

CAPÍTULO 10:

Análisis de las piezas bucales en *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina) en relación con sus hábitos tróficos

Irma López-Guerrero

Instituto de Ecología, A.C.,
Departamento de Biodiversidad y
Ecología Animal,
Apdo. Postal 63,
91000, Xalapa, Veracruz, México.
irma.lopez@inecol.edu.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er cer Milenio
M3M, vol. 7 (2007)
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 131 – 142.**

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ANÁLISIS DE LAS PIEZAS BUCALES EN *CANTHON VIRENS* MANNERHEIM (COLEOPTERA: SCARABAEINAE: CANTHONINA) EN RELACIÓN CON SUS HÁBITOS TRÓFICOS

Irma López-Guerrero

Resumen: Se estudian las piezas bucales en *Canthon virens*, un escarabajo no coprófago que presenta una de las más extraordinarias especializaciones para la alimentación y sustrato para la nidificación –la depredación– la cual ocurre sobre hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*. Los resultados muestran que no existen modificaciones estructurales sustanciales con las piezas bucales de los escarabajos coprófagos. Los datos se discuten en un contexto evolutivo.

Palabras clave: Scarabaeidae, *Canthon virens*, piezas bucales, régimen alimenticio, evolución.

Analysis of the mouthparts of *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina), in relation to its trophic habits.

Abstract: We studied the mouthparts of *Canthon virens*, a non-coprophagous beetle which predares on leaf-cutter ants of the genus *Atta*, showing an extraordinary specialization for feeding and brooding. Results indicate no significant structural modifications when comparing to mouthparts of coprophagous species. The data are discussed in an evolutive context.

Key words: Scarabaeidae, *Canthon virens*, mouthparts, trophic habits, evolution.

Analyse des pièces bucales chez *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina), par rapport à son régime alimentaire.

Résumé : On a étudié les pièces bucales de *Canthon virens*, un Scarabaeinae non-coprophage qui montre l'une des spécialisations trophiques et nidificatrices les plus extraordinaires, la prédation des fourmis parasol du genre *Atta*. Les résultats obtenus démontrent l'absence chez l'espèce étudiée de modifications substantielles par rapport à la structure des mêmes pièces chez les espèces coprophages. L'on discute ces données dans un cadre évolutif.

Mots clé: Scarabaeidae, *Canthon virens*, pièces bucales, régime trophique, évolution.

Introducción

La presente investigación pretende aportar una nueva contribución al estudio de aquellas variaciones en la anatomía de las piezas bucales y del tracto digestivo en los coleópteros Scarabaeinae, que supuestamente están relacionadas con el uso de recursos tróficos distintos al excremento fresco de los mamíferos.

Uno de los eventos más llamativos en la historia de la evolución de los coleópteros, fue sin duda la adquisición de la capacidad de utilizar las heces de los vertebrados como fuente alimenticia. Este evento, el cambio en los hábitos alimenticios de saprofagia a coprofagia, ocurrió más de una vez en forma independiente y, en líneas filéticas distintas, en el transcurso de la historia evolutiva de los coleópteros; sin embargo, es especialmente importante en la subfamilia Scarabaeinae, cuya subsiguiente evolución resultó en una excepcional radiación de adaptaciones morfológicas, ecológicas y comportamentales relacionadas con la eficiente explotación del excremento de grandes herbívoros terrestres como un recurso primario de su alimentación (Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991). La evolución del uso del hábitat y la dieta en Scarabaeoidea ha sido estudiado usando criterios de optimización en un análisis filogenético de la superfamilia (Scholtz y Chown, 1995).

Dentro de los escarabajos rodadores la tribu Canthonina (*sensu* Halffter y Edmonds, 1982) es una de las más grandes y más complejas. La mayoría de las especies de Canthonina son coprófagas, explotando generalmente las heces de grandes mamíferos. Unas pocas especies se alimentan de otras sustancias, tales como hojas, pequeños frutos, flores, detritus, carroña y hongos.

De hecho, la coprofagia es la condición casi general en los Scarabaeinae, sin embargo, hay algunas excepciones que merecen un análisis, en el marco de un enfoque evolutivo. En este trabajo hemos abordado el análisis morfológico comparativo de las piezas bucales y del desarrollo del tracto digestivo de un Canthonina no coprófago: *Canthon virens* Mannerheim.

Una de las más extraordinarias especializaciones desarrolladas para la alimentación y sustrato para la nidificación en un Scarabaeinae es la depredación. Esta interacción ha sido bien reportada en *Canthon dives* Harold y *Canthon virens* Mannerheim. Estos escarabajos se alimentan de machos y hembras no fecundadas de hormigas cortadoras de hojas del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae), y depositan sus huevos en el abdomen de hembras de hormigas grávidas. El proceso es el siguiente: al terminarse el vuelo nupcial de la hormiga con el aterrizaje de la pareja, el *Canthon* ataca a ambos, hembras y machos. Si hay pocas hormigas presentes, varios escarabajos se concentran en una sola de ellas. Si hay muchas, cada individuo ataca una hormiga. Si ésta es un macho o una hembra no fecundada el *Canthon* se alimenta directamente del contenido de su abdomen; si es una hembra fecundada, utiliza el contenido de su abdomen para la nidificación, formando dos o tres bolas nido (Borgmeier, 1937; Navajas, 1950; Halffter y Edmonds, 1966). En 1998 Hertel y Colli, reportan observaciones muy detalladas sobre el comportamiento de oviposición de *C. virens*, usando como sustrato la hormiga cortadora de hojas *Atta laevigata*. En 2006 Silveira *et al.*, reportan más información acerca de la depredación y nidificación de *Canthon virens* sobre la misma hormiga.

El estudio de las piezas bucales y de sus caracteres taxonómicos, es clásico en la coleopterología. En los Scarabaeoidea, destacan los trabajos de G. Dellacasa (1983) sobre la epifaringe en los Aphodiinae.

Existen algunos trabajos que describen las piezas bucales en Canthonini. Uno de los primeros y más detallados estudios es el realizado por Halffter (1961), quien describe ampliamente las partes bucales en su trabajo monográfico de las especies norteamericanas del género *Canthon*.

En 2003 Medina, Scholtz y Gill, estudian la variación de las estructuras de la cabeza en 65 especies de *Canthon* y describen con mucho detalle la epifaringe, concluyendo que la variación de esta estructura reveló caracteres que diferencian grupos a distintos niveles, y que la mayoría de las sinapomorfias en los grupos corresponden a los caracteres anatómicos, tales como la epifaringe y la genitalia femenina (para esta última, véanse también los trabajos pioneros de Zunino a partir de 1971 y 1978).

