

### Los Coleoptera Passalidae de Colombia

Germán Amat-García  
 Instituto de Ciencias Naturales  
 Universidad Nacional de Colombia  
 Apartado 7495  
 Santafé de Bogotá, Colombia.  
 gamat@ciencias.unal.edu.co

Pedro Reyes-Castillo  
 Instituto de Ecología, A.C.  
 Apartado Postal No 63  
 Xalapa. 91000  
 Veracruz, México  
 reyespe@ecologia.edu.mx

Proyecto de  
 Red Iberoamericana de Biogeografía  
 y Entomología Sistemática PRIBES 2002.  
 C. COSTA, S. A. VANIN, J. M. LOBO  
 & A. MELIC (Eds.)

ISBN: 84-922495-8-7

**m3m**: Monografías Tercer Milenio  
 vol. 2, SEA, Zaragoza, Julio-2002.  
 pp.: 139-151.

**RIBES**: Red Iberoamericana de  
 Biogeografía y Entomología Sistemática.  
<http://entomologia.rediris.es/pribes>  
 Coordinadores del proyecto:  
 Dr. Jorge LLorente Bousquets (coord.)  
 Dra. Cleide Costa (coord. adj.)

Coeditores del volumen:

**Sociedad Entomológica Aragonesa -SEA**  
<http://entomologia.rediris.es/sea>  
 Avda. Radio Juventud, 37  
 50012 Zaragoza (ESPAÑA)  
 amelic@retemail.es

**CYTED**— Programa Iberoamericano de  
 Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.  
 Subprograma Diversidad Biológica.  
 Coordinador Internacional:  
 Dr. Peter Mann de Toledo

## LOS COLEOPTERA PASSALIDAE DE COLOMBIA

Germán Amat-García & Pedro Reyes-Castillo

### Resumen

En Colombia, la familia Passalidae está representada por una subfamilia, dos tribus, 10 géneros y 65 especies. Las especies se distribuyen desde los bosques húmedos lluviosos, pluviales y secos de las zonas bajas (del nivel del mar a los 500 m) hasta los bosques montanos subandinos, andinos y altoandinos con un límite altitudinal superior cercano a los 3000 m. Se exploran los patrones de riqueza de especies desde un enfoque de la ecología del paisaje, abordando las escalas espacio-geográficas de microhábitat, hábitat, paisaje y región. Se analizan la riqueza local de la pasalidofauna en un bosque altoandino, la riqueza regional bajo un gradiente altitudinal y la riqueza del conjunto de especies en el territorio colombiano. Se discuten los límites de la riqueza de pasálidos en localidades con particularidades ecológicas y biogeográficas contrastantes y se evalúa el trabajo taxonómico sobre las especies colectadas en los últimos años.

**Palabras clave:** Passalidae, Coleoptera, Biodiversidad, Colombia.

### The Coleoptera Passalidae of Colombia

#### Abstract

The Passalidae in Colombia are represented by one subfamily, 10 genera and 65 species. These species are distributed from the rain and dry forest of the lowlands (from sea level up to 500 m altitude), to Subandean, Andean and high Andean forest (near 3000 m altitude). This study tends to explore the species richness patterns from an ecological focus, undertaking different space-geographic scales like: "microhabitats", habitats, landscapes and regions (the last one limited by geographic or geopolitics parameters). Taking study cases like examples, the passalid fauna local richness in high Andean forest, the regional richness under an altitudinal gradient and the species group richness of Colombia are analyzed under data base information, richness limits of passalid beetles are studied in some sites with ecological and biogeographic contrasting properties. Finally, the taxonomic work with the specimens collected in the last years is evaluated.

**Key words:** Passalidae, Coleoptera, Biodiversity, Colombia.

### 1. Publicaciones sobre Passalidae de Colombia

El conocimiento de la familia en Colombia se inició con el registro de *Passalus interruptus* por Percheron (1835), quien posteriormente (1841) describió *P. incertus* y *P. maillei*. Por su parte, Burmeister (1847) y Smith (1852) describieron siete nuevas especies anotando la presencia de otras nueve y Kaup (1868, 1871) describió tres especies nuevas y mencionó 17 en total del país. En el último tercio del siglo XIX aparecen enumeradas 22 especies colombianas en el catálogo de Gemminger & Harold (1868) y 33 en el de Kuwert (1891); más tarde Kuwert (1897, 1898) menciona 40, entre las que describió 26 especies nuevas.

En su revisión mundial de la familia Passalidae, Gravely (1918) citó 13 especies en Colombia, describiendo tres nuevas del Valle del Cauca. Los entomólogos brasileños Luederwaldt (1931, 1934a, 1934b) y Pereira (1941), contribuyeron con nuevos registros o la descripción de nuevas especies colombianas adscritas a *Passalus*, *Paxillus*, *Publius* y *Popilius*. Estos avances se reflejaron en el catálogo de Hincks & Dibb (1935, 1958) que incluyó 51 especies para Colombia y 45 en el listado de Blackwelder (1944). Mientras que Vulcano & Pereira (1967) consignaron la presencia de 38 en la Amazonia.

Durante los pasados 45 años ha sido esporádica la descripción de nuevas especies colombianas. Doesburg (1957) describió *Veturius louwerensi* y registró cuatro especies del Valle del Magdalena. Boucher (1986, 1988, 1990) describió dos nuevas especies de *Veturius* y registró algunas especies de *Passalus* en la Amazonia y la Cordillera Occidental. En una evaluación preliminar del grupo, Reyes-Castillo & Amat-García (1991) describieron un nuevo *Passalus* montano y referenciaron siete géneros con 64 especies. En su clave para identificar los géneros, Schuster (1993) incluyó 13 para el país. Por su parte, Reyes-Castillo

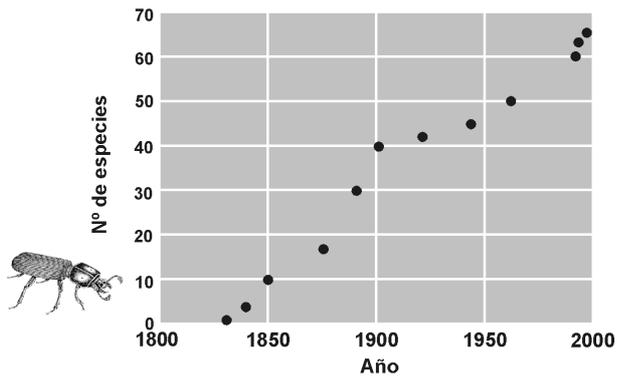


Fig. 1. Número acumulado de especies de Passalidae conocidas para Colombia.

& Pardo-Locarno (1995) describieron un nuevo *Pseudoarrox* del Chocó biogeográfico; recientemente fue descrita una nueva especie de *Verres* (Boucher & Pardo-Locarno, 1990) y otra de *Spasalus*, residente de la Sierra Nevada de Santa Marta (Amat-García & Fonseca, 1998). Las únicas especies presentes en Colombia de las que se ha descrito la larva de tercer estadio son: *Passalus mucronatus* Burmeister y *P. interruptus* por Candèze (1861) y la de *Veturius platyrhinus* (Westwood) con base en un ejemplar proveniente de Cali (Schuster & Reyes-Castillo, 1981).

En años recientes se ha despertado un creciente interés por el estudio ecológico de los coleópteros de la familia Passalidae que se distribuyen en Colombia (Amat-García, 1997, 1999; Amat-García & Reyes-Castillo, 1999), país calificado como uno de los más biodiversos del planeta. Amat-García & Reyes-Castillo (1996) dieron a conocer un listado de 55 especies con anotaciones generales sobre su distribución geográfica y altitudinal en las distintas regiones colombianas. Además, Lozano (1997) registró 26 especies en siete localidades del Departamento de Nariño situadas entre 50 a 2500 msnm y Pardo-Locarno *et al.* (2000) discutieron la distribución de tres especies en fragmentos de bosque seco de los departamentos del Valle del Cauca y Risaralda. En una serie de trabajos de grado se trataron los pasálidos colombianos desde el punto de vista de su distribución ecológica y altitudinal; las más notables son la de Bonilla & Moreno (1994), quienes encontraron ocho especies en un gradiente altitudinal entre los 700 a 2000 msnm del Departamento del Huila, y la de Aguilar (1996), que estudió el impacto de prácticas forestales sobre la comunidad de pasálidos en los bosques del Chocó biogeográfico.

