

COLEOPTERA PASSALIDAE DE MÉXICO

Pedro Reyes-Castillo



Coleoptera Passalidae de México

Pedro Reyes-Castillo
 Instituto de Ecología, A. C.
 Apartado Posn° 63
 Xapala 91000
 Veracruz,
 MÉXICO
 reyespe@ecologia.edu.mx

Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000.

Martín-Piera, F., J.J. Morrone & A. Melic (Eds.)

ISBN: 84-922495-1-x

m3m : Monografías Tercer Milenio

vol. 1, SEA, Zaragoza, 2000

pp.: 171 -182.

PRIBES-2000:

Proyecto para Iberoamérica de Entomología Sistemática.

<http://entomologia.rediris.es/pribes2000>

Coordinador del proyecto:

Dr. Fermín Martín-Piera

Dpto. Biodiversidad y Biología Evolutiva

Museo Nacional Ciencias Naturales-CSIC

c/. José Gutiérrez Abascal, 2

28006 Madrid (ESPAÑA)

fermin@mncn.csic.es

Coeditores del volumen:

Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA),

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 6

50012 Zaragoza (ESPAÑA)

Director Publicaciones: Antonio Melic

amelic@retemail.es

CYTED— Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.

Coordinador Internacional:

Dr. Gonzalo Halffter.

Instituto de Ecología

2,5 km antigua ctra. a Coatepec

Apdo. Correos, 63

Xalapa 9100, Veracruz (MÉXICO).

Con la colaboración de

Instituto HUMBOLDT
 COLOMBIA

Resumen:

En México, la familia Passalidae está representada por una subfamilia, dos tribus, 21 géneros, dos subgéneros y 81 especies. Estas especies se distribuyen en los bosques mesófilo de montaña y tropical perennifolio, situados desde el nivel del mar hasta los 3.000 m de altitud. Se registra un mayor número de especies y más abundancia poblacional en el bosque mesófilo de montaña situado entre los 1.200 a 1.800 m de altitud y en el bosque tropical perennifolio de las partes bajas, en comparación con la pobreza de especies y las bajas poblaciones en los bosques de pino y mixto de pino-encino, así como en los bosques tropicales subcaducifolio y caducifolio. Las especies endémicas caracterizan al país, con más del 57% de especies endémicas, tres de Passalini y 45 de Proculini, que se distribuyen en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre de Chiapas, las montañas de Oaxaca, el Macizo Central de Chiapas y el Sistema Volcánico Transversal.

Palabras clave: Passalidae, Coleoptera, distribución geográfica, riqueza de especies, México.

Coleoptera Passalidae of Mexico

Abstract:

The Passalidae are represented in Mexico by one subfamily, two tribes, 21 genera, two subgenera, and 81 species. These species are distributed in the cloud forests and tropical rain forests, from sea level up to 3,000 m altitude. The greatest species richness and most abundant populations are found in the cloud forests, between 1,200-1,800 m altitude, and in the tropical rain forests of the lower areas, in comparison with the less abundant populations and lower species richness found in the pine forests and mixed oak-pine forests, as well as the tropical subdeciduous and deciduous forests. The presence of endemic species characterizes the country, with 57% of all the endemic passalid species, three in the Passalini and 45 in the Proculini, distributed in the cloud forests from the Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre de Chiapas, the Central Massif of Chiapas, the mountains of Oaxaca, and the Transverse Volcanic System.

Key words: Passalidae, Coleoptera, geographical distribution, species richness, Mexico

INTRODUCCIÓN: ESQUEMA DE CLASIFICACIÓN GENERAL

La familia Passalidae reúne a un pequeño grupo de coleópteros Scarabaeoidea, morfológicamente homogéneo, de hábitos silvícolas, tendencias higrófilas, alimentación saproxilófaga, comportamiento subsocial y distribución cosmotropical. En la actualidad, agrupa 650 especies descritas, de las que más del 50% son propias de las Américas.

El conocimiento taxonómico del grupo se inició con la décima edición del *Systema Naturae* de Linneo (1758: 354), donde apareció la descripción del *Scarabaeus interruptus* proveniente de América, única especie conocida durante gran parte de la segunda mitad del siglo XVIII, la misma que Linneo (1767) transfirió a *Lucanus* y más tarde Fabricius (1792) a *Passalus*. Por su parte, Leach (1815) describió la familia Passalidae, en la que agrupó las 14 especies conocidas hasta los inicios del siglo XIX y MacLeay (1819) erigió *Paxillus* para dos especies americanas. Durante los primeros dos tercios de ese siglo, Passalidae solo agrupó a *Passalus*, que en la primera monografía mundial (Percheron, 1835, 1841, 1844) integró 85 especies provenientes de los trópicos del Viejo y Nuevo Mundos. El primer catálogo mundial (Smith, 1852) reconoció 101 especies.

Kaup (1871) propuso una clasificación *sui generis*, la “quinaria de la naturaleza”, dividiendo la familia en cinco subfamilias y agrupando en múltiples de cinco, dos géneros descritos y 63 nuevos, cada uno de los cuales, contenía un máximo de cinco especies. Por esas fechas asciende a 175 el número de especies descritas (Gemminger y Harold, 1868). Siguiendo un agrupamiento artificial basado en caracteres convergentes, Kuwert (1891, 1896, 1897, 1898) elevó a 38 el número de subfamilias para agrupar 80 géneros que sumaban un total de 507 especies.

A principios del siglo XX, Zang (1905a) y Arrow (1907) se dedicaron a resolver los múltiples problemas nomenclaturales surgidos de la división artificial de géneros, especies y variedades propuesta por Kuwert. En su monografía mundial, Gravely (1918) estableció un sistema de clasificación basado en la distribución de las especies por regiones biogeográficas, agrupándolas en siete subfamilias y 53 géneros. Este nuevo sistema de clasificación fue seguido por Hincks y Dibb (1935, 1958) en su catálogo mundial, en el que incluyeron 500 especies.

El criterio de fusionar a dos de las tres subfamilias representadas en la India (Arrow, 1950), fue la base para integrar una subfamilia Passalinae (Reyes-Castillo, 1970b) en sentido más amplio y universal. La clasificación hoy aceptada reconoce dos subfamilias: Aulacocyclinae con cinco géneros y 50 especies de distribución oriental-australiana, y Passalinae con 600 especies incluidas en dos tribus: Passalini de distribución cosmotropical, con cinco géneros neotropicales, nueve etiópico-malgaches y 21 oriental-australianos; y Proculini, exclusiva del continente americano con 19 géneros (Reyes-Castillo, 1970b). En conjunto, los 24 géneros americanos de Passalini y de Proculini agrupan alrededor de 330 especies.

Desde su creación, la familia ha permanecido como un grupo bien caracterizado dentro de los Lamellicornia. Sin embargo, ha existido la tendencia a integrarla en Lucanidae, ya sea a nivel de género (Latreille, 1817), tribu (Gemminger y Harold, 1868; Leconte y Horn, 1883; Casey, 1897) o familia, para formar, con diversos lucanoideos, el grupo suprafamiliar Recticera Thalorophaga (MacLeay, 1819; Westwood, 1845) o el más descriptivo de Pectinicornia (Burmeister, 1847; Lacordaire, 1856; Bates, 1886). En Scarabaeoidea (Peyerimhoff, 1933) ha sido tradicional agruparla con Lucanidae y Scarabaeidae (Arrow, 1910; Janssens, 1949; Costa Lima, 1953; Arnett, 1962; Halffter y Martínez, 1966), hasta la división de la superfamilia en Trogidae, Lucanidae, Passalidae, Melolonthidae y Scarabaeidae (Endrödi, 1966).

ESTUDIOS SOBRE LAS ESPECIES DE PASSALIDAE DE MÉXICO

Los primeros autores en describir Passalidae de México fueron Percheron (1835, 1841), cinco especies, y Burmeister (1847), una. Sin embargo, quien realizó una primera revisión fue Truqui (1857), precisando localidades, altitud y microhábitats de 26 especies, de las que describió 15 nuevas. En un manuscrito inédito ilustrado por el naturalista Eugenio Dugés (1869-1881) se trataron siete especies, que años después listó Villada (1901). Kaup (1868, 1869, 1871), Casey (1897) y Kuwert (1898) describieron una docena de especies. En la *Biología Centrali-Americana*, Bates (1886, 1889) describió siete nuevas de un total de 43 especies mexicanas, que equivalen a cerca del 70% de las 70 catalogadas por Hincks y Dibb (1935, 1958) o las 68 listadas por Blackwelder (1944).