En cuanto al tracto digestivo existe una estrecha relación entre la morfología y la longitud relativa del tubo digestivo (Umeya, 1960), y las partes bucales por un lado, y los hábitos alimenticios por otro. El aparato digestivo del adulto está modificado en relación con la microfagia, el intestino medio grandemente alargado para permitir un rápido procesado de gran cantidad de alimento. El alimento alcanza el intestino en forma semi líquida, con muy finas partículas en suspensión (Edmonds, 1972).

Goidanich y Malan (1962, 1964) en sus estudios sobre la microflora presente en el excremento de mamíferos y en el intestino de la larva de *Onthophagus taurus* (Schreber) (Onthophagini), son de los primeros en realizar un estudio de las longitudes de las diferentes partes del tubo digestivo, anotando el conspicuo desarrollo en la longitud del intestino, sobretodo del mesenteron.

El tracto digestivo de los escarabajos coprófagos es relativamente mucho más largo que en los fitófagos. En *Copris pecuarius* Lewis y en *C. ochus* Motsch, la longitud del tracto digestivo es 8,2 a 11,3 veces la longitud del cuerpo; en *Phanaeus igneus* MacL. y *Canthon laevis* (Drury) la longitud del tracto es 8 a 10 veces; en *Coprophanaeus lancifer* (L.) la longitud del tracto es 8,0 a 8,5 veces; en *Onthophagus lenzii* Har., *O. bivertex* Hey., *O. atripennis* Wat., *O. ater* Wat. y *Caccobius jessoensis* Har., la longitud del tubo es 3,0 a 5,5 veces la longitud del cuerpo. Mientras que en *Melolontha japonica* Burm. la longitud del tracto es 3,3 a 3,8 veces la longitud del tracto; en *Phyllophaga*, *Diplotaxis* y *Popillia* es de 1,5 a 3 veces la longitud del cuerpo (Cooper, 1938; Umeya, 1960; Miller, 1961; Edmonds, 1974). En *Cephalodesmius armiger* West. (que se alimenta de hojas, pequeños frutos, flores, sometidos previamente a fermentación) la longitud del tracto digestivo es de seis a siete veces la longitud del cuerpo (López-Guerrero, 2002).

En otros grupos de coprófagos como *Aphodius rectus* Mots., *A. haroldianus* Balt., *Rhyphalus peninsularis* Arrow (Aphodiinae), la longitud del tracto es 1,8 a 1,9 veces la longitud del cuerpo. En *Geotrupes laevistriatus* Mots. y en *G. auratus* Mots. (Geotrupinae), la longitud del tracto es 3,6 a 3,8 veces la longitud del cuerpo (Umeya, 1960).

Material y métodos

El estudio fue realizado con ejemplares secos y ejemplares conservados en alcohol. El material proviene de las colecciones de los Drs. Gonzalo Halffter (Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México) y F. Vaz-de-Mello (Universidad Federal de Lavras, Lavras, Brasil).

Los ejemplares fueron reblandecidos en agua caliente por 10 minutos o más, dependiendo de su dureza. Las piezas bucales fueron removidas intactas, lavadas y pasadas por hidróxido de potasio al 5 % por cinco minutos; después lavadas y deshidratadas en alcoholes graduados y llevadas a punto crítico, antes de metalizarlas con oro.

Las microfotografías fueron tomadas utilizando un microscopio de barrido Jeol JMS-5600 LV.

La terminología básica usada fue la establecida por Halffter (1961), Edmonds (1972), Hata y Edmonds (1983), Medina *et al.* (2003); también utilizo la descrita en el trabajo de Deloya y López (1998), tomada de Dellacasa (1983).

Resultados

Epifaringe (Fig. 1 a 6)

La epifaringe (Fig. 1) de *Canthon virens* Mannerheim, como en todos los Scarabaeinae es una estructura compleja, membranacea, esta orientada horizontalmente y forma la parte más extensa de la pared dorsal de la cavidad preoral. Tiene forma más o menos cuadrangular, un poco más larga que ancha (longitud 1,05 y 1,03 mm de ancho), y no tiene una simetría bilateral absoluta; con los márgenes laterales convergentes a partir de cerca de la mitad de su longitud. Sutura transversa casi lineal, bien definida en vista dorsal. Sobre la línea media de la zona central se presenta una estructura alargada, esclerosada, que cruza la epifaringe longitudinalmente, el vástago claviforme (Halffter, 1952), labro (Edmonds, 1972) o proceso medio (Medina *et al.*, 2003); bien desarrollado; la porción apical del proceso medio lleva numerosas sedas lisas, no delgadas, de mediano tamaño, especialmente apiñadas en el ápice (corypha-zygum) (Dellacasa, 1983) (Fig. 2) y más esparcidas en el área membranosa que circunda el vástago; cada seda con una pequeña fovea en su base; estas sedas no sobrepasan el borde anterior de la epifaringe. El borde anterior de la epifaringe (acropariae) es casi recto, cubierto por un conjunto de sedas largas y delgadas, abundantes, estas sedas con pequeñas espinillas laterales alternas, con su ápice ligeramente dirigido hacia adelante. El proceso medio se continúa sobre la línea media hacia la parte posterior de la epifaringe, para terminar en una estructura de forma triangular (nesium) (Fig. 3), de tamaño pequeño, su base es semicircular y lleva en esta parte una serie de estructuras de forma ovoide (Fig. 4). La superficie interna de la estructura triangular lisa. El nesium con una cavidad o hueco pequeño a cada lado (área plegmática), más o menos circulares, apoyadas en una condensación esclerosada transversal de la que se desprenden tres estructuras triangulares, dos laterales y una central (tormae) cubiertas por abundante pilosidad (Fig. 5).

En las partes laterales de la epifaringe más o menos a la mitad, encontramos a cada lado un bien definido peine de sedas; las sedas son de mediano tamaño, con su base un poco gruesa, con una pequeña fovea, las sedas van disminuyendo su longitud hacia la base de la epifaringe (Fig. 2); estas sedas presentan pequeños repliegues o espinillas laterales alternas en todo su borde. La parte lateral más externa de la epifaringe y la parte cercana al vástago claviforme, presentan una gran cantidad de sedas, que ocupan una parte muy amplia; las sedas son unas largas, otras de mediano tamaño, lisas y delgadas (Fig. 2 y 3).

La parte trasera del borde anterior de la epifaringe está cubierta por una densa capa de pequeñas sedas, de forma triangular; además, una que otra seda alargada, delgada (Fig. 6).

Mandíbulas (Fig. 7 a 10)

Las mandíbulas como es característico en los Scarabaeidae están fuertemente esclerosadas, sus ápices se encuentran separados y las bases se oponen (para una descripción más amplia ver Halffter, 1961).

