

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Descripción de la Comunidad de
Coleoptera Passalidae en el Bosque Tropical Perennifolio
de la Región de "Los Tuxtlas", Veracruz.

Tesis

Que para obtener el título de:

Biólogo

Presenta

María Luisa Castillo.

México, D. F.

1987.



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Contenido

- I. Introducción
- II. Descripción de la zona de estudio
- III. Material y Métodos
- IV. Resultados y Discusión
 - 1. Macrohabitat
 - 1.1 Riqueza de especies
 - 1.2 Porcentaje de troncos explotados por Passalidae
 - 1.3 Especies arbóreas explotadas por Passalidae
 - 2. Microhabitat
 - 2.1 Humedad relativa
 - 2.2 Tamaño de tronco
 - 2.3 Estado de descomposición de troncos habitados por Passalidae
 - 2.4 Ubicación de las especies de Passalidae en los troncos podridos
 - 2.5 Asociación entre especies
 - 2.6 Microhabitats especiales
- V. Conclusiones
- VI. Literatura Citada

I.- INTRODUCCION

Los coleópteros de la familia Passalidae se distribuyen principalmente en las zonas tropicales y templado húmedas del mundo; habitan de preferencia en el interior de troncos y tocones en estado de descomposición. Dicho habitat, sumado a su homogénea morfología general, los hace parecer como un grupo de insectos poco interesante, lo que contribuye a que sea un grupo mal conocido.

A pesar de lo anterior, su estudio sistemático se inició desde el siglo XIX; Percheron (1835, 1841 y 1844), Kaup (1868, 1869 y 1871), Kuwert (1891, 1896, 1897 y 1898) y Gravely (1918) sentaron las bases taxonómicas del grupo.

La familia Passalidae comprende dos subfamilias: Aulacocyclinae, que agrupa especies de distribución Australiano-Oriental y Passalinae que presenta una distribución típica pantropical (Reyes - Castillo 1970). La subfamilia Passalinae se divide en dos tribus: Passalini y Proculini; la primera tiene una distribución pantropical con una amplia dispersión y diversificación de especies en el Continente Americano, encontrándose en las selvas tropicales y subtropicales, siendo su mayor riqueza en la regiones ecuatoriales de Sudamérica; Proculini, por su parte es exclusiva del Neotrópico y se encuentra en mayor proporción en la Zona de Transición Mexicana (México hasta la Depresión Nicaragüense), área donde ha logrado su evolución y diversificación (Reyes - Castillo y Halffter 1978).

En México, ambas tribus están representadas y el número total

de especies es cercano al 20% de las existentes a nivel mundial.

Recientemente, el estudio de la biología y comportamiento del grupo ha tenido un relativo auge, debido a las características tan particulares que estos organismos presentan.

Los trabajos de Schuster (1975a y 1975b), Schuster & Schuster (1971 y 1985), Valenzuela - González y Castillo (1983 y 1984), Reyes - Castillo y Halffer (1983 y 1984), Valenzuela - González (1981, 1984, 1986a, y 1986b), Castillo (1984), Castillo y Reyes-Castillo (1987b) describen algunos mecanismos desarrollados en la evolución del comportamiento subsocial de estos insectos, avanzando sobre los conocimientos previos, iniciado a principios de este siglo y dados a conocer por diversos autores (Ohaus 1900, 1909; Wheeler 1922, 1923 y 1925; Luederwaldt 1931; Heymons 1929; Miller 1931, 1932; Bruch 1942; Gray 1946; Lengerken 1954, Mullen y Hunter 1973; Wilson 1971 y Matthews y Matthews 1978).

Los pasálidos pasan su ciclo de vida en el interior de troncos, donde encuentran suficiente alimento, refugio adecuado y condiciones microambientales más estables que en el medio circundante. Estos insectos son saproxilófagos, se alimentan de madera en descomposición, acelerando la incorporación de la materia orgánica en los ciclos de nutrientes. Su participación, así como la de otras larvas de coleópteros saproxilófagos, incrementa la descomposición de la madera, procesando entre un 25 a 36% de la madera muerta en un bosque templado caducifolio (Morón 1985) y casi la tercera parte en un bosque tropical (Rodríguez 1985).