La descripción de nuevas especies mexicanas ha sido esporádica y aislada a lo largo del siglo XX. Los autores que han contribuido fueron Zang (1905b), Luederwaldt (1931, 1941), Dibb (1936), Reyes-Castillo (1970a), Reyes-Castillo y Castillo (1986) y Schuster (1991). En forma adicional, se encuentra la descripción de especies mexicanas en la revisión de géneros mesoamericanos (Castillo y Reyes-Castillo, 1984; Boucher, 1988; Reyes-Castillo *et al.*, 1987; Schuster y Reyes-Castillo, 1990) o estudios faunísticos regionales (Castillo *et al.*, 1988; Reyes-Castillo y Castillo, 1993). El avance sobre el conocimiento de las especies mexicanas ha ido en aumento durante las últimas tres décadas a partir del estudio de Reyes-

Castillo (1970b) quien citó 55 especies; después de esa fecha se han descrito 18 nuevas y en la colección del Instituto de Ecología de Xalapa existe una docena más de nuevas especies. Aunque el catálogo de Hincks y Dibb (1935, 1958) mencionó 70, al menos 12 de esas especies deberán caer en sinonimia y otras 10 son especies sudamericanas adscritas al país por error. Sin embargo, existe un cierto número de sinónimos a revalidar, como el reciente caso de una especie de *Passalus* (Reyes-Castillo y Castillo, 1994). Ante este panorama, hemos realizado una cuidadosa selección de los *taxa* a tratar y consideramos que en México la familia está representada por una subfamilia, dos tribus, 21 géneros, dos subgéneros y 81 especies.

Se conoce el cariotipo masculino de 56 especies de Passalidae de los que 32 provienen de México: cinco de la tribu Passalini y 27 de la Proculini. El número diploide varía entre 25-31 con cromosomas sexuales masculinos XO en la tribu Passalini y 18-44 con cromosomas sexuales XY en la tribu Proculini. Estas diferencias parecen relacionarse con su estructura poblacional: los Passalini son de amplia distribución por las tierras bajas continentales, mientras la gran mayoría de los Proculini se distribuyen en áreas montañosas restringidas de Mesoamérica, lo que favorece el establecimiento de cambios cariotípicos (Virkki y Reyes-Castillo, 1972; Serrano *et al.*, 1998).

La distribución geográfica y ecológica de las especies mexicanas de Passalidae se ha determinado a través de estudios regionales realizados en distintas entidades del país, entre las que se cuentan la Sierra de Manantlán y la Estación de Chamela en Jalisco (Castillo *et al.*, 1988; Reyes-Castillo, 1988), el estado de Guerrero (Reyes-Castillo y Castillo, 1993) y la región de Los Tuxtlas en Veracruz (Castillo, 1987; Castillo y Reyes-Castillo, 1997). Otros estudios regionales sobre Lamellicornia en general, con la inclusión de Passalidae, han sido los del Soconusco y la Selva Lacandona en Chiapas, el de Acahuizotla en Guerrero y los de distintas localidades en los estados de Chiapas, Hidalgo, Morelos, Nayarit y Veracruz (Palacios *et al.*, 1990; Morón *et al.*, 1985, 1998; Delgado, 1989; Deloya *et al.*, 1993, 1995; Morón, 1979, 1994; Morón y Terrón, 1981, 1986; Deloya y Morón, 1994). Por otra parte, las revisiones sistemáticas de los géneros *Spurius* (Reyes-Castillo, 1978), *Oileus* (Quintero y Reyes-Castillo, 1983), *Petrejoides* (Castillo y Reyes-Castillo, 1984), *Veturius* (Boucher, 1988), *Ogyges* (Schuster y Reyes-Castillo, 1990) y *Xylopassaloides* (Reyes-Castillo *et al.*, 1987) han permitido establecer y discutir los principales patrones de dispersión geográfica del grupo en la Zona de Transición Mexicana (Halffter, 1976, 1987; Reyes-Castillo y Halffter, 1978; Reyes-Castillo, 1985).

Se ha descrito la larva de tercer estadio, ocasionalmente las de segundo y primer estadios, de 134 especies de Passalidae (Schuster, 1992), cifra que contiene representantes de los 24 géneros del Nuevo Mundo y entre las que se cuentan 39 especies mexicanas, siete de Passalini y 32 de Proculini (Schuster y Reyes-Castillo, 1981; Quintero y Reyes-Castillo, 1983; Reyes-Castillo *et al.*, 1987), número que alcanza a casi la mitad de las especies conocidas del país. Respecto al huevo, solo se ha descrito el del proculino *Xylopassaloides pterocavis*, endémico de Chiapas (Reyes-Castillo *et al.*, 1987). En cambio es conocido el proceso de avivamiento de la larva de primer estadio en 21 especies mexicanas (Reyes-Castillo y Jarman, 1989).

El ciclo de vida de *Heliscus tropicus* es el único determinado para el total de especies mexicanas (Valenzuela-González, 1986a). Sin embargo, se han estudiado distintos aspectos generales (Reyes-Castillo y Halffter, 1983, 1984) y

Tabla I

Número de especies de Passalidae en distintas localidades de México, altitud y tipos de vegetación. Modificado de Castillo y Reyes-Castillo (en prensa).

Localidad	Altitud	Bosque	Spp.
Bosencheve, México	2.400	Bosque de pino	1
Gómez Farías, Tamaulipas	1.900	Bosque de pino	1
Temascaltepec, México	2.450	Bosque mixto	1
Oaxaca, Oaxaca	2.200	Bosque mixto	1
Sierra de Juárez, Oaxaca	2.400-3.000	Bosque mixto	3
Acultzingo, Veracruz	2.300-2.400	Bosque mixto	1
Manantlán, Jalisco	1.900	Bosque mesófilo	1
Gómez Farías, Tamaulipas	1.350	Bosque mesófilo	2
Huachinango, Puebla	1.800	Bosque mesófilo	16
Sierra de Juárez, Oaxaca	1.200-2.200	Bosque mesófilo	14
Los Tuxtlas, Veracruz	1.200	Bosque mesófilo	10
Sierra de Juárez, Oaxaca	200-1.000	Bosque perennifolio	17
Los Tuxtlas, Veracruz	300	Bosque perennifolio	15
Boca de Chajul, Chiapas	350	Bosque perennifolio	13
Yaxchilán, Chiapas.	350	Bosque perennifolio	8
La Mancha, Veracruz	20	Bosque subcaducifolio	5
Gómez Farías, Tamaulipas	350	Bosque subcaducifolio	4
El Suspiro, Chiapas	1.350	Bosque subcaducifolio	5
Manantlán, Jalisco	640-870	Bosque subcaducifolio	3
Chamela, Jalisco	200	Bosque caducifolio	3
Acahuizotla, Guerrero	650-850	Bosque caducifolio	5
Tetipac, Guerrero	1.500	Bosque caducifolio	3

particulares sobre el comportamiento del grupo con base en especies mexicanas: cuidados a la cría, alimentación de larva y adulto (Valenzuela-González y Castillo, 1983; Valenzuela-González, 1992, 1993), territorialidad (Valenzuela-González, 1986b), cortejo y cópula (Valenzuela-González y Castillo, 1984, Castillo y Reyes-Castillo, 1989), aparato estridulador y análisis de los sonidos producidos por larva y adulto (Reyes-Castillo y Jarman, 1980, 1983), y determinación de la fuerza mandibular de larva y adulto (Jarman y Reyes-Castillo, 1985).

