

RESPUESTA OLFATIVA DE LARVAS DE *PHYLLOPHAGA RAVIDA* Y *P. TUMULOSA* (MELOLONTHIDAE) A VOLÁTILES DE RAÍCES DE CUATRO PLANTAS HOSPEDERAS

¹María de Jesús MÉNDEZ-AGUILAR, ²Adriana E. CASTRO-RAMÍREZ,
²Julio C. ROJAS y ²Esperanza HUERTA-LWANGA

¹Posgrado, ²División de Sistemas de Producción Alternativos,
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n,
Ma. Auxiliadora, C. P. 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chis., MÉXICO.
acaastro@sclc.ecosur.mx

RESUMEN

En este trabajo se investigó la respuesta olfativa de larvas de terceros estadios de *Phyllophaga ravida* (Blanchard 1850) y *Phyllophaga tumulosa* (Bates 1888) ante las raíces de *Zea mays* L. (Gramineae), *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (Gramineae), *Phaseolus vulgaris* L. (Leguminosae) y *Physalis philadelphica* Lam. (Solanaceae). Se utilizó un olfatómetro “Y”, con una raíz de papel filtro como testigo; las larvas de *P. ravida* no mostraron preferencia olfativa por ninguna de las raíces probadas; mientras que las larvas de *P. tumulosa* prefirieron la del tomate verde. En terrarios de cristal se sembraron una planta de maíz (control) y otra de frijol o tomate verde, y se infestaron con dos larvas de *P. ravida* o de *P. tumulosa*, excepto los testigos, para registrar la preferencia hacia un tipo de raíz en el suelo. Las larvas de *Phyllophaga ravida* tuvieron mayor presencia en las raíces del maíz que en las del frijol o del tomate verde y aumentaron significativamente de peso en las combinaciones frijol-maíz y tomate verde-maíz. Las larvas de *P. tumulosa* prefirieron las raíces del tomate verde que las del maíz o del frijol, y aumentaron significativamente de peso en la combinación tomate verde-maíz. La preferencia olfativa de *P. tumulosa* por la raíz del tomate verde se corroboró en los terrarios.

Palabras clave: olfatómetro, insectos edáficos, complejo “gallina ciega”, plaga agrícola, Gramineae, Leguminosae, Solanaceae.

ABSTRACT

The olfactory responses of third instar larvae of *Phyllophaga ravida* (Blanchard 1850) and *Phyllophaga tumulosa* (Bates 1888) to *Zea mays* L. (Gramineae), *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (Gramineae), *Phaseolus vulgaris* L. (Leguminosae) and *Physalis philadelphica* Lam. (Solanaceae) roots were studied in the laboratory. The olfactory response was investigated using a “Y” olfactometer. *P. ravida* larvae did not show any preference for roots of any of the four plant species, while *P. tumulosa* larvae preferred green tomato roots. The preference of both species of larvae for roots of maize, bean or green tomato was investigated in a glass terrarium. *Phyllophaga ravida* larvae were more frequently found in maize roots than in bean or green tomato roots, and larvae of this species increased significantly their weight in the combinations between bean-maize and green tomato-maize.

Phyllophaga tumulosa larvae preferred green tomato roots to those of maize or beans and increased significantly their weight in the green tomato-maize combination. The olfactory preference of *P. tumulosa* for green tomato roots was corroborated in the terrariums.

Key words: olfactometer, underground insects, complex “white grubs”, agricultural pests, Gramineae, Leguminosae, Solanaceae.

INTRODUCCIÓN

Los volátiles son importantes señales para muchos artrópodos; los insectos usan el olor para encontrar su alimento, pareja o evitar depredadores (Hochberg *et al.* 2003). Los insectos que viven en ambientes sobre el suelo poseen varios órganos olfativos y visuales, los cuales les sirven para localizar su alimento antes de llegar a contactarlo; sin embargo, los insectos edafícolas (fitófagos) localizan los hospederos orientándose hacia ellos (Branson 1982) más por movimientos aleatorios (Jones & Coaker 1978). Al respecto, Branson (1982) y Sutherland (1972) mencionan que los insectos subterráneos podrían agregarse alrededor del origen odorífero. En el caso de la “gallina ciega” (inmaduros de Coleoptera: Melolonthidae) se cuenta con poca información sobre los mecanismos disponibles para la localización de su planta hospedera; por lo que en algunos casos es fácil asumir que existe una quimiotaxia en la liberación química por las raíces (Prot 1980).

En la región Altos del estado de Chiapas se tiene evidencia de la importancia económica del complejo “gallina ciega” en la agricultura de subsistencia (Méndez-Aguilar 2003), puede generar pérdidas económicas entre 36 y 42 % de la producción de maíz (Castro-Ramírez *et al.* 2006).

A pesar de ello, se ha investigado poco sobre la biología y comportamiento de esta plaga; cuyo conocimiento puede eventualmente llevar a diseñar mejores estrategias de control. Con respecto a su comportamiento olfativo se conoce que las hembras de algunas especies de melolontidos son atraídas por los volátiles de plantas (Hansson *et al.* 1999). Sin embargo, también es meritorio conocer si las larvas localizan su alimento por medio de compuestos químicos provenientes de las raíces de plantas presentes en las parcelas agrícolas.

