

**OBSERVACIONES SOBRE EL CICLO DE VIDA DE
MEGASOMA ELEPHAS ELEPHAS (FABRICIUS)
(COLEOPTERA: MELOLONTHIDAE; DYNASTINAE)**

MIGUEL-ANGEL MORÓN Y CUAUHTÉMOC DELOYA

Departamento de Entomología, Instituto de Ecología, A.C. (Sector SEP-CONACYT), Apartado Postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz, MEXICO. E-mail: moron_ma@ecologia.edu.mx

RESUMEN. Se describe la mayor parte del ciclo de vida de *Megasoma elephas elephas* obtenido a partir de ocho huevos puestos por una hembra recolectada en las cercanías de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, México. Las larvas se desarrollaron en un sustrato formado por suelo forestal orgánico, estiércol bovino seco y madera suave molida a partes iguales. El ciclo vital en laboratorio se completó en dos años para una hembra y en tres años para un macho. El primer estadio larvario tuvo una duración de 54-58 días, el segundo estadio 130-138 días y el tercer estadio requirió de 413-751 días para pasar al estadio pupal, que transcurrió por 38-44 días. Para completar su desarrollo cada larva consumió un poco más de 1,500 g de sustrato. El peso máximo alcanzado por las larvas de tercer estadio varió entre 56 y 86 g.

PALABRAS CLAVE. Dynastinae, Biología, saprófagos, estadios inmaduros.

ABSTRACT. The most part of life cycle of *Megasoma elephas elephas* is described and commented, beginning with 8 eggs laid by one female collected near Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, Mexico. Larvae were reared in a mixture of forest organic soil, soft rotten wood and dry cow dung at same proportions. Life cycle under captivity was completed in 2 years by one female, and 3 years by one male. Duration of each instar was as follows: first larvae 54-58 days, second larvae 130-138 days, third larvae 413-751 days, pupae 38-44 days. Each larva feed near 1,500 g of organic mixture to complete their development. Maximum weights of third instar larvae were from 56 to 86 g.

KEY WORDS. Dynastinae, Biology, saprophagous, immature stages.

Aun cuando se han descrito las larvas de un buen número de especies de dinastinos de la tribu Dynastini, se conoce poco sobre el ciclo vital de las 62 especies descritas en el mundo. Umetani (1974) realizó observaciones detalladas sobre la biología de *Allomyrina dichotomus* (Linné) en Japón. Bedford (1975) describió el ciclo de vida de *Xylorytupes gideon ulysse* Guérin en Melanesia. Glaser (1976) aportó datos precisos sobre la biología de *Dynastes tityus* (Linné) en Maryland, E.U.A. Gruner y Chalumeau (1977) describieron el ciclo vital de *Dynastes hercules hercules* (Linné) en las Antillas Francesas. Morón (1984) presentó una breve síntesis sobre la biología de *Megasoma elephas elephas* (Fabricius). Morón (1987) publicó los detalles del ciclo de vida de *Dynastes hyllus* Chevrolat, con base en ejemplares de Puebla, México.

Como parte de una serie de trabajos sobre los estados inmaduros y la biología de los

Morón y Deloya: Ciclo de vida de Megasoma e. elephas

Dynastinae de la Zona de Transición Mexicana y la Región Neotropical (Morón, 1976, 1977, 1987, 1993, 1995; Morón y Ratcliffe, 1990, 1996; Morón y Deloya, 1990; Morón y Pardo-Locarno, 1994), se han llevado a cabo observaciones para definir los caracteres taxonómicos útiles para reconocer las larvas y las pupas, y para registrar los detalles del ciclo vital de éstas especies.

De acuerdo con Endrödi (1985) y Morón *et al.* (1997) *Megasoma elephas* cuenta con dos poblaciones consideradas en niveles subespecíficos. La forma nominotípica, *M. e. elephas*, se distribuye por los bosques tropicales perennifolios, caducifolios y subperennifolios ubicados por debajo de los 900 m de altitud, y se adapta bien a las comunidades secundarias derivadas de éstos, incluyendo las plantaciones tropicales con bastante sombra establecidas en las planicies costeras del Golfo de México y el Caribe, desde Palma Sola, Veracruz hasta Chetumal, Quintana Roo, y las partes más húmedas del Soconusco, Chiapas, y se continúa por América Central hasta Venezuela y Colombia. La subespecie *M. elephas occidentalis* Bolívar *et al.* se distribuye por los bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, comunidades secundarias y plantaciones tropicales ubicadas por debajo de los 800 m de altitud en las planicies costeras del Pacífico, desde Mazatlán, Sinaloa hasta Pochutla, Oaxaca.

