

Caracteres preimaginales y aspectos bionómicos de *Gyriosomus luczotii* Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae)

J. Pizarro–Araya, V. Jerez, J. Cepeda–Pizarro & F. M. Alfaro

Pizarro–Araya, J., Jerez, V., Cepeda–Pizarro, J. & Alfaro, F. M., 2011. Caracteres preimaginales y aspectos bionómicos de *Gyriosomus luczotii* Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 34.2: 265–272.

Abstract

Preimaginal characters and bionomical aspects of Gyriosomus luczotii Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae).— We describe the morphology and microstructure of the egg chorion, and the morphology of the first instar larva of *Gyriosomus luczotii* Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae, Nycteliini). Bionomical and distributional data on this species are also provided. To obtain eggs and larvae, couples were collected in the field and kept in rearing cages until oviposition and eclosion. The structure and adornment of the egg exochorion, and the exterior morphological features of larvae were examined with electron scanning microscopy. The eggs of *G. luczotii* showed a rounded micropyle and a smooth exochorion, composed of hexagonal cells without aeropyles. The larvae of *G. luczotii* showed morphological characteristics suited for an edaphic life similar to that of Pedobionta: digging prothoracic legs, cephalic capsule with abundant sensilla, and well-developed pygopodium. We analysed the importance of larval morphology as an element for specific diagnosis and found that interspecific differences regarding frontal sensilla, clypeus shape, and anterior part of labrum, had a taxonomic value and possibly a phylogenetic value.

Key words: Tenebrionidae, *Gyriosomus*, Morphology, Preimaginal stages, Coastal desert, Chile.

Resumen

Caracteres preimaginales y aspectos bionómicos de Gyriosomus luczotii Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae).— Se describe la morfología y microestructura coriónica del huevo y la morfología del primer estadio larvario de *Gyriosomus luczotii* Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae, Nycteliini). También se exponen antecedentes bionómicos y distribucionales de la especie. Para la obtención de huevos y larvas, se recolectaron parejas en el terreno que fueron mantenidas en cajas de cría hasta la ovoposición y posterior eclosión. La estructura y ornamentación del exocorion del huevo y características morfológicas externas de la larva fueron analizadas mediante microscopía electrónica de barrido. Los resultados muestran que los huevos de *G. luczotii* presentan un micropilo redondeado y exocorion liso, con células hexagonales sin aeropilos. Las larvas de *G. luczotii* presentan características morfológicas adaptativas para la vida edáfica del tipo Pedobionta: cápsula cefálica con gran cantidad de sensillas, patas protorácicas de función cavadora, y pigopodio bien desarrollado. Se analiza la importancia de algunos caracteres morfológicos de la larva de primer estadio como criterio de diagnóstico específico y se establece que las diferencias interespecíficas referidas a las sensillas frontales, la forma del clípeo y el margen anterior del labro tienen valor taxonómico y probablemente filogenético.

Palabras clave: Tenebrionidae, *Gyriosomus*, Morfología, Estadios preimaginales, Desierto costero, Chile.

(Received: 17 I 11; Conditional acceptance: 17 V 11; Final acceptance: 17 VI 11)

J. Pizarro–Araya, J. Cepeda–Pizarro & F. M. Alfaro, *Lab. de Entomología Ecológica, Depto. de Biología, Fac. de Ciencias, Univ. de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile.*— V. Jerez, *Depto. de Zoología, Fac. de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Univ. de Concepción, Casilla 160–C, Concepción, Chile.*

Corresponding author: J. Pizarro–Araya. E-mail: japizarro@userena.cl

Introducción

Debido a que presentan diversas estrategias ecológicas y caracteres morfo-adaptativos, los coleópteros tenebriónidos constituyen un componente significativo de la biota de los ecosistemas áridos y semiáridos del mundo (Cloudsley-Thompson, 2001; Whitford, 2002; Fattorini, 2009), participando en la descomposición de materia orgánica y constituyendo un recurso trófico importante para vertebrados e invertebrados propios de estos ecosistemas (Donadio et al., 2004; Pizarro-Araya, 2010; Vidal et al., 2011). Entre los caracteres morfo-adaptativos de los tenebriónidos, se destacan estructuras como el tipo de patas (Medvedev, 1965; Krasnov et al., 1996), la presencia de una cavidad subelital (Duncan, 2003; Byrne & Duncan, 2003), espiráculos mesotorácicos (Duncan & Byrne, 2005; Duncan & Dickman, 2009), pilosidad elital (Gorb, 1999; Bouchard & Gorb, 2000; Norgaard & Dacke, 2010) y glándulas aedeagales (Geiselhardt et al., 2008). Sin embargo el estudio de estos caracteres se ha realizado utilizando imagos y no estadios preimaginales (Pizarro-Araya et al., 2005).