Se ha documentado que la orientación de las larvas hacia diferentes fuentes de alimento es mediada principalmente por los compuestos químicos emitidos por las plantas hospederas (Sutherland & Hillier 1974). En Nueva Zelandia, las larvas de *Costelytra zealandica* (White) (Coleoptera: Scarabaeidae) responden a sustancias volátiles que pueden desprender las raíces de especies forrajeras jóvenes, como *Lotus pedunculatus* Cav. (Leguminosae) (Osborne & Boyd 1974; Sutherland & Hillier 1974). García-López y colaboradores (2006) señalan que cinco especies de la familia Melolonthidae presentes en las parcelas agrícolas de la región Altos de Chiapas se alimentan de *Physalis philadelphica* Lam. (Solanaceae), pero no indican si las larvas

la preferirían aun en presencia de maíz (*Zea mays* L., Gramineae). Para Tamaulipas, se ha encontrado una baja densidad larval en cultivos de maíz asociados con frijol (Rodríguez del Bosque 1984), lo que sugiere que este cultivo podría afectar el comportamiento de las larvas.

En Los Altos de Chiapas se produce el maíz prácticamente en monocultivo, aunque está presente como arvense el pasto *Cynodon dactylon* (L.) Pers. (Gramineae); algunos productores asocian el frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.), y realmente pocos toleran o fomentan el desarrollo del tomate de hoja o miltomate (*Physalis philadelphica*) en las parcelas.

Con base en ello se desarrolló la presente investigación con el propósito de evaluar la respuesta olfativa de los terceros estadios larvales de *Phyllophaga ravida* (rizófaga estricta) y *Phyllophaga tumulosa* (rizófaga facultativa) a las raíces de *Zea mays*, *Phaseolus vulgaris*, *Physalis philadelphica* y *Cynodon dactylon*; lo cual podría ayudar al manejo del complejo “gallina ciega”.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico. A inicios de agosto de 2006 se recolectaron larvas de terceros estadios en parcelas con cultivo de maíz de los municipios de Teopisca, San Cristóbal y Amatenango del Valle, Chiapas; revisando los primeros 10 cm de suelo entre las plantas de maíz del manchón con daño evidente por las larvas (plantas pequeñas, acamadas y amarillentas). Las larvas se colocaron en recipientes individuales de plástico (50 ml) con 38 g de suelo húmedo y, posteriormente, en el laboratorio (ECOSUR-San Cristóbal) se determinaron por medio de claves dicotómicas y descripciones (Morón 1986; Ramírez-Salinas & Castro-Ramírez 1998; Ramírez-Salinas *et al.* 2000). Las larvas se alimentaron, en promedio durante 30 días, con trozos de zanahoria, y tres días antes de los bioensayos se les suspendió la dieta. Las larvas muertas se conservaron en alcohol al 80 %, y forman parte de la colección entomológica de la línea Diversidad en Sistemas de Cultivos-ECOSUR.

Las raíces del tomate verde (*P. philadelphica*), frijol (*P. vulgaris*) y pasto (*C. dactylon*) se eligieron por tratarse de plantas presentes en parcelas de maíz en la región Altos de Chiapas. Las plantas de *P. philadelphica* y *C. dactylon* fueron recolectadas en las parcelas agrícolas, la primera como plántula y la segunda en estolones. Se trasplantaron (a inicios de agosto) y mantuvieron en un invernadero de ECOSUR. *Zea mays* (criollo comiteco “blanco bolita”) y *P. vulgaris* (criollo “gato”) se sembraron en una parcela agrícola de Amatenango del Valle; el primero a finales de mayo y el frijol el 19 de junio, cuando el maíz tenía 60 cm de alto y de seis a siete hojas. El maíz se extrajo a los tres meses de

sembrado, cuando empezaba a espigar, y el frijol a dos meses de edad; ambos se trasplantaron en bolsas de plástico negro (45 X 32 cm) y llevaron al invernadero, en donde se les aplicó riego cada dos días con 2 l de agua al maíz y 1 l al frijol.

Bioensayos en olfatómetro “Y”. Este aparato es similar en diseño y operación al descrito por Ruiz *et al.* (2003), se usó en cuarto oscuro con una mínima intensidad de luz roja (40 watts). Cada brazo del tubo “Y” estaba unido a un contenedor de cristal (4.5 cm de diámetro y 15 cm de alto), en uno de los cuales se tenía la raíz a probar y en el otro el testigo; ambos contenedores estuvieron unidos a un flujómetro, que a su vez se conectaba a una bomba de aire, con lo cual se controló la cantidad que pasó primero por los contenedores y luego por todo el tubo “Y”. El flujo de aire utilizado fue previamente estandarizado para cada especie. Esto consistió en dejar pasar cierta cantidad de aire por los dos contenedores vacíos, considerando como adecuado aquél con el que después de 40 individuos probados se obtuvo una proporción de respuesta de 50:50 hacia cada contenedor. El flujo de aire utilizado fue de 0.3 ml/min para *P. tumulosa* y de 0.2 ml/min para *P. ravidia*. Los bioensayos se realizaron de 9:30 a 13:30 h para *P. tumulosa*, con temperatura ambiente promedio de 20.2 °C y humedad relativa de 61.5 %; y de 15:00 a 19:00 h para *P. ravidia*, con condiciones ambientales de 20.3 °C y 64.4 % de humedad relativa.