Los pasálidos presentan dos formas básicas de explotación del recurso, una es la subcortícola y la otra es en el interior mismo del tronco, tanto en la zona de albura como en el duramen. Las especies subcortícolas viven como su nombre lo indica bajo las cortezas, los individuos de dichas especies son en general deprimidos dorso-ventralmente y en su mayoría pertenecen a la tribu Passalini. Las especies albo-duramícolas que viven en el interior del tronco, son más robustas o semicilíndricas, están representadas por algunos miembros de la tribu Passalini, la mayoría de los Proculini y los Aulacocyclinae (Reyes - Castillo y Halffter 1984).

La colonización de troncos está relacionada con el grado de descomposición, humedad e insolación. Dicha colonización se inicia con la llegada de un individuo, que comienza a excavar el tronco y a quien de alguna manera aún no claramente establecida se une otro miembro (generalmente del sexo opuesto) excavando la galería inicial en forma conjunta.

La actividad de desmenuzamiento de la madera por los pasálidos es muy rápida al inicio, pues los pequeños pedazos de astillas que van cortando son muy toscos y poco tratados si se les compara con los producidos en el interior de la galería. Dichos pedazos son acumulados a la entrada de la galería, la cual se localiza en aquellas zonas del tronco podrido situadas a la sombra o que reciben poca insolación, preferentemente en la parte lateral, en los extremos o en la parte inferior en contacto con el suelo.

Esta rápida actividad de desmenuzamiento se produce al inicio de la galería, cuando los insectos se encuentran desprotegidos y

pueden ser fácil presa de algún depredador. Ya en el interior, la pareja amplía la galería, consumiendo madera y adecuando las astillas más finamente cortadas para la alimentación de las larvas (Reyes - Castillo y Halffer 1983, 1984; Valenzuela-González y Castillo 1983).

La oviposición se lleva a cabo en el interior del tronco, donde los adultos preparan un lugar adecuado para depositar los huevos, agrupándolos y rodeándolos con partículas de madera de tamaño medio (2-3 mm), lo que facilita la circulación de aire y probablemente evita el crecimiento de hongos.

La etapa larval presenta tres estadios, el desarrollo de huevo hasta adulto dura aproximadamente tres meses, según han observado Gray (1946) en Odontotaenius disjunctus (Illiger) y Valenzuela-González (1986a) en Heliscus tropicus (Percheron). Este desarrollo huevo - adulto es rápido si lo comparamos con el de otros Lamellicornia saproxilófagos que pueden durar hasta cerca de dos años. Las larvas manifiestan una dependencia de los adultos, principalmente alimenticia, pues además de poseer una fuerza mandibular menor en comparación con los adultos (Reyes-Castillo y Jarman 1981 y Jarman y Reyes - Castillo 1985), presentan un tubo digestivo simple que los limita fisiológicamente para degradar la celulosa (Baker 1968; Valenzuela-González y Castillo 1983; Morón, A. 1987). Los adultos son quienes cortan la madera en pequeños pedazos, que mezclan con el excremento existente en la galería, proporcionando el alimento necesario a las larvas.

La última etapa del tercer estadio larval, correspondiente a

la transformación hacia la fase pupal, se caracteriza por un descenso en la actividad, así como por un cambio en la coloración que, de blanco hialino se transforma en blanco lechoso o amarillento, debido a la acumulación de grasa subcuticular. Desde este momento es atractiva para los adultos, quienes comienzan la activa construcción de una celda pupal con los detritus existentes en el medio. Los adultos recién emergidos permanecen en el interior del tronco, donde se esclerosan y terminan su madurez.