La vida subsocial de los Passalidae parece propiciar su asociación con diversos grupos de organismos. En las galerías de pasálidos mexicanos son frecuentes las ninfas y a veces los adultos del blático *Panchlora* (Castillo y Reyes-Castillo, 1982) y varias especies de seudoescorpiones foréticos se relacionan con los pasálidos adultos (Reyes-Castillo y Hendrichs, 1975). De las 17 familias de Acarina asociadas con pasálidos del Nuevo Mundo, al menos 10 lo están con alguna especie mexicana (Hunter, 1993) y entre los hongos Laboulbeniales, tres especies de *Rickia* se encontraron parasitando adultos (Luna-Zendejas *et al.*, 1988).

DISTRIBUCIÓN Y DIVERSIDAD DE LAS PASSALIDAE EN MÉXICO

Los pasálidos se distribuyen en el país a través de los ecosistemas forestales húmedos: los bosques mesófilos de montaña y tropicales perennifolios, situados desde el nivel del mar hasta los 3.000 m de altitud. El carácter silvícola y la tendencia higrófila del grupo son muy marcados, registrándose un

aumento del número de especies y mayor abundancia poblacional en el bosque mesófilo de montaña situado entre los 1.200 a 1.800 m de altitud y en el bosque tropical perennifolio de las partes bajas. Esta distribución, quizás está propiciada por la estabilidad microclimática y la disponibilidad de troncos podridos, en comparación con la pobreza de especies y las bajas poblaciones de los pasálidos que habitan en los bosques de pino y mixto de pino-encino, así como en los tropicales subcaducifolio y caducifolio, sujetos a largos periodos de sequía y la pérdida periódica del follaje, condiciones que provocan una mayor insolación y desecación sobre los troncos podridos (Castillo y Reyes-Castillo, en prensa). En el bosque tropical perennifolio existen hasta 17 especies, un máximo de 16 en el mesófilo de montaña, entre tres a cinco en los tropicales subcaducifolio y caducifolio, una a tres especies en los bosques de pino y mixtos de pino-encino (Tabla I), mientras que en las formaciones secundarias (acahuales) pueden existir de siete a 11 especies de pasálidos y un máximo de cuatro en los pastizales.

Los endemismos caracterizan al país, con más del 57% de especies propias, tres de Passalini y 45 de Proculini, que principalmente se distribuyen en el bosque mesófilo de montaña de las Sierras Madres Oriental, del Sur y de Chiapas, las montañas de Oaxaca, el Macizo Central de Chiapas y el Sistema Volcánico Transversal. Los endemismos aumentan a más del 75%, si se adicionan las 16 especies chiapanecas de Proculini que extienden su distribución por el Núcleo Centroamericano, área que incluye las tierras que se extienden desde el sur del Istmo de Tehuantepec hasta la Depresión Nicaragüense.

Tabla II

Diversidad estatal de los géneros y las especies mexicanas de Passalidae Passalini por tribus. Entre paréntesis se indica el número de especies.

Estado	Passalini	Proculini	Totales
Aguascalientes	2 (2)	0	2 (2)
Baja California	0	0	0
Baja California	0	0	0
Campeche	3 (4)	4 (4)	7 (8)
Chiapas	3 (9)	16 (36)	19 (45)
Chihuahua	1 (1)	0	1 (1)
Coahuila	0	2 (2)	2 (2)
Colima	2 (3)	0	2 (3)
Distrito Federal	0	0	0
Durango	1 (1)	0	1 (1)
Guanajuato	1 (1)	1 (1)	2 (2)
Guerrero	2 (5)	8 (10)	10 (15)
Hidalgo	2 (4)	8 (13)	11 (17)
Jalisco	2 (4)	1 (1)	3 (5)
México	2 (2)	2 (2)	4 (4)
Michoacán	2 (4)	4 (4)	6 (8)
Morelos	2 (3)	2 (2)	4 (5)
Nayarit	2 (4)	0	2 (4)
Nuevo León	1 (1)	3 (3)	4 (4)
Oaxaca	3 (8)	11 (21)	14 (29)
Puebla	3 (6)	10 (19)	13 (25)
Querétaro	1 (1)	1 (1)	2 (2)
Quintana Roo	3 (4)	4 (4)	7 (8)
San Luis Potosí	2 (4)	3 (3)	5 (7)
Sinaloa	2 (4)	0	2 (4)
Sonora	2 (2)	0	2 (2)
Tabasco	3 (4)	2 (2)	5 (6)
Tamaulipas	2 (5)	3 (3)	5 (8)
Tlaxcala	0	0	0
Veracruz	3 (8)	13 (26)	16 (34)
Yucatán	2 (3)	2 (2)	4 (5)
Zacatecas	0	0	0

En México, el límite de distribución septentrional del grupo por el occidente se encuentra en la Sierra Madre Occidental, a los 28° 25' 23" de latitud norte y los 108° 22' 34" de longitud oeste, en Yepachic, Chihuahua, mientras que por el oriente se sitúa en la Sierra Madre Oriental, a los 25° 46' 5" de latitud norte y los 100° 10' de longitud oeste, en Apodaca, Nuevo León. Su distribución en el Altiplano Mexicano es periférica y al sur del Trópico de Cáncer. El estado con mayor riqueza de especies es Chiapas con 45, siguiendo en orden de importancia, Veracruz, Oaxaca y Puebla con sus respectivas 34, 29 y 25 especies. Hidalgo y Guerrero son estados que presentan una riqueza intermedia, con 17 y 15 especies respectivamente. En 22 estados se encuentra entre una y ocho especies (Tabla II). La diversidad es marcadamente diferente entre las tribus, las 11 especies de Passalini se reparten entre 26 estados, mientras las 71 especies de la tribu Proculini en 21.

Las Passalidae en México presentan dos de los patrones de dispersión de los insectos en la Zona de Transición

Mexicana: el neotropical típico y el mesófilo de montaña, ambos de origen sudamericano moderno y antiguo, respectivamente (Halfpiter, 1976, 1987; Reyes-Castillo y Halfpiter, 1978; Reyes-Castillo, 1985). El neotropical típico, con una máxima expansión por las tierras bajas, el pie de monte y la periferia del Altiplano Mexicano es característico de las especies agrupadas en la tribu Passalini, son de amplia distribución en el Neotrópico y con escasos endemismos en el país. El mesófilo de montaña es típico de los miembros de la tribu Proculini que se distribuyen por los principales sistemas montañosos, en donde se han diversificado y presentan un importante número de especies endémicas.

La reducción alar afecta a más de un tercio de las especies mexicanas, en especial las que se distribuyen en formaciones forestales de montaña. Los géneros *Ogyges*, *Proculejus*, *Proculus*, *Pseudacanthus* y *Xylopassaloides* contienen solo especies con estas características; otros, como *Passalus*, *Vindex*, *Spurius*, *Oileus*, *Verris* y *Publius* contienen alguna(s) especie(s) de alas reducidas. La opacidad de los élitros se presenta en especies de *Proculus*, *Pseudacanthus* y *Publius*, mientras que la reducción del número de estrías elitales es característica en algunas especies de *Ogyges* y *Oileus*.

La tribu Passalini se ha diversificado mucho en la región Oriental-Australiana. Esta diversificación alcanza el rango taxonómico de géneros, aunque el continente americano contiene la mayor cantidad de especies, agrupadas únicamente en cinco géneros. En México están representados *Paxillus*, *Ptichopus* y *Passalus*, con 11 especies (Tabla III). Su distribución se reparte entre 26 estados; los más ricos son Chiapas, Oaxaca, Puebla y Veracruz, que contienen entre seis a nueve, mientras en 22 estados existe entre una y cinco especies. En gran parte, se trata de especies comunes o muy comunes, de amplia distribución continental que alcanzan su límite septentrional en el país. Las especies endémicas son raras y de distribución montana.