El conocimiento de los estados preimaginales reviste un notable interés referido a estudios sobre edafología, debido al desarrollo hipogeo de sus estadios larvarios (Whitford, 1996). Por otra parte, en diversos géneros de Tenebrionidae los caracteres morfológicos preimaginales permiten reconocer diferencias poblacionales (Francisco & Do Prado, 2001), establecer caracteres de diagnóstico genéricos o tribales (Doyen, 1988; Iwan & Bečvář, 2000; Iwan & Banaszkiwicz, 2005), postular inferencias filogenéticas al ser utilizados como homologías (Aalbu, 1985; Schunger et al., 2003; Bouchard & Steiner, 2004; Beutel & Friedrich, 2005), o bien sugerir adaptaciones ontogénicas a hábitats particulares (Jaramillo et al., 2000; Pizarro-Araya et al., 2005, 2007). Sin embargo en relación con los estadios preimaginales de tenebriónidos chilenos, existen algunos antecedentes (Pizarro-Araya et al., 2008) y la mayoría de los trabajos han considerado aspectos morfológicos de huevos (Pizarro-Araya et al., 2005, 2007), larvas (Cekalovic & Morales, 1974; Cekalovic & Quezada, 1982; Pizarro-Araya et al., 2005, 2007) y pupas (Artigas & Brañas-Rivas, 1973; Cekalovic & Quezada, 1973).

Entre los coleópteros propios de ecosistemas desérticos costeros de Chile, se destaca el género *Gyriosomus* Guérin-Méneville, 1834 (Tenebrionidae: Nycteliini), taxón endémico y erémico con 37 especies descritas hasta la fecha (Gebien, 1944; Kulzer, 1959; Pizarro-Araya & Flores, 2006), distribuidas desde el norte de la Reserva Nacional de Paposos (25° 05' S, 70° 29' O, en la región de Antofagasta), hasta la precordillera de Rancagua (34° 11' S, 70° 39' O, en la Región de O'Higgins) (Pizarro-Araya & Flores, 2004; Pizarro-Araya & Jerez, 2004; Alfaro et al., 2009), áreas consideradas pertenecientes a las provincias biogeográficas de Coquimbo y Santiago (Morrone, 2006).

Dado que la microestructura coriónica y morfología larvaria constituyen elementos de diagnóstico

específico, adaptativos y filogenéticos, los objetivos del presente trabajo son describir la morfología y microestructura del exocorion del huevo y la morfología del primer estadio larvario de *Gyriosomus luczotii* Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae, Nycteliini), documentar antecedentes bionómicos y distribucionales de la especie y determinar caracteres que permitan postular inferencias filogenéticas.

Material y métodos

El material estudiado proviene de parejas de adultos recolectadas en las siguientes localidades de la Región de Coquimbo (Chile): Colina El Pino, La Serena, 29° 54' S, 71° 15' O, 90 m s.n.m., 20 XI 2003; Socos, Limarí, 30° 84' 49" S, 71° 83' 19" O, 200 m s.n.m., 15 XI 2003; El Molle, Elqui, 29° 97.035' S, 70° 95.789' O, 450 m s.n.m., 14 IX 2002. Las parejas se mantuvieron en cajas de crianza con sustrato de arena, temperatura de 17°C mínima y 24°C máxima y fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad, hasta la ovoposición y posterior eclosión de los huevos. Los insectos fueron alimentados con *Erodium cicutarium* (L.) (Geraniaceae), *Cristaria glaucophylla* Cav. (Malvaceae) más un suplemento de dieta artificial.

Los huevos y larvas de primer estadio obtenidos fueron conservados en alcohol del 70% y posteriormente deshidratados en batería de alcohol, secado al punto crítico y metalizado con oro, según la técnica descrita por Pizarro-Araya et al. (2005), para su observación y obtención de fotografías con microscopio electrónico de barrido (ETEC Autoscan U1) del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Concepción. Para la descripción de la estructura y microestructura coriónica, se utilizó la nomenclatura seguida por Jerez (2003) y Pizarro-Araya et al. (2005). Para la morfología larvaria se siguió a López-Sánchez et al. (1985a, 1985b, 1987), Doyen (1988) y Pizarro-Araya et al. (2007). Los materiales (huevos, larvas y adultos) están depositados en la colección del Laboratorio de Entomología Ecológica de la Universidad de La Serena, La Serena, Chile (LEULS).

Resultados

Descripción del huevo

El huevo es alargado con polos redondeados, con una longitud de 3,65 mm (rango: 3,35–3,91 mm; n = 10) y un ancho de 1,07 mm (promedio: 0,95–1,20 mm; n = 10), exocorion de color blanco y liso (fig. 1A). El primer tercio del huevo está ornamentado con celdas subhexagonales con un diámetro de 18,2 μ (promedio: 11,8–24,6 μ; n = 10). El área micropilar de forma circular y ligeramente sobresaliente, se encuentra en la región apical del huevo, con un diámetro de 18,7 μ (promedio: 12,3–22,9 μ; n = 10) y presenta numerosos poros de diámetro 1,55 μ (promedio: 0,8–1,5 μ; n = 10) (fig. 1a). El micropilo presenta además aeropilos con diámetro aproximado de 1,5 μ (promedio: 1–2 μ; n = 10) (fig. 1B).