En las mandíbulas de *Canthon* podemos distinguir las siguientes partes: lóbulo incisivo, lóbulo molar, parte o pieza basal y el conjuntivo. La pieza basal está muy esclerotizada y lleva la articulación e inserción de la musculatura de las mandíbulas. Los lóbulos molares se extienden notablemente en dirección dorso ventral y son asimétricos; el izquierdo es cóncavo y el derecho convexo. La superficie molar está cubierta por finos cordoncillos transversales; anteriormente su superficie es plana (Fig. 7), con aspecto de ala (tape-tum) (Hata y Edmonds, 1983); se trata de una estructura suave y flexible, que representa casi la mitad de la superficie molar izquierda y un tercio de la derecha. El tapetum también lleva cordoncillos transversales, pero orientados perpendicularmente a los otros. El lóbulo incisivo está dorso ventralmente muy aplanado (Fig. 8). El margen interno lleva una doble fila de cortas pero no rígidas extensiones parecidas a sedas, que forman el peine del lóbulo incisivo. Extendiéndose oblicuamente hacia afuera, desde el final basal del peine atravesando la superficie dorsal del lóbulo incisivo hay una fila de sedas dirigidas oblicuamente, de longitud variable. En el ápice del lóbulo incisivo hay un grupo denso de delgadas prolongaciones a lo largo de su margen; estas prolongaciones son plumosas, dando la apariencia de largas sedas (Fig. 9). En la superficie ventral de cada mandíbula, entre el lóbulo incisivo y el lóbulo molar está el conjuntivo, una estructura convexa, blanda, flexible, formada por una doble fila de sedas cortas, inclinadas hacia la mola; longitudinalmente esta cubierta por filas o hileras de cordoncillos, consistentes de gruesas sedas (a grandes aumentos se observan como pliegues corrugados) (Fig. 10).

Para más detalles sobre mandíbulas ver el trabajo de Hata y Edmonds (1983), quienes realizan un trabajo muy completo de las mandíbulas de *Canthon pilularius* (L.), usando microscopio electrónico de barrido.

Maxilas (Figs. 11 a 14)

Las maxilas son apéndices bien esclerotizados, que se articulan en un plano paralelo con el de las mandíbulas. Toda la pieza lleva sedas espiníferas, fuertes y largas, dispuestas en forma radial. Cada maxila (Fig. 11) esta formada por varias piezas, comenzando de su base hacia la parte cefálica tenemos en vista ventral: Cardio, muy esclerosado, de forma redondeada basalmente y lleva sedas espiníferas fuertes y de mediano tamaño (aproximadamente 15 sedas). Estipes. Los estipes constituyen el grueso del cuerpo de las maxilas. Podemos distinguir cuatro escleritos estipitales; tienen forma más o menos de triángulo isósceles, con la punta hacia el ápice de la maxila. En el cuerpo de los estipes observamos pequeños poros, poco abundantes. Podemos distinguir los estipes por su colocación: Esclerito estipital 1 o esclerito basal, se articula con el cardio; lleva varias sedas espiníferas, largas y

fuertes. Esclerito estipital 2, (subgalea, Halffter, 1961) grande, casi rectangular, con el eje mayor en sentido longitudinal, con esclerificación marcada sólo en la base; distalmente lleva la galea, lateralmente la lacinia; con pequeñas sedas escasas y dispersas. Esclerito estipital 3 o proxagalea, es una pieza alargada, estrecha, colocada en posición invertida, es decir con la punta hacia la base de la maxila, interpuesta entre los ápices de los escleritos 2 y 4; este esclerito esta menos esclerosado que los escleritos anteriores y desprovisto de sedas. Esclerito estipital 4 o palpiger, alargado y forma la porción lateral de la maxila; muy esclerosado y densamente cubierto de sedas espiníferas en disposición anterada y radial.

La lacinia es un lóbulo aplanado-truncado, apicalmente ancho (Fig. 12). Lleva dos tipos diferentes de sedas. Las sedas que están en la parte superior de la lacinia son delgadas y largas, abundantes, con su extremo apical dirigido hacia el frente; estas sedas se continúan por toda la superficie de la lacinia; en su unión con el cuerpo de la maxila encontramos sedas cortas, gruesas, abundantes, dispuestas como los brotes en una rama (Fig. 13).

La *galea* o galea distal, es un lóbulo membranoso dorso-ventralmente aplanado; esta articulado con los estipes por dos bandas transversas esclerotizadas, el esclerito articular de la galea, tiene forma más o menos de herradura, pero dispuesto de forma horizontal. Dorsalmente lleva un cojincillo cubierto por sedas muy abundantes, en posición centrífuga, altas, delgadas y con su ápice dirigido hacia el frente (Fig. 14).

Palpo maxilar. El palpo maxilar se articula en un largo alveolo en el ápice del esclerito estipital 4. Esta compuesto de cuatro segmentos o artejos cilíndricos; los tres primeros muy semejantes entre sí, de forma ligeramente rectangular; el cuarto artejo es de longitud aproximadamente del triple de los anteriores, con forma de ovalo muy alargado; en este último artejo se distribuyen pequeñas sedas, cortas, poco abundantes. Todos los artejos del palpo, especialmente los dos últimos muy esclerosados; excepto el ápice del cuarto artejo que está mucho menos esclerosado, dando la apariencia de presentar un orificio (Fig. 11).

Tracto digestivo

En este trabajo comprobamos que la longitud del tracto digestivo en *Canthon virens* es semejante a la observada en otros escarabajos coprófagos; el valor fue 8,0 a 8,5 veces la longitud del cuerpo y no hay diferencia en los componentes del tubo digestivo.

Comentarios y discusión

Las partes bucales en los escarabajos comedores de estiércol de vertebrados están especializadas para la eficiente ingestión y masticación de heces suaves. Los lóbulos de las maxilas se parecen a alas plumosas, la hipofaringe es grande y móvil. Las complejas mandíbulas poseen un lóbulo incisor flexible y setoso ("pestaña" pilosa) y un gran lóbulo molar el cual lleva una suave área masticadora (Miller, 1961; Halffter, 1961; Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Edmonds, 1982).

En Scarabaeinae las piezas bucales varían muy poco a nivel de tribu, subtribu y género. A nivel de especie, diferencias en el arreglo de sedas y forma de las varias estructuras son aparentes (Nel y Scholtz, 1990; Medina *et al.*, 2003).

En el análisis de las piezas bucales de *Canthon virens virens*, *C. v. paraguayanus* y *C. v. chalybaeus* encontramos que no existen diferencias sustanciales con las piezas bucales de los escarabajos coprófagos.