En una misma galería pueden encontrarse los padres, los adultos recién emergidos, las larvas de diferentes estadios y los huevos, conviviendo los miembros adultos de dos generaciones antes de llevarse a cabo la dispersión del grupo para la colonización posterior de otro tronco podrido.

Las características antes descritas, son elementos importantes que sitúan a los pasálidos como los coleópteros con el grado de subsociabilidad intermedia más avanzada (II) según la clasificación de Wilson (1971).

Los estudios sobre pasálidos con un enfoque ecológico no han sido muy frecuentes. Los trabajos realizados sobre O. disjunctus (Illiger) en los Estados Unidos por Pearse et al. (1936) y Gray (1946), o aquellos que tratan otras especies (Schuster 1978, Castillo y Reyes - Castillo 1987a), así como datos aislados sobre alguna otra en particular (Castillo 1986), es lo único que se conoce hasta el momento.

El propósito del presente estudio es dar a conocer algunos aspectos relevantes sobre la comunidad de pasálidos que habita la

selva tropical perennifolia y sus disclimax (acahuales) en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, como una zona representativa del trópico húmedo mexicano. Se presenta una relación de las especies colectadas, las especies arbóreas explotadas y las estrategias establecidas para la explotación de los troncos podridos. Se presentan además algunas características físicas de los troncos en relación con los pasálidos, determinándose el tamaño, la humedad relativa y el grado de pudrición. Por último se estima el número de troncos explotados así como el número de especies de pasálidos por tronco podrido. Los distintos aspectos tratados son discutidos en relación con la bibliografía existente.

II.- DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en las inmediaciones de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", perteneciente al Instituto de Biología de la UNAM. Dicho lugar está ubicado en la vertiente del Golfo de México al sureste del estado de Veracruz, en las estribaciones del volcán San Martín, casi al centro de la región conocida como "Los Tuxtles" (Fig. 1).

Ubicación.- El área de estudio se encuentra aproximadamente entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte (Lot - Helgueras 1976); la altitud varía de 150 a 530 m s.n.m.; ubicándose sobre el macizo volcánico de Los Tuxtles, entre las zonas aluviales formadas por las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos.

Geología.- La zona está totalmente cubierta por depósitos piroclásticos y derrames de lava que datan del Oligoceno al Reciente, apareciendo esporádicamente ventanas de sedimentos marinos del Terciario (Ríos MacBeth 1952).

Suelos.- Según Sousa (1968), Flores (1971) y Rico (1972) (citados por Lot - Helgueras 1976), los tipos de suelos que se mencionan de acuerdo a los perfiles realizados son: litosoles, regozoles, suelos lateríticos rojos, lateríticos amarillos y andozoles tropicales.

Clima.- El clima de la zona es Af(m) según la clasificación de Köppen, modificada por García (1964) que corresponde al más húmedo de los cálidos húmedos, con una temperatura media en el mes más frío superior a los 18° C, temperatura media anual mayor de 22° C; la precipitación del mes más seco es mayor de 60 mm y