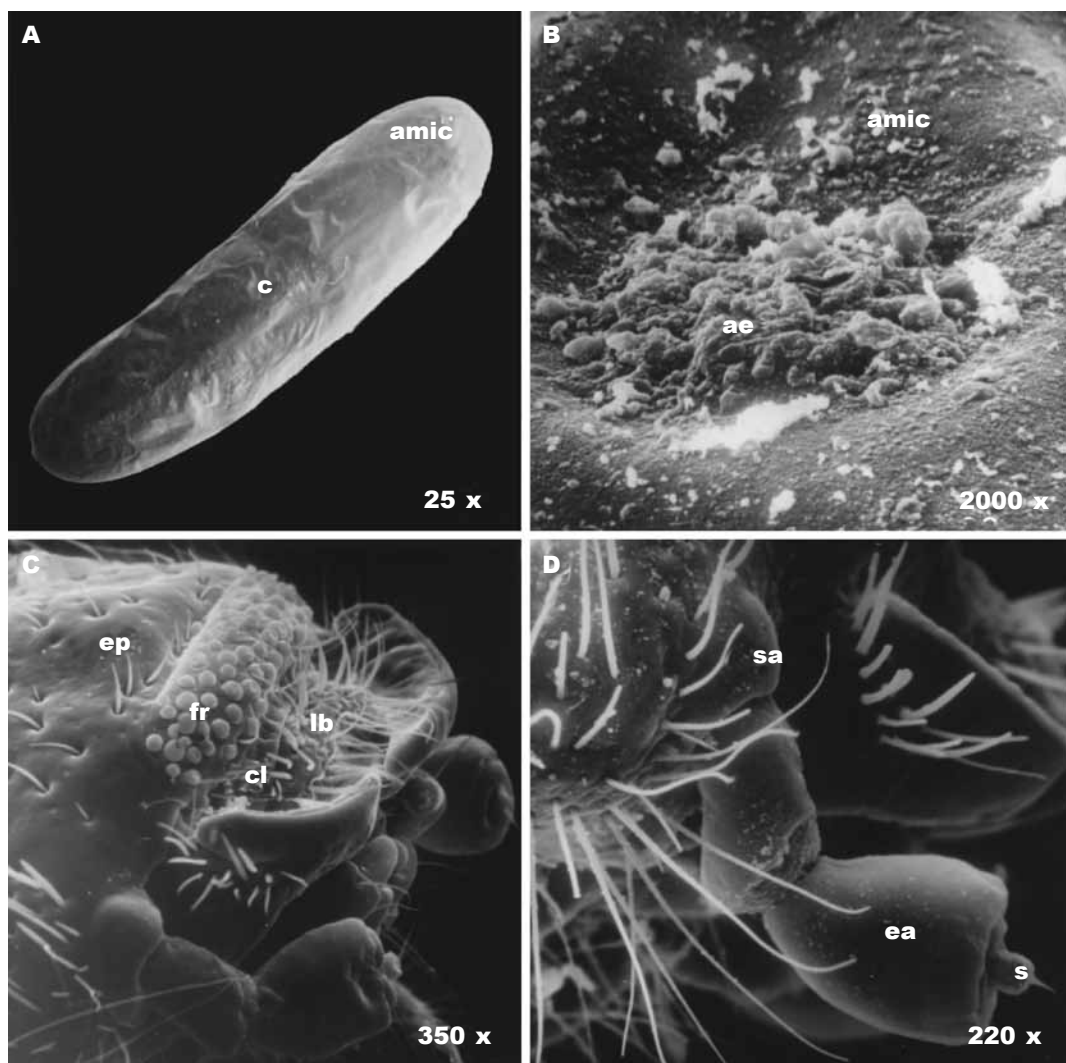


Fig. 1. *Gyriosomus luczotii*: A. Huevo en vista lateral: c. Corion; amic. Área micropilar. B. Región micropilar: amic. Área micropilar; ae. Aeropila. C. Cápsula cefálica, vista latero frontal: ep. Epicranio; fr. Frente; cl. Clípeo; lb. Labro. D. Antena: sa. Sutura antenal; ea. Esclerito antenal; s. Sensorium.

Fig. 1. *Gyriosomus luczotii*: A. Lateral view of egg: c. Chorion; amic. Micropylar area. B. Micropylar region: ami. Micropylar area; ae. Aeropyles. C. Cephalic capsule, latero-frontal view: ep. Epicranium; fr. Frons; cl. Clypeus; lb. Labrum. D. Antenna: sa. Antennal suture; ea. Antennal sclerite; s. Sensorio.