Los objetivos del presente trabajo consisten en dar a conocer los detalles del ciclo vital completo de *Megasoma elephas elephas* en condiciones de cautiverio, y analizar el crecimiento de las larvas en relación con el consumo de alimento.

MATERIAL Y METODO

A finales de octubre de 1984 se capturaron tres parejas de *M. elephas elephas* en las cercanías del poblado de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, las cuales fueron transportadas al laboratorio en la Ciudad de México, donde se les colocó en un terrario de 40 cm de largo, 40 cm de anchura y 30 cm de altura, provisto con trozos de madera podrida y una capa de 5 cm de espesor de aserrín y humus forestal. El terrario se mantuvo en un cuarto de cría con condiciones controladas, a una temperatura de $29\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$, con $70\% \pm 10\%$ de humedad relativa. Los adultos fueron alimentados con trozos de plátano y naranja maduros como alimento. Al mismo tiempo se prepararon 20 kg de mezcla alimenticia para las larvas, formada por humus forestal, estiércol bovino seco y madera podrida suave a partes iguales, que una vez desmenuzada, revuelta y humedecida con agua hervida, se almacenó durante 90 días, a temperatura ambiente en un saco de plástico grueso hasta obtener un compuesto homogéneo. Para observar todo el desarrollo del insecto fué necesario preparar ésta cantidad de compuesto en dos ocasiones más.

Para observar y analizar el desarrollo larvario se siguió un método muy parecido al de Morón (1987). Cada huevo producido fué recuperado del fondo del terrario con

una cucharita de plástico para colocarlo en un recipiente de plástico de 5 cm de largo, 4 cm de anchura y 2.5 cm de altura, provisto con 25 g de mezcla alimenticia finamente cernida y asperjada con agua hervida. Todos los recipientes se rotularon con una clave numérica progresiva para poder seguir el desarrollo individual de las larvas. Estos recipientes se conservaron dentro de un contenedor de plástico de 32 cm de largo, 22 cm de anchura y 6 cm de altura, con tapa ventilada por medio de pequeñas perforaciones en las esquinas, dispuesta a una temperatura de $29\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ con $70\% \pm 10\%$ de humedad relativa.

Las larvas de primer estadio se mantuvieron en los mismos recipientes hasta que pasaron por la primera ecdisis, y entonces, respetando las claves individuales, se pasaron a cajas de plástico de 12.5 cm de largo, 10.5 cm de anchura y 5 cm de altura sin tapa, provistas con 150 g de alimento, situadas de cuatro en cuatro dentro de los contenedores con tapas perforadas. Al ocurrir la segunda ecdisis las larvas se cambiaron a otras cajas de plástico mayores sin tapa (12.5 x 10.5 x 9 cm) con 300 g de alimento, reunidas de cuatro en cuatro dentro de contenedores de plástico con tapas perforadas, en los cuales se mantuvieron hasta obtener las pupas o los adultos. En todas las etapas se procedió a revisar las cajas dos veces por semana y a reemplazar por completo el alimento cada mes, pesando las larvas y los excrementos existentes con una balanza electrónica Ohaus 1500 D con sensibilidad de 0.01 g.

La cantidad de excrementos se cuantificó directamente al separar con un cernidor los bolos fecales de las otras partículas del substrato producidas durante las actividades larvianas. La fuerza mandibular de las larvas se midió con el dispositivo de Jarman (1980), obligándolas a morder la palanca del dinamómetro en diez ocasiones para registrar la fuerza máxima. Los ejemplares estudiados se conservan en la colección entomológica del Instituto de Ecología, Xalapa (IEXA), Veracruz, México.

RESULTADOS Y DISCUSION

Duración del ciclo vital y crecimiento larvario. Después de casi tres meses de confinamiento, murieron los tres machos y dos hembras, y el 22 de enero de 1985 se recolectaron nueve huevos de la hembra sobreviviente, la cuál los colocó en el fondo del terrario, debajo de un trozo grande de madera podrida y separados entre sí 3-4 cm. Los huevos son blancos, miden 7.1 mm de largo por 5.2 mm de diámetro, pero durante su desarrollo se tornan amarillentos y casi esféricos. Después de 30-34 días de incubación emergieron las larvas de primer estadio con un peso de 0.34 g, el cuál incrementaron a 1.20 g en 54-58 días.