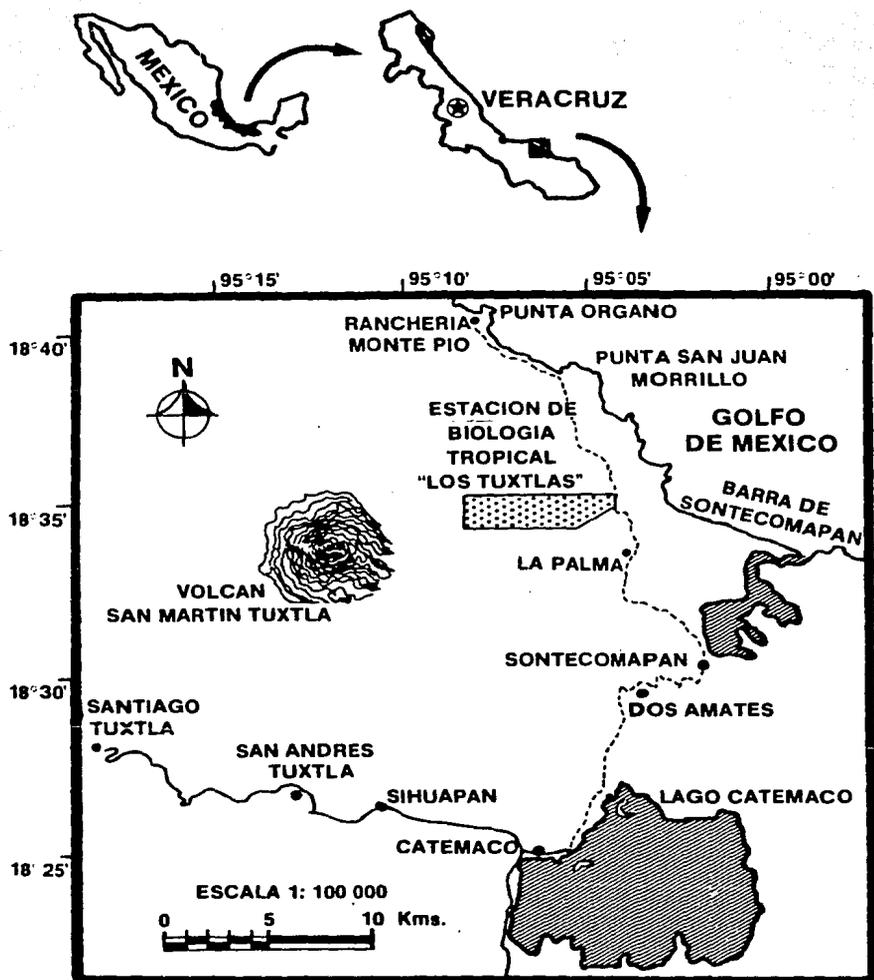


FIG. 1. LOCALIZACION DE LA ZONA DE ESTUDIO.

la distribución de la precipitación anual es superior en los meses de verano (Soto - Esparza, 1976).

Ibarra (1985) detalla con mayor precisión el tipo de clima en la zona, siendo el Af(m)w"(i')g que se caracteriza, como lo mencionamos anteriormente, por tener la precipitación del mes más seco mayor de 60 mm y aunque llueve todo el año se tiene una marcada época de "lluvias" que va de junio a febrero y una época de "secas" de marzo a mayo, siendo este último el mes más seco. La mayor precipitación ocurre durante el verano (junio a octubre) y se continúa desde noviembre hasta febrero debido a los "Nortes" (masas o corrientes de aire polar). La precipitación promedio anual citada por el mismo autor en la Estación de Biología es de 4725.2 mm. Los datos correspondientes a la temperatura media anual son de 24.3° C, siendo la máxima de 32.18° C y la mínima de 16.4° C (Fig. 2).

Vegetación. - La región de "Los Tuxtlas" se encuentra ubicada en la Provincia de la Costa del Golfo de México, en la Región Caribeña del Reino Neotropical (Rzedowski 1981). El tipo de vegetación de la zona es el Bosque Tropical Perennifolio y según Miranda y Hernández X. (1963) corresponde a Selva Alta Perennifolia. Este tipo de bosque es geológicamente hablando es un invasor relativamente reciente en las áreas que ocupa en México (Sarukhán 1968).