La cantidad de raíces frescas utilizadas en los bioensayos, luego de quitarles con cuidado el suelo, fueron de 0.5 g para el frijol, maíz y pasto, mientras que para la raíz del tomate verde fue de 0.3 g. La cantidad de raíces utilizadas se determinó en bioensayos preliminares, además de considerar la disponibilidad de las plantas y su arquitectura radical.

Para evitar posibles sesgos, el tubo “Y” se lavó (con agua y jabón para cristalería de laboratorio y secado a 100 °C durante 15 min) después de registrar la respuesta de 12 larvas; mientras que los contenedores con los tratamientos se lavaron después de utilizar una raíz por 40 min. Como testigo se elaboró una raíz con papel filtro con el mismo peso de la planta utilizada. La disposición en los contenedores del tratamiento y el testigo se fue alternando después de cada repetición. En total se probaron 110 larvas de cada especie por tratamiento; sin embargo, los datos útiles, cuando las larvas llegaron al testigo o al tratamiento, finalmente fueron de 101 para *P. ravidia* y 104 para *P. tumulosa*. Las larvas con todo y suelo se colocaron sobre un papel, y cuando empezaron a moverse se colocaron al inicio del tubo “Y”; esto aseguraba que las larvas caminaran dentro del tubo; se colocaron tiras de papel filtro dentro del tubo para evitar que las larvas resbalaran en el vidrio.

Bioensayos en terrarios. Para evaluar la preferencia larval por las raíces del maíz, frijol o tomate verde, se utilizaron 11 terrarios de cristal, cada uno con una longitud

de 2.50 m, 30 cm de profundidad y 10 cm de ancho, cada terrario se dividió en cinco sub-rectángulos (con 50 cm de longitud), aislados entre sí, considerados como unidades experimentales (UE); las paredes de los terrarios se cubrieron externamente con plástico negro para no afectar el comportamiento larval y poder retirarlo para observarlas.

Las UE se llenaron con suelo (20 cm de profundidad) y se humedeció a capacidad de campo (39.21 %); en cada una se sembraron aleatoriamente dos plantas, una de maíz y otra de frijol o tomate verde. La siembra del frijol y del maíz fue directa a inicios del mes de agosto, dejando una planta por cultivo en cada UE. Las plantas de tomate verde se extrajeron de una parcela agrícola, en promedio tenían 33 cm de altura con presencia de flores y de tres a cinco frutos pequeños al momento de ser transplantadas a los terrarios, a mediados de agosto. Se hicieron nueve repeticiones para cada combinación de plantas y para cada especie evaluada; además de nueve repeticiones para los testigos (sin larvas).

Cada UE se infestó con dos larvas de la especie (*P. ravidia* o *P. tumulosa*) que correspondía de acuerdo al tratamiento (excepto los testigos), colocándolas a 3 cm de profundidad justo entre las dos plantas a la mitad de la UE. En ese momento las plantas de maíz tenían 39 cm de alto con tres hojas; el frijol una altura de 26 cm con dos hojas maduras y brote con tres hojas en la guía; y el tomate las características señaladas. Antes de la infestación y al final del experimento se pesaron las larvas utilizadas.

Se realizaron tres revisiones al día (de 8:00 a 11:00 am, de 12:00 a 3:00 pm y de 4:30 a 7:30 pm); anotando por tratamiento y repetición la fecha y hora de observación, posición y movimiento de las larvas, presencia de galerías y características de las plantas. Veinte días después de la infestación se levantó el experimento registrando la posición y actividad de la larva en ese momento, así como los pesos de las raíces de las plantas (de tratamientos y testigos).

Análisis estadísticos. Para analizar la respuesta de las larvas en el olfatómetro se hicieron pruebas de ji-cuadrada. La preferencia de las larvas por un tipo de raíces en los terrarios, por especie y combinación de plantas (frijol-maíz y tomate verde-maíz), se analizó por medio de la prueba de la razón de verosimilitud (o método G), con un alfa = 0.05; únicamente se consideraron las observaciones con clara presencia de larvas (n = 88) con o sin movimiento dentro de la UE; esta prueba además de considerar la respuesta del insecto ante dos diferentes opciones, incluye el fenómeno de sobredispersión (el comportamiento diario cambia, según las condiciones ambientales o biológicas del insecto) (Méndez-Olán & Ramírez-Valverde 2001). También se utilizó la prueba t-simple para comparar por especie y combinación de plantas los pesos iniciales y finales de larvas, así como los pesos de las raíces de las plantas, con y sin larvas.

RESULTADOS

Bioensayos en olfatómetro “Y”

Phyllophaga ravida no mostró preferencia olfativa significativa (Figura 1) por ninguna de las raíces en comparación con la raíz control: tomate verde ($X^2 = 3.44$, $P = 0.06$), maíz ($X^2 = 1.44$, $P = 0.23$), frijol ($X^2 = 0.25$, $P = 0.62$) y pasto ($X^2 = 0.10$, $P = 0.92$).