Después de la primera ecdisis que da paso al segundo estadio, las larvas alcanzaron un peso de 3.5 a 7.7 g en 32 días, el cuál se incrementó en un rango de 10.8 a 20.8 g en 130-138 días. Después de la ecdisis a tercer estadio las larvas pesaron entre

Morón y Deloya: Ciclo de vida de Megasoma e. elephas

11.34 y 28.16 g, masa que sufrió incrementos y decrementos alternados durante un amplio lapso de tiempo que abarcó entre 413 y 751 días. Los pesos máximos que alcanzaron las larvas de tercer estadio estuvieron comprendidos entre 56.3 y 86.6 g, lo cuál dió incrementos de 307 a 496 % con respecto al peso inicial del tercer estadio.

La larva de primer estadio tuvo una anchura cefálica de 3.5 mm y una longitud corporal dorsal de aproximadamente 13 mm. La larva de segundo estadio tuvo una anchura cefálica de 7.9 mm y una longitud corporal dorsal máxima de 60 mm. La larva de tercer estadio tuvo una anchura cefálica de 15.6 mm y una longitud corporal dorsal máxima de 180 mm. Tomando en cuenta el crecimiento de la cápsula cefálica se obtuvo una tasa de crecimiento de 2.25 para pasar del primero al segundo estadio, y una tasa de 1.97 para pasar del segundo al tercero (Fig. 1).

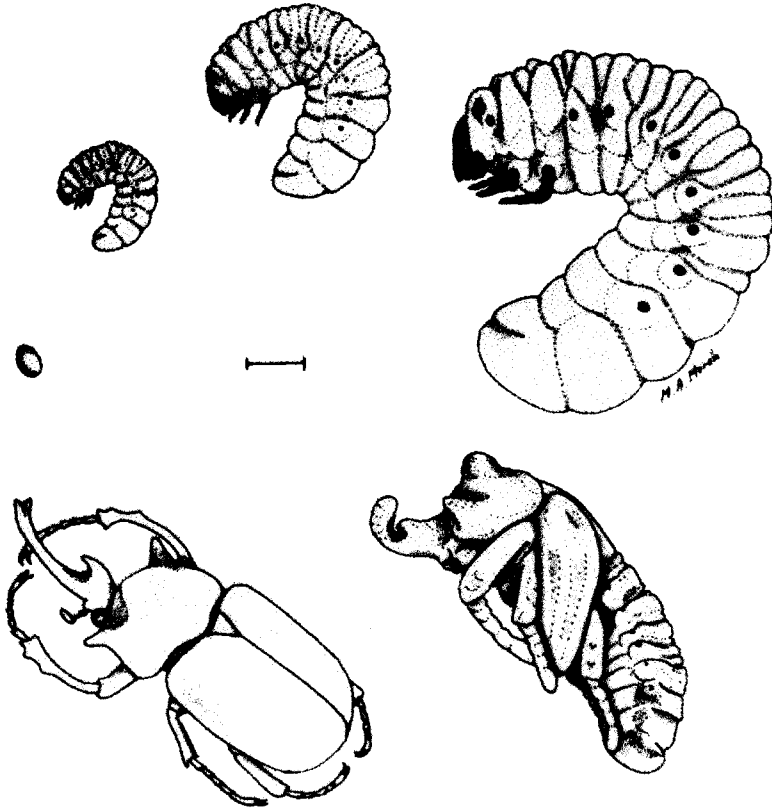


Fig. 1. Diagrama a escala de los estadios de desarrollo de *Megasoma elephas elephas*. Línea = 10 mm.

Con respecto al tamaño y al peso corporal fué más difícil encontrar una tasa por las variaciones que tienen los tejidos suaves y la cantidad de líquidos almacenados, pero podría afirmarse que aproximadamente la larva de primer estadio terminal aumentó 17.3 veces su peso al llegar al segundo estadio terminal, y que ésta larva aumentó 4.1 veces su peso al llegar al máximo desarrollo del tercer estadio.

Las larvas de tercer estadio perdieron peso continuamente al acercarse el período de prepupa, pasando de 68 g hasta 40 g en un lapso de 70-75 días en el caso de una hembra, o de 73 g a 40 g en un período de 90-95 días en el caso de un macho (Fig. 2). El período de prepupa transcurrió durante 30-35 días, y la pupa tarda 38-44 días en dar origen al imago. Las pupas pesaron entre 31 y 38 g, mientras que los adultos recién nacidos alcanzaron entre 16 y 18 g de peso.