Hemos estudiado 65 especies (Tabla I) depositadas en nueve colecciones. Además, el material colectado durante los últimos cinco años está siendo procesado, revisado y determinado, por lo que esperamos que con una labor taxonómica aceptable elevemos el número de especies presentes en Colombia a cerca de 100 en los próximos años (Fig. 1).

## 2. Bases para estudiar la biodiversidad beta y gama en Passalidae

Para la valoración de la riqueza local y/o regional de los pasálidos, es pertinente considerar por lo menos cuatro categorías espaciales, a saber:

- Microhábitat**, espacio de residencia o actividad fija de los individuos, en el que cumplen funciones vitales (alimentación, protección, defensa, reproducción); la escala espacial de esta unidad está en función del plan corporal y talla de los individuos; comprende el rango entre unidades milimétricas y de centímetros. Para el caso de los pasálidos podemos considerar ideales las fracciones de troncos en descomposición.
- Hábitat**, espacio de movilidad restringida para el conjunto de individuos de una población o de la comunidad, en esta categoría pueden cumplir desplazamientos horizontales y/o verticales; la escala espacial de esta unidad puede alcanzar varios metros y depende del sustrato (vegetación, edáfico, acuático). Respecto a Passalidae, la experiencia práctica indica la delimitación de unidades homogéneas de bosque y/o de pastizal que puedan clarificar los niveles de concentración de especies.
- Paisaje**, espacio de carácter heterogéneo, que posibilita procesos de dispersión de un conjunto de individuos de la población. Esta unidad heterogénea comprende el complejo parches-corredores-matrices tipificado por un bosque fragmentado; los fragmentos pueden constituir entidades físicas funcionales para describir y explicar patrones de riqueza y distribución de especies. Este caso merece atención especial para nuestro grupo de trabajo.
- Región**, delimitada ecogeográfica o geopolíticamente, es un espacio mayor con topografía y relieve a gran escala; su ámbito areal comprende cientos de kilómetros cuadrados y puede involucrar condiciones bajo gradientes (altitud, climático). Existen estudios que ejemplarizan estos casos de aproximación conceptual y metodológica para el conocimiento de la relación entre las comunidades de insectos y la ecología del paisaje (Hansky, 1980; Dobrowolsky, 1993; Hill, 1995; Halfiter, 1998). Para el caso de Passalidae, no se conocen casos en los cuales los individuos tengan áreas de desplazamiento equivalentes a esta escala.

## 3. Riqueza local en los Andes de Colombia

Se ha realizado una aproximación con base en muestreos de pasálidos en relictos del bosque altoandino que circundan la Sabana de Bogotá. El área de estudio comprende un conjunto de zonas boscosas por encima de los 2700 m. Al final del Pleistoceno (hace aproximadamente 900.000 años) estaban establecidos los bosques de roble que rodeaban una gran laguna. El proceso de desecación de la laguna se inició hace 30.000 años y su cinturón de bosque estuvo sometido a alternancias climáticas, modelando su composición y fisonomía (Van der Hammen, 1986). El panorama actual es un complejo corredor circular discontinuo de bosques relictuales; en algunos se ha estudiado su fauna de coleópteros (Amat-García *et al.*, 1997; Amat-García, 1997, 1999).

Mediante fotointerpretación (escala 1:40.000, áreas de aproximadamente 20 km<sup>2</sup>) se escogieron tres zonas relictuales de bosque (Carpanta, El Soche y El Tablazo) en la Antigua Reserva de Carpanta y se definieron: extensión, forma, características de la matriz, entre otros parámetros.

Tabla I.

Especies de Coleoptera Passalidae presentes en Colombia, arregladas por tribus y géneros

**TRIBU PASSALINI****Passalus Fabricius, 1792**

1. *Passalus (Pertinax) beneshi* Hincks, 1950
2. *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman, 1817
3. *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847
4. *Passalus (Pertinax) epiphanoides* (Kuwert, 1891)
5. *Passalus (Pertinax) incertus* Percheron, 1841
6. *Passalus (Pertinax) irregularis* (Kuwert, 1891)
7. *Passalus (Pertinax) latifrons* Percheron, 1841
8. *Passalus (Pertinax) lestradei* Boucher, 1986
9. *Passalus (Pertinax) maillei* Percheron, 1841
10. *Passalus (Pertinax) perparvulus* (Kuwert, 1998)
11. *Passalus (Pertinax) punctostriatus* Percheron, 1835
12. *Passalus (Pertinax) pseudoconvexus* Boucher, 1990
13. *Passalus (Pertinax) rex* (Kuwert, 1898)
14. *Passalus (Pertinax) ruehli* (Kuwert, 1891)
15. *Passalus (Pertinax) rugosus* Gravely, 1918
16. *Passalus (Pertinax) rhodocantopoides* (Kuwert, 1891)
17. *Passalus (Pertinax) sulcatipons* (Kuwert, 1891)
18. *Passalus (Pertinax) spiniger* (Bates, 1886)
19. *Passalus (Pertinax) spinosus* (Kuwert, 1898)
20. *Passalus (Mithorhinus) arrowi* Hincks, 1934

**Sección "Phoroneus"**

21. *Passalus (Passalus) abortivus* Percheron, 1835
22. *Passalus (Passalus) glaberrimus* Eschscholtz, 1829

**Sección "Petrejus"**

23. *Passalus (Passalus) alticola* (Kirsch, 1885)
24. *Passalus (Passalus) confusus* (Kuwert, 1891)
25. *Passalus (Passalus) curtus* Kaup, 1869
26. *Passalus (Passalus) chingaencis* Reyes-Castillo & Amat, 1991
27. *Passalus (Passalus) pugionatus* Burmeister, 1847
28. *Passalus (Passalus) spinulosus* Hincks, 1934
29. *Passalus (Passalus) zangi* Hincks, 1934

**Sección "Neleus"**

30. *Passalus (Passalus) barrus* Boucher & Reyes-Castillo, 1991
31. *Passalus (Passalus) bucki* Luederwaldt, 1931
32. *Passalus (Passalus) coniferus* Eschscholtz, 1829
33. *Passalus (Passalus) elfriedae* Luederwaldt, 1931
34. *Passalus (Passalus) interruptus* (Linneo, 1758)
35. *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 189
36. *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville, 1825

**Spasalus Kaup, 1869**

37. *Spasalus paulinae* Amat & Fonseca, 1997
38. *Spasalus balachowskyi* Reyes-Castillo, 1973
39. *Spasalus* sp. nov.
40. *Spasalus crenatus* (MacLeay, 1819)

**Paxillus MacLeay, 1819**

41. *Paxillus camerani* (Rosmini, 1902)
42. *Paxillus leachi* MacLeay, 1819
43. *Paxillus borelli* (Pangella, 1905)

**TRIBU PROCULINI****Odontotaenius Kuwert, 1896**

44. *Odontotaenius striatopunctatus* (Percheron, 1835)

**Petrejoides Kuwert, 1896**

45. *Petrejoides subrecticornis* (Kuwert, 1897)

**TRIBU PROCULINI*****Pseudoarrox* Reyes-Castillo, 1970**

46. *Pseudoarrox caldasi* Reyes-Castillo & Pardo, 1994

***Popilius* Kaup, 1871**

47. *Popilius eclipticus* (Truqui, 1857)  
 48. *Popilius fisheri* (Pereira, 1941)  
 49. *Popilius gibbosus* (Burmeister, 1847)  
 50. *Popilius marginatus* (Percheron, 1835)  
 51. *Popilius novus* Kuwert, 1891  
 52. *Popilius parvicornis* (Gravely, 1918)

***Publius* Kaup, 1871**

53. *Publius crassus* (Smith, 1852)

***Verres* Kaup, 1871**

54. *Verres hageni* Kaup, 1871  
 55. *Verres furcibris* (Eschscholtz, 1829)  
 56. *Verres sternbergianus* Zang, 1905  
 57. *Verres onorei* Boucher & Pardo-Locarno, 1997

***Veturius* Kaup, 1871**

58. *Veturius assimilis* (Weber, 1801)  
 59. *Veturius cirratus* Bates, 1886  
 60. *Veturius louwerensi* Doesburg, 1957  
 61. *Veturius platyrhinus* (Westwood, 1845)  
 62. *Veturius* sp.  
 63. *Veturius sinuatocollis* Kuwert, 1890  
 64. *Veturius transversus* (Dalman, 1817)  
 65. *Veturius caquetaensis* Boucher 1988

Se colectaron individuos adultos de pasálidos procedentes de troncos situados en el interior y los bordes del bosque, así como en los potreros.