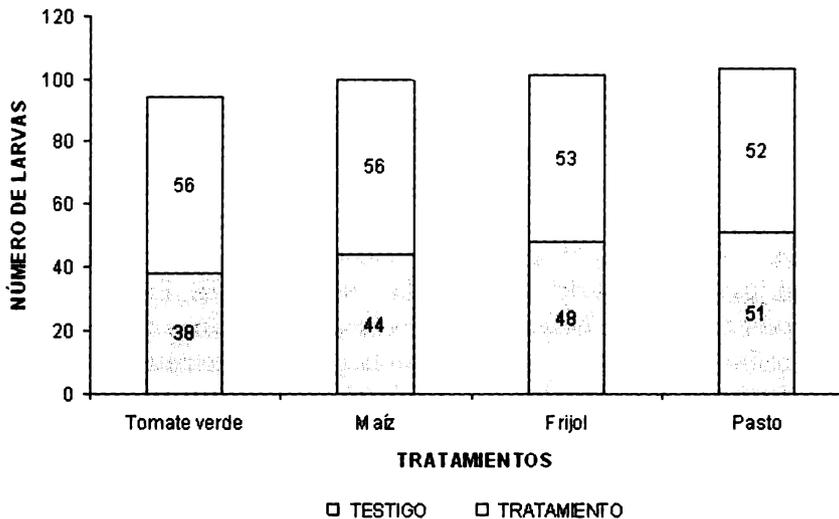


Figura 1

Respuesta olfativa de larvas de terceros estadios de *P. ravida* a diferentes raíces con respecto al testigo. Tratamientos: TV = tomate verde, M = maíz, F = frijol y P = pasto.

Las larvas de *P. tumulosa* prefirieron las raíces del tomate verde ($X^2 = 4.88$, $P = 0.03$) sobre la raíz control, y no las del maíz ($X^2 = 0.10$, $P = 0.92$), pasto ($X^2 = 1.58$, $P = 0.21$), o frijol ($X^2 = 3.57$, $P = 0.06$) (Figura 2).

Bioensayos en terrarios

Las larvas fueron principalmente activas durante las primeras horas del día. Las larvas de *P. ravida* prefirieron con mayor frecuencia las raíces del maíz (Figura 3) sobre las del frijol ($G = 40.30$, $gl = 1$, $P < 0.05$) o del tomate verde ($G = 31.64$, $gl = 1$, $P < 0.05$). Las larvas de *P. tumulosa* mostraron mayor preferencia por permanecer cerca de las raíces del tomate verde ($G = 18.79$, $gl = 1$, $P < 0.05$) o del frijol ($G = 19.05$, $gl = 1$, $P < 0.05$) que de las raíces del maíz (Figura 3).

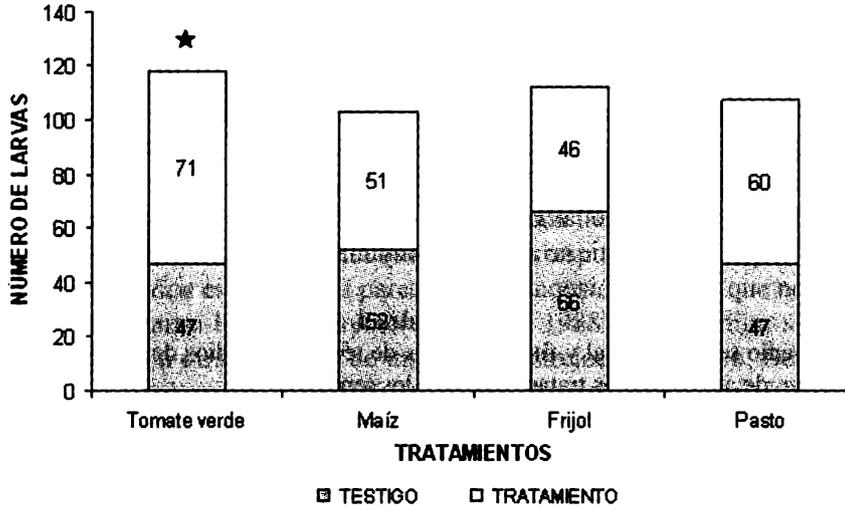


Figura 2

Respuesta olfativa de las larvas de terceros estadios de *P. tumulosa* a diferentes raíces con respecto al testigo. Tratamientos: TV = tomate verde, M = maíz, F = frijol y P = pasto. La barra con * tiene diferencia significativa.

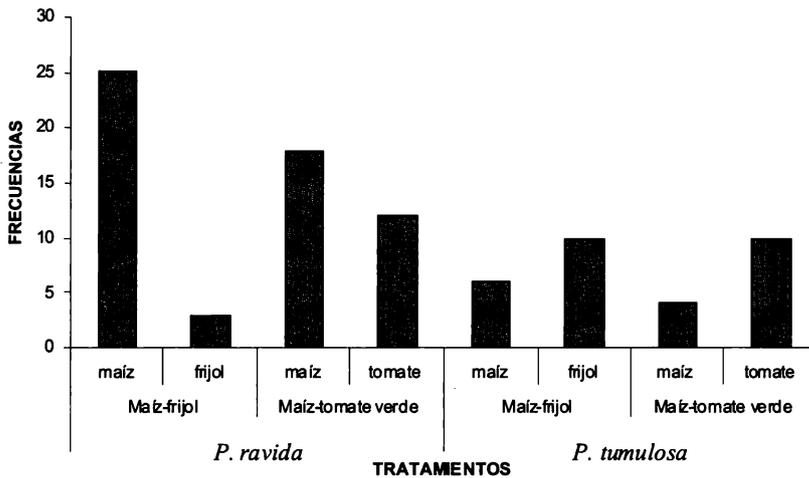


Figura 3

Frecuencia observada de la presencia de larvas de dos especies de *Phyllophaga* en los sistemas radicales del maíz, frijol o tomate verde.