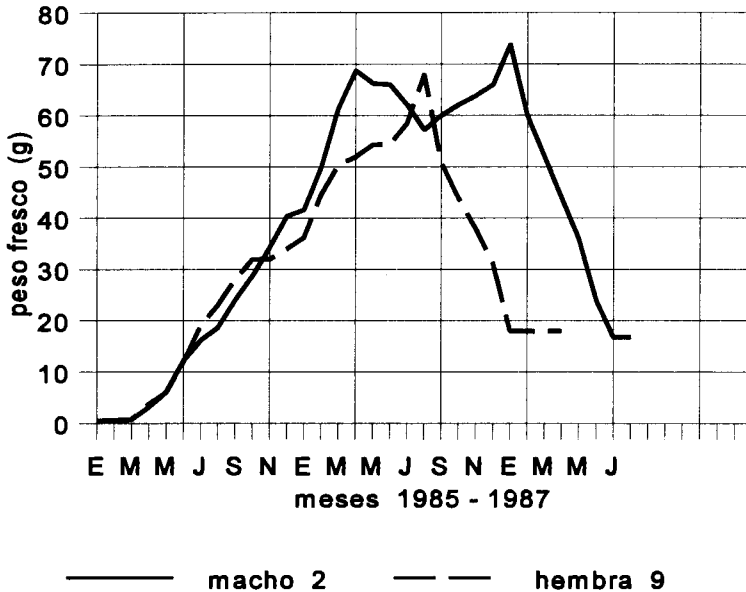


Fig. 2. Crecimiento de las larvas de *Megasoma e. elephas* (marcadas con los números 2 y 9), indicado en peso corporal fresco, durante 30 meses.

De acuerdo con éstos datos, la duración del desarrollo de *M. elephas elephas* desde huevo hasta adulto, en las condiciones de cautiverio empleadas, fué de dos años en el caso de la hembra marcada con el número 9, y de tres años para el macho marcado con el número 2 (Fig. 3). La hembra 9 pupó el 19 de octubre de 1986 y se transformó en adulto el 5 de diciembre, fechas que concuerdan con la fenología de ésta subespecie

Morón y Deloya: Ciclo de vida de Megasoma e. elephas

observada en varias localidades mexicanas, donde los adultos de los dos sexos están activos entre octubre y enero. El macho 2 pupó el 7 de junio de 1987 y alcanzó el estado imaginal el 15 de julio, fechas que nos muestran un adelanto de tres meses con respecto a la fenología en condiciones naturales.

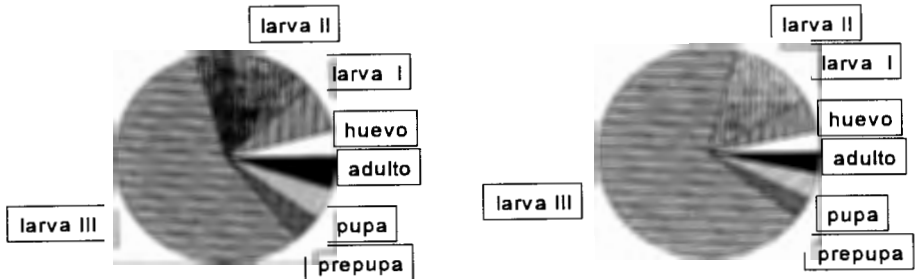


Fig. 3. Diagramas comparativos sobre la duración de cada estadio en los ciclos bianual (izquierda) y trienal de *Megasoma e. elephas*, en condiciones de cautiverio