Descripción de la larva de primer estadio

Presenta el cuerpo alargado y cilíndrico con una longitud de 5,41 mm (promedio: 4,57–6,79 mm; n = 10). Región frontal deprimida dorsalmente y provista de numerosas sensillas dispuestas en hileras horizontales (fig. 1C). Patas protorácicas que duplican en tamaño a las meso y metatorácicas. Cápsula cefálica: con longitud de 0,46 mm (promedio: 0,43–0,50 mm; n = 10) y ancho de 0,71 mm (promedio: 0,59–0,77 mm; n = 10) (tabla 1), globosa y fuertemente esclerotizada con sutura epicraneal no evidente; epicráneo provisto de setas dorsales y laterales largas y densas; sutura

frontal rectilínea; sutura frontoclipeal acusada y ligeramente curvada. Región frontal deprimida dorsalmente y provista de numerosos tubérculos de ápice redondeado y dispuestos en hileras horizontales (fig. 1C). Ocelos ausentes. Antena con tres segmentos, primer segmento antenal alargado, segundo igual o más largo que la mitad del primero; tercer segmento pequeño y con una sensilla redondeada y una seta apical (fig. 1D). Clípeo subrectangular y glabro. Labro transversal, con un par de sensillas dorsales y un pecten formado por una hilera de setas gruesas; margen distal levemente sinuado y provisto de setas largas y rígidas (fig. 2A). Mandíbulas subtriangulares,

Tabla 1. Medidas (en mm) de la cápsula cefálica y segmentos torácicos de la larva de primer estadio de *Gyriosomus luczotii*

Table 1. Measurements (in mm) of the head capsule and thoracic segments of the first instar larva of *Gyriosomus luczotii*.

	Carácter				n
	Ancho	Promedio	Longitud	Promedio	
Cápsula cefálica	0,71	0,59–0,77	0,46	0,43–0,50	10
Segmento torácico 1	0,77	0,70–0,84	0,51	0,31–0,66	10
Segmento torácico 2	0,74	0,67–0,82	0,30	0,20–0,40	10
Segmento torácico 3	0,74	0,66–0,83	0,34	0,21–0,44	10

quitinizadas y con dos dientes apicales de ápice obtuso (fig. 2B); mola bien desarrollada, ovalada, cóncava y con superficie lisa; porción basolateral de la superficie dorsal con un mechón de setas; largas y rígidas. Palpos maxilares trisegmentados, último segmento corto y de ápice redondeado (fig. 2B); mala redondeada y provista de numerosas setas cortas y gruesas en el margen externo. Palpos labiales con dos segmentos (fig. 2B). Tórax: primer segmento más largo que los siguientes, con una longitud de 0,51 mm (promedio: 0,31–0,66 mm; n = 10) (tabla 1); escudo protorácico subrectangular y curvado lateralmente. Meso y metatórax con tegumento poco esclerotizado, y ruptor ovi no visible. Patas protorácicas más desarrolladas que el segundo y el tercer par; coxa de forma tetragonal, un poco más ancha que larga; el margen interno de la tibia lleva tres espinas de aspecto lanceolado; margen anterior y superficie externa con numerosas espinas largas y delgadas; margen interno del fémur lleva una hilera de espinas cortas, gruesas y de ápice obtuso; tarsungulus largo y curvado (figs. 2B, 2C). Espiráculos mesotorácicos de diámetro circular, uniformes y peritrema oscuro. Abdomen con una longitud de 4,26 mm (promedio: 3,57–5,33 mm; n = 10). Segmentos con pilosidad escasa y corta; IX segmento abdominal alargado y subtriangular, con el extremo apical redondeado; dorsalmente el tergito está provisto de cerdas largas repartidas por toda la superficie; pigopodio bien desarrollado y fuertemente esclerotizado en sus extremos (fig. 2D).

Diferencias interespecíficas

La larva de primer estadio de *G. luczotii* muestra uniformidad en los caracteres morfológicos con respecto a lo descrito por Pizarro–Araya et al. (2005, 2007). Sin embargo se observan algunas diferencias en la región frontal y el aparato bucal. La frente de *G. luczotii* está provista de numerosos tubérculos dispuestos en hileras horizontales (figs. 1C, 2A). *G. luczotii* presenta un clipeo subrectangular con el margen distal cóncavo, mientras que en *G. subrugatus* es subrectilíneo y con algunos tubérculos dorsales (figs. 1C, 2A).

A diferencia del labro levemente sinuado en *G. kingi*, en *G. luczotii* es emarginado (figs. 1C, 2A). El último segmento de los palpos maxilares puede ser corto y de ápice redondeado como en *G. kingi* (fig. 2B), márgenes del segundo segmento con seta apical, primer segmento provisto de un sensorio redondeado y setas apicales, o alargado y de ápice redondeado como en *G. subrugatus*.

Bionomía

G. luczotii está asociada tróficamente a la vegetación arbustiva característica del matorral estepario costero constituido por especies como *Cristaria glaucophylla* Cav. (Malvaceae), *Frankenia chilensis* K. Presl (Frankeniaceae), *Nolana brunonianus* Hook. et. Arn. (Nolanaceae), *Nolana sedifolia* Poepp. y *Haplopappus foliosus* DC. (Asteraceae). El período reproductivo se inicia a mediados de septiembre con la emergencia de adultos a los que es factible encontrar desplazándose sobre el suelo o sobre las partes aéreas de plantas (e.g. *C. glaucophylla* y *Nolana* spp) (figs. 3A, 3B). Son de hábitos diurnos, epigeos y en las horas de mayor radiación solar se entierran bajo el suelo o bien se esconden bajo piedras o arbustos (fig. 3C) Las cópulas comienzan inmediatamente tras la emergencia del estado de pupa (fig. 3D), y observaciones de laboratorio muestran que las hembras inician las ovoposiciones a finales de septiembre, ya sea en la superficie del sustrato arenoso, o bien enterrándose a una profundidad que varía entre 10 a 20 cm (fig. 3D). Cada hembra presenta un máximo de seis puestas, los huevos son colocados en grupos de siete a 10 y se encuentran unidos lateralmente. Los huevos no son visibles externamente ya que están revestidos por una película de arena que se adhiere al corion mediante un mucílago producido por la hembra en el momento de la ovoposición el cual posteriormente se seca.