El peso inicial y final de las larvas de *P. ravidata* varió significativamente en los tratamientos frijol-maíz y tomate verde-maíz; mientras que con las larvas de *P. tumulosa* solamente se observaron diferencias en el tratamiento tomate verde-maíz (Cuadro 1). En el tratamiento frijol-maíz las larvas de *P. ravidata* consumieron significativamente las raíces del maíz, pero evitaron notoriamente las raíces de frijol. En ninguno de los casos con larvas de *P. tumulosa* se registraron diferencias significativas en el peso de las raíces con respecto a las plantas testigo (Cuadro 2), lo que sugiere que esta especie se alimentó muy marginalmente de las plantas ofrecidas.

Cuadro 1

Peso promedio (\pm E.E) inicial y final de larvas de terceros estadios de *Phyllophaga ravidata* y *P. tumulosa*, de acuerdo a los tratamientos en los terrarios.

TRATAMIENTO	PESO INICIAL (g)	PESO FINAL (g)	VALOR DE t	VALOR DE P
<i>P. ravidata</i>				
Frijol-maíz	0.48 \pm 0.04	0.80 \pm 0.03	6.58	0.00
Tomate verde-maíz	0.49 \pm 0.04	0.72 \pm 0.05	4.07	0.00
<i>P. tumulosa</i>				
Frijol-maíz	0.48 \pm 0.03	0.54 \pm 0.04	1.17	0.25
Tomate verde-maíz	0.44 \pm 0.03	0.54 \pm 0.02	2.96	0.01

Cuadro 2

Pesos promedio (\pm E.E) de raíces de las plantas con y sin presencia de larvas de *Phyllophaga ravidata* y *P. tumulosa* en los bioensayos en terrarios.

TRATAMIENTO	PLANTA	RAÍZ CON LARVA (g)	RAÍZ SIN LARVA (g)	VALOR DE t	VALOR DE P
<i>P. ravidata</i>					
Frijol-maíz	Maíz	1.71 \pm 0.52	5.79 \pm 1.54	5.58	0.00
	Frijol	4.41 \pm 1.14	4.29 \pm 0.31	0.1	0.91
Tomate verde-maíz	Maíz	3.21 \pm 1.09	5.59 \pm 0.55	1.95	0.07
	Tomate verde	3.82 \pm 0.57	5.48 \pm 1.06	1.38	0.19
<i>P. tumulosa</i>					
Frijol-maíz	Maíz	5.54 \pm 1.13	5.79 \pm 1.54	0.19	0.85
	Frijol	4.07 \pm 0.51	4.29 \pm 0.31	0.32	0.76
Tomate verde-maíz	Maíz	4.82 \pm 0.87	5.59 \pm 0.55	0.75	0.47
	Tomate verde	5.30 \pm 1.97	5.48 \pm 1.06	0.12	0.91

DISCUSIÓN

Las larvas de *Phyllophaga ravida*, consideradas como rizófagas estrictas (Castro-Ramírez *et al.* 2001), no fueron atraídas por los volátiles de las raíces probadas; esta falta de respuesta pudo deberse a diversos factores, como los descritos a continuación.

Se desconoce si para los inmaduros de melolóntidos tiene alguna importancia el ritmo circadiano, en los trabajos enfocados a buscar la respuesta olfativa de las larvas de *Costelytra zealandica* este factor al parecer no fue considerado, ya que no indican la hora en que realizaron los bioensayos (Galbreath, 1988); algo similar sucede en trabajos realizados con otras familias de insectos (Castrejón *et al.* 2006; Bernklau & Bjostad 1998). En el presente estudio, por especie se realizaron bioensayos preliminares en diferentes horarios durante el día y la noche, para identificar el horario de actividad de las larvas; sin embargo, sería importante realizar experimentos sistematizados (en horarios y repeticiones) enfocados a conocer si la hora del día influye en la respuesta de la larva, como se ha realizado con adultos de *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) (Rojas 1999).

Con larvas edafícolas de *Diabrotica virgifera virgifera* Le Conte (Coleoptera: Chrysomelidae) se ha usado suelo o sustrato inerte en el tubo "Y" para simular la condición natural de la larva (Bernklau & Bjostad 1998), con ello los autores consideran que la respuesta olfativa es más confiable; pero cada repetición la realizan entre una y cuatro horas, tiempo en el que se considera que los movimientos de las larvas dejan de ser al azar y se orientan con mayor confiabilidad a las raíces de las plantas probadas (Branson 1982). Esto resultó inviable en el presente trabajo debido a que el periodo de actividad larval nunca fue mayor a cuatro horas, y cuando se usó suelo en el olfatómetro las larvas se enterraron e inmovilizaron por más de 40 minutos; así que para poder cubrir el número de repeticiones adecuado por especie se optó por usar papel filtro solo para evitar que la larva resbalara en el vidrio. Sin embargo, no se descarta que esto haya influido en la falta de respuesta de las larvas de *P. ravida*.

