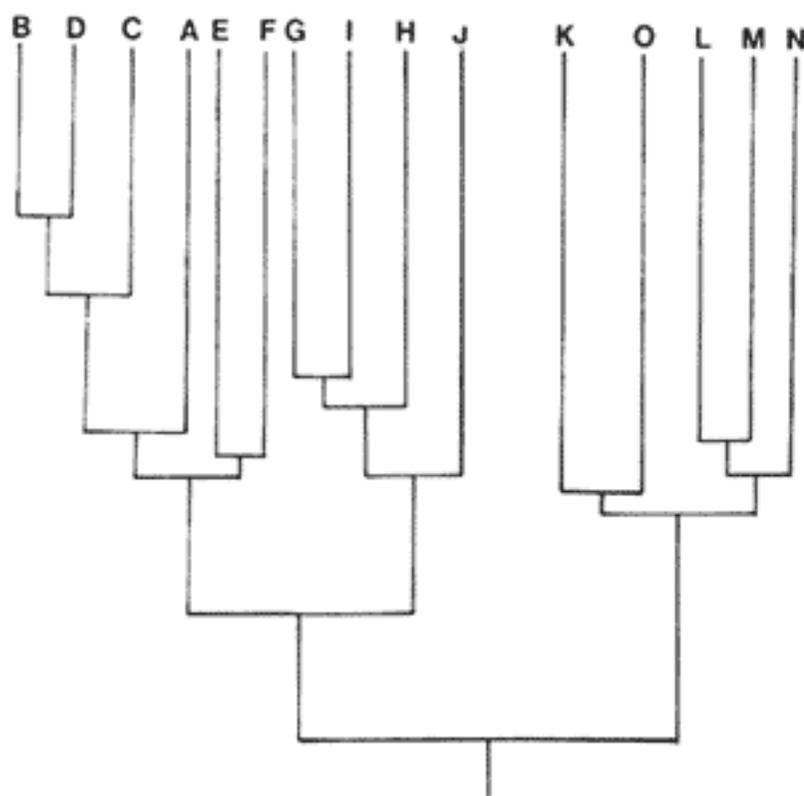
Parisolea pallida (Candeze) (L) es la única especie que habita al Noroeste de Tehuantepec, en el NCA y en Tlamanca, restringida entre los 1200 y 2100 m. de altitud. Su ausencia en el Eje Neovolcánico ha sido interpretada como una doble evidencia de la antigüedad del grupo y de su origen en el NCA, debido a que este sistema montañoso es el más reciente de México; ya que si su dispersión hubiera sido más reciente debería encontrarse en las zonas más húmedas de dicha cordillera.

En cuanto a la distribución de *Macropoides crassipes* (Horn) (G) y *Macropoidelimus mniszehi* (Sallé) (E) en las tierras bajas tropicales, podemos considerarla como una derivación secundaria reciente del patrón montícola, que corresponde con el alto número de caracteres