La tribu Proculini contiene 19 géneros, que con excepción de *Pseudoarrox* están representados en México y agrupan en total 71 especies. Alcanza su límite septentrional por el oriente de México en Nuevo León (Cola de Caballo), por el occidente y centro del país no sobrepasan el Sistema Volcánico Transversal, se distribuyen por 21 estados. La mayor riqueza con 36 especies se presenta en Chiapas, 26 en Veracruz, 21 en Oaxaca y 19 en Puebla. Esta riqueza es intermedia en Hidalgo con 13 especies y 10 en Guerrero, y disminuye en 15 estados que presentan entre una a cuatro especies (Tabla IV). La mayor parte de los proculinos son de distribución limitada en México. Se trata de especies raras a comunes que se distribuyen por las montañas o el pie de monte. Un alto porcentaje son endémicas y solo nueve poseen un gran poder de dispersión (*Spurius bicornis*, *Popilius eclipicus*, *Oileus sargi*, *Odontotaenius striatopunctatus*, *Verris cavicollis*, *V. corticicola*, *V. hageni*, *Veturius sinuatomarginatus* y *V. trituberculatus*) distribuyéndose desde México hasta Costa Rica-Panamá, alcanzando Colombia al norte de América del Sur, en la mayor parte de los casos.

La riqueza de Passalidae en México comparada con la de otros países latinoamericanos muestra características propias en su composición taxonómica: número de géneros y total de especies representados por tribu (Tabla V). Comparativamente con México, en Brasil existe una mayor riqueza de géneros, subgéneros y especies de Passalini. Aunque el número de géneros en Costa Rica, Panamá, Colombia y Guayana es el mismo que en México, presentan un notable aumento en la riqueza de especies, especialmente de los subgéneros de *Passalus*. Por su parte, México contiene la

Especies	Ca	Ci	Ch	Dg	Gt	Gr	Hg	Ja	Mx	Mi	Mr	NL	Ox	Pu	Qu	QR	Sp	Tb	Tm	Vr	Yu	
<i>Petrejoides imbellis</i> (○)						○																
<i>Petrejoides jalapensis</i> (○)													○									○
<i>Petrejoides laticornis</i> (○)																						○
<i>Petrejoides mazatecus</i> (○)													○									
<i>Petrejoides michoacanae</i> (○)										○												
<i>Petrejoides nebulosus</i> (○)							○															
<i>Petrejoides olmecae</i> (○)						○																
<i>Petrejoides orizabae</i> (○)							○							○								○
<i>Petrejoides recticornis</i> (○)													○									○
<i>Petrejoides silvaticus</i> (○)												○										
<i>Coniger championi</i>		●																				
<i>Undulifer acapulcae</i> (○)													○									
<i>Undulifer incisus</i> (○)						○							○									○
<i>Pseudacanthus astecus</i> (○)							○							○								○
<i>Pseudacanthus junctistriatus</i>		●																				
<i>Pseudacanthus mexicanus</i> (○)						○			○													
<i>Pseudacanthus nigidioides</i>		●																				
<i>Pseudacanthus obesus</i> (○)													○									
<i>Pseudacanthus subopacus</i>		●																				
<i>Pseudacanthus violetae</i> (○)		○																				
<i>Heliscus tropicus</i> (○)		○	○				○					○	○	○	○		○		○	○		
<i>Heliscus vazquezae</i> (○)														○								○
<i>Heliscus yucatanus</i> (○)	○																○					○
<i>Oileus bifidus</i> (○)													○									
<i>Oileus heros</i> (○)														○								○
<i>Oileus nonstriatus</i> (○)							○							○								
<i>Oileus rimator</i> (○)		○				○	○							○								○
<i>Oileus sargi</i>		●																				
<i>Odontotaenius cerastes</i> (○)								○														
<i>Odontotaenius cuspidatus</i> (○)										○												
<i>Odontotaenius striatopunctatus</i>	●	●	●	?	●	●	●				●	●	●	●		●	●	●	●	●	●	●
<i>Odontotaenius zodiacus</i> (○)							○							○								○
<i>Proculus beckeri</i> (○)		○																				
<i>Proculus goryi</i>		●																				●
<i>Verres cavicolis</i>		●											●	●								●
<i>Verres corticicola</i>		●					●			●			●	●								●
<i>Verres hageni</i>	●	●				●							●			●		●				
<i>Verres intermedius</i> (○)						○							○									?
<i>Veturius marilucae</i> (○)																						○
<i>Veturius sinuatocollis</i>		●																				
<i>Veturius tuberculifrons</i>		●																				
<i>Publius granulipennis</i> (○)		○																				
<i>Ogyges laevior</i>		●																				
<i>Ogyges marilucasae</i> (○)		○																				
<i>Ogyges quichensis</i>		●																				
<i>Xylopassaloides pereirai</i> (○)		○																				
<i>Xylopassaloides pterocavis</i> (○)		○																				
Total de géneros	4	16	2	?	1	8	8	1	2	4	2	3	11	10	1	4	3	2	3	13	2	
Total de especies	4	36	2	?	1	10	13	1	2	4	2	3	21	19	1	4	3	2	3	26	2	

Tabla V

Número de especies por género en las tribus Passalini y Proculini, para seis países latinoamericanos. El número entre paréntesis suma los géneros representados.

Géneros	México	Costa Rica	Panamá	Colombia	Guayana	Brasil
<i>Passipassalus</i>	0	0	0	0	0	1
<i>Paxillus</i>	1	1	1	2	2	5
<i>Spasalus</i>	0	0	0	1	2	5
<i>Passalus (Pertinax)</i>	7	10	9	13	5	23
<i>P. (Mitrorhinus)</i>	0	0	0	2	1	6
<i>P. (Passalus)</i>	3	5	3	15	14	35
<i>Ptichopus</i>	1	1	1	0	0	3
Total Passalini	11 (3)	16 (3)	14 (3)	33 (3)	24 (3)	78 (5)
<i>Chondrocephalus</i>	5	0	0	0	0	0
<i>Popilius</i>	4	6	2	4	3	7
<i>Vindex</i>	3	0	0	0	0	0
<i>Proculejus</i>	5	0	0	0	0	0
<i>Spurius</i>	4	1	1	0	0	0
<i>Petrejoides</i>	11	2	2	1	0	0
<i>Coniger</i>	1	0	0	0	0	0
<i>Undulifer</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Pseudacanthus</i>	7	0	0	0	0	0
<i>Heliscus</i>	3	4	0	0	0	0
<i>Oileus</i>	5	1	1	0	0	0
<i>Odontotaenius</i>	4	1	1	1	0	0
<i>Proculus</i>	2	1	0	0	0	0
<i>Verres</i>	4	7	3	4	1	1
<i>Veturius</i>	3	6	4	10	6	11
<i>Publius</i>	1	2	1	2	0	0
<i>Ogyges</i>	3	0	0	0	0	0
<i>Xylopassaloides</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Pseudoarrox</i>	0	1	0	1	0	0
Total Proculini	70 (18)	33 (11)	15 (8)	23 (7)	10 (3)	19 (3)
Total Passalinae	81 (21)	49 (14)	29 (11)	56 (10)	34 (6)	97 (8)

mayor riqueza de géneros y especies de Proculini, que disminuye drásticamente hacia los países meridionales, desde Costa Rica y Panamá hasta Colombia. La disminución de géneros es gradual, aunque menos marcada en el número de especies, llegando a sólo tres géneros en la Guayana y el Brasil, países en donde las especies de *Popilius* y *Veturius* conforman la principal riqueza de especies de la tribu.

Las especies registradas en la Guayana Francesa son 34. Es el país neotropical mejor conocido y explorado con respecto a pasálidos, a diferencia de Panamá, que con 29, está entre los países seleccionados menos explorado y del que calculamos conocer un 40% del total de especies distribuidas en su territorio. En Colombia se han registrado 56 especies, si bien es de los países sudamericanos donde aún existen extensos territorios por explorar para determinar su pasalidofauna. Se estima que no más del 40% de la fauna de este país es conocida. En cambio Brasil, con 97 especies registradas, está mejor conocido y se considera que existe sólo un 15% más de especies por descubrir en su territorio. La pasalidofauna está relativamente bien conocida en Costa Rica, constituida por 49 especies. La de México alcanza las 81; en ambos países el porcentaje de especies por descubrir es cercano a un 15% adicional al total de las registradas hasta la fecha.