En 2004, Verdú y Galante realizan un estudio de escarabajos asociados con pilas de heces de conejos, encontrando modificaciones particulares para la explotación de excrementos secos de vertebrados. En las mandíbulas denticulos fuertemente desarrollados, áreas molares también bien desarrolladas; en la epifaringe, en la parte superior del proceso medio (epizygom y zygom) sedas fuertemente desarrolladas, gruesas, de mediano tamaño; en el borde superior (acropariae) sedas bien desarrolladas, fuertemente curvadas en el ápice. Los autores concluyen que todas las modificaciones descritas pueden ser consideradas como caracteres derivados para la explotación de fibra y heces secas. Nosotros no encontramos modificaciones de este tipo, atribuyéndolo a que *C. virens* se alimenta del contenido abdominal, un material suave e hidratado.

Sin duda alguna, las mandíbulas guardan una relación muy estrecha con el régimen alimenticio; así, en las formas coprófagas, con gran frecuencia la mitad apical de la mandíbula es membranosa. Las mandíbulas de *Canthon virens* presentan las mismas características que los *Canthon* coprófagos (mandíbulas filtradoras suaves, con un lóbulo molar particular, y un lóbulo incisor que es un aparato filtrador modificado). Por otro lado, considerando que un cambio alimenticio bastante drástico suele conllevar en los Scarabaeinae a cambios en la morfología de las piezas bucales, de muy probable valor adaptativo, se esperaría haber encontrado mandíbulas peculiares, cortadoras, especialmente adaptadas para los hábitos depredadores de estos insectos, con dientes en el lóbulo incisor, lo cual no se presenta en el caso contrario. En las maxilas tampoco se presentan diferencias marcadas con los escarabajos comedores de estiércol. Sólo en la lacinia hay una zona interna con varias franjas de sedas: unas pequeñas, gruesas, de forma más o menos triangular, abundantes; otras sedas son alargadas y delgadas, sin embargo, resulta difícil interpretar esta estructura en términos adaptativos.

Vaz-de-Mello, Louzada y Schoereder, en 1998, reportan nuevos datos y comentarios de Scarabaeidae asociados con Attini. Concluyen que es sospechoso que especies raras o pobremente conocidas de Scarabaeidae puedan ser mirmecófilas, y que la interacción sea más frecuente que ocasional.

También en 1998, Hertel y Colli, dentro del cerrado (vegetación tipo sabana) del Jardín Botánico de Brasilia, Brasilia, observaron a *Canthon virens* utilizando a la hormiga *Atta laevigata* como sustrato para la oviposición; los autores señalan que la poca densidad de herbívoros en el cerrado es conocida, y sugieren que la disponibilidad de boñigas puede ser un factor limitante, por lo que suponen que *C. virens* puede ser depredador de hormigas cortadoras de hojas

obligado tanto más que facultativo. Señalan también que es necesario realizar un estudio de la biología de la reproducción antes de llegar a conclusiones definitivas.

En 1998 Young, estudiando la composición de artrópodos asociados con excremento y carroña de vertebrados en Barro Colorado, Panamá, encontró de particular interés las observaciones de depredación sobre los escarabajos *Canthon angustatus* Harold y *C. lamprimus* Bates, por *Gauropterus chalybaeus* (Mannerheim) y *G. rutilus* (Perty) (Staphylinidae). Nosotros señalamos que el comportamiento de depredación de *Canthon virens* sobre *Atta laevigata* es similar al comportamiento de los Staphylinidae sobre los *Canthon*.

Larsen, Lopera y Forsyth, en 2006, en su estudio de escarabajos con especialización de hábitat y extremo trófico, colectaron tres ejemplares de *Ontherus raptor* Génier (Dichotomiina) excavando en un nido de un Attini cortadora de hojas; los ejemplares fueron encontrados en el suelo, a una profundidad entre 10 a 30 cm. También encontraron pedazos de varios individuos en el montón de desechos apilados cerca de la entrada. Durante todo el tiempo que duró su muestreo (30 semanas entre 1999 y 2003) sólo capturaron otros cuatro individuos; dos ejemplares fueron colectados en trampas cebadas con estiércol, representando un individuo en 273 trampas en el hábitat que ellos ocupan. Los otros dos ejemplares fueron capturados en trampas de intercepción de vuelo.

Los autores concluyen que muchas de las especies que aparecen como raras en trampas o en ciertos hábitats son capturadas en cantidad mayor al utilizar como cebo un tipo diferente de alimento o al investigar un hábitat restringido o microhábitat. Por consiguiente, mucha de la aparente rareza probablemente es influenciada o debida a la metodología usada para el muestreo.

En 1998, Whiting y Godwin, en su estudio sobre el costo energético en el comportamiento reproductor del escarabajo *Canthon imitador* por la hormiga cultivadora-cosechadora *Pogonomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), demostraron que la frecuencia con

la que los escarabajos pierden sus bolas de nidificación es alta. Si las hormigas encuentran escarabajos cerca de la entrada de la colonia son muy agresivas con ellos, produciéndose el abandono de las bolas. Por otro lado, en el área de estudio (Kleberg County, en el sur de Texas, U.S.A.), la densidad de montículos de las hormigas es alta; presumiblemente el impacto de las hormigas sobre los escarabajos es una función de la densidad de la hormiga, para un sitio específico. En una de sus trampas encontraron un ejemplar de hormiga y un escarabajo; al principio la hormiga ataca al escarabajo y él intenta liberarse; luego los colocaron en una bolsa de plástico y después de ocho horas la hormiga permanece inmóvil pegada al escarabajo (como sólo fue un caso no fue tomado en cuenta). Se puede pensar que este caso confirmaría lo que Hertel y Coli argumentan, que la disponibilidad de alimento hace más bien facultativa la depredación, y es un factor limitante para la reproducción. Estas observaciones concuerdan con los resultados del presente estudio, y en particular, con la falta de especiales modificaciones adaptativas en las piezas bucales de los *Canthon* depredadores de hormigas, así como con los resultados obtenidos por López Guerrero & Zunino (2007) en algunas especies del género *Onthophagus*, que también utilizan recursos tróficos especiales, pero siempre hidratados y de consistencia blanda.

Agradecimiento

Al Dr. Gonzalo Halffter por su inapreciable apoyo; al Dr. F. Vaz-de-Mello por permitirme la revisión y uso del material de su colección particular; al Dr. Mario Zunino por sus invaluable comentarios y sugerencias. También mi agradecimiento a Tiburcio Láez Aponte por sus consejos y toma de las fotografías al microscopio electrónico; a Rocío Rodríguez y María Eugenia Rivas por su ayuda en la impresión de las figuras. Este trabajo se desarrolló dentro del Proyecto Biodiversidad y Comportamiento Animal.