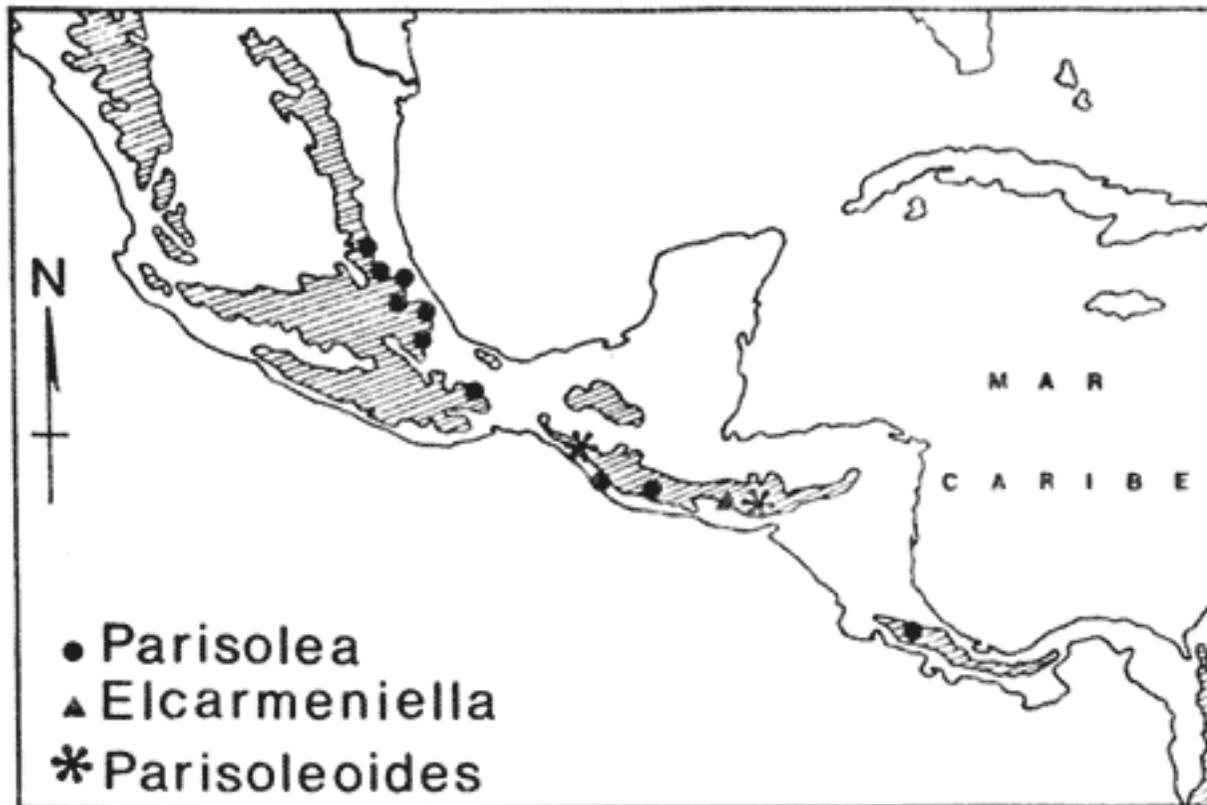
apomórficos que presentan las dos especies (70-80%).

De esta forma los heterosterninos satisfacen las características propuestas para el Patrón de Dispersión Mesoamericano de Montaña propuesto por Halffter (1978), en el cual se asume que deben tener un origen sudamericano antiguo y una diversificación primaria en

el NCA, como hasta aquí se ha demostrado, ya que las nueve especies establecidas en el área (60%) incluyen algunas de las más modernas y algunas de las más primitivas. Además existe un fenómeno de vicariancia Noroeste-Sureste entre *Macropoides nietoi* Guérin (H) y *M. cribricollis* Ohaus (I), así como entre *Heterosternus rodriguezi* Candeze (C) y *H. oberthuri* Ohaus. En tanto que



10. Representación de la inferencia cladística que muestra las posibles relaciones entre las 15 especies conocidas de Heterosternina, con base en sus niveles de disimilitud. La LINEA "HETEROSTERNUS" incluye a *Heterosternus oberthuri* (B), *H. buprestoides* (D) y a *H. rodriguezi* (C). La LINEA "PARAHETEROSTERNUS" sólo contiene a *Paraheterosternus ludeckei* (A). La LINEA "MACROPOIDELIMUS" reúne a *Macropoidelimus mniszehi* (E) y a *Promacropoides bertrandii* (F). La LINEA "MACROPOIDES" incluye a *Macropoides crassipes* (G), *M. cribricollis* (I) y *M. nietoi* (H). La LINEA "PLESIOSTERNUS" sólo contiene a *Plesiosternus setosus* (J). La LINEA "HOMOIOSTERNUS" se forma con *Homoio sternus beckeri* (O) y *Mesosternus halffteri* (K). Y la LINEA "PARISOLEA" queda constituida por *Parisolea pallida* (L), *Parisoleoides pachytarsis* (M) y *Elcarmeniella striata* (N). (Modificado de Morón, 1983).