PASSALIDAE: COLONIZADORES DE UNA GRAN DIVERSIDAD DE ÁRBOLES

En términos amplios, los pasálidos parecen no tener predilección por especie vegetal alguna en particular, colonizando los troncos de diferentes tipos de árboles y de maderas muy diversas (Luederwaldt, 1931) y a veces la parte muerta de algún árbol vivo. Aunque lo más común y frecuente es encontrarlos en los troncos, nunca en los tallos y ramas muertas de especies vegetales estacionales o anuales (Pearse *et al.*, 1936; Gray, 1946). Sin embargo, *Ptichopus angulatus* habita en los detritos de los hormigueros de *Atta*, algunas especies de *Passalus* se encuentran debajo de bromelias epífitas o *Paxillus leachi* ocasionalmente vive bajo la corteza del bejuco leñoso *Machaerium floribundum* (Castillo 1987).

Las especies de pasálidos en los bosques de zonas templadas y tropicales presentan una marcada predilección por los troncos de angiospermas dicotiledóneas en comparación con los de monocotiledóneas (palmas), lo cual no es tan marcado con los de gimnospermas (coníferas), ya que con cierta frecuencia se han encontrado pasálidos en troncos podridos de *Pinus* (Pinaceae) y *Podocarpus* (Podocarpaceae). Por otra parte, pasálidos comunes en troncos podridos de árboles nativos amplían su espectro hacia la explotación de los

introducidos: como los de sombra de los cafetales en México, especialmente el árbol del pan (*Artocarpus altilis*) y el mango (*Mangifera indica*).

La relación entre las 650 especies conocidas de Passalidae en el Mundo, con las 66 registradas en alguna especie arbórea, representa un escaso 10% (Tabla VI). Sin embargo, este bajo número de especies de pasálidos explotan un número considerablemente alto de troncos de árboles muertos: 299 especies pertenecientes a 213 géneros de 61 familias de dicotiledóneas. Este enorme contingente de especies arbóreas explotado por los pasálidos ilustra y refleja la amplitud de adaptación del grupo y el potencial que posee para degradar la madera, aunque sólo representa una fracción de la alta diversidad de árboles tropicales. La información acumulada a la fecha, permite adscribir la presencia de 45 especies de pasálidos americanos en troncos de 133 especies arbóreas pertenecientes a 93 géneros agrupados en 45 familias de dicotiledóneas. La información más extensa al respecto ha sido la obtenida en la región de Los Tuxtlas (Castillo, 1987) y otras áreas mexicanas (Reyes-Castillo, 1970b, 1988; Morón, 1979; Castillo y Reyes-Castillo, 1984; Morón *et al.*, 1985, 1988; Morón y Terrón, 1986; Valenzuela-González, 1986a; Castillo y Morón, 1992; Castillo *et al.*, 1988).

En Los Tuxtlas, M. L. Castillo muestreó durante varios meses 248 troncos en proceso de descomposición, logrando identificar la especie arbórea a la que pertenecían en 205 casos y que representaron a 87 especies comprendidas en 35 familias de angiospermas dicotiledóneas. Solo en 70 de estas especies se encontraron pasálidos, representantes de cerca del 23% del total existente en la selva tropical perennifolia, en donde hay 298 especies (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995, 1996a, 1996 b) considerándose 150 como las dominantes (Martínez Ramos y Trejo, 1979), que podrían ser potencialmente explotadas o colonizadas por la comunidad de pasálidos. Por otra parte, confirmó la presencia de pasálidos (se cita número de especies) con mayor frecuencia en troncos de árboles de jobo *Spondias radlkoferi* (8), amate *Ficus insipida* (7), sabino *Guarea grandifolia* (6), hoja ancha *Alchornea latifolia* (5), palo de burra *Dussia mexicana* (5), tomatillo *Pseudolmedia oxyphyllaria* (5) y laurel *Nectandra* sp. (5). El jobo es el árbol que concentró ocho especies de pasálidos: *Paxillus leachi*, *Passalus caelatus*, *P. cognatus*, *P. inops*, *P. interstitialis*, *P. punctatostratus*, *P. punctiger* y *Verres cavicollis*.

El número de especies de dicotiledóneas colonizadas por una especie de pasálido muestra la amplitud que estos coleópteros saproxilófagos poseen para degradar la madera en los bosques tropicales. En Los Tuxtlas, *Verres corticicola* se ha colectado en 44 especies de árboles, *Passalus cognatus* en 36, *P. punctatostratus* en 31 y *P. caelatus* en 22.

El tronco en descomposición proporciona un ambiente estable, ofrece el espacio necesario para la alimentación, el desarrollo y la reproducción de los Passalidae, en cuyo interior pasan la mayor parte de su vida, siendo un recurso abundante, disponible por largo tiempo y de distribución discontinua. Los adultos poseen un poderoso aparato bucal masticador, un tracto digestivo posterior provisto de abundantes y bien desarrolladas *caeca* para la fermentación del material alimentario que contiene microorganismos simbióticos aminolíticos y celulolíticos, cuya acción enriquece el material alimentario con elementos nutritivos asimilables (Reyes-Castillo y Halffter, 1983). El amplio espectro de huéspedes de árboles dicotiledóneos que los pasálidos explotan se explica, en parte, por la acción que los microorganismos simbióticos presentes en su tracto digestivo realizan sobre los compuestos hemicelulósicos y celulósicos propios

de la madera podrida y no por un proceso enzimático propio.

Porcentaje de troncos explotados

Una estimación sobre el porcentaje de troncos explotados por 15 especies de pasálidos fue obtenida en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas (Castillo, 1987), donde colonizaron y se establecieron en el 62% de los 248 troncos podridos censados. El bosque tropical subcaducifolio de El Suspiro, Chiapas (Valenzuela-González, 1986) muestra un tercio de troncos podridos colonizados por alguna de las cinco especies de pasálidos que lo habitan. En Xpujil, Campeche, en un bosque tropical caducifolio característico de la zona maya, solo encontramos dos adultos de *Verres hageni* Kaup en un tronco podrido de alrededor de 50 troncos revisados, es el tipo de bosque tropical con el menor porcentaje de troncos podridos explotados por pasálidos.

Pasálidos y la sucesión faunística del tronco en descomposición

Los troncos en descomposición de los ecosistemas forestales se consideran como una unidad ecológica particular, cuyas condiciones microambientales propician el establecimiento de una gran variedad de organismos a lo largo de su periodo de degradación y de su integración al humus del suelo (Graham, 1925). Los Passalidae adultos miden entre 10 a 50 mm de longitud, constituyen una parte de la macrofauna de los troncos en proceso de descomposición y a diferencia de numerosos grupos de coleópteros (Cerambycidae, Lucanidae y Melolonthidae, por ejemplo), cumplen la totalidad de su ciclo de vida dentro del tronco, en donde los imagos se reproducen y perforan largas galerías donde viven y se alimentan conjuntamente con su progenie. Además, presentan varios ciclos reproductivos al año (Ohaus, 1909; Castillo, 1987), lo cual parece ser característico de medios ambientes expuestos y cambiantes, aunque en algunas especies (Fonseca, 1988) se presentan diferencias notables en la velocidad de reproducción, debidas a la explotación de distintos nichos ecológicos dentro del tronco.

Se ha generalizado que la colonización del tronco es realizada por los pasálidos adultos durante las etapas intermedias de su descomposición. Sin embargo, los datos publicados muestran variación de la etapa sucesional en que es común encontrarlos: *Passalus interstitialis* típico pasálido subcortícicola, es uno de los primeros coleópteros colonizadores de los troncos (Rodríguez, 1985; Rodríguez y Zorrilla, 1986; Boucher, 1986; Castillo, 1987); *Odontotaenius zodiacus* se establece en los troncos durante la tercera etapa de la sucesión de las cuatro consideradas por Dajoz (1974); y *O. striatopunctatus*, *Heliscus tropicus* y *Verres corticicola*, colonizan los troncos durante la segunda y tercera etapas sucesionales (Morón, 1985).

En el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, de un total de 248 troncos examinados con presencia (171 troncos) y ausencia (77 troncos) de pasálidos, se determinó que el 17% pertenecían a la etapa I, el 25,6 a la etapa II, el 32,7 a la etapa III y el 24,7% a la etapa IV. Los valores de frecuencia de ocurrencia (Tabla VII) de doce especies de pasálidos y su ubicación bajo corteza (subcortícicola) o dentro del tronco (albuduramicola) en esta cuatro etapas sucesionales, concentró en las etapas II y III los valores de ocurrencia más altos de 11 especies, contra siete en la etapa I y ocho en la IV. En la etapa I presentan frecuencias de

Tabla VI

Número de especies de Passalidae registradas en troncos podridos de los grandes grupos vegetales, de acuerdo con el número de familias y géneros. Modificado de Castillo y Reyes-Castillo (en prensa).