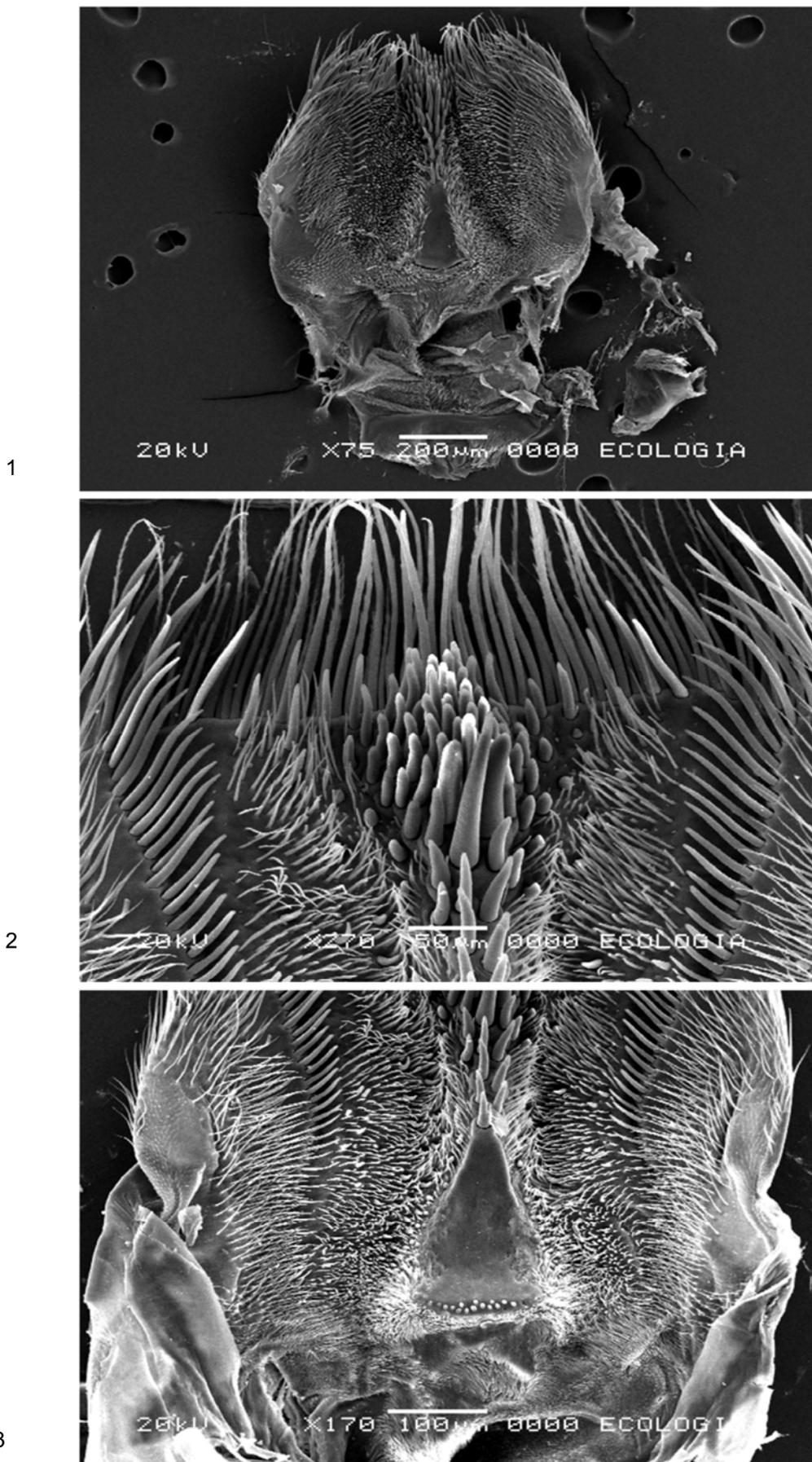


Fig. 1-3. *Canthon virens virens* Mannerheim. **1.** Epifaringe. **2.** Epifaringe. Detalle de la parte anterior del proceso medio. **3.** Epifaringe. Detalle de la parte posterior del proceso medio.
Fig. 1-3. *Canthon virens virens* Mannerheim. **1.** Epipharynx. **2.** Epipharynx. Detail of anterior area of the medial process. **3.** Epipharynx. Detail of posterior area of the medial process.