Mortalidad. El huevo marcado con el número 7 no eclosionó. Las larvas de primer estadio marcadas con los números 4 y 6 murieron el 25 de febrero y el 12 de marzo de 1985. La larva de segundo estadio marcada con el número 8 mostró una cicatriz infectada en el 9º terguito, por lo cuál se le fijó el 6 de mayo de 1985. Las larvas de tercer estadio marcadas con los números 1, 3 y 5 murieron el 15 de enero, el 14 de febrero y el 12 de marzo de 1988 después de una secuencia de pérdida de peso similar a la que antecede a la fase de prepupa, de 86.6 g el 7 de enero de 1987 a 48.3 g el 24 de septiembre del mismo año. Como ya se indicó, los individuos con los números 2 y 9 alcanzaron el estadio adulto, pero ambos exhibieron malformaciones en los tarsos, élitros, alas y proyecciones cefálicas, de tal grado que, seguramente, les impedirían una vida normal y un proceso reproductivo eficiente. La muerte de la mayor parte de las larvas de tercer estadio y las malformaciones de los adultos indican que las condiciones durante la segunda mitad del desarrollo no fueron adecuadas, tal vez falta de espacio en los contenedores, excesiva humedad o baja temperatura. Al contrario, fué evidente que las condiciones durante la primera mitad del desarrollo fueron buenas, puesto que la mayor parte de las larvas mudaron bien, comieron mucho, aumentaron de peso rápido y mostraron baja mortalidad.

Consumo de substrato. Contrariamente a lo que podría esperarse, las grandes larvas de *Megasoma e. elephas* tienen unas mandíbulas proporcionalmente pequeñas, y menos fuertes que otros dinastinos y pasálidos saproxilófagos de gran talla; lo cuál

puede asociarse con su participación en la segunda etapa de la microsucesión de los coleópteros xilófilos (según Dajoz, 1967 citado por Morón, 1985). Esta etapa incluye a los denominados complejos saproxílicos, dentro de los cuales debemos incorporar a los habitantes de las cavidades formadas en el interior de los troncos vivos o muertos, y que se alimentan con el depósito de material orgánico acumulado en la cavidad y participa en la degradación de las mismas paredes de la cavidad, agrandándola o profundizándola. Las larvas de *M. e. elephas* parecen corresponder a éste último tipo de saproxilófilos, y las proporciones de una larva de tercer estadio bien desarrollada realmente no confirman sus posibilidades como barrenador de maderas duras.

Las pruebas realizadas con el dispositivo de Jarman nos indican que, durante los primeros meses de su tercer estadio, las larvas con los números 1, 2 y 5 ejercieron una fuerza máxima mandibular de 399 a 667 g-wt. Estos valores son inferiores a los obtenidos para Passalidae adultos grandes, como *Proculus beckeri* Zang, con fuerza mandibular de 900 g-wt (Jarman y Reyes-Castillo, 1985), o larvas de los dinastinos *Golofa tersander* Burm. (876 g-wt) y *Dynastes hyllus* Chev. (953 g-wt) (Morón, 1987; Jarman, com.pers.). Así, las larvas de *M. elephas elephas* quedan colocadas en la categoría de *Strategus aloeus* (Linné) cuya fuerza mandibular es de 516 a 686 g-wt (Jarman, com.pers.). Las especies citadas de *Proculus*, *Golofa* y *Dynastes* han sido encontradas en troncos derribados con distintos estados de degradación, y las larvas de *Strategus aloeus* normalmente viven en el suelo orgánico, bajo troncos muy descompuestos o dentro de troncos o tallos relativamente suaves (Morón, 1984; 1987; 1995).

Durante su desarrollo cada larva de segundo y tercer estadio consumió mensualmente entre 25 y 331g de substrato alimentario, hasta completar un promedio de 1,511g para un lapso de 15 meses. Estas estimaciones se realizaron con ayuda de la fórmula adaptada de Petruszewicz y Macfadyen (Cairns, 1982), donde el consumo [C] es igual a la suma de la producción de biomasa [P] más la producción de excretas [Fu]. La producción mensual de excrementos (Fig. 4) se incrementó notablemente a los once o doce meses del desarrollo larvario, y se mantuvo elevada durante cinco meses en el caso de la larva número 9, para decaer en el período de prepupa; mientras que en las otras larvas la producción de excrementos se mantuvo elevada sólo por tres meses, decayendo por un período de cinco meses, volvió a incrementarse durante cinco meses más y, en el caso de la larva número 2, disminuyó progresivamente por otros cuatro meses antes de pupar. A partir de enero de 1987, las larvas 1, 3 y 5 tuvieron un decremento paulatino en su producción de excrementos durante ocho meses, y en septiembre del mismo año pareció que entrarían en fase de prepupa, pero su actividad quedó indefinida, no avanzó la metamorfosis, ni continuaron comiendo, hasta que murieron entre enero y marzo de 1988.