**Estimaciones de diversidad local**

Se hallaron ocho especies en total, seis de ellas pertenecientes a *Passalus*. Sólo *Publius crassus* se encontró en las tres áreas relictuales de bosque. *Passalus rex* y *Passalus chingaensis* son exclusivas de los bosques de la Antigua Reserva de Carpanta. Al observar la distribución de las especies, se puede deducir que cinco presentan un patrón de distribución definido en relación al estado de conservación o la desaparición del bosque. Ello se demuestra a partir de la segregación mesoespacial de estas especies en residentes en el interior del bosque, del ecotono o del hábitat periboscoso (troncos dispersos en el pastizal). Las especies restantes pueden ocupar indistintamente troncos ubicados en el interior y los bordes del bosque, así como en el potrero (Tabla II).

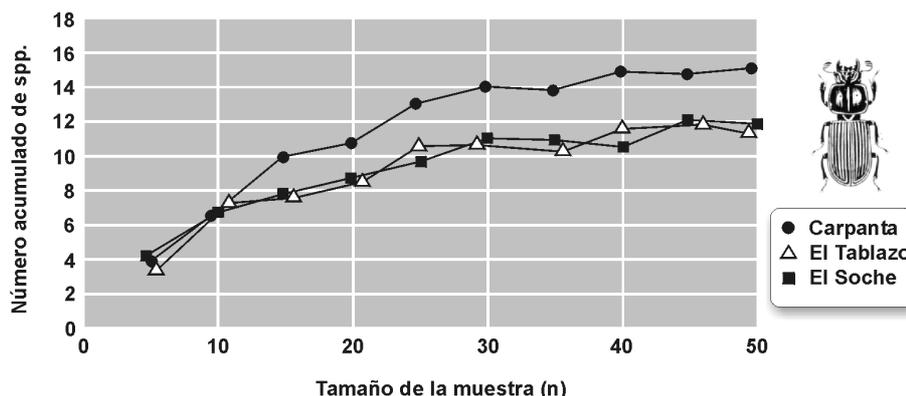
La riqueza teórica esperada es considerablemente mayor para los tres sitios: 15 especies para Carpanta y 12 para El Soche y El Tablazo (Fig. 2). Dado que el trabajo de campo efectivo se cumplió una sola vez en cada lugar, es muy probable que los sitios fueron submuestreados; sin embargo, el valor de riqueza local esperado se considera alto para este grupo de coleópteros y se asocia con elementos de origen montano que han especiado en ambientes de la alta montaña andina. Reyes-Castillo & Amat-García (manuscrito, no publicado) registraron 17 especies para esta región en una lista comentada de especies de Colombia.

Con el propósito de corroborar si existe en Carpanta el mismo orden en abundancia de las especies con respecto a la localización de los troncos (en el interior y los bordes del bosque o en el potrero) se utilizó la prueba no paramétrica de Friedman (Tabla III). Los resultados de la prueba indican que no existe tal concordancia, lo que significa una marcada selección del hábitat, que no siempre se expresa por la presencia/ausencia de una determinada especie sino por su grado de abundancia. Por ejemplo, aunque *Publius crassus* está presente en los troncos situados en los bordes del bosque, prefiere los troncos dispersos en la matriz del pastizal de *Pennisetum clandestinum* (kikuyo); en efecto, esta especie es de las que predominan en las colectas realizadas al borde de la carretera.

De acuerdo con el esquema propuesto en el apartado 2, se pueden considerar elementos espaciales jerárquicos relacionados con los pasálidos: el tronco en descomposición, el conjunto de troncos de acuerdo a su ubicación en los núcleos boscosos, y finalmente el fragmento, que incluye parches matrices y corredores.

*Componentes microespaciales*: la parte más importante relacionada con estos componentes es el estado de descomposición del sustrato (troncos) relacionado con la abundancia de individuos. En el estado cualitativo I el tronco (microhábitat I) conserva la corteza, la madera está aún dura y consistente; en el estado II (microhábitat II) la madera se encuentra más blanda y en ocasiones ya no presenta corteza y requiere una hacha, que penetra con cierta dificultad; en el estado III (microhábitat III) la madera se encuentra muy descompuesta y el hacha penetra

**Fig. 2.** Estimaciones de riqueza local de la pasalidofauna en la Cordillera Oriental, Departamento de Cundinamarca, Colombia: El Soche (2500 m); La Mesa 2 (1600 m).



**Tabla II.**  
**Riqueza local de escarabajos pasálidos:** Matriz de presencia/ausencia de pasálidos en tres hábitats del bosque altoandino circundante a la Sabana de Bogotá, 2500 a 3000 msnm.  
 I = interiores del bosque; B = bordes; P = potreros.

Especie	R. Carpanta			El Soche			El Tablazo		
	I	B	P	I	B	P	I	B	P
<i>Popilius fisheri</i>	■	■	■	-	■	-	-	-	-
<i>Passalus rugosus</i>	■	■	■	-	-	-	■	-	■
<i>Passalus spinosus</i>	■	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Passalus irregularis</i>	-	-	■	-	-	■	-	-	■
<i>Passalus rex</i>	■	■	■	-	-	-	-	-	-
<i>Passalus chingaencis</i>	■	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Passalus curtus</i>	-	-	-	■	-	-	■	-	-
<i>Publius crassus</i>	-	-	■	-	-	■	-	-	■
<b>Diversidad alpha</b>	<b>7</b>			<b>4</b>			<b>4</b>		

**Tabla III.**  
**Riqueza local de escarabajos pasálidos:** Registro de abundancias absolutas de pasálidos hallados en troncos localizados en el interior del bosque (TI), los bordes del bosque (TB) y el potrero (TP). (N.Tra.) = Número de Trasecto. (N) = número de troncos muestreados.. *Antigua Reserva Biológica Carpanta:* Prueba de Friedman, P>0,05 no significativo para concordancia entre abundancias de las tres especies y localización de troncos (ver explicación en texto).

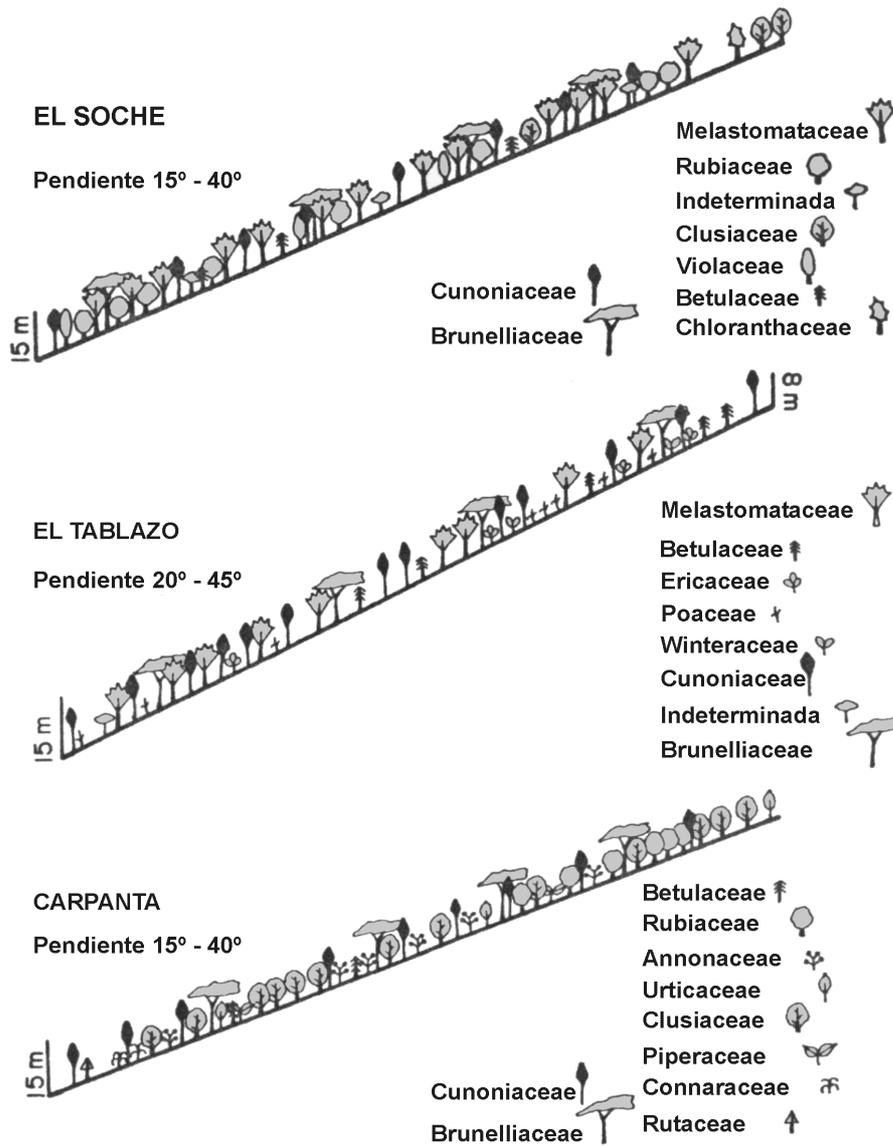
Especie	N. Tra.	N	TI	TB	TP
<i>Popilius fisheri</i>	1	10	18	25	0
<i>Passalus (Pertinax) rugosus</i>	1	10	6	8	13
<i>Passalus (Pertinax) rex</i>	2	10	9	34	44
<b>Total</b>			<b>45</b>	<b>75</b>	<b>57</b>