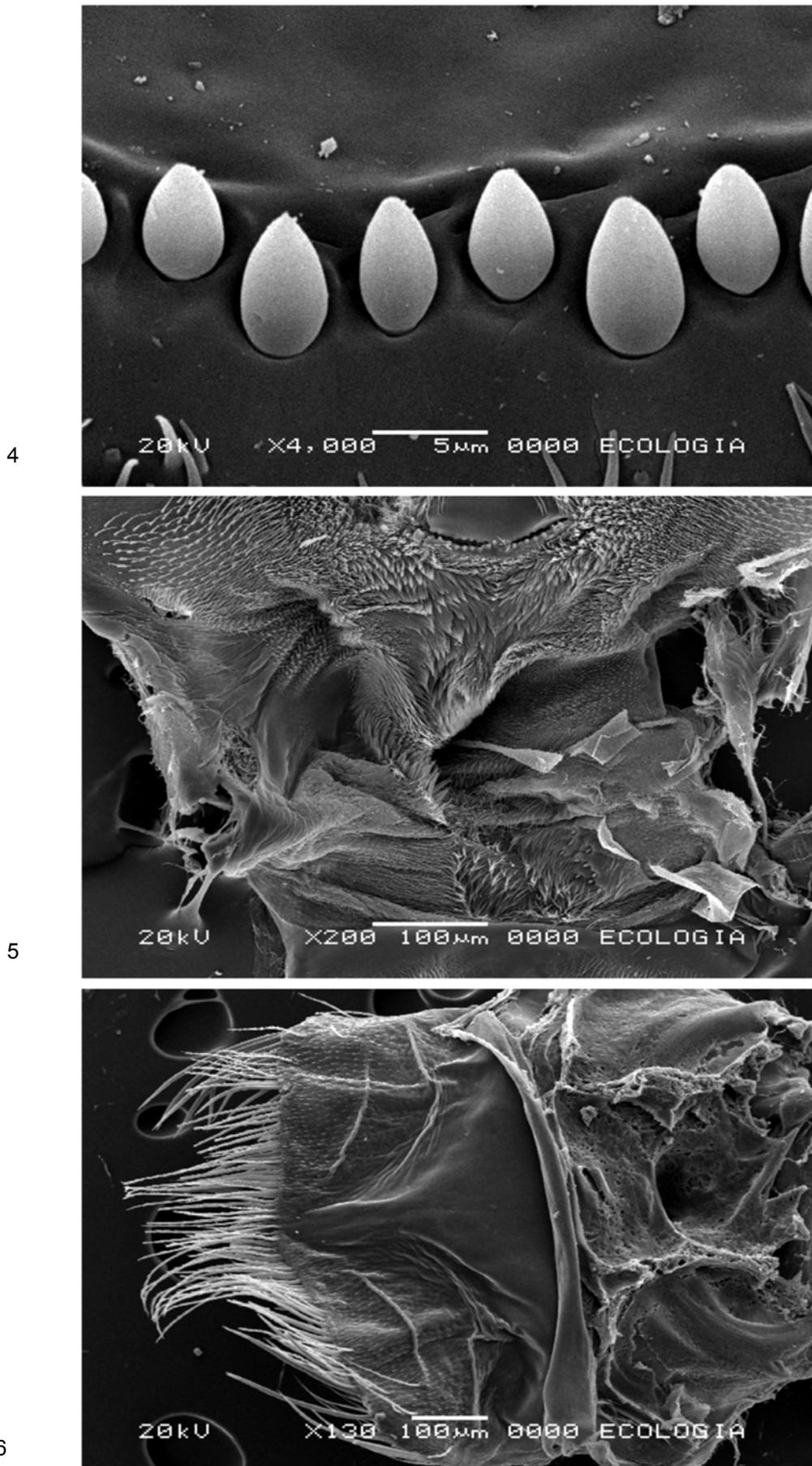


Fig. 4-6. *Canthon v. virens*. Epifaringe. **4.** Parte posterior del proceso medio. Nótese las estructuras ovoides y la ausencia de sedas en el nesium. **5.** Tormas. **6.** Detalle de las sedas en la cara dorsal.

Fig. 4-6. *Canthon v. virens*. Epipharynx. **4.** Posterior region of the medial process. Note the ovoid structures and the lacking of the setae in the nesium. **5.** Tormae. **6.** Detail of the setae on dorsal view.

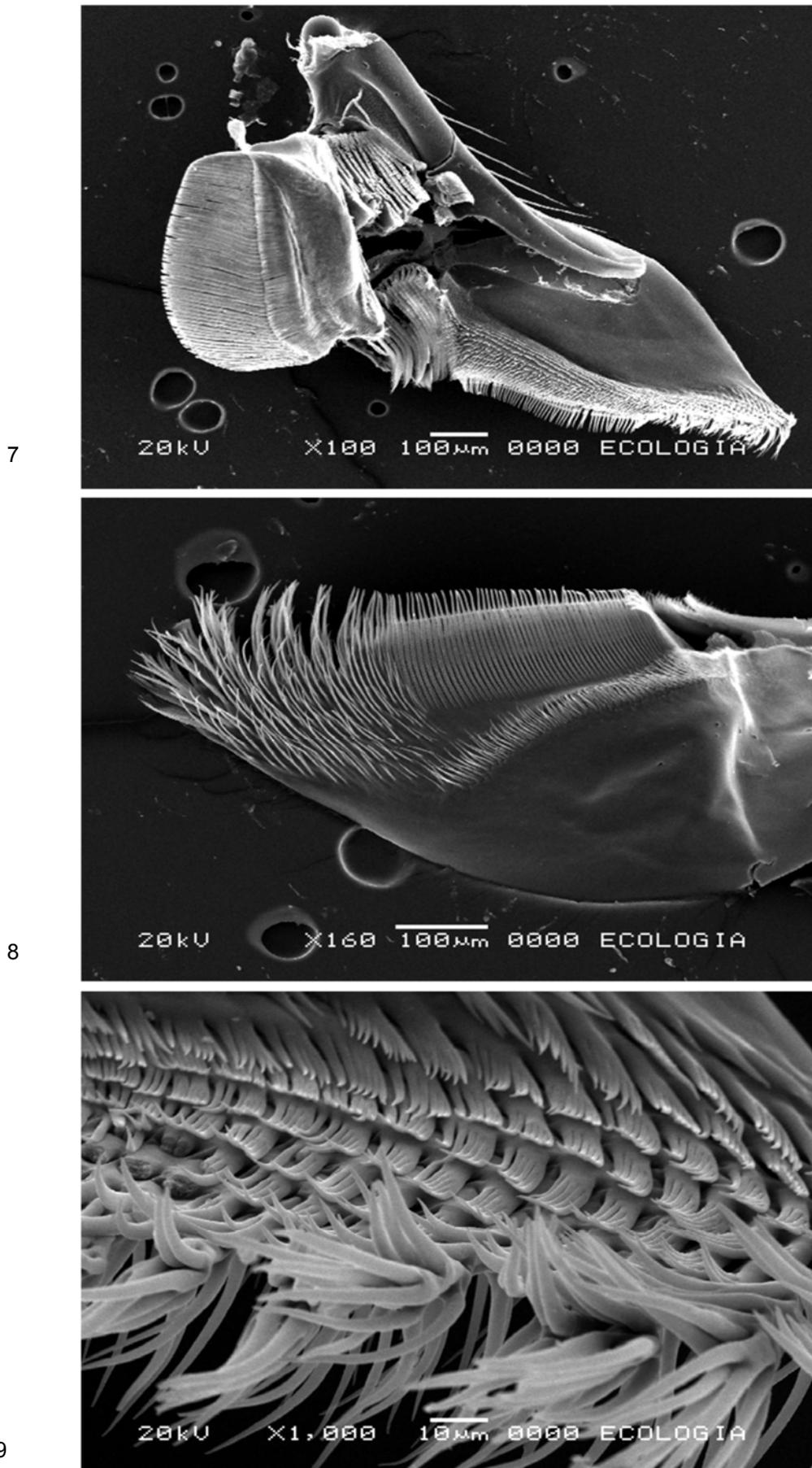


Fig. 7-9. *Canthon v. virens*. **7.** Vista ventral de la mandíbula derecha. **8.** Mandíbula derecha. Vista ventral del lóbulo incisor. **9.** Mandíbula izquierda. Sección del lóbulo incisor a grandes aumentos.
Fig. 7-9. *Canthon v. virens*. **7.** Ventral view of right mandible. **8.** Right mandible. Ventral view of incisor lobe. **9.** Right mandible. Portion of incisor lobe, area magnified.