Hábitat

Los sectores litorales en donde se distribuye mayoritariamente *G. luczotii* se caracterizan por presentar

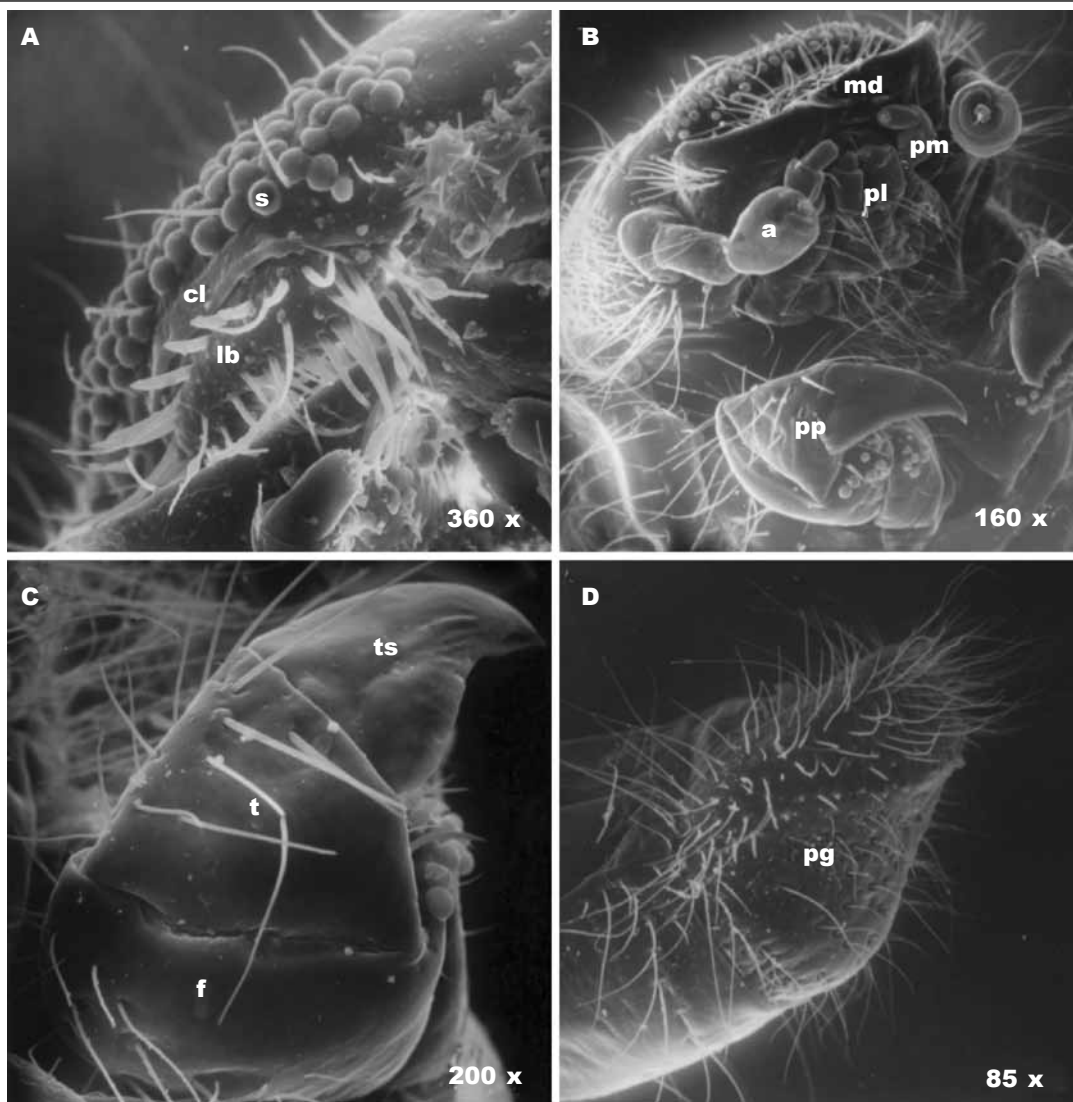


Fig. 2. *Gyriosomus luczotii*: A. Detalle de la frente: s. Sensillas; cl. Clípeo; lb. Labro. B. Complejo máxilo-labial vista ventral: a. Antena; md. Mandíbula; pm. Palpo maxilar; pl. Palpo labial; pp. Pata protorácica. C. Pata protorácica: f. Fémur; t. Tibia; ts. Tarsungulus. D. Detalle del pigopodio (pg).