Morón y Deloya: Ciclo de vida de *Megasoma e. elephas*

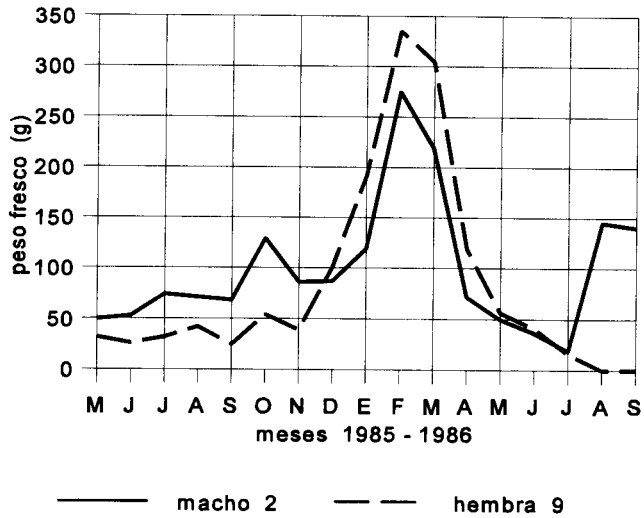


Fig. 4. Producción de excrementos por las larvas de *Megasoma e. elephas* (números 2 y 9), indicado en peso fresco, durante 15 meses.

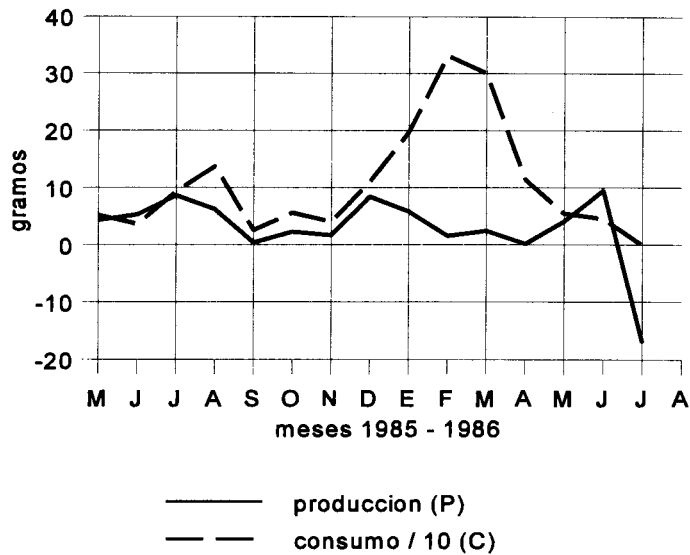


Fig. 5. Consumo de substrato alimenticio y producción de biomasa en la larva de *Megasoma e. elephas* (número 2) que daría origen a un macho.

En la larva número 2 el consumo de substrato se incrementó de forma casi continua hasta el máximo desarrollo del tercer estadio en febrero de 1986 (Fig. 5), después el consumo disminuyó rápidamente hacia una etapa que podríamos denominar como "pseudoprepupa", que llegó a un consumo mínimo de 13.6 g entre julio y agosto de 1986. La producción de masa en la larva 2 se incrementó moderadamente entre mayo y diciembre de 1985, hasta que entre enero y marzo de 1986 se incrementó decisivamente, pero durante los siguientes cinco meses se produjeron los decrementos o valores negativos en [P] asociados a la condición de "pseudoprepupa".

En la larva número 9 el consumo de substrato se incrementó de forma irregular hasta que el tercer estadio alcanzó su máximo desarrollo en febrero de 1986 (Fig. 6), después el consumo disminuyó rápidamente hasta alcanzar valores negativos de [C] durante la etapa de prepupa. La producción de masa en la larva 9 se incrementó irregularmente entre mayo de 1985 y mayo de 1986, hasta lograr un incremento alto en junio de 1986 (9.5 g), seguido de un valor negativo de [P] muy notorio en julio del mismo año que antecedió la formación de la pupa.