fácilmente; en el estado IV (microhábitat IV) la madera está muy podrida y puede deshacerse con las manos; a veces tiene consistencia fibrosa o esponjosa y puede saturarse de agua (Castillo, 1987). En el presente caso, el 70 por ciento de los individuos se concentraron en el microhábitat II.

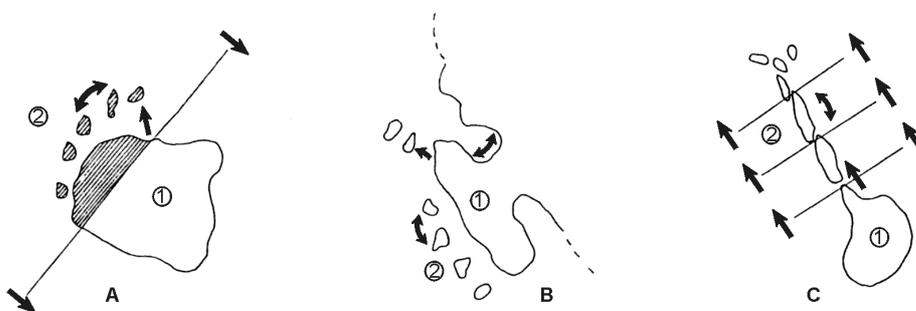
*Componentes mesoespaciales:* estos elementos están representados por el conjunto de troncos en descomposición espacialmente distribuidos en el interior y los bordes del bosque o dispersos en la matriz del pastizal. Cada uno de estos ambientes presenta una vegetación y condiciones ecolimáticas particulares. De acuerdo con la cobertura y la preferencia a esos mesohábitats por parte de los pasálidos, el aliso (*Alnus* sp., Betulaceae), el encenillo (*Weinmania* spp., Cunoniaceae) y la *Brunellia colombiana* (Brunelliaceae) son los principales componentes arbóreos en los tres sitios estudiados (Fig. 3) y son las tres especies que dan

origen a una importante fracción del sustrato físico donde se desarrollan estos coleópteros.

*Componentes paisajísticos:* se identificaron tres tipos de relictos de acuerdo con la disposición de los parches: continental-insular, semi-insular e insular (Fig. 4). El tipo continental-insular, predomina en el sector de El Soche, consiste en grandes corredores boscosos con franjas laterales y parches pequeños contiguos, la conectividad de estos fragmentos es alta. En el tipo semi-insular se presentan parches de gran tamaño y fragmentos dispuestos en continuidad lineal dentro de un gradiente altitudinal con conectividad media, este patrón se observó en El Tablazo. El tipo insular predomina en Carpanta, corresponde a parches centrales de mayor extensión rodeados de pequeños parches satélites y la conectividad entre los parches puede considerarse baja.



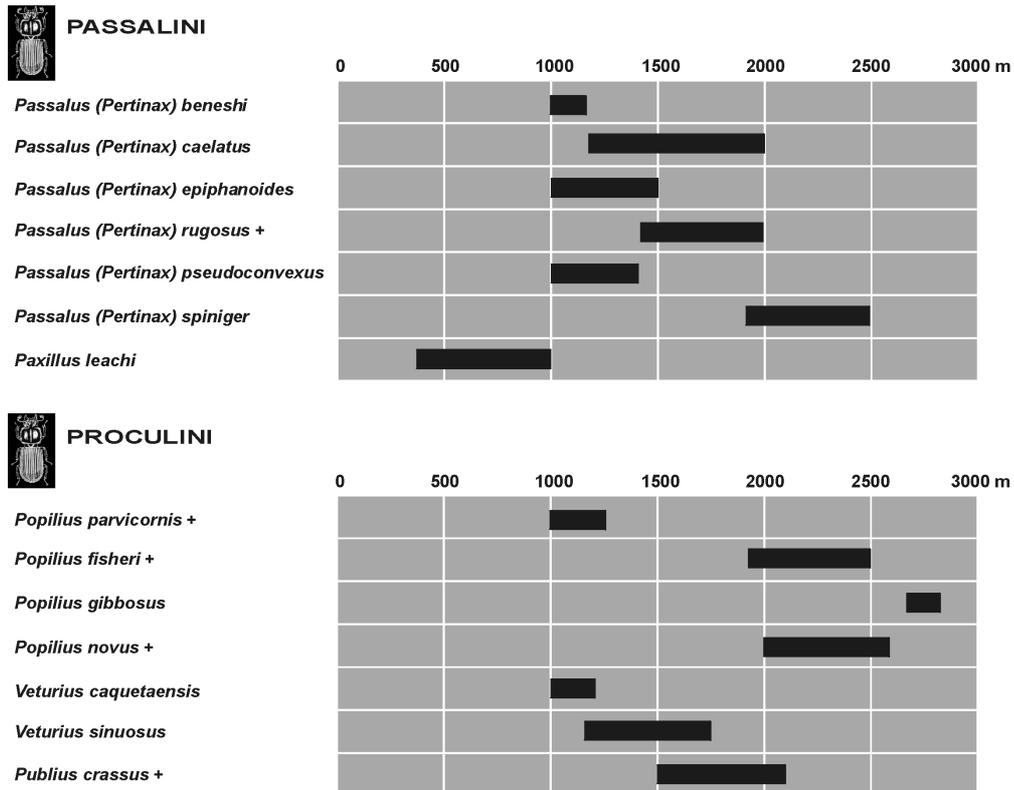
**Fig. 3.** Perfiles de la vegetación en tres áreas con relictos de bosque altoandino en la Cordillera Oriental, donde se estudió la fauna local de pasálidos.



**Fig. 4.** Características de los tres tipos de fragmentos de bosque altoandino en un estudio sobre la riqueza local de: **A.** Antigua Reserva Carpanta. **B.** Bosque El Soche. **C.** Bosque El Tablazo. 1 = parches mayores, 2 = parches satélites. Las líneas entre flechas son trazos indicadores de variación altitudinal.

Tabla IV.

Riqueza regional de escarabajos pasalidos: especies presentes en dos gradientes altitudinales de la Cordillera Oriental de Colombia. (+)=especies con alas desarrolladas (macrópteras).



#### 4. Riqueza regional en un gradiente altitudinal

En uno de nuestros estudios, enfocado hacia la valoración regional de la diversidad de pasálidos, se muestreó en áreas boscosas de la cuenca del río Sumapaz para cuantificar la riqueza de especies y la abundancia de los grupos familiares a lo largo de un gradiente altitudinal. Este trabajo contribuyó a sentar un plan metodológico que puede implementarse en áreas representativas de las nueve provincias biogeográficas del país propuestas por Hernández *et al.* (1992) y de acuerdo con estos autores, la cuenca del Sumapaz pertenece a la Provincia biogeográfica Norandina: Distrito Selvas Nubladas Orientales de la Cordillera Oriental.

En los resultados se observan rangos altitudinales preferenciales entre los 500 m y los 2800 m (Tabla IV). Algunas especies tienen un rango estrecho, como *Popilius parvicornis* (1000-1200 msnm) y otras alcanzan un rango de distribución de 600 m, como *Veturius cirratus* (1200-1800 msnm).