Sousa (1968) cita nueve tipos diferentes de vegetación para la región de "Los Tuxtlas" los cuales son:

- 1) Selva Alta Perennifolia
- 2) Manglares y Vegetación de Esteros
- 3) Selva Baja Perennifolia
- 4) Selva Mediana Subcaducifolia

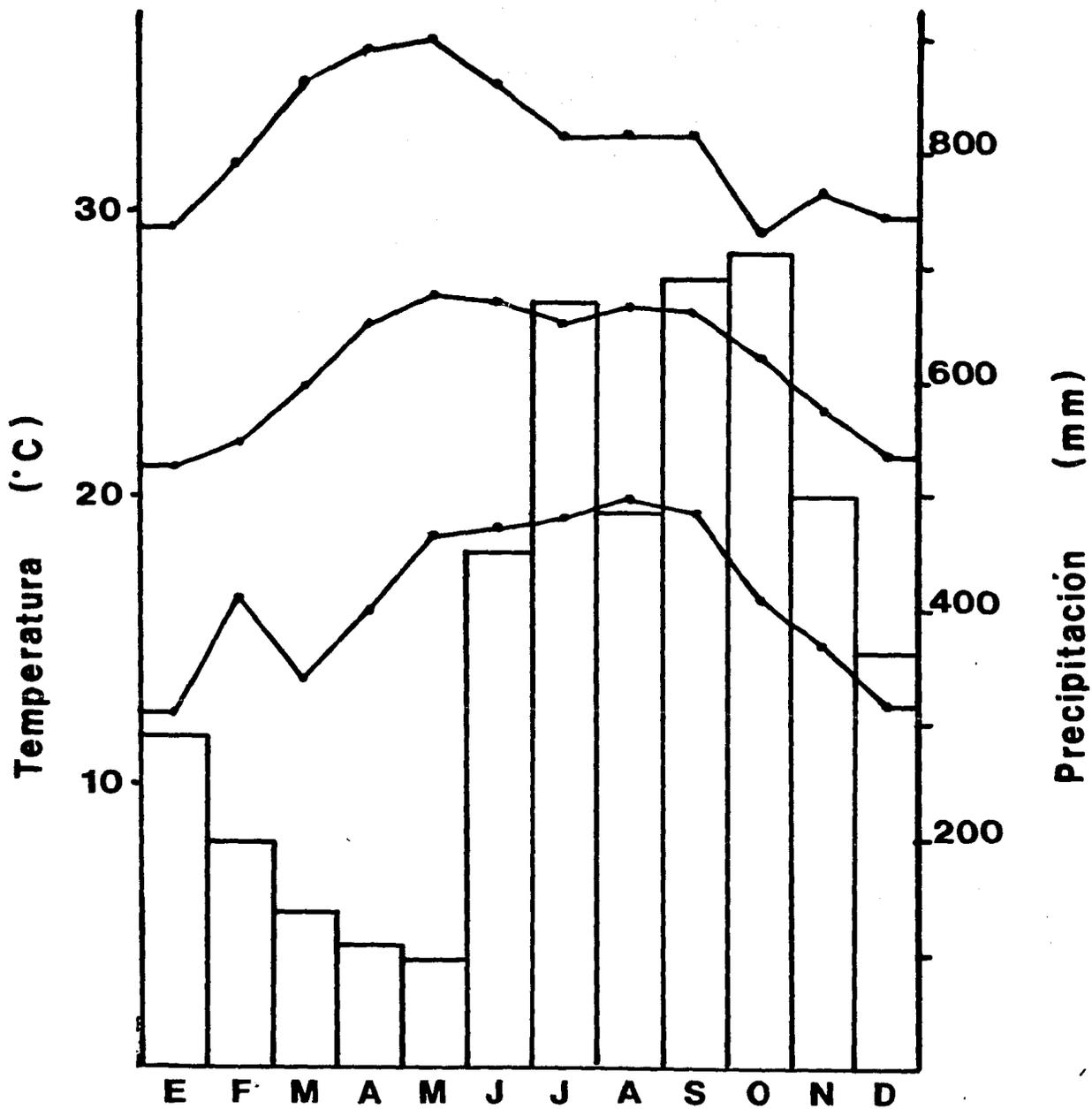


FIG. 2. REGISTRO DE PRECIPITACION Y TEMPERATURA PROMEDIO MENSUAL; MINIMA Y MAXIMA. ESTACION METEOROLOGICA DE COYAME (1953-1981). (IBARRA 1985).