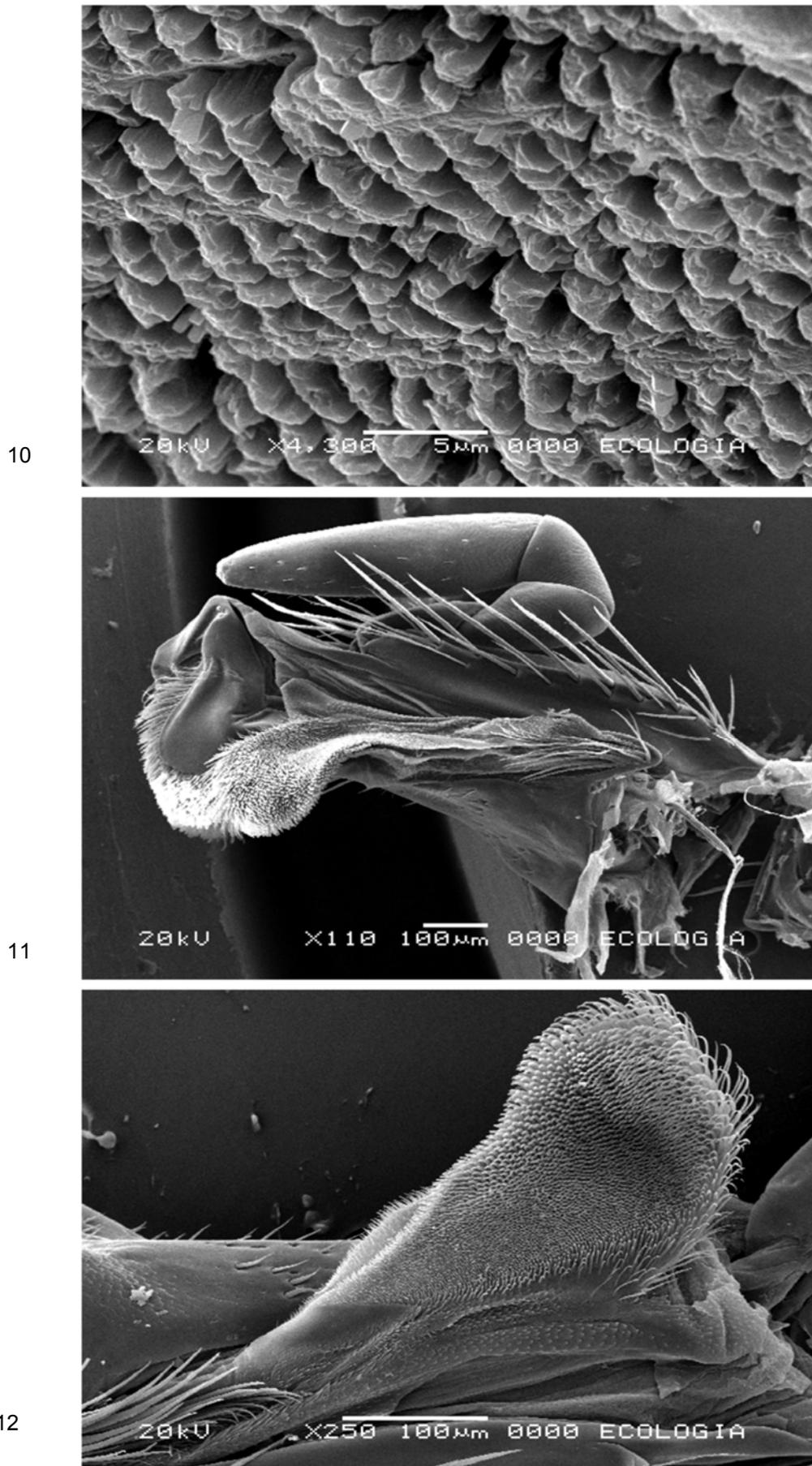


Fig. 10-11. *Canthon v. virens*. **10.** Mandíbula izquierda. Sección del lóbulo incisivo a grandes aumentos. **11.** Maxila izquierda, vista ventral. **Fig. 12.** *Canthon v. chalybreus*. Maxila izquierda, lacinia.
Fig. 10-11. *Canthon v. virens*. **10.** Left mandible. Portion of incisor lobe, area magnified. **11.** Ventral view of left maxilla. **Fig. 12.** *Canthon v. chalybreus*. Left maxilla, lacinia.

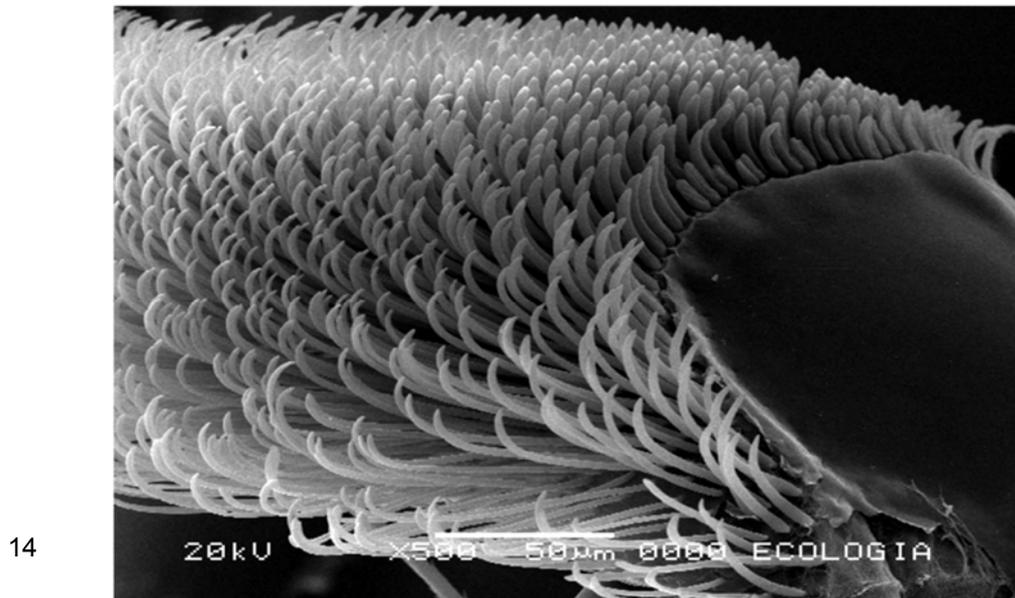
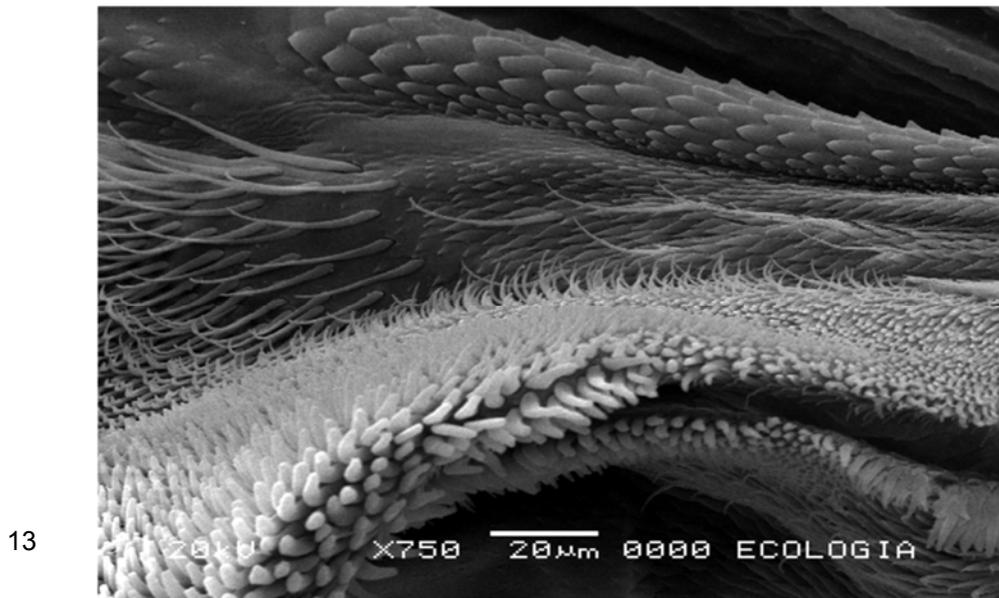