Los Proculini muestran patrones de endemización en la Cordillera Oriental (*Popilius fisheri*, *P. novus* y *Publius crassus*), el resto se distribuye además en los bosques subandinos y altoandinos de las cordilleras Central y Occidental, y en el piedemonte amazónico (*Veturius caquetaensis*). Al parecer, *Passalus (Pertinax) rugosus*, *Popilius parvicornis* y *P. gibbosus* se distribuyen por casi toda la Provincia biogeográfica Norandina. Futuros muestreos confirmarán el grado de divergencia entre las pasali-

dofaunas de la Cordillera Oriental con respecto a las de las cordilleras Central y Occidental, así como la baja proporción de especies comunes en estas tres cordilleras.

En la cuenca del río Sumapaz se expresa un notorio incremento de la riqueza de especies con el aumento de la altitud (Fig. 5), patrón que contrasta con el obtenido en otros gradientes de la Provincia Chocó-Magdalena, cuyo comportamiento es inverso (Fig. 6). En bosques bajos ubicados hacia los 500 m se reconocieron entre 9 y 12 especies, que corresponde a los mayores valores de riqueza hasta hoy registrados en el país.

En el bosque El Soche, ubicado hacia los 2700 m se registraron los más altos valores de riqueza (*Sobservado* = 7); de acuerdo con la curva de rarefacción de Coleman, la mayor riqueza (*Sesperado* = 7) se alcanza con un número mínimo de 10 troncos, nótese que las curvas acumulativa y de rarefacción se estabilizan a partir de este tamaño muestral (Fig. 7a). El tamaño mínimo de muestras para obtener la mayor riqueza esperada (*Sesperado* = 4) en los bosques subandinos de La Mesa 2, es *n* = 5 (Fig. 7b). Los grupos familiares de Passalidae más abundantes en la mayoría de los bosques muestreados corresponden a los niveles II y III de descomposición del tronco; en este grupo de muestras, las abundancias de los grupos familiares procedentes de los bosques altoandinos (2700-2900 m) se triplican con respecto a los valores de abundancia de los bosques más bajos.

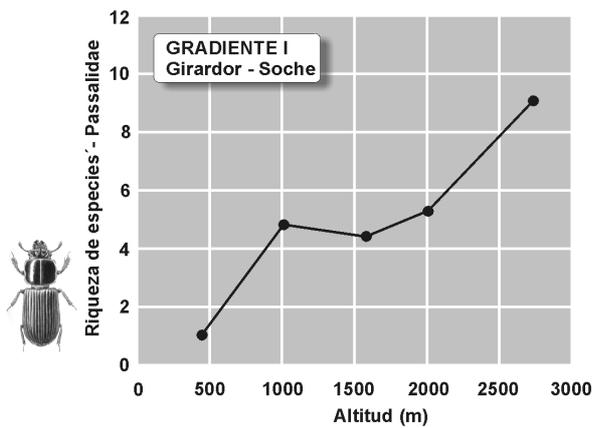


Fig. 5. Patrón I de variación de la riqueza de pasálidos, con respecto a la altitud, en la cuenca del río Sumapaz, Cordillera Oriental, Colombia.

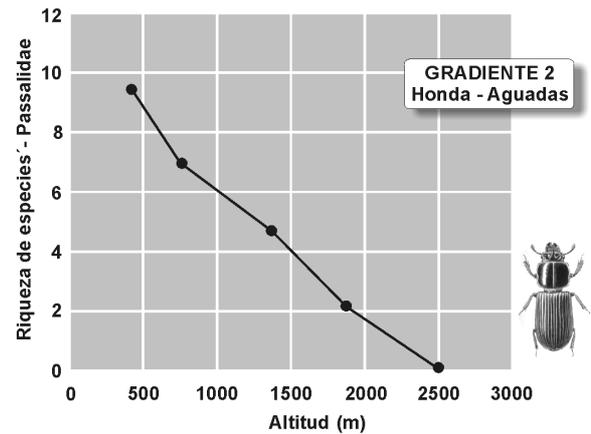


Fig. 6. Patrón II de variación de la riqueza de pasálidos, con respecto a la altitud, en la cuenca del río Samaná, Cordillera Oriental, Colombia.

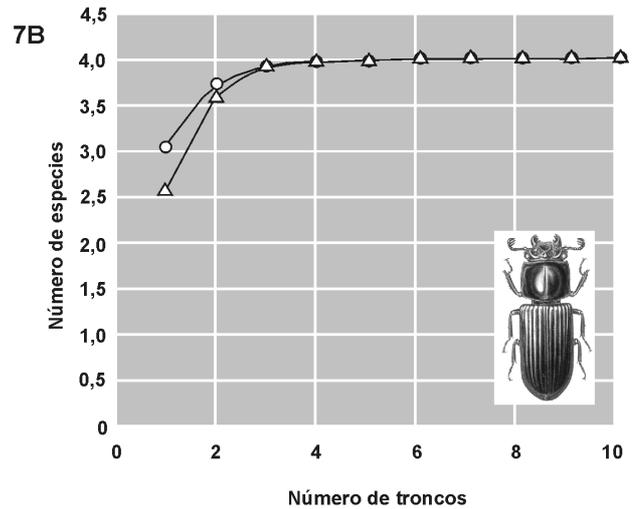
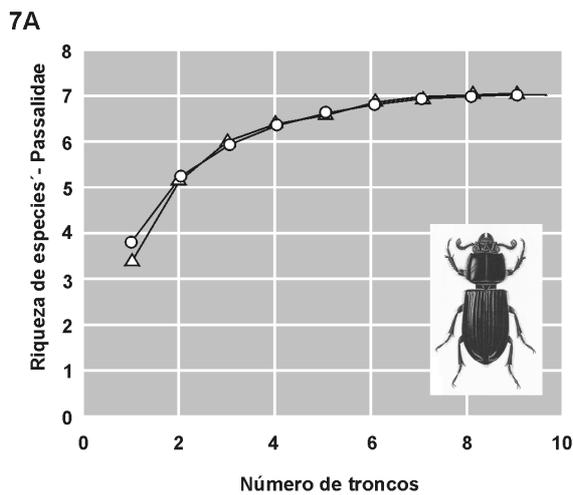


Fig. 7. 7a. Estimaciones de riqueza local de pasálidos de los bosques altoandinos en la Cordillera Oriental, Bosque El Soche. ( $\Delta$ )= curva acumulativa de especies; (O)= curva de rarefacción o estimador de Coleman. 7b. Estimaciones de riqueza local de pasálidos de los bosques altoandinos en la Cordillera Oriental, Bosque La Mesa-2. ( $\Delta$ )= curva acumulativa de especies; (O)= curva de rarefacción o estimador de Coleman.

¿Cómo se explica el alto valor de la riqueza de especies de escarabajos pasálidos en algunos bosques altoandinos de Colombia? El subgénero *Pertinax* y el grupo Petrejus de *Passalus*, muestran radiación adaptativa importante en la alta montaña, por lo menos manifiesta en los Andes de Colombia. Es muy posible que una marcada competencia con otros coleópteros propios de la madera en descomposición, cerambícidos y tenebriónidos, haya propiciado la diversificación histórica de Passalini y Proculini en los bosques de montaña andina. La alta incidencia de especies braquípteras que se distribuyen por encima de los 2500 m en los Andes de Colombia merece posterior-

res investigaciones para explicar su efecto sobre la riqueza de pasálidos en ambientes de alta montaña, fenómeno detectado por MacVean & Schuster (1981) en bosques montanos de Centroamérica.

Las características antes anotadas sugieren que los factores históricos que hipotéticamente han estructurado las comunidades de pasálidos en la alta montaña andina de Colombia son: la diversidad de procesos geomorfológicos y de orogenia andina, los múltiples procesos de especiación, la presión selectiva sobre las especies braquípteras y la reducción de competidores sobre el recurso tronco podrido.