11. Distribución de las especies incluídas en la línea "PARISOLEA". Las áreas sombreadas representan los principales sistemas orográficos.

a nivel genérico se observa vicariancia Este-Oeste al Norte de Tehuantepec entre *Plesiosternus-Homoiosternus* y entre *Heterosternus-Paraheterosternus*. (Morón, 1983).

Los fenómenos de vicariancia observados han sugerido la existencia de otras especies aún no descubiertas que habitan en los sistemas montañosos poco explorados. Así sucedió con *Mesosternus halffteri* Morón, que representa una forma intermedia entre *Homoiosternus* y *Plesiosternus* establecida en las montañas del Norte de Chiapas y en la Sierra Madre de Chiapas, lo que apoya las relaciones entre el NCA y las Sierras Madre Oriental y Occidental. (Morón, 1987b).

De acuerdo con los postulados de Halffter (1978), los grupos diversificados en el NCA pueden originar algunos taxa que "reinvasen" las montañas del Norte de Sudamérica, y entonces tales entidades tienen que mostrar caracteres más modernos, equivalentes a los de otro taxón con origen reciente localizado al Noroeste de Tehuantepec o en el mismo NCA. En el caso que nos ocupa, esto se confirmó con el descubrimiento de *Pro-macropoides bertrandi* Sigwalt (F) establecida en Chontamalca, Ecuador, especie con un elevado número de apomorfías y estrechamente relacionada con *Macropoidelimus mniszcehi* (Sallé) (E) con amplia distribución tropical reciente ya comentada.

Al estudiar la morfología de las larvas de Heterosternina se ha confirmado la combinación de caracteres apomórficos y plesiomórficos equivalentes a los que existen en los adultos; entre los primeros hemos considerado la ausencia de pleg-

mata, la presencia de tres procesos dentiformes en el área incisiva mandibular, la existencia de un uncus reducido en la lacinia maxilar y las uñas metatarsales reducidas y plurisetosas; y entre los caracteres plesiomórficos se encuentran: la presencia de séptula, un número reducido de dientecillos estriduladores maxilares y la existencia de sólo dos áreas sensoriales dorsales en el último artejo antenal.

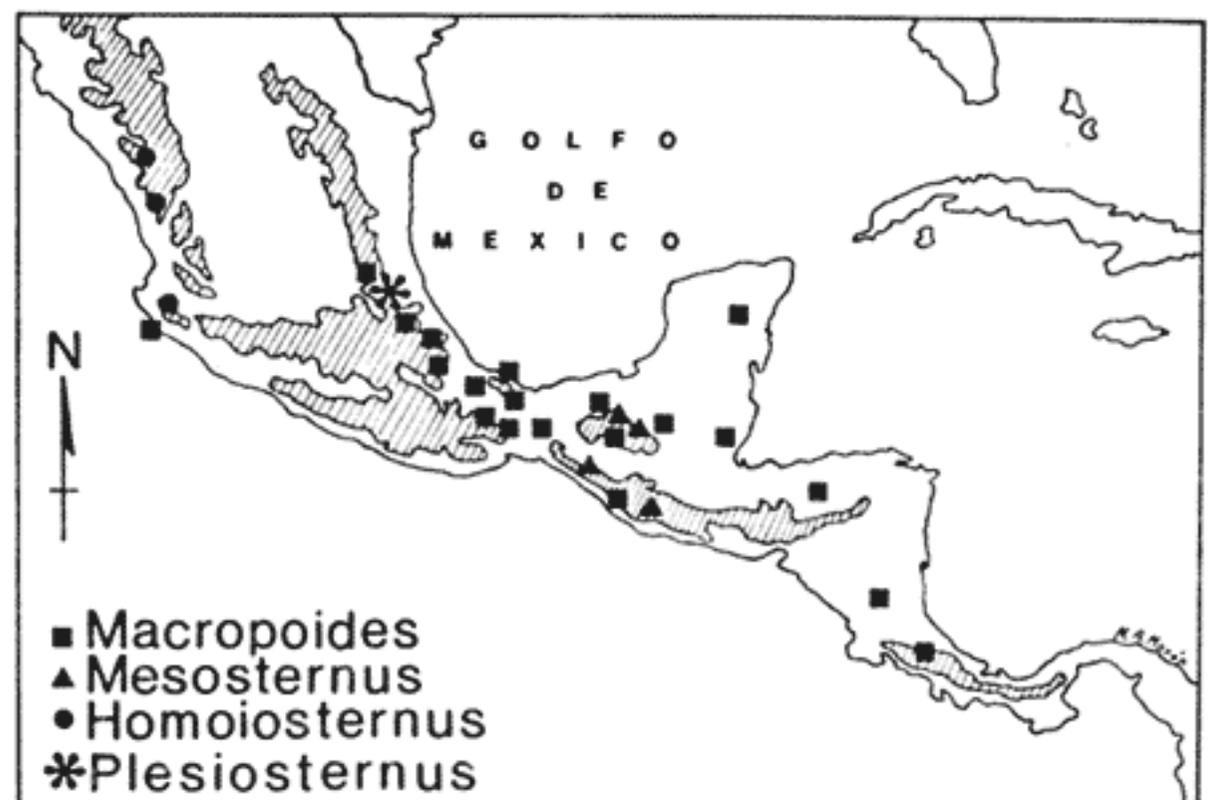
Por otra parte, los hábitos saproxilófagos de estas larvas pueden considerarse como una adaptación alimentaria derivada de una saprofia ancestral, pero de un nivel más avanzado a la que se observa en otros Rutelini saproxilófagos, cuyas larvas abandonan el tronco derribado para pupar dentro de una celda