Grupo vegetal	Familia (género)	Número sp. Passalidae	Región
Gimnospermas (coníferas)	3 (4)	17	Neotropical, Japón, EE UU América
Angiospermas: Monocotiledóneas	3 (10)	14	Neotropical, Australiana, Etiópica
Angiospermas: Dicotiledóneas	61 (213)	66	Neotropical, Japón, EE UU América, Etiópica,

Tabla VII

Frecuencias de ocurrencia, en cuatro etapas sucesionales de descomposición del tronco, de 12 especies de Passalidae presentes en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Modificado de Castillo y Reyes-Castillo (en prensa). bc-bajo corteza, dt-dentro del tronco.

ESPECIES	Etapa I		Etapa II		Etapa III		Etapa IV	
	bc	dt	bc	dt	bc	dt	bc	dt
<i>Paxillus leachi</i>	8	1	9	1	6	1	--	--
<i>Passalus (Pertinax) caelatus</i>	5	2	2	10	7	14	1	6
<i>Passalus (Pertinax) inops</i>	--	--	--	--	--	--	--	1
<i>Passalus (Pertinax) punctatostratus</i>	7	2	5	5	5	10	3	9
<i>Passalus (Pertinax) cognatus</i>	4	3	3	10	8	16	2	6
<i>Passalus (Passalus) interstitialis</i>	6	--	--	--	1	--	--	--
<i>Passalus (Passalus) punctiger</i>	5	1	3	2	1	2	--	--
<i>Spurius bicornis</i>	--	--	--	1	--	4	--	--
<i>Popilius mysticus</i>	--	--	--	1	--	--	--	1
<i>Odontotaenius striatopunctatus</i>	--	--	--	1	--	3	--	1
<i>Verres corticicola</i>	2	3	--	9	2	24	1	11
<i>Verres cavicollis</i>	--	--	--	1	--	4	--	3

ocurrencia más altas los pasálidos de ubicación subcortícicola en comparación con los albiduramícolos. Mientras que en las etapas II a IV, estos valores son más altos para los de ubicación albiduramícolos. Por otra parte, solo *Passalus interstitialis* fue subcortícicola estricto y albiduramícolos exclusivos fueron: *Passalus inops*, *Odontotaenius striatopunctatus*, *Popilius mysticus*, *Spurius bicornis* y *Verres cavicollis*. Con tendencia subcortícicola estuvieron *Paxillus leachi* y en menor grado *Passalus punctiger*, mientras que las especies de explotación mixta subcortícicola/albiduramícolos presentes en las cuatro etapas se ubicaron en mayor proporción dentro del tronco y con menor frecuencia bajo la corteza; éstas fueron: *Passalus caelatus*, *P. cognatus*, *P. punctatostratus* y *Verres corticicola*. Las especies de explotación mixta viven en un mayor número de especies arbóreas (*Verres corticicola* se ha encontrado en 44 especies de árboles muertos y *Passalus cognatus* en 36) en comparación con la especie subcortícicola estricta (*Passalus interstitialis* que vive en 11 especies arbóreas) o las albiduramícolos (*Verres cavicollis* se ha encontrado en seis especies de árboles muertos y *Spurius bicornis* solo en cuatro).

Un aspecto interesante a resaltar sobre esta comunidad de pasálidos, se refiere a la interrelación de ciertas variables morfológicas con su capacidad ecológica, estudiada en doce

especies por Lobo y Castillo (1997), que ayudan a comprender la forma de explotación y explicar su predilección por alguna de las etapas sucesionales de la descomposición del tronco. Las especies subcortícícolas presentan un cuerpo muy deprimido, poblaciones grandes y grupos familiares que no permanecen totalmente aislados de otros grupos coespecíficos, prefieren las primeras etapas de descomposición del tronco. En contraste, las especies albiduramícolos con un cuerpo menos deprimido, poblaciones más pequeñas y que explotan el interior del tronco, son favorecidas en su especialización ecológica y el grupo familiar está integrado por una pareja bisexual y su progenie, prefieren las etapas intermedias de descomposición del tronco.

En conclusión, en un bosque tropical perennifolio cabe esperar que durante el proceso de descomposición de los troncos de un gran número de especies de árboles, la comunidad de pasálidos contenga especies subcortícícolas estrictas que los colonizan en sus primeras etapas al iniciarse su pudrición, pasálidos albiduramícolos que viven en su interior durante las etapas intermedias de la sucesión, cuando el tronco se ha degradado, la corteza se ha deteriorado y la madera ha perdido consistencia y dureza, y especies capaces de vivir tanto bajo la corteza como el albiduramen, que se desarrollan durante las cuatro etapas sucesionales.