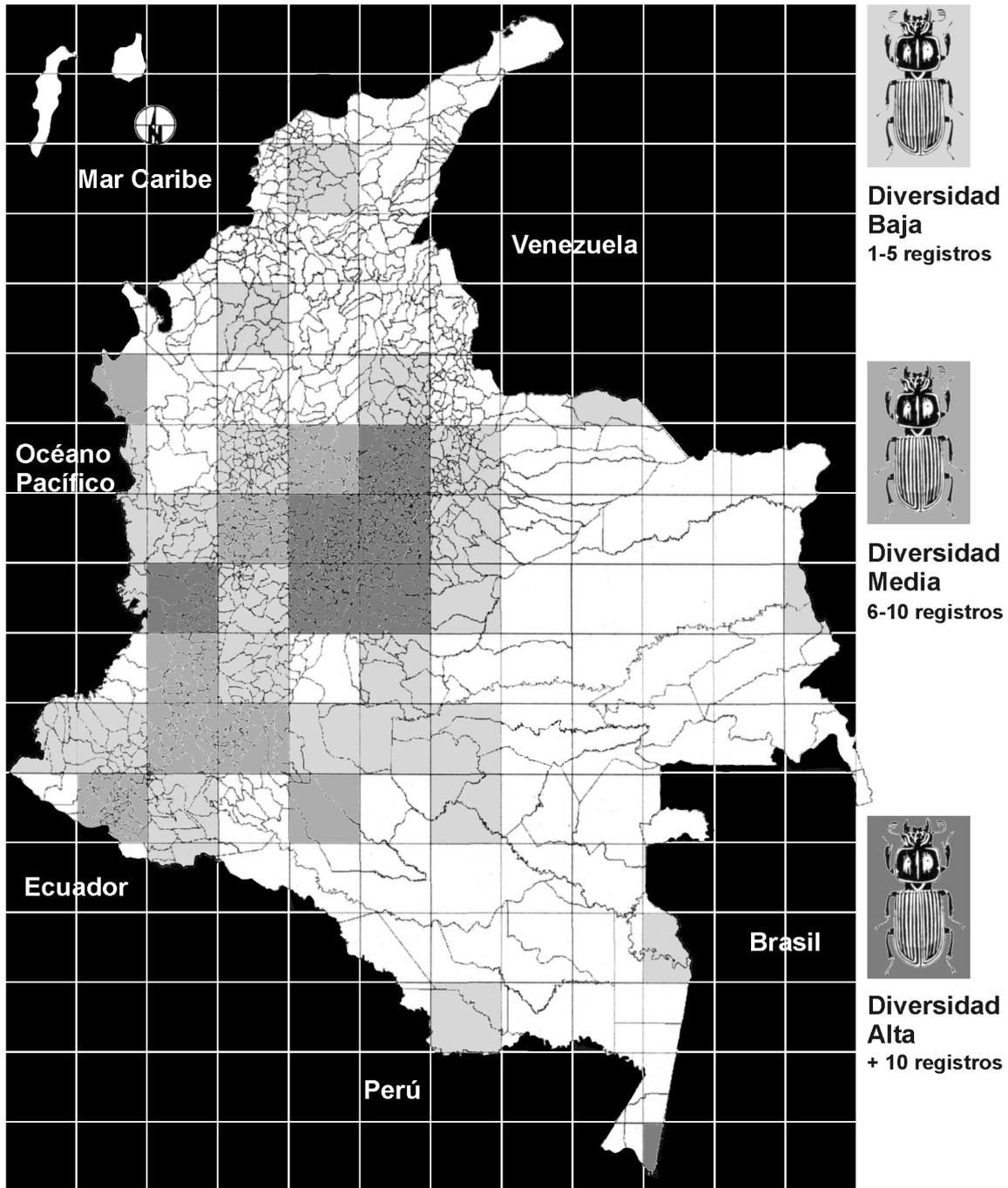


Fig. 8. Mapa de distribución de la riqueza de especies de Passalidae en Colombia.

### 5. Riqueza de Pasálidos en Colombia

Se examinó la distribución de los Passalidae utilizando 1.500 datos de colecta obtenidos de museos y que corresponden a 65 especies, 118 cuadrantes, cada uno de 160.000 km<sup>2</sup>, y 180 localidades. La georeferenciación permitió obtener un primer mapa de distribución de riqueza en función de los cuadrantes (Fig. 8). Complementariamente se aplicó el programa EstimateS (Colwell, 1997) para obtener estimaciones de riqueza de acuerdo al número de cuadrantes con más de un registro (Fig. 9). Metodologías parecidas han sido aplicadas por Coddington *et al.* (1996),

Kress (1998), Heyer *et al.* (1999) y Oñate-Ocaña *et al.* (2000).

Los más altos valores de riqueza se concentran en la región central del país, cuyos registros incluyen en su mayoría bosques altoandinos y una pequeña fracción de bosques húmedos bajos ubicados en el Valle del Magdalena; también se presentan altos valores en la región del bajo Calima (selvas lluviosas del Chocó biogeográfico), en bosques altoandinos localizados en el sur de la Cordillera Occidental y en bosques subandinos del piedemonte

Orinocense; de acuerdo con la información geo-referenciada, el 16,6 % de todas las localidades se incluyen en cuadrículas de alta riqueza. Los niveles medios de riqueza (entre 6-10 especies) se detectaron en la mayoría de los cuadrantes con más de un registro (25% de los cuadrantes que cubren el país), los cuadrantes de riqueza media incluyen bosques húmedos en el norte de la región chocoana, en el piedemonte amazónico y las regiones orinocense y amazónica. Se observa un alto porcentaje de cuadrículas aún sin registros en la Orinoquia, la Amazonia y la región Caribe.

La aplicación de los estimadores ICE (Incidence-based Coverage Estimator) y Chao-1 indican un grado aceptable de muestreo para la totalidad de los cuadrantes que cubren el territorio colombiano. Las curvas de estos estimadores describen un patrón asintótico con tendencia a estabilizarse en un rango de riqueza entre las 58 y 60 especies con un número mínimo aproximado de 20 cuadrantes (Fig. 9). Como primera aproximación, este análisis derivado de la base de datos nos proporciona un buen espectro para redefinir áreas futuras de muestreo, con carácter de prospección o de monitoreo. Entendemos las implicaciones metodológicas en el balance de estos resultados parciales y dejamos bajo consideración especial los siguientes puntos:

- Se requiere incorporar información de muestreos directos.
- Se requieren muestreos directos en el 65% de las cuadrículas que no cuentan con información de colecta.
- Dada la gran complejidad paisajística de la región andina, los cuadrantes que cubren esta región requieren prioritariamente muestreos adicionales para definir los niveles de variabilidad de la riqueza entre localidades.

## 6. Consideraciones finales

La distribución de las especies de Passalidae en Colombia presenta rasgos característicos, resultado de la gran diversidad de ambientes y la historia biogeográfica del grupo (Tabla V). La mayor riqueza de especies (69%) corresponde a la tribu Passalini agrupadas en tres géneros y tres subgéneros, mientras que la tribu Proculini contiene un menor número de especies (31%) pertenecientes a siete géneros. Esta última tribu, a diferencia de la Passalini ampliamente diversificada en Suramérica, comprende varios géneros considerados típicos de Mesoamérica o del Sur de la América Central (Costa Rica-Panamá) que extienden su distribución hasta Colombia: *Petrejoides*, *Odontotaenius*, *Verres*, *Publius* y *Pseudoarrox*. Es con mucha diferencia *Passalus* el género mejor representado, 29 especies, en el cual los subgéneros *Pertinax* y *Passalus* s. str., que contienen 13 y 15 especies respectivamente, son los que en conjunto comprenden cerca de dos tercios de la pasalidofauna colombiana.

El predominio de especies de Passalini sobre las de Proculini caracteriza a las seis regiones colombianas (Tabla V), aunque se aprecia una mayor riqueza de géneros de esta última tribu en la región del Chocó biogeográfico, donde *Petrejoides*, *Odontotaenius* y *Pseudoarrox*, son exclusivos, así como lo es *Publius* en la región Montañosa Andina. Comparada con otras regiones colombianas, la región Montañosa Andina presenta una notable riqueza de especies de los subgéneros *Pertinax* y *Passalus* s. str. de la sección Petrejus. Por su parte, las especies de *Veturius*, *Passalus* (*Pertinax*) y *P. (Passalus)* sección Neleus son las únicas que se distribuyen por las seis regiones consideradas. Las regiones del Chocó biogeográfico y la Montañosa Andina son las que contienen una mayor riqueza de especies, 20 y 19 respectivamente. La relativa pobreza de especies en las regiones Orinocense, Baja Interandina, Amazónica y del Complejo Insular Continental, indica la necesidad de continuar con la exploración y recolecta de material.