construída dentro del suelo adyacente; mientras que los Heterosternina pupan dentro del mismo tronco en el que se alimentaron, lo cuál puede ofrecerles mayor protección. Esta adaptación también se ha observado en algunos Rutelini-Antichirina, cuyos adultos muestran caracteres más modernos que los Heterosternina y que además, al igual que éstos, pasan el período invernal en estado adulto dentro de la celda pupal, mientras que otros Rutelini pasan esa época en estado larvario (Morón, 1983).

Estudios similares al aquí expuesto se están llevando a cabo con otros géneros de rutelinos, como *Plusiotis*, *Chry-sina* y *Pelidnota*, con resultados muy interesantes desde los puntos de vista sistemático, zoogeográfico, ecológico y evolutivo, ya que comprenden especies distribuidas desde el Sur de los Estados Unidos hasta el Norte de Argentina, representativas de un gran grupo monofilético de escarabajos saproxilófagos que no tiene equivalente en el Viejo Mundo.

LITERATURA CITADA

- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna 35: 1-64.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex.* 39-40: 219-222.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 1987 (32): 95-114.



12. Distribución de las especies incluídas en las líneas "MACROPOIDES, HOMOIOSTERNUS Y PLESIOSTERNUS".

Mayr, E. 1976. *The role of Systematics in Biology*. En: *Evolution and the diversity of life*. (Selected essays).