Fig. 2. *Gyriosomus luczotii*: A. Detail of frons: s. Sensilla; cl. Clypeus; lb Labrum. B. Ventral view of maxillo-labial complex: a. Antenna; md. Mandibles; pm. Maxillary palpi; pl. Labial palpi; pp. Prothoracic leg. C. Prothoracic leg: f. Femur; t. Tibiae; ts. Tarsungulus. D. Pygopods detail (pg).

suelos planos a nivel del mar con suelos de tipo arenoso y arenoso-pedregoso (Paskoff & Manríquez, 2004; Castro & Brignardello, 2005). El clima presente en estos sitios es de tendencia mediterránea con una oscilación térmica diaria y anual baja debido a la influencia marina (Armesto et al., 1993). La vegetación existente en estos lugares se caracteriza por responder a pulsos de humedad estacionales y a la disponibilidad de humedad edáfica. De esta manera la precipitación permiten la germinación, crecimiento vegetativo y floración de plantas anuales y geófitas

(Armesto & Vidiella, 1993; Vidiella et al., 1999), elementos que a su vez representan una fuente de alimento para los adultos de esta especie (Cepeda-Pizarro et al., 2005; Alfaro et al., 2009).

Distribución geográfica

G. luczotii habita desde Los Choros (29° 17' S, 71° 18' O), hasta Alcones (30° 44' S, 71° 31' O) en la región de Coquimbo, Chile; asociada a planicies litorales, depresiones intermedias y valles transversales con



Fig. 3. *Gyriosomus luczotii*: A. Hábito del adulto macho; B. Hábito del adulto hembra; C. Conducta evasiva del adulto; D. Pareja de adultos en cópula.

Fig. 3. *Gyriosomus luczotii*: A. Habitus of male adult; B. Habitus of female adult; C. Evasive behavior of an adult; D. Adult couple mating.

vegetación arbustiva. Pizarro–Araya & Jerez (2004) establecen la distribución del género *Gyriosomus* en relación con las formaciones vegetales, señalando que *G. luczotii* está relacionada con el matorral estepario costero y con el matorral estepario boscoso (Gajardo, 1993), formaciones que incluye el desierto costero transicional de Chile (25–32° Lat S).

Discusión

La monofilia mostrada por el género *Gyriosomus* (Flores, 2000), se explica por la presencia de cuatro sinapomorfías presentes en los adultos: paraproctos pilosos, coxitos con setas largas, espermateca con cavidad principal semianillada y longitud relativa del lóbulo medio corta ($L/T \leq 0,75$); estos caracteres han sido descritos sólo para imagos de *Gyriosomus*. La utilización de caracteres preimaginales puede reforzar esta monofilia, considerando que el conocimiento de la microestructura coriónica (Hernández, 1991; Castillo et al., 1994; Candan et al., 2004) y de la morfología larvaria permiten establecer caracteres

de diagnóstico a nivel de familia, género y especie (Crowson, 1981; Jerez, 2003).

En relación con el estado larvario, la larva de primer estadio de *G. luczotii* corresponde al tipo pedobionta propuesto por Keleynikova (1963) y se adscribe a la descripción morfológica señalada por Doyen (1988) para larvas de la subfamilia Pimeliinae, en el sentido de presentar estructuras adaptativas para la vida edáfica, tales como son la abundante dotación sensorial en la cápsula cefálica, patas cavadoras (especialmente las protorácicas) y pigopodio bien desarrollado. Para *G. luczotii* la forma de las sensillas frontales y las características del clípeo y labro de la larva de primer estadio destacan como caracteres de valor taxonómico y posiblemente también filogenético.

Los resultados obtenidos en este estudio pueden contribuir a definir la posición sistemática de *G. luczotii* y su vinculación con los demás elementos de Nycteliini, lamentablemente la ausencia de descripciones de huevos de otros Nycteliini o tribus hermanas (Praocini y Physogasterini) (Flores, 2000), no permiten establecer inferencias filogenéticas basadas en estos caracteres.

Agradecimientos

Los autores agradecen al personal del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile. Este trabajo fue financiado por los proyectos DIULS-PF07101 de la Universidad de La Serena, Chile (JPA) y DIUC N°203.113.061-1.0, Dirección de Investigación, Universidad de Concepción, Concepción, Chile (VJ).