Otro factor posiblemente involucrado en dicha conducta es la condición de las raíces usadas, ya que naturalmente (una raíz completa, viva con todo y suelo) pueden desprender una mezcla de compuestos diferentes a los liberados en los bioensayos. Se ha registrado que las larvas subterráneas se orientan hacia su alimento por una mezcla entre el CO₂ y el metabolito específico de su planta hospedera (Jones & Coaker 1978; Galbreath 1988). Al respecto Bernklau & Bjostad (1998) encontraron que la respuesta de la larva de *Diabrotica virgifera* está condicionada a ciertas concentraciones de CO₂ en el tratamiento o testigo, además de la importancia de los volátiles emitidos por los compuestos probados, concluyendo que la larva es atraída por el CO₂ más volátiles presentes en semillas germinadas y plántulas de maíz; sin

dejar a un lado la sensibilidad de la larva en sus primeros estadios (Bernklau & Bjostad 1998). Lo anterior ha sido confirmado para el caso de melolóntidos, específicamente con larvas de *Costelytra zealandica* (Sutherland 1972) y *Melolontha vulgaris* (Klingler 1957), en donde la primera no solo fue atraída por los volátiles de la raíz sino también por extractos de cloroformo, por lo que la especie puede ser sensible al CO₂; como sucede con los elatéridos (Sutherland 1972), los cuales son atraídos por la germinación de las semillas principalmente por la producción de CO₂, aunque las raíces también liberan este compuesto en menores cantidades en comparación a muchos otros compuestos (Minchin & Pate 1973).

Branson (1982) menciona que la larva de *Diabrotica virgifera* aparentemente tiene poca o nula habilidad para identificar sus plantas hospederas a una distancia relativamente corta, con base en ello el autor sugiere que el reconocimiento lo haga por el receptor del gusto y no por largos intervalos del receptor olfatorio, el cual aparentemente identifica solamente señales de raíces vivas en general.

En el presente trabajo el factor odorífero aparentemente resultó importante para *P. tumulosa* al preferir las raíces del tomate verde, lo cual se corroboró en los terrarios; sin embargo, *P. ravidata* al parecer se guía por la recepción gustativa. Aunque para confirmarlo es necesario realizar trabajos al respecto, pues se ha comprobado que, en condiciones de campo, las larvas una vez que no tienen alimento migran hacia otra planta de maíz y recorren al menos 90 cm, que es la distancia promedio entre plantas en las parcelas de la región Altos de Chiapas (Méndez-Aguilar 2003). Resulta importante continuar realizando este tipo de bioensayos, quizás considerando menos repeticiones en mayores intervalos de tiempo, o usando aparatos comportamentales mejor adaptados a la condición natural de estos inmaduros, como es el olfatómetro satelital (Bernklau & Bjostad 1998).

Se esperaba que *P. ravidata*, por alimentarse de las raíces del maíz, pudiera tener una tendencia clara a preferir este cultivo dentro del tubo “Y”, sin embargo no fue así; lo cual también puede deberse a que en las parcelas agrícolas, en los manchones de plantas con daño evidente por la plaga, coexisten varias larvas de la misma o de otras especies, y es probable que en la búsqueda de alimento en un área específica pueda interferir la presencia de sus con-específicos en las raíces de las plantas, debido a que si hay otras larvas alimentándose del maíz se desprenderán ciertos volátiles que orientarán a la larva a un alimento seguro. Esto se ha observado con larvas fitófagas de la parte aérea de las plantas, como el caso de *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae), cuando las larvas no están presentes (plantas no dañadas) los compuestos liberados por las plantas son mínimos y comunes (ejemplo volátiles verdes), pero cuando las plantas son dañadas por esas larvas, hay liberación de linalol (daño después de seis horas), lo cual ayuda a la agregación de las larvas hacia el maíz (Carroll et al. 2006).

La preferencia alimentaria larval se ha investigado por la necesidad de entender las respuestas de los insectos a diferentes plantas, para predecir los efectos de su combinación en campo (Kain *et al.* 1975; Kain & Atkinson 1976). El maíz es uno de los principales cultivos del que se alimentan las larvas del complejo “gallina ciega” en Los Altos; en este trabajo se constató que *P. ravidia* prefirió alimentarse del maíz que de tomate verde o frijol. Se ha indicado que el frijol evita la oviposición de los melolóntidos (Rodríguez del Bosque 1984; Chamberlin & Callenbach 1943). La presencia del frijol en las parcelas puede causar efectos detrimentales en la población larval, al no alimentarse de las raíces de este cultivo. Para indicar que esta planta ejerce un efecto de repelencia es necesario realizar bioensayos puntuales de fago-repelencia.

La falta de alimentación larval puede afectar directamente en su fecundidad; se sabe que las hembras adultas de *C. zealandica* no se alimentan hasta después de colocar su primer grupo de huevecillos, los cuales contienen más del 80 % del número total de huevos puestos (Farrell 1975; Pottinger 1976); por lo que es fundamental la alimentación de la larva ya que la mayoría de los huevecillos puestos en campo, son principalmente producto de las reservas grasas acumuladas por las larvas que por el alimento de los adultos (East & King 1977); aunque este comportamiento de oviposición no ha sido registrado como un patrón general para todas las especies de esta familia, incluyendo las especies estudiadas en este trabajo.

En cuanto a la relación de la alimentación con los pesos larvales, se puede decir que *P. ravidia*, al tener mayor tamaño corporal que *P. tumulosa* necesita más alimento; lo cual se reflejó en el menor peso de la raíz en las plantas de maíz infestadas con la primera especie.