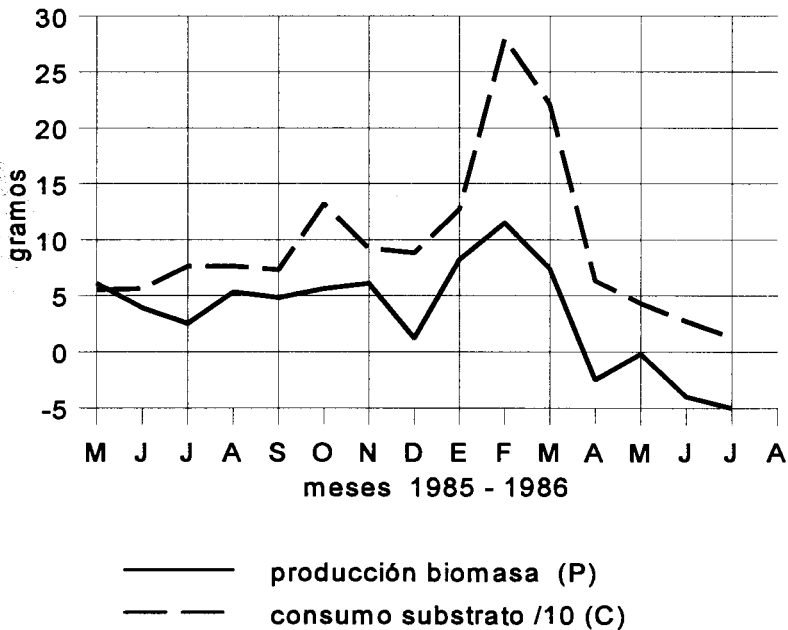


Fig. 6. Consumo de substrato alimenticio y producción de biomasa en la larva de *Megasoma e. elephas* (número 9) que daría origen a una hembra.

Morón y Deloya: Ciclo de vida de Megasoma e. elephas

Comentarios. Fue interesante constatar que en *Megasoma elephas elephas* también se presenta la opción de desarrollar un ciclo de vida con duración de dos o tres años (y tal vez cuatro años), como se observó en *Dynastes hyllus* (Morón, 1987). A primera vista, éste fenómeno puede atribuirse a las condiciones diferentes que encuentren las poblaciones de larvas en el campo, pero cuando se observa en cautiverio, con una pequeña muestra sometida a las mismas condiciones de temperatura, humedad, alimentación y manejo, parece más una estrategia de tipo individual adoptada por cada larva. Como datos de interés para estudiar en un futuro éste fenómeno, por ahora podemos apuntar que:

- a) la larva número 9, que pupó a los 21 meses de edad (19 octubre 1986) alcanzó un peso máximo de 68 g, mientras que las otras larvas ya habían alcanzado pesos de 56.4 a 80.5 g y no puparon durante ése año;
- b) las cinco larvas de tercer estadio disminuyeron su actividad (“pseudoprepupa”) durante agosto y septiembre de 1986, pero sólo pupó la número 9;
- c) la larva número 2 alcanzó un peso máximo de 73.8 g en enero de 1987 y pupó el 7 de junio de 1987, a los 29 meses de edad, y cuatro meses después las otras tres larvas disminuyeron su peso en un 55 a 67 % con respecto a los pesos máximos alcanzados en enero de 1987 (55.5 - 86.6g), y mostraron la cutícula rugosa (“pseudoprepupa”), pero no puparon en los siguientes seis meses; y
- d) es posible que la pupación sólo de inicio cuando se presentan simultáneamente valores negativos de [P] y [C], como se observó claramente en la larva número 9.

La “pseudoprepupa” pudiera presentarse como una primera respuesta del reloj biológico de la especie ante cierta intensidad de cambios en las variables externas y cambios en la presión del hemocele asociados con el crecimiento somático individual (Wigglesworth, 1965). Si no se intensifican las diferencias entre este complejo de variables, no se producen la ecdisona, ni se suprime la neotenina, y la larva retorna a sus actividades de alimentación, esperando la nueva conjunción de factores para completar la metamorfosis (Chapman, 1969).

Aunque éstos datos no tienen valor estadístico, ni permiten construir una tabla de vida, si nos ofrecen una primera idea precisa sobre la biología de éste dinastino gigante, y de su eficiencia para asimilar nutrientes. Con base en éstos datos puede ser posible diseñar un programa para la cría en cautiverio o semicautiverio de una especie que tiene valor comercial en el mercado del coleccionismo amateur internacional, y gran importancia para la comprensión de la fisiología del gigantismo en los insectos.

AGRADECIMIENTOS

A Oscar Canul (F. Carrillo Puerto, Q.R.) por la recolección y donación de los

adultos de *Megasoma elephas* empleados para iniciar este trabajo. A Mike G. Jarman (Bristol, Inglaterra), por su ayuda para obtener los registros de fuerza mandibular de las larvas entre agosto y septiembre de 1985. Este artículo recibió el apoyo económico del Departamento de Entomología, Instituto de Ecología (cuenta 902-02).