Referencias

- Aalbu, R. L., 1985. New genus and species of Triorophini, including immatures, reproductive structures, and notes on biology and phylogeny (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 78: 541–553.
- Alfaro, F. M., Pizarro-Araya, J. & Flores, G. E., 2009. Epigeal tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Choros Archipelago (Coquimbo Region, Chile). *Entomological News*, 120: 125–130.
- Armesto, J. J. & Vidiella, P. E., 1993. Plant life forms and biogeographic relations of the flora of Lagunillas (30°S) in the fog-free pacific coastal desert. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 499–511.
- Armesto, J. J., Vidiella, P. E. & Gutiérrez, J. R., 1993. Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66: 271–282.
- Artigas, J. & Brañas-Rivas, P., 1973. Descripción de la larva y pupa de *Praocis curta* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, XLVI: 64–74.
- Beutel, R. G. & Friedrich, F., 2005. Comparative study of larvae of Tenebrionidea (Coleoptera: Cucujiformia). *European Journal of Entomology*, 102: 241–264.
- Bouchard, P. & Gorb, S. N., 2000. The elytra-to-body binding mechanism of the flightless rainforest species *Tabarus montanus* Kaszab (Coleoptera: Tenebrionidea). *Arthropod Structure and Development*, 29: 323–331.
- Bouchard, P. & Steiner, W. E., 2004. First descriptions of Coelometopini pupae (Coleoptera: Tenebrionidae) from Australia, Southeast Asia and the Pacific region, with comments on phylogenetic relationships and antipredator adaptations. *Systematic Entomology*, 29: 101–114.
- Byrne, M. J. & Duncan, F. D., 2003. The role of the subelytral spiracles in respiration in the flightless dung beetle *Circellium bacchus*. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1309–1318.
- Candan S., Suludere, Z., Kalender, Y. & Eryilmaz, O., 2004. Ultrastructure of the chorion of *Echthistus cognatus* (Loew, 1849) (Diptera, Asilidae). *Ohio Journal of Science*, 104: 93–96.
- Castillo, E. E., Jerez, V. & Artigas, J. N., 1994. Microescultura corionica en huevos de Asilidae (Diptera Asilinae, Dasypogoninae, Laphriinae y Stenopogoninae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 65: 107–116.
- Castro, C. & Brignardello, L., 2005. Geomorfología aplicada a la ordenación territorial de litorales arenosos. Orientaciones para la protección, usos y aprovechamiento sustentables del sector de Los Choros, Comuna de la Higuera, IV Región. *Revista de Geografía Norte Grande*, 33: 33–58.
- Cekalovic, T. & Morales, E., 1974. Descripción de la larva y pupa de *Oligocara nitida* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, XLVIII: 173–177.
- Cekalovic, T. & Quezada, A., 1973. Descripción de la larva, pupa y distribución geográfica de *Emmalodera multipunctata curvidens* Kulzer, 1955 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Anales del Instituto de la Patagonia*, 4: 417–422.
- 1982. Descripción de la larva de *Nycterinus (Eunysterinus) abdominalis* Eschscholtz, 1828 (Coleoptera, Tenebrionidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, LIII: 47–51.
- Cepeda-Pizarro, J., Pizarro-Araya, J. & Vásquez, H., 2005. Variación en la abundancia de Arthropoda en un transecto latitudinal del desierto costero transicional de Chile, con énfasis en los tenebrionidos epigeos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 651–663.
- Cloudsley-Thompson, J. L., 2001. Thermal and water relations of desert beetles. *Naturwissenschaften*, 88: 447–460.
- Crowson, R. A., 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, London.
- Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M. & Novaro, A. J., 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 56: 709–718.
- Doyen, J. T., 1988. Descriptions of some phylogenetically important larvae of Tenebrionidae (Coleoptera). *Coleopterists Bulletin*, 42: 285–301.
- Duncan, F. D., 2003. The role of the subelytral cavity in respiration in a tenebrionid beetle, *Onymacris multistriata* (Tenebrionidae: Adesmiini). *Journal of Insect Physiology*, 49: 339–346.
- Duncan, F. D. & Byrne, M. J., 2005. The role of the mesothoracic spiracles in respiration in flighted and flightless dung beetles. *Journal of Experimental Biology*, 208: 907–914.
- Duncan, F. D. & Dickman, C. R., 2009. Respiratory strategies of tenebrionid beetles in arid Australia: does physiology beget nocturnality?. *Physiological Entomology*, 34: 52–60.
- Fattorini, S., 2009. Darkling beetle communities in two geologically contrasting biotopes: testing biodiversity patterns by microsite comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 787–793.
- Flores, G. E., 2000. Cladistic analysis of the neotropical tribe Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 108: 13–25.
- Francisco, O. & Do Prado, A. P., 2001. Characterization of the larval stages of *Alphitobius diaperinus* (Panzer) (Coleoptera: Tenebrionidae) using head capsule width. *Revista Brasileira de Biología*, 1: 125–131.
- Gajardo, R., 1993. *La vegetación natural de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Gebien, H. 1944. Die Gattung *Gyriosomus* Guér.