El análisis de las localidades citadas para las especies estudiadas, permitió adscribirlas en alguna o algunas de las regiones colombianas propuestas por Amat & Reyes-Castillo (1996). Este número de especies, es relativamente cercano al promedio de 53 especies que resulta de la suma de las enlistadas por Hincks & Dibb (1935, 1958), Blackwelder (1944), Reyes-Castillo & Amat (1991) y, Amat & Reyes-Castillo (1996). Sin embargo, en las nueve colecciones revisadas existe más de un centenar de ejemplares no identificados, que calculamos comprenden cerca de 20 especies. Por otra parte, las revisiones en proceso de los géneros *Veturius*, *Verres* y *Popilius*, sugieren que el número de especies consideradas por nosotros dentro de estos géneros, fácilmente se triplicará, por lo que es posible que 100 especies de Passalidae en Colombia, sea un número conservador más real.

## Agradecimiento

Dedicamos este trabajo a la memoria de Fermín Martín Piera, cuya ausencia física ya padecemos con sensible dolor de colegas y amigos. Los autores expresan también su agradecimiento a Gonzalo Halffter (Instituto de Ecología, AC, México) y Fermín Martín-Piera (Museo Nacional de Ciencias Naturales, España), quienes han propiciado espacios para que los colegas entomólogos de los países de Iberoamérica, a través del Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica, puedan confrontar sus teorías, metodologías y planes de trabajo con carácter integrador. A Cleide Costa y Sonia A Casari (Museo de Zoología, Universidade de São Paulo), Sergio Vanin (Instituto de Biociencias, Universidade de São Paulo) y Sergio Ide (Instituto Biológico, São Paulo), coordinadores del II Taller -PRIBES, cuyas atenciones en las jornadas de trabajo condujeron al éxito de este evento. Por último, agradecemos a la bióloga Erika Blanco por la edición de algunas figuras y a Juan Carlos De las Casas, por el diseño de algunas ilustraciones.

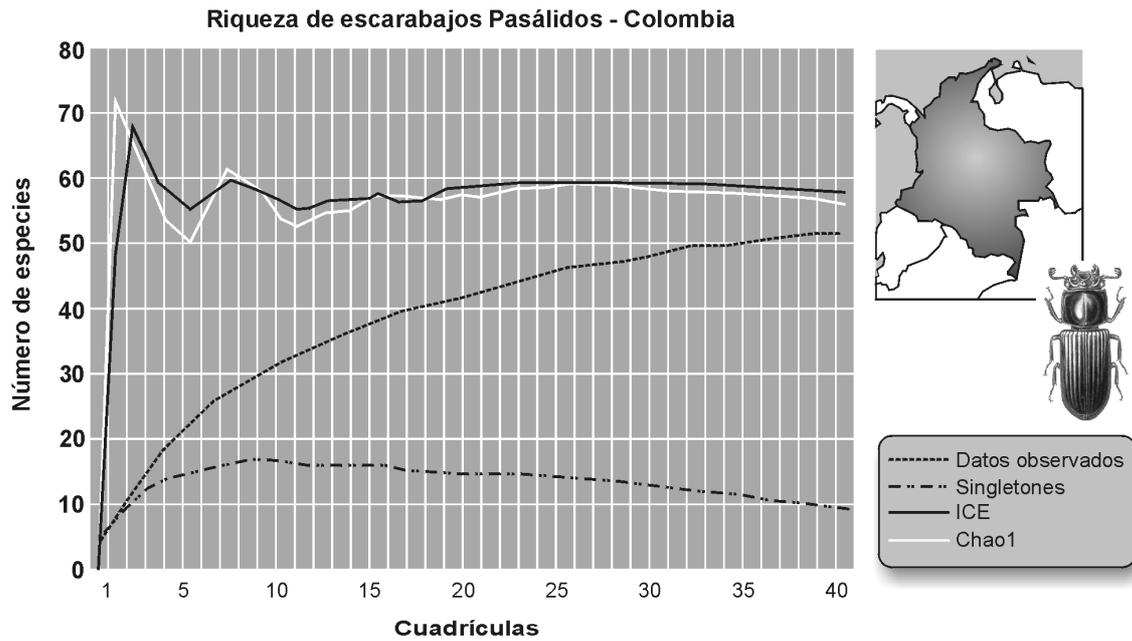


Fig. 9. Estimación de las riquezas observada y esperada para las especies de Coleoptera Passalidae presentes en Colombia.

Tabla V.

Riqueza taxonómica de la fauna pasálda y su relación con algunas regiones ecogeográficas de Colombia. N=número de especies; EJ= número de ejemplares examinados; AMAZ=Amazonia; ORIN=Orinoquia; CHOCÓ=Chocó biogeográfico; BInt=región baja de los valles interandinos; MAn=Región montañosa andina; CCo=Regiones del complejo insular continental.

GÉNEROS / (SUBGÉNEROS)	N	EJ	AMAZ	ORIN	CHOCÓ	BINT	MAN	CCo
<i>Paxillus</i>	2	12	2	1	1	1	0	0
<i>Passalus (Pertinax)</i>	13	83	3	1	4	2	7	2
<i>Passalus (Mitrorhinus)</i>	1	6	0	0	1	0	0	1
<i>P. (Passalus) sec. Phoroneus</i>	2	8	2	0	0	0	0	1
<i>P. (Passalus) sec. Petrejus</i>	7	23	0	0	2	0	5	0
<i>P. (Passalus) sec. Neleus</i>	6	202	5	3	4	3	1	4
<b>Total Passalini</b>	<b>31</b>	<b>334</b>	<b>12</b>	<b>5</b>	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>13</b>	<b>8</b>
<i>Popilius</i>	4	15	0	0	2	0	3	0
<i>Petrejoides</i>	1	17	0	0	1	0	0	0
<i>Odontotaenius</i>	1	5	0	0	1	0	0	0
<i>Verres</i>	1	8	1	1	0	1	0	1
<i>Veturius</i>	4	38	1	1	3	2	1	1
<i>Publius</i>	1	12	0	0	0	0	2	0
<i>Pseudoarrox</i>	1	7	0	0	1	0	0	0
<b>Total Proculini</b>	<b>13</b>	<b>102</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>2</b>
<b>TOTAL</b>	<b>44</b>	<b>436</b>	<b>14</b>	<b>7</b>	<b>20</b>	<b>9</b>	<b>19</b>	<b>10</b>