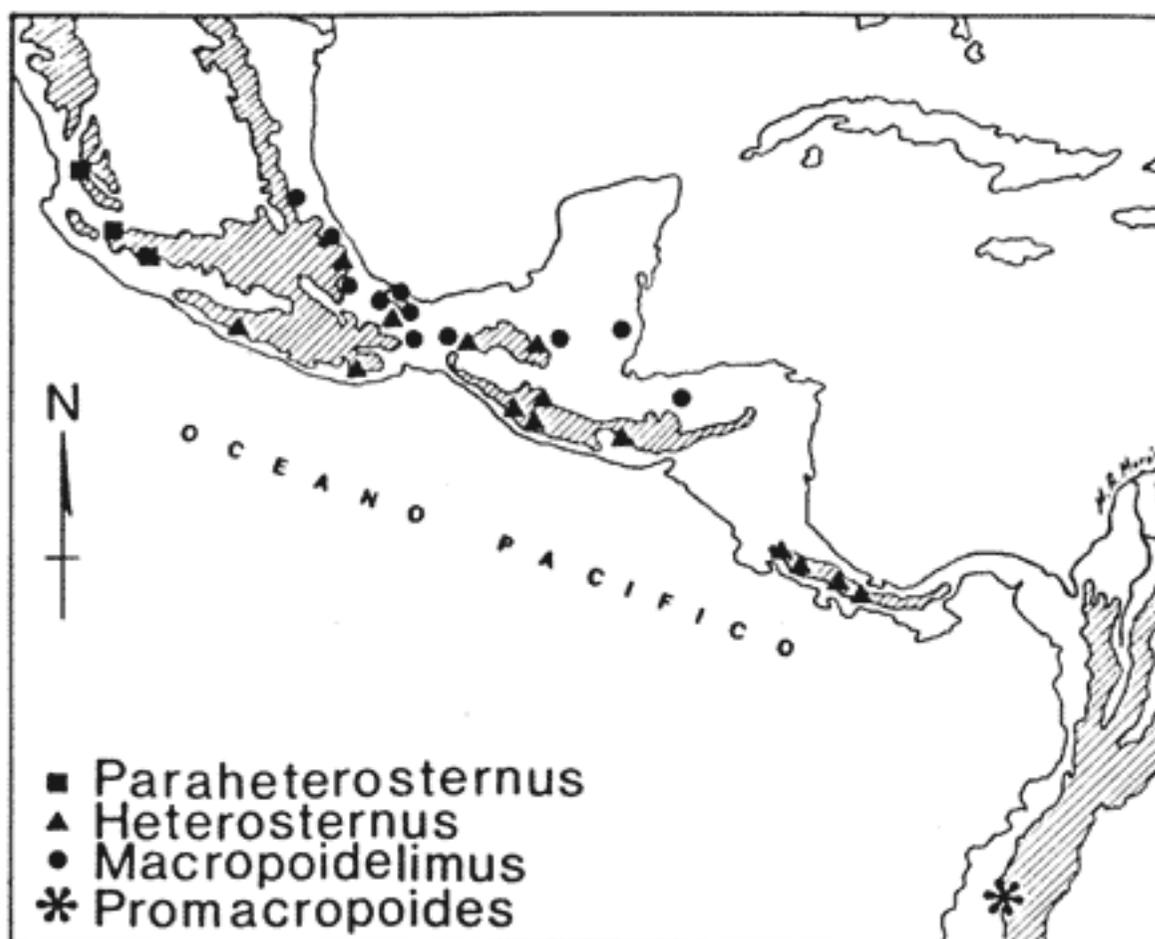
Morón, M.A. 1987a. Los estados inmaduros de *Dynastes hyllus* Chevrolat (Coleoptera, Melolonthidae, Dynastinae); con observaciones sobre su biología y el crecimiento alométrico del imago. *Folia Entomol. Mex.* 72: 33-74.

Morón, M.A. 1987b. Adiciones a los Heterosternina (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* 73: 69-87.

Rzedowski, J. 1978. *La vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp. Belknap Press Harvard Univ. Press. Cambridge. pp. 416-424.

Morón, M.A. 1983. A revision of the subtribe Heterosternina (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* 55: 31-101.

Morón, M.A. 1985. Observaciones sobre la biología de dos especies de rutelinos saproxilófagos en la Sierra de Hidalgo, México (Coleoptera: Melolonthidae, Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.* 64: 41-53.



13. Distribución de las especies de Heterosternina incluidas dentro de las líneas consideradas como más modernas.

ICYT

INFORMACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA
CONACYT



Los avances científicos y tecnológicos en México y el mundo desde una perspectiva global; repercusiones históricas, sociales y culturales.

De venta en librerías CONACYT de Publicaciones Científicas, tiendas de autoservicio, grandes almacenes, librerías de prestigio y kioscos de periódicos.