Fig. 13. *Canthon v. virens*. Maxila izquierda. Detalle de las sedas en la lacinia. **Fig. 14.** *Canthon v. chalybreus*. Maxila izquierda, galea.
Fig. 13. *Canthon v. virens*. Left maxilla. Detail of the setae in the lacinia. **Fig. 14.** *Canthon v. chalybreus*. Left maxilla, galea.

Bibliografía

- Borgmeier, T. 1937. *Canthon dives* Harold (Coleoptera, Copridae), predador das femeas de *Atta laevigata* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Revisita de Entomología* 7 (1): 117-118.
- Cooper, Robert. 1938. Notes on the internal anatomy of *Canthon laevis* Drury. *Iowa St. Coll. Jour. Sci.* 12: 461-466.
- Deloya, C. A. & Y. Lopez-Guerrero. 1998. The epipharynx of *Ataenius* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 52 (3): 222-232.
- Dellacasa, G. 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae)*. Museo Regionali di Scienze Naturali, Torino, Italia. Monografie, 463 pp.
- Edmonds, W. D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 49: 731-874.
- Edmonds, W. D. 1974. Internal anatomy of *Coprophanæus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 3(2): 257-272.
- Goidanich, A. & C. E. Malan. 1962. Sulla fonte di alimentazione e sulla microflora aerobica del nido pedotrofico e dell'apparato digerente delle larve di Scarabei coprofagi (Coleoptera Scarabaeidae). *Atti Accad. Sci. Torino*, 96: 575-628, 19 figs.
- Goidanich, A. & C. E. Malan. 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* Europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente della larva di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera Scarabaeidae). *Annali della Facoltà di Scienze Agrarie della Università degli Studi di Torino*, vol II: 213-378.
- Halffter, G. 1952. Notas sobre el género *Phanaeus*. 1. *Phanaeus quadridens* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ciencia (México), Revista Hispano-Americana de Ciencias Puras y Aplicadas*, 12 (3-4): 79-86.
- Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ciencia (México), Revista Hispano-Americana de Ciencias Puras y Aplicadas*, 20 (9-12): 225-320.
- Halffter, G. & E. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12-14: 312 pp.
- Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of the dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología A. C., México, 177 pp.
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. 481 pp.
- Hata, K. & W. D. Edmonds. 1983. Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Morphology and Embryology*, 12 (1): 1-12.
- Hertel, F. & G. R. Colli. 1998. The use of leaf-cutter ants, *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae), as a substrate for oviposition by the dung beetle *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae) in Central Brasil. *The Coleopterists Bulletin*, vol. 52 (2): 105-108.
- Larsen, T. H., A. Lopera & A. Forsyth. 2006. Extreme Trophic and Habitat Specialization by Peruvian Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 60 (4): 315-324.
- Lopez-Guerrero, Y. 2002. Anatomy and histology of the digestive system of *Cepholodesmius armiger* Westwood (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56 (1): 97-106.
- Lopez-Guerrero, I. y M. Zunino, 2007. Consideraciones acerca de la evolución de las piezas bucales en los Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeidae) en relación con diferentes regímenes alimenticios. *Interciencia* 32 (7): 482-489.
- Medina, C. A., C. H. Scholtz & B. D. Gill. 2003. Morphological variation and systematics of *Canthon* Hoffmannsegg 1817, and related genera of new world Canthonini dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl. Dtsch. Entomol. Z.* 50 (1): 23-68.
- Miller, A. 1961. The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) with reference to the ingestion of helminth eggs. *The Journal of Parasitology* 47: 735-744.
- Navajas, E. 1950. Manifestações de predatismo em Scarabaeidae do Brasil e alguns dados bionômicos de *Canthon virens* (Mannh.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ciencia e Cultura* 2 (4): 284-285.
- Nel, A. & C. H. Scholtz. 1990. Comparative morphology of the mouth parts of adult Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology Memoir No. 80, Department of Agricultural Development, Republic of South Africa*, 84 pp.
- Scholtz, C. H. & S. L. Chown. 1995. The Evolution of Habitat Use and Diet in the Scarabaeoidea: A Phylogenetic Approach. In: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera, Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Eds. J. Pakaluk and S.A. Ślipiński. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. Pags. 355-374.
- Silveira, F. A., J. C. Santos, L. R. Viana, S. A. Falqueto, F. Z. Vaz-de-Mello & G. W. Fernandes. 2006. Predation on *Atta laevigata* (Smith 1858) (Formicidae Attini) by *Canthon virens* (Manner. 1829) (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 19: 1-7.
- Umeya, K. 1960. A comparative morphology of the alimentary tract in the adults of Lamellicorn-Beetles (Coleoptera). *Memoirs of Faculty of Agricultural, Hokkaido University* 3: 60-113.

- Vaz-de-Mello, F. Z., J. N. Louzada & J. H. Schoereder. 1998. New data and comments on Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) associated with Attini (Hymenoptera: Formicidae). *The Coleopterists Bulletin* 52 (3): 209-216.
- Verdú, J. R. & E. Galante. 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History* 38: 705-715.
- Whiting, M. J. & W. Godwin. 1998. *Pogonomyrmex* Mayr harvester ants (Hymenoptera: Formicidae): An additional cost associated with dung beetle, *Canthon imitator* Brown (Coleoptera: Scarabaeidae), Reproduction? *The Coleopterists Bulletin* 52: 157-160.
- Young, O. P. 1998. Observations of Rove Beetle (Coleoptera: Staphylinidae) Predation on Dung Beetles (Scarabaeidae) in Panama. *The Coleopterists Bulletin* 52 (3): 217-221.
- Zunino, M. 1971. Importanza dell'apparato genitale femminile nella sistematica del genere *Onthopagus* Latr. (Coleoptera Scarabaeoidea). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 103 (1-2): 26-31.
- Zunino, M. 1978. L'armatura genitale negli Onthopagini: tecniche di preparazione e criteri di studio. *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, supplemento, 90: 21-26.