BIBLIOGRAFÍA

- ARNETT, R. H. 1962. *The beetles of the United States. A manual for identification*. The Catholic University of America Press. XI+1112pp.
- ARROW, G. J. 1907. A contribution to the classification of the coleopterous family Passalidae. *Trans. Ent. Soc. London.*, **1906** (1907): 441-469.
- ARROW, G. J. 1910. *The fauna of British India, including Ceylan and Burma. Coleoptera, Lamellicornia, Part I. Cetoninae and Dynastinae, Part I*. TAYLOR & FRANCIS, Ltd., London. XIV+322pp.
- ARROW, G. J. 1950. *The fauna of British India, including Pakistan, Ceylan, Burma and Malaya. Coleoptera, Lamellicornia, Lucanidae and Passalidae, Part IV*. TAYLOR & FRANCIS, Ltd., London. 247pp.
- BATES, H. W. 1886. *Biologia Centrali-Americana. Coleoptera Pectinicornia and Lamellicornia*. Vol 2, part 2, pp. 2-24, pl. I.
- BATES, H. W. 1889. *Biologia Centrali-Americana. Coleoptera Pectinicornia and Lamellicornia*. Vol 2, part 2 suppl., pp. 282-285.
- BLACKWELDER, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. *Bull. United States Nat. Mus.*, **185**(2): 189-341.
- BOUCHER, S. 1986. Contribution à l'étude des Passalidae Guyano-Amazoniens (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Anns. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, **22**(4): 491-533.
- BOUCHER, S. 1988. Revision des espèces mexicaines du genre *Veturius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Anns. Soc. Ent. fr. (N.S.)*, **24**(3): 295-305.
- BURMEISTER, H. C. 1847. *Handbuch der Entomologie. Vol. V. Coleoptera Lamellicornia et Pectinicornia*. Eslim, Berlin. VIII+584pp.
- CASEY, T. L. 1897. Coleopterological notices VII. *Ann. New York Acad. Sci.*, **9**: 285-684.
- CASTILLO, M. L. 1987. *Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis (no publicada), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- CASTILLO, M. L. Y M. A. MORÓN. 1992. Observación sobre la degradación de madera por algunas especies de pasálidos (Coleoptera, Lamellicornia). *Folia Entomol. Mex.*, **84**: 35-44.
- CASTILLO, C. Y P. REYES-CASTILLO. 1984. Biosistemática del género *Petrejoides* Kuwert (Coleoptera, Lamellicornia, Passalidae). *Acta Zool. Mex. (n. s.)*, **4**: 1-84.
- CASTILLO, M. L. Y P. REYES-CASTILLO. 1982. *Panchlora* blático asociado con Passalidae neotropicales. *Folia Entomol. Mex.*, **54**: 56-57.
- CASTILLO, M. L. Y P. REYES-CASTILLO. 1989. Copulation in natura of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Coleopt. Bull.*, **43**(2): 162-164.
- CASTILLO, M. L. Y P. REYES-CASTILLO. 1997. *Passalidae*. Pp. 293-298. En: E. GONZÁLEZ SORIANO, R. DIRZO Y R. VOGHT (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- CASTILLO, M. L. Y P. REYES-CASTILLO. (en prensa). *Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos*. En: F. J. ALVAREZ SÁNCHEZ (Ed.), *Productividad y Ecología del Suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*. UNAM, México.
- CASTILLO, C., L. E. RIVERA-CERVANTES Y P. REYES-CASTILLO. 1988. Estudio sobre los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Acta Zool. Mex. (n. s.)*, **30**: 1-20.
- COSTA LIMA, A.M. DA. 1953. *Insetos do Brasil. 8 °tomo, Coleopteros, 2ª Parte*. Escola Nacional de Agronomia, Serie Didática N° 10. 324pp.
- DAJOZ, R. 1974. Les insectes xilophages et leur rôles dans la dégradation du bois mort. En: PESSON, GAUTHIER-VILLARS (eds.), *Ecologie Forestière, la forêt: son climat, son sole, ses arbres, sa faune*, Paris. 489 pp.
- DELGADO, L. 1989. *Fauna de coleópteros lamellicornios de Acahuzotla, Guerrero, México*. Tesis (no publicada), Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- DELOYA, C., A. BURGOS, J. BLACKALLER Y J. M. LOBO. 1993. Los coleópteros lamellicornios de Cuernavaca, Morelos, México. (Passalidae, Trogidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Bol. Soc. Ver. Zool.*, **3**(1): 15-55.
- DELOYA, C. Y M. A. MORON. 1994. *Coleópteros lamellicornios del distrito de Jojutla, Morelos, México (Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae y Passalidae)*. Listados Faunísticos de México V, Instituto de Biología, UNAM, México, 49 pp.
- DELOYA, C., M. A. MORON Y J. M. LOBO. 1995. Coleoptera Lamellicornia (MacLeay, 1819) del sur del estado de Morelos, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, **65**: 1-42.
- DIBB, J. R. 1936. A new species of Passalidae (Col.) from Mexico. *Proc. Roy. Ent. Soc. London B.* **5**: 129-130.
- DUGÉS, E. 1869-1881, *Coleopterografía mexicana. Tomo IV: Pectinicornios-Lamellicornios*. Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, México. (Manuscrito inédito).
- ENDRÖDI, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia), I teil. *Ent. Abh. Mus. Tierk. Bol.* **33**: 1-460.
- FABRICIUS, J. C. 1792. *Entomologia Systematica* 1. 330+530 pp. Hafniae.
- FONSECA, C. R. V. 1988. Contribuição ao conhecimento da bionomia de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica*, **18**(1-2): 197-222.
- GEMMINGER, M. Y E. VON HAROLD. 1868. *Catalogus coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*. Vol. 3, pp. 753-978. Monachii.
- GRAHAM, S. A. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology*, **6**(4): 397-411.
- GRAVELY, F. H. 1918. A contribution towards the revision of the Passalidae of the World. *Mem. Indian. Mus.*, **7**(1): 1-143.
- GRAY, I. E. 1946. Observations on the life history of the horned *Passalus*. *Amer. Midl. Nat.*, **35**(3): 728-746.
- HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, **35**: 1-64.
- HALFFTER, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.*, **32**: 95-114.
- HALFFTER, G. Y A. MARTÍNEZ. 1966. Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (1ª parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, **27**: 89-177.
- HINCKS, W. D. Y J. R. DIBB. 1935. *Coleopterorum catalogus. Pars 142: Passalidae*. W. JUNK, s'Gravenhage. 118 pp.
- HINCKS, W. D. Y J. R. DIBB. 1958. *Coleopterorum catalogus. Supplementa Pars 142: Passalidae*. Uitgeverij Dr. W. JUNK, s'Gravenhage. 32 pp.
- HUNTER, P. E. 1993. Mites associated with New World passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, **58**: 1-37.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. Y S. SINACA. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.*, **43**(1-3): 75-115.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. Y S. SINACA. 1996a. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Rev. Biol. Trop.*, **44**(1): 41-60.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. Y S. SINACA. 1996b. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Rev. Biol. Trop.*, **44**(2): 427-447.
- JANSENS, A. 1949. Contribution à l'étude des coléoptères lamellicornes, XII. Table synoptique et essai de classification pratique des coléoptères Scarabaeidae. *Inst. R. Sc. Nat. Belgique Bull.* **25**(15): 1-30.
- JARMAN, M. Y P. REYES-CASTILLO. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zool. Mex. (n. s.)*, **12**: 13-22.
- KAUP, J. J. 1868. Podromus zu einer Monographie der Passaliden. *Col. Hefte*, **4**: 1-31.
- KAUP, J. J. 1869. Podromus zu einer Monographie der Passaliden. *Col. Hefte*, **5**: 1-40.
- KAUP, J. J. 1871. Monographie der Passaliden. *Ber. Entomol. Zeitschr.*, **15**: 1-126, 5 pl.