Phyllophaga tumulosa notoriamente (pero no significativa estadísticamente) prefirió las raíces de tomate verde y frijol sobre las del maíz; la ligera o moderada herbivoría de estas larvas pudo haber provocado la regeneración de sus raíces (respuesta de compensación); lo que ocasiona el funcionamiento normal de la planta o permite la distribución más eficiente de los nutrimentos (Andersen 1987; Murray *et al.* 2002). Se ha registrado que el maíz puede tolerar la herbivoría en sus raíces de *Diabrotica virgifera* en etapas tempranas de su desarrollo, sin ocasionar pérdida en su biomasa, y provocar un crecimiento compensatorio en la planta; sin embargo esto depende del desarrollo fenológico o de la intensidad del ataque del herbívoro (Godfrey *et al.* 1993), además de la humedad y contenido de nitrógeno disponibles en el suelo para la planta (Dunn & Frommelt 1998), ya que de lo contrario la planta sufre serios daños por la herbivoría (Crutchfield *et al.* 1995).

Los experimentos en terrarios permitieron conocer algunos aspectos comportamentales que pueden estar sucediendo en estado natural; sin embargo, es fundamental considerar que en una planta de maíz se encuentran variadas cantidades de larvas de diferentes especies (Castro-Ramírez *et al.* 2005), con distintos hábitos

alimentarios (Castro-Ramírez *et al.* 2001); por ello es importante realizar trabajos a futuro que consideren la competencia inter e intra específica de las larvas.

Este trabajo aporta información básica que permite sugerir algunas recomendaciones en campo para el manejo de la plaga, como asociar el frijol con el maíz, o en las parcelas no eliminar las arvenses importantes como el tomate verde, ya que la diversidad de raíces ofrecen mayores opciones de alimento a los insectos fitófagos edáficos.

AGRADECIMIENTOS

A Concepción Ramírez-Salinas, Noé Samuel León, Miguel Ángel López Anaya, Manuel Gutiérrez Gómez, Jesús Carmona, Silvestre Trujillo, Olinda Velázquez, Juan Carlos Polanco, Raúl Constantino, Eduardo Velázquez, Ana Iris Márquez Castro, Vianey Cajero, Ericka Brand, Javier Gómez, Romeo Sántiz y Cutberto Pacheco Flores, por su valioso apoyo. A José Aguilar por otorgarme su confianza y todas las facilidades para trabajar en su parcela. Al financiamiento otorgado por el Programa de Apoyo a Tesis de Maestría y la línea Diversidad en Sistemas de Cultivo de El Colegio de La Frontera Sur.

LITERATURA CITADA

- Andersen, D. C.** 1987. Belowground herbivory in natural communities- a review emphasizing fossorial animals. *Q. Rev. Biol.* 62: 261-286.
- Bernklau, E. J. & L. B. Bjostad.** 1998. Reinvestigation of host location by western corn rootworm larvae (Coleoptera: Chrysomelidae): CO₂ is the only volatile attractant. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 1331-1340.
- Branson, T. F.** 1982. Olfactory response of larvae of *Diabrotica virgifera virgifera* to plant roots. *Entomol. Exp. Appl.* 31: 303-307.
- Carroll, M. J., E. A. Schmelz, R. L. Meagher & P. E. A. Teal.** 2006. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to volatiles from herbivore-damaged maize seedlings. *J. Chem. Ecol.* 32: 1911-1924.
- Castrejón, F., A. Virgen & J. Rojas.** 2006. Influence of chemical cues from host plant on the behavior of neonate *Estigmene acrea* larvae (Lepidoptera: Arctiidae). *Environ. Entomol.* 35: 700-707.
- Castro-Ramírez, A. E., J. A. Cruz-López, H. Perales Rivera, C. Ramírez-Salinas & L. Hernández López.** 2001. Composta y rizofagia de cuatro especies de *Phyllophaga* bajo invernadero. pp. 1-8. In: *Memorias de la V Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología*. Quito, Ecuador.
- Castro-Ramírez, A. E., H. Delfín González, V. Parra Tabla & M. A. Morón.** 2005. Fauna de melolontidos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al maíz (*Zea mays* L.) en Los Altos de Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 44(3): 339-365.
- Castro-Ramírez, A. E., H. R. Perales-Rivera & V. Parra-Tabla.** 2006. Propuesta metodológica para la evaluación del daño ocasionado por “gallina ciega” (Coleoptera) al