LITERATURA CITADA

- BEDFORD, G.O., 1975. Observations on the biology of *Xylotrupes gideon* (Coleoptera: Scarabaeidae, Dynastinae) in Melanesia. *Journal Australian Entomological Society*, 14: 213-216.
- CAIRNS, C.S. 1982. Growth energetics in relation to temperature of the larvae of *Rhopaea verreauxi* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Oecologia (Berlin)* 54: 32-40.
- CHAPMAN, R.F. 1969. The insects. Structure and function. The English Universities Press, Ltd. London, 819 pp.
- ENDRÖDI, S. 1985. *The Dynastinae of the world*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 800 pp.
- GLASER, J.D., 1976. The biology of *Dynastes tityus* (L.) in Maryland (Coleoptera: Scarabaeidae). *Coleopterists Bulletin* 30 (2): 133-138.
- GRUNER, L. & F. CHALUMEAU, 1977. Biologie et élevage de *Dynastes h. hercules* en Guadeloupe (Col. Dynastidae). *Annals Societe Entomologique Francaise (n.s.)* 13(4): 613-624.
- JARMAN, M. G. 1980. Force available at the horns of some scarabaeid beetles. *Folia Entomológica Mexicana* 64: 143-156.
- JARMAN, M.G. & P. REYES-CASTILLO, 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 12: 13-22
- MORÓN, M.A. 1976. Descripción de las larvas de tres especies mexicanas de melolontinos (Coleoptera, Melolonthidae, Dynastinae y Rutelinae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, (serie Zoología)* 47(2): 119-134.
- MORÓN, M.A. 1977. Description of the third stage larva of *Megasoma elephas occidentalis* Bolívar et al. (Col. Scarabaeidae). *Coleopterists Bulletin* 31 (4): 339-345.
- MORÓN, M. A. 1984. *Escarabajos, 200 millones de años de evolución*. Publicación 14, Instituto de Ecología, México. 132 pp.
- MORÓN, M.A. 1985. Observaciones sobre la biología de dos especies de rutelinos saproxilófagos en la Sierra de Hidalgo, México (Coleoptera: Melolonthidae; Rutelinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 64: 41-53.
- MORÓN, M.A. 1987. Los estados inmaduros de *Dynastes hyllus* Chevrolat (Col. Melolonthidae, Dynastinae) con observaciones sobre su biología y el crecimiento alométrico del imago. *Folia Entomológica Mexicana*, 72: 33-74.
- MORÓN, M.A. 1993. Observaciones comparativas sobre la morfología pupal de los Coleoptera Melolonthidae neotropicales. *Giornale Italiano di Entomologia*, 6: 249-255.
- MORÓN, M.A. 1995. Review of the Mexican species of *Golofa* Hope (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae). *Coleopterists Bulletin*, 49(4): 343-386.
- MORÓN, M.A. Y C. DELOYA. 1990. Los Coleoptera Lamellicornia de la Reserva de la Biósfera La Michilía, Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 81: 209-283.
- MORÓN, M.A. & L.C. PARDO-LOCARNO. 1994. Larvae and pupae of two species of *Golofa* (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae) from Colombia. *Coleopterists Bulletin*, 48(4): 390-399.
- MORÓN, M.A. & B.C. RATCLIFFE. 1990. Descriptions of *Strategus* larvae with a new key to species based on the larvae (Coleoptera: Scarabaeidae, Dynastinae). *Elytron* IV: 53-66.
- MORÓN, M.A. & B.C. RATCLIFFE, 1996. New tribal placement of the genus *Coscinocephalus* Prell 1936, with description of the larva, pupa and adult of a new species from Mexico (Coleoptera: Scarabaeoidea, Dynastinae). *Journal New York Entomological Society*, 104 (1-2): 48-61.

Morón y Deloya: Ciclo de vida de Megasoma e. elephas

- MORÓN, M.A., B.C. RATCLIFFE Y C. DELOYA, 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia. Vol. I. Melolonthidae. Sociedad Mexicana de Entomología y CONABIO, México. 280 pp.
- UMETANI, Y. 1974. *Fifty questions on beetles. All about kabutomushi*. Seibundo-Shinkosha, Tokyo, 276 pp. (en japonés).
- WIGGLESWORTH, V.B. 1965. *The principles of insect physiology*. Methuen & Co. Ltd. London. 741 pp.

Recibido: 2 agosto 2000.

Aceptado: 26 marzo 2001.