- KUWERT, A. 1891. Systematische uebersicht der Passaliden-arten und gattungen. *Deut. Ent. Zeitr.* 1: 161-192.
- KUWERT, A. 1896. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. 2 ter. Theil.-Die arten. *Nov. Zool.*, 3: 209-235, pl. V-VII.
- KUWERT, A. 1897. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. 2 ter. Theil.-Die arten. *Nov. Zool.*, 4: 274-306.
- KUWERT, A. 1898. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. 2 ter. Theil.-Die arten. *Nov. Zool.*, 5: 137-205, 259-349.
- LACORDAIRE, J. T. 1856. *Histoire naturelle des insectes. Genera des coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes*. Vol. 3. 594pp. Paris.
- LATREILLE, P. A. 1817. *Insectes. In: G. Cuvier, Règne animal....* Vol. 3. 653pp. Paris.
- LEACH, W. E. 1815. In: *Brewster, Edinburgh encyclopaedia*. Vol.9(1): 57-172.
- LECONTE, J. L. Y G. H. HORN. 1883. Classification of the Coleoptera of North America. Prepared for the Smithsonian Institution. *Smith. Misc. Coll.*, 26(4) (507): XXXVII+576.
- LINNEO, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, vol 1. 823 pp. Holmiae.
- LINNEO, C. 1767. *Systema naturae*. Editio duodecima reformata, pp: 533-1327. Holmiae.
- LOBO, J. Y M. L. CASTILLO. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a Neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *Coleop. Bull.*, 51(2): 147-153.
- LUEDERWALDT, H. 1931. Monographia dos Passalideos do Brasil (Col.). *Rev. Mus. Paulista*, 27(1): 1-262, 2 pl.
- LUEDERWALDT, H. 1941. Passalideos americanos. *Arq. Zool. Est. Sao Paulo*, 3: 75-91.
- LUNA-ZENDEJAS, H., E. PÉREZ-SILVA Y P. REYES-CASTILLO. 1988. Los Laboulbeniales de México y estudio sobre tres nuevos registros de *Rickia* parásitas de escarabajos (Passalidae). *Rev. Mex. Micol.*, 4: 303-316.
- MACLEAY, W. S. 1819. *Horae entomologicae: or essay on the annulose animals*. Vol. 1, pt. 1. RICHARD AND ARTHUR TAYLOR, London. XXX+160pp., 3 pl.
- MARTÍNEZ RAMOS, M. Y W. TREJO. 1979. *Lista preliminar de las plantas vasculares y arbustos de la Estación de Biología Los Tuxtlas*. Publicaciones especiales del Instituto de Biología, UNAM, México. 11 pp.
- MORÓN, M. A. 1979. Fauna de Coleópteros Lamellicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México. *An. Inst. Biol. UNAM (ser. Zool.)*, 50(1): 375-454.
- MORÓN, M. A. 1985. Observaciones sobre la biología de dos especies de rutelinos saproxilófagos en la sierra de Hidalgo, México (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomol. Mex.*, 64: 41-53.
- MORÓN, M. A. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noroeste de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 63: 7-59.
- MORÓN, M. A. Y R. TERRÓN. 1981. Fauna de coleópteros lamellicornios de la cañada de Otongo, Hidalgo. *Folia Entomol. Mex.*, 48: 22-23.
- MORÓN, M. A. Y R. TERRÓN. 1986. Coleópteros xilófilos asociados con *Liquidambar styraciflua* (L.) en la sierra de Hidalgo, México. *Folia Entomol. Mex.*, 67: 25-35.
- MORÓN, M. A., J. VALENZUELA Y R. TERRÓN. 1988. La macrocoleoptero fauna saproxilófila del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.*, 74: 145-158.
- MORÓN, M. A., F. J. VILLALOBOS Y C. DELOYA. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.*, 66: 57-118.
- MORON, M. A., C. DELOYA, A. RAMIREZ-CAMPOS Y S. HERNANDEZ-RODRIGUEZ. 1998. Fauna de Coleoptera lamellicornia de la región de Tepic, Nayarit, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 75: 73-116.
- OHAUS, F. 1909. Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Stettiner Ent. Zeitung*, 70: 3-139.
- PALACIOS, R. M., V. RICO Y E. FUENTES. 1990. Inventario preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilán, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.*, 78: 49-60.
- PEARSE, A. S., M. T. PATTERSON, J. S. RANKIN Y G.W. WHARTON. 1936. The ecology of *Passalus cornutus* Fabricius, a beetle which live in rotting logs. *Ecol. Monographs*, 6(4): 455-490.
- PERCHERON, A. R. 1835. *Monographie des passales et des genres ont été séparés; accompagnée, deas planches dessinées par l'auteur, ou toutes les especes on été figurées*. Libr. De J. ALBERT MECKLEIN, Paris. 108 pp., 7pl.
- PERCHERON, A. R. 1841. Revision critique et supplément a la monographie du genre passale. *Mag. Zool.*, pls. 77-79 (48 pp.).
- PERCHERON, A. R. 1844. Monographie des passales. Second supplément. *Mag. Zool. Ser. 2*, vol. 6, pls. 134-135 (13pp.).
- PEYERIMHOFF, P. DE. 1933. Les larves de coléoptères d'après A. G. Boving et F. C. Craighead et les grands critères de l'ordre. *Ann. Soc. Ent. France*, 102: 77-106.
- QUINTERO, G. Y P. REYES-CASTILLO. 1983. Monografía del género *Oileus* Kaup (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.*, 57: 1-50.
- REYES-CASTILLO, P. 1970a. A new species of Neotropical Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia). *Ent. Arb. Mus. Frey.*, 1970: 3-12.
- REYES-CASTILLO, P. 1970b. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomol. Mex.*, 20-22: 1-217.
- REYES-CASTILLO, P. 1978. Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera, Passalidae). *Studia Ent.*, 20(1-4): 269-290.
- REYES-CASTILLO, P. 1985. *Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México*. Memoria de los Simposia Nacionales de Entomología Forestal II y III, S.A.R.H., Publicación Especial 46, pp. 292-303.
- REYES-CASTILLO, P. 1988. Coleoptera Passalidae de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomol. Mex.*, 77: 517-518.
- REYES-CASTILLO, P. Y C. CASTILLO. 1986. Nuevas especies de Coleoptera Passalidae de la Zona de Transición Mexicana. *An. Inst. Biol. UNAM, ser. Zool.* 56(1): 141-154.
- REYES-CASTILLO, P. Y C. CASTILLO. 1993. Coleópteros pasálidos. Pp 289-305. En: I. LUNA VEGA Y J. LLORENTE BOUSQUETS (Eds.): *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- REYES-CASTILLO, P. Y M. L. CASTILLO. 1994. Revalidación de *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.*, 92: 75-76.
- REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1978. Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomol. Mex.*, 39-40: 222-226.
- REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1983. La structure sociale chez les Passalidae (Col.). *Bull. Soc. Entomol. France*, 88: 619-635.
- REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomol. Mex.*, 61: 49-72.
- REYES-CASTILLO, P. Y J. HENDRICH. 1975. Pseudoscorpiones asociados con pasálidos. *Acta Politec. Mex.*, 16(72): 129-133.
- REYES-CASTILLO, P. Y M. JARMAN. 1980. Some notes on larval stridulation in Neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Coleopt. Bull.*, 34(3): 263-270.
- REYES-CASTILLO, P. Y M. JARMAN. 1983. Disturbance sounds of adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): structural and functional aspects. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 76(1): 6-22.
- REYES-CASTILLO, P. Y M. JARMAN. 1989. Some aspects of egg eclosion in passalid beetles (Coleoptera, Lamellicornia, Passalidae). *Elytron*, 3: 157-162.
- REYES-CASTILLO, P., C. R. V. DA FONSECA Y C. CASTILLO. 1987. Descripción de un nuevo género Mesoamericano de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomol. Mex.*, 73: 47-67.
- RODRÍGUEZ, M. E. 1985. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la Estación Ecológica Sierra del Rosario, Cuba. I. Actividad en condiciones naturales. *Cienc. Biol.*, 13: 29-37.
- RODRÍGUEZ, M. E. Y M. A. ZORRILLA. 1986. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la estación ecológica Sierra del Rosario, Cuba. II. Actividad en condiciones de laboratorio. *Cienc. Biol.*, 16: 69-75.
- SCHUSTER, J. C. 1991. *Petrejoides* (Col.: Passalidae): four new species from Mesoamerica and Mexico with a key to the genus. *Florida Entom.*, 74(3): 422-432.
- SCHUSTER, J. C. 1992. Passalidae: state of larval taxonomy with

- description of New World species. *Florida Entom.*, **75**(3): 357-369.
- SCHUSTER, J. C. Y P. REYES-CASTILLO. 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.*, **25**: 79-116.
- SCHUSTER, J. C. Y P. REYES-CASTILLO. 1990. Coleoptera, Passalidae: *Ogyges* Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zool. Mex. (n. s.)*, **40**: 1-49.
- SERRANO, J., J. GALIÁN Y P. REYES-CASTILLO. 1998. Karyotypic evolution and phylogeny of Mexican Passalidae (Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea). *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **36**(4): 159-167.
- SMITH, F. 1852. *Nomenclature of coleopterous insects in the collection of the British Museum. Part IV. Passalidae*. London. 24pp, 1pl.
- TRUQUI, M. E. 1857. Énumération des espèces mexicaines du genre *Passalus*, avec un tableau synoptique de toutes les espèces et la description de celles qui sont nouvelles. *Rev. Mag. Zol. Ser. 2*, **9**: 258-269, 308-317.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. 1986a. Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in Southern Mexico. *Folia Entomol. Mex.*, **68**: 41-51.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. 1986b. Territorial behavior of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* under laboratory conditions (Coleoptera, Passalidae). *Folia Entomol. Mex.*, **70**: 53-63.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. 1992. Adult-juvenile alimentary relationships in Passalidae (Coleoptera). *Folia Entomol. Mex.*, **85**: 25-38.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. 1993. Pupal cell-building behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *J. Insect Beh.*, **6**(1): 33-41.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. Y M. L. CASTILLO. 1983. Contribution a l'étude du comportement chez les Passalidae (Col.). *Bull. Soc. Ent. France*, **88**: 607-618.
- VALENZUELA-GONZALEZ, J. Y M. L. CASTILLO. 1984. El comportamiento de cortejo y cópula en *Heliscus tropicus* (Coleoptera, Passalidae). *Folia Entomol. Mex.*, **61**: 73-92.
- VILLADA, 1901. *Catálogo de la colección de coleópteros mexicanos del Museo Nacional, formada y clasificada por el Sr. Eugenio Dugés*. Segunda Edición, México. 148pp.
- VIRKKI, N. Y P. REYES-CASTILLO. 1972. Cytotaxonomy of Passalidae (Coleoptera). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Mex.*, **19**: 49-83.
- WESTWOOD, J. O. 1845. *A catalogue of the lucanoid Coleoptera in the collection of the Rev. F.W. Hope, M.A., F.R.S., & c., President of the Entomological Society of London*. London. 29pp.
- ZANG, R. 1905a. Passalidorum synonymia. Kritische Revision der von Kuwert und anderen autoren aufgestellten Gattungen und Arten. *Not. Leyden Mus.*, **25**: 221-232.
- ZANG, R. 1905b. Diagnosen neuer Passaliden. *Deutsche Ent. Zeitschr.*, 1905: 315-316.