- maíz (*Zea mays* L.). pp. 163-180. In: A. E. Castro-Ramírez, M. A. Morón & A. Aragón García. (Eds.). *Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edafícolas*. ECOSUR, Fundación PRODUCE Chiapas, BUAP. Puebla, México.
- Chamberlin, T. R. & J. A. Callenbach.** 1943. Oviposition of June beetles and the survival of their offspring in grasses and legumes. *J. Econ. Entomol.* 36: 681-688.
- Crutchfield, B. A., D. A. Potter & A. J. Powell.** 1995. Irrigation and nitrogen fertilization effects on white grub injury to Kentucky bluegrass and tall fescue turfgrass. *Crop Sci.* 35: 1122-1126.
- Dunn, J. & K. Frommelt.** 1998. Effects of below-ground herbivory by *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera) on biomass allocation and carbohydrate storage of maize. *Appl. Soil Ecol.* 7: 213-218.
- East, R. & P. D. King.** 1977. Effects of botanical composition of pastures on insect pest population. *N. Z. Entomol.* 6: 273-278.
- Farrell, J. A. K.** 1975. Effects of food plant species on the weight loss, survival, and fecundity of adults *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *N Z J. Agric. Res.* 18: 303-305.
- Galbreath, R. A.** 1988. Orientation of grass grub *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Scarabaeidae) to a carbon dioxide source. *N. Z. Entomol.* 11: 6-7.
- García-López, O., A. E. Castro-Ramírez, A. Flores-Ricárdez & C. Ramírez-Salinas.** 2006. Evaluación del daño a las raíces de leguminosas y solanáceas por “gallina ciega” (Coleoptera: Melolonthidae). pp. 135-146. In: A. E. Castro-Ramírez, M. A. Morón & A. Aragón García. (Eds.). *Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edafícolas*. ECOSUR, Fundación PRODUCE Chiapas, BUAP. Puebla, México.
- Godfrey, L. D.; L. J. Meinke & R. J. Wright.** 1993. Vegetative and reproductive biomass accumulation in field corn: response to root injury by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.* 86: 1557-1573.
- Hansson, B. S., M. C. Larsson & W. S. Leal.** 1999. Green leaf volatile-detecting olfactory receptor neurons display very high sensitivity and specificity in a scarab beetle. *Physiol. Entomol.* 24: 121-126.
- Hochberg, M. E., G. Bertault, K. Poitrineau & A. Janssen.** 2003. Olfactory orientation of the truffle beetle, *Leiodes cinnamomea*. *Entomol. Exp. et Appl.* 109: 147-153.
- Jones, O. T. & Coaker T. H.** 1978. A basis for host plant finding in phytophagous larvae. *Entomol. Exp. Appl.* 24: 472-484.
- Kain, W. M., D. S. Atkinson & J. A. Douglas.** 1975. Control of grass grub through agronomic practices. *Proc. Ruakura Fmrs' Conf.* 1975: 52-56.
- Kain, W. M. & D. S. Atkinson.** 1976. The development of resistant pasture and methods of pasture management for grass grub control. *Proc. N. Z. Grassld Ass.* 37: 132-137.
- Klingler, J.** 1957. Über die bedeutung des kohlendioxyds für die orientierung der larven von *Otiorrhynchus sulcatus* F., *Melolontha* und *Agriotes* (Col.) im boden. (vorläufige mitteilung). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 30: 317-322.
- Méndez-Aguilar, M. de J.** 2003. Preferencias de hábitat de las especies de “gallina ciega” (Coleoptera: Melolonthidae) en cuatro municipios de Los Altos de Chiapas. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Comitán, Chiapas, México, 143 p.

- Méndez-Olán, C. & G. Ramírez-Valverde.** 2001. Prueba de razón de verosimilitud para el estudio de preferencias con dos opciones. *Agrociencia* 35: 543-549.
- Minchin, F. R. & J. S. Pate.** 1973. The carbon balance of a legume and the functional economy of its roots nodules. *J. Exp. Botany* 24: 259-271.
- Morón, M. A.** 1986. *El género Phyllophaga en México: morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera)*. Instituto de Ecología. México.
- Murray, P. J., L. A. Dawson & S. J. Grayston.** 2002. Influence of root herbivory on growth response and carbon assimilation by white clover plants. *Appl. Soil Ecol.* 20: 97-105.
- Osborne, G. & J. F. Boyd.** 1974. Chemical attractants for larvae of *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *N Z J. Zool.* 1: 371-374.
- Pottinger, R. P.** 1976. Plant resistance to insect pests: a general review with reference to New Zealand grassland farming. *Proc. N. Z. Grassld Ass.* 37: 114-123.
- Prot, J. C.** 1980. Migration of plant-parasitic nematodos towards plant roots. *Rev. Nematol.* 3: 305-318.
- Ramírez-Salinas, C. & A. E. Castro-Ramírez.** 1998. Estudio morfológico del estado larval de seis especies de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae) de la región de Los Altos, Chiapas, México. pp: 37-50. In: M. A. Morón and A. Aragón (Eds.). *Avances en el estudio de la diversidad, importancia y manejo de los coleópteros edafícolas americanos*. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y Sociedad Mexicana de Entomología, A. C., México.
- Ramírez-Salinas, C., M. A. Morón & A. E. Castro-Ramírez.** 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.
- Rodríguez del Bosque, L. A.** 1984. Oviposición de *Phyllophaga crinita* Burmeister sobre diferentes cultivos en el norte de Tamaulipas, México. *Southwestern Entomol.* 9: 184-186.
- Rojas, J. C.** 1999. Influence of host plant damage on the host-finding behavior of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *Physiol. Chem. Ecol.* 28: 587-593.
- Ruiz, M., C. H. González H., C. Leyva, C. Llanderal C., L. Cruz-López & J. C. Rojas L.** 2003. Evidence for a male-produced aggregation pheromone in *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae). *J. Econ. Entomol.* 96: 1126-1131.
- Sutherland, O. R.** 1972. Olfactory responses of *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Melolonthinae) larvae to grass root odors. *N Z J. l. Sci.* 2: 165-172.
- Sutherland, O. & J. R. Hillier.** 1974. Olfactory response of *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Melolonthinae) to the roots of several pasture plants. *N Z J. Zool.* 3: 356-369.