## Bibliografía

- AGUILAR, N. 1996. *Estructura de la comunidad de los escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en bosques de cative de cuatro edades post-aprovechamiento forestal (región del Darién, Chocó biogeográfico)*. Tesis Biól. Pontificia Universidad Javeriana, 75 pp.
- AMAT-GARCÍA, G. & C. FONSECA 1998. Escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. III: Una nueva especie de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Caldasia*, **20**(2): 203-206.
- AMAT-GARCÍA, G. & P. REYES-CASTILLO 1996. Los Escarabajos pasálidos de Colombia. II: distribución geográfica y altitudinal. In: ANDRADE, G., G. AMAT & F. FERNÁNDEZ (eds.), *Insectos de Colombia: Estudios Escogidos*. Pp. 75-92. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales & Centro Editorial Javeriano. Colección Jorge Alvarez Lleras. Vol 10. Santafé de Bogotá.
- AMAT-GARCÍA, G. & P. REYES-CASTILLO 1999. Los Escarabajos pasálidos de Colombia. IV: Tipificando las especies de montaña. In: AMAT, G., G. ANDRADE & F. FERNÁNDEZ (eds.), *Insectos de Colombia: Estudios Escogidos*. Pp. 249-266. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras. Vol 13, Santafé de Bogotá.
- AMAT-GARCÍA, G. 1997. *Los Escarabajos-pasálidos de Colombia: composición, distribución de especies y un caso particular de biodiversidad regional*. Tesis Biól. Mg. Sc., Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 159 pp.
- AMAT-GARCÍA, G. 1999. Los Escarabajos-pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. VI: Su relación con el paisaje en la Cordillera Oriental. *Rev. Ac. Col. Cien. Ex., Fis. Nat.* **23** (suplemento especial): 163-170.
- AMAT-GARCÍA, G., A. LOPERA & S. AMEZQUITA-MELO 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relictos del bosque Altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*, **19**(1-2): 191-204.
- BLACKWELDER, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Part 2. *Bull. United States Nat. Mus.* **185**: 189-341.
- BONILLA, H. & S. MORENO 1994. *Reconocimiento exploratorio de los Lamellicornia de las familias Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae (Coleoptera) de algunas zonas del Departamento del Huila*. Tesis Ingeniero Forestal. Universidad del Tolima. 71 pp.
- BOUCHER, S. & L. C. PARDO-LOCARNO 1990. Sur la présence de trois *Verres* Kaup du groupe "*cavicollis*" Bates dans les Andes de Colombie-Ecuateur (Colombia, Passalidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)* **14**: 77-83.
- BOUCHER, S. 1986. Contribution à l'étude des Passalidae Guyano-amazoniens (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Ann. Soc. Ent. Fr.* **22** (4): 491-533.
- BOUCHER, S. 1988. Passalidae Colombiens: description et biogéographie de deux espèces nouvelles du genre *Veturius* Kaup (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Rev. Fr. Ent. (N.S.)* **10** (1): 36-40.
- BOUCHER, S. 1990. Note systématique, chorologique et éco-altitudinale sur quelques *Pertinax* Kaup: *convexus* Dalman (*sulcifrons* Kuwert, reval.), *radiatus* Kuwert et *pseudoconvexus* n. sp. (Coleoptera, Passalidae). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)* **7**(4): 349-367.
- BURMEISTER, H. C. 1847. *Handbuch der entomologie, vol.V, Coleoptera Lamellicornia et Pectinicornia Passalini*: pp. 443-519. Eslim, Berlin.
- CANDÈZE, E. C. A. 1861. Histoire des metamorphoses de quelques coléoptères exotiques. *Mém. Soc. Roy. Sc. Liège* **16**: 325-410.
- CASTILLO, M. 1987. *Descripción de la Comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de "Los Tuxtlas", Veracruz*. Tesis. UNAM. México. 89 pp.
- CODDINGTON, J., L. YOUNG & F. COYLE 1996. Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *Journal of Arachnology* **24**: 111-128.
- COLWELL, R. 1997. User's guide to EstimateS 5. Statistical estimation of Species Richness and Shared from samples. Website: [viceroy.eebucornell.edu/estimates](http://viceroy.eebucornell.edu/estimates).
- DOBROWOLSKY, K. 1993. Effect of habitat barriers on animal population and communities in heterogeneous landscapes. In: BUNCE, R., L. RYSZKOWSKY & M. PAOLETTI (eds.). *Landscape Ecology and Agroecosystems*. Pp. 61-70. Lewis Pub.USA. 241 pp.
- DOESBURG, P. H. VAN 1957. Over enige Passaliden (Col.) uit Colombia. *Ent. Ber.* **17**: 22-23.
- GEMMINGER, M. & B. VON HAROLD 1868. *Catalogus Coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus. Vol. 3, Passalini*. Pp. 968-978. Monachii.
- GRAVELY, F. H. 1918. A contribution towards the revision of the Passalidae of the World. *Mem. Indian Museum* **7**(1): 1-143.
- HALFFTER, G. 1998. A Strategy for measuring landscape biodiversity. *Biol. International*, **36**: 3-17.
- HANSKY, I. 1980. Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos* **34**: 293-310.
- HERNANDEZ, J., A. HURTADO, R. ORTIZ & T. WALSCHBURGER 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. En: HALFFTER, G. (Compilador). *La Diversidad Biológica de Ibero-america*. Volumen especial. 105-151.
- HEYER, W., J. CODDINGTON, J. KRESS, P. ACEVEDO, D. COLE, T. ERWIN, B. MEGGERS, M. POGUE, R. THORINGTON, R. VARI, M. WEITZMAN & S. WEITZMAN 1999. Amazonian biotic data and conservation decisions. *Ciencia e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* **51**(5/6).
- HILL, C. 1995. Linear strips of rain forest vegetation as potential dispersal corridors for rain forest insects. *Conservation Biology* **9**(6): 1559-1566.
- HINCKS, W. D. & J. R. DIBB 1935. *Coleopterorum Catalogus. Pars. 142: Passalidae*. W. Junk's-Gravenhage. 118 pp.
- HINCKS, W. D. & J. R. DIBB 1958. *Coleopterorum Catalogus. Supplementa Pars 142 Passalidae*. Uitgeverij Dr. W. Junk's-Gravenhage. 32 pp.
- HINCKS, W. D. 1934. Notes on the Passalidae (Coleoptera). No. 5. Synonymic notes, with descriptions of a new genus and new species. *Ent. Month. Mag.* **70**: 270-274.
- KAUP, J. J. 1868. Podromus zu einer Monographie der Passaliden. *Coleop. Hefte* **4**: 1-31.
- KAUP, J. J. 1871. Monographie der Passaliden. *Bedrliner Ent. Zeitscher.* **15**: 1-146, 5 pls.
- KRESS, W., W. HEYER, P. ACEVEDO, J. CODDINGTON, E. D. COLE, T. ERWIN, B. MEGGERS, M. POGUE, R. THORINGTON, R. VARI, H. WEITZMAN & S. WEITZMAN 1998. Amazonian biodiversity: assessing conservation priorities with taxonomic data. *Biodiversity and Conservation* **7**: 1577-1587.
- KUWERT, A. F. 1891. Systematische uebersicht der Passalidenarten und gattungen. *Deut. Ent. Zeits.* **1**: 161-192.
- KUWERT, A. F. 1897. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. *Nov. Zool.* **4**: 274-306.
- KUWERT, A. F. 1898. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. *Nov. Zool.* **5**: 137-205.

- LOZANO, F. H. 1997. Pasálidos: distribución y efecto de la deforestación en el transecto altitudinal Tumaco-Chiles (Nariño). *Bol. Mus. Ent. Univ. Valle* **5**(1): 13-24.
- LUEDERWALDT, H. 1931. Monographia dos Passalideos do Brasil (Col.). *Rev. Mus. Paulista*, **17**(1): 1-262, lam. 1-2.
- LUEDERWALDT, H. 1934a. Novos passalideos americanos (Coleoptera). *Bol. Biol. (N. S.)* **2**(1): 19-21.
- LUEDERWALDT, H. 1934b. O gênero *Publius* com uma chave para a classificação dos gêneros da subfamília Proculinae (Col. Lam. Passalidae). *Rev. Mus. Paulista* **18**: 1-15.
- MACVEAN, CH. & J. SCHUSTER. 1981. Altitudinal distribution of Passalid Beetles (Coleoptera, Passalidae) and pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern central America. *Biotropica* **13**(1): 29-38.
- OÑATE-OCAÑA, L., J. MORRONE & J. LLORENTE 2000. Una evaluación del conocimiento y de la distribución de las Papilionidae y Pieridae mexicanas. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* **81**: 117-132.
- PARDO-LOCARNO, L., F. LOZANO & J. MONTOYA 2000. Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en fragmentos de bosque seco tropical de la cuenca media del río Cauca, Colombia. *Folia Entomol. Mex.* **110**: 15-22.
- PERCHERON, A. 1835. *Monographie des Passales, et des genres qui en ont été séparés*. Libr. De J. Albert Mercklein, Paris. Pp. 108, 7 pl.
- PERCHERON, A. 1841. Révision critique et supplément a la monographie du genre Passale. *Mag. Zool., 1841*. pls. 77-79, 48 pp.
- PEREIRA, F. S. 1941. Contribuição para o conhecimento da subfamília dos Pseudacanthinae (Col. Passalidae). *Arq. Zool. Est. São Paulo* **3**(5): 93-114.
- REYES-CASTILLO, P. & G. AMAT-GARCÍA 1991. Notas sobre la distribución y taxonomía de Passalidae (Insecta: Coleoptera) en Colombia y descripción de una nueva especie. *Caldasia*, **16**(79): 501-508.
- REYES-CASTILLO, P. & L. PARDO-LOCARNO 1995. Hallazgo de una nueva especie de *Pseudoarrox* en Colombia (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae). *Cespedesia* **20**(66): 107-114.
- SMITH, F. 1852. *Nomenclature of Coleopterous insects in the collection of the British Museum. Part IV, Passalidae*. Taylor and Francis, London. 23 pp + 1 tbl.
- SCHUSTER, J. & P. REYES-CASTILLO 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.* **46**: 29-34.
- SCHUSTER, J. 1993. Passalidae: clave para géneros de Colombia. *Bol. Mus. Entomol. Univ. Valle* **1**(2): 55-61.
- VAN DER HAMMEN, T. 1986. La Sabana de Bogotá y su lago en el peniglacial medio. *Caldasia*, **15**(71-75): 249-261.
- VULCANO, M. & F. S. PEREIRA 1967. Sinopse dos Passalidae e Scarabaeidae s. str. de região Amazônica (Insecta. Coleoptera). In: *Atas do simposio sobre a Biota Amazônica*. **5**: 533-607.