- 5) Sabanas
- 6) Bosque Caducifolio
- 7) Encinares
- 8) Pinares
- 9) Vegetación Costera

En la Estación de "Los Tuxtles" y en sus alrededores predomina la Selva Tropical Perennifolia o Bosque Tropical Perennifolio; término éste último que se continuará usando durante el desarrollo de este trabajo. En algunas zonas cercanas a la estación se encuentran comunidades de vegetación secundaria en diferentes etapas sucesionales provocadas por la tala del bosque original y que son conocidas como "acahuales". La flora de la estación consiste en cerca de 700 especies de angiospermas (Ramamorthy e Ibarra, com. pers.), de las cuales existen entre 150 (Martínez Ramos y Trejo 1979) y 200 (Ibarra 1985) especies arbóreas.

Entre las familias vegetales con mayor número de especies de vida arbórea citadas por Ibarra (1985) se encuentran Euphorbiaceae, Lauraceae, Leguminosae, Moraceae, Piperaceae, Palmae, Rubiaceae y Sapotaceae; en cuanto a formas de vida arbustiva están Compositae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Piperaceae, Rubiaceae y Solanaceae; para hierbas están Compositae, Graminae, Leguminosae y Polypodiaceae; en la categoría de trepadoras están Araceae, Bignoniaceae, Leguminosae, Malpighiaceae y para epífitas están Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae y Piperaceae.

Martínez Ramos y Trejo (1979) consideran tres niveles de estratificación arbórea de acuerdo a su altura:

I de 0 a 10 m.

Astrocaryum mexicanum (Palmae) como dominante
Faramea occidentalis (Rubiaceae)
Psychotria spp. (Rubiaceae)

II de 10.5 a 20 m.

Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae)
Guararibea funebris (Bombacaceae)
Croton nitens (Euphorbiaceae)
Guarea glabra (Meliaceae)
Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae)

III mayor de 20 m.

Nectandra ambigens (Lauraceae)
Poulsenia armata (Moraceae)
Dussia mexicana (Leguminosae)
Dendropanax arboreus (Araliaceae)
Pterocarpus rohrii (Leguminosae)
Omphalea oleifera (Euphorbiaceae)
Platymiscium pinnatum (Leguminosae)
Ampelocera hottlei (Ulmaceae)
Pithecellobium arboreum (Leguminosae)

y por arriba de los 40m Ficus spp. (Moraceae).

Fauna.- Por lo que respecta a la fauna de la zona, son pocos los estudios existentes, siendo los vertebrados los mejor conocidos. En la actualidad se conocen 97 especies de reptiles entre los cuales se encuentra tortugas dulceacuícolas (Kinosternum leucostomum, Pseudemys scripta); lagartijas (Sceloporus teapensis, Sceloporus internasalis y Coritophanes hernandezi); iguanas (Iguana iguana) y serpientes (Boa constrictor, Bothrops atrox y Bothrops numifer); cerca de 50 especies de anfibios, entre los cuales se encuentran los géneros: Agalychnis, Eleutherodactylus, Smilisca y Bufo (Estrada, Coates - Estrada y Martínez Ramos 1985). Existen 315 especies de aves para la zona

representadas por 44 familias. El 58% de ellas son residentes y el resto son especies migratorias que se establecen de cinco a diez meses en la zona (Coates - Estrada y Estrada 1985).

Hasta el momento se conocen cerca de 90 especies de mamíferos, de los cuales el 40% corresponde a murciélagos. Entre otras especies de mamíferos se encuentran: marsupiales, como Didelphis marsupialis, Philander opossum, Caluromys derbianus y Marmosa marmosa; las martuchas Potos flavus y Bassiriscus sumichrasti; ardillas Sciurus deppoi y Sciurus aerogaster; el tejón Nasua narica; el puerco espín arborícola Coendu mexicanus; el