- Coleoptera, Tenebrionidae. *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft*, 34: 135–194.
- Geiselhardt, S., Jakobsch, D., Ockenfels, P. & Pechke, K., 2008. A sex pheromone in the desert tenebrionid beetle *Parastizopus armaticeps*. *Journal of Chemical Ecology*, 34: 1065–1071.
- Gorb, S. N., 1999. Ultrastructure of the thoracic dorso-medial field (TDM) in the elytra-to-body arresting mechanism in tenebrionid Beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Morphology*, 240: 101–113.
- Hernández, J. M., 1991. Estudio de los caracteres del huevo en diversos Cerambycidae ibéricos y su interés taxonómico (Coleoptera). *Graellsia*, 47: 49–59.
- Iwan, D. & Banaszkiwicz, M., 2005. Larvae of the genus *Anomalipus* Latreille, 1846 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales Zoologici*, 55: 375–381.
- Iwan, D. & Bečvář, S., 2000. Description of the early stage of *Anomalipus plebejus plebejulus* (Coleoptera: Tenebrionidae) from Zimbabwe with notes on the classification of the Opatrinae. *European Journal of Entomology*, 97: 403–412.
- Jaramillo, E., Avellanal, M. H., González, M. & Kennedy, F., 2000. Locomotor activity of *Phalerisida maculata* Kulzer (Coleoptera, Tenebrionidae) on Chilean sandy beaches. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 67–77.
- Jerez, V., 2003. Interspecific differentiation in eggs and first instar larvae in the genus *Procalus* Clark 1865 (Chrysomelidae: Alticinae). In: *Proceedings of the fifth international Symposium on the Chrysomelidae; Special topics in leaf beetle biology*: 147–153 (D. G. Furth, Ed.). Pensoft Publishers Press, Sofia.
- Keleynikova, S. I., 1963. Larval types of palearctic darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). *Entomological Review*, 42: 292–296.
- Krasnov, B., Ward, D. & Shenbrot, G., 1996. Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments*, 34: 477–489.
- Kulzer, H., 1959. Neue Tenebrioniden aus Südamerika (Col.) 18 Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden. I Die Gattung *Gyriosomus* Guérin. (Nycteliini). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey*, 10: 523–547.
- López-Sánchez, S., De los Santos, A. & Montes, C., 1985a. Estudio morfológico de los estados preimaginales de *Micrositus ulyssiponensis* Germ. 1824 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Anales de Biología Universidad de Murcia*, 3: 95–102.
- 1985b. Estudio morfológico de la forma larvaria de *Tentyria placyteps* Stev. (1829). *Eos*, LXI: 173–182.
- 1987. Estudio morfológico de los estados preimaginales de *Pimelia costata* Waltl. 1835 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 4: 299–311.
- Medvedev, G. S., 1965. Adaptations of leg structure in desert darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). *Entomological Review*, 44: 473–485.
- Morrone, J. J., 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467–494.
- Norgaard, T. & Dacke, M., 2010. Fog-basking behaviour and water collection efficiency in Namib Desert Darkling beetles. *Frontiers in Zoology*, 7: 1–23.
- Paskoff, R. & Manríquez, H., 2004. *Las dunas de las costas de Chile*. Ediciones Instituto Geográfico Militar, Santiago, Chile.
- Pizarro-Araya, J., 2010. Hábitos alimenticios del género *Gyriosomus* Guérin-Ménéville, 1834 (Coleoptera: Tenebrionidae): ¿qué comen las vaquitas del desierto costero? *IDESIA*, 28: 115–119.
- Pizarro-Araya, J., Cepeda-Pizarro, J. & Flores, G. E., 2008. Diversidad taxonómica de los artrópodos epigeos de la Región de Atacama (Chile): estado del conocimiento. En: *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Atacama*: 257–274 (F. A. Squeo, G. Arancio & J. R. Gutiérrez, Eds.). Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- Pizarro-Araya, J. & Flores, G. E., 2004. Two new species of *Gyriosomus* Guérin-Ménéville from Chilean coastal desert (Coleoptera: Tenebrionidae: Nycteliini). *Journal of the New York Entomological Society*, 112: 121–126.
- 2006. La posición sistemática de *Geoborus lineatus* (Guérin-Ménéville), comb. nov. (ex. *Gyriosomus*) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Revista de la Sociedad Argentina de Entomología*, 65: 85–90.
- Pizarro-Araya, J. & Jerez, V., 2004. Distribución geográfica del género *Gyriosomus* Guérin-Ménéville, 1834 (Coleoptera: Tenebrionidae): una aproximación biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 491–500.
- Pizarro-Araya, J., Jerez, V. & Cepeda-Pizarro, J., 2005. Descripción de huevos y larvas de primer estadio del género *Gyriosomus* Guérin-Ménéville, 1834 (Coleoptera, Tenebrionidae, Nycteliini). *Gayana*, 69(2): 277–284.
- 2007. Reproducción y ultraestructura del huevo y larva de primer estadio de *Gyriosomus kingi* (Coleoptera: Tenebrionidae) del desierto de Atacama. *Revista de Biología Tropical*, 55: 637–644.
- Schunger, I., Beutel, R. G. & Britz, R., 2003. Morphology of immature stages of *Prostomis mandibularis* (Coleoptera: Tenebrionidae: Prostomidae). *European Journal of Entomology*, 100: 357–370.
- Vidiella, P. E., Armesto, J. J. & Gutiérrez, J. R., 1999. Vegetation changes and sequential flowering after rain in the southern Atacama Desert. *Journal of Arid Environments*, 43: 449–458.
- Vidal, M. A., Pizarro-Araya, J., Jerez, V. & Ortiz, J. C., 2011. Daily activity and thermoregulation in predator-prey interaction during the Flowering Desert in Chile. *Journal of Arid Environments*, 75: 802–808.
- Whitford, W. G., 1996. The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 5: 185–195.
- 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press, Elsevier, London, United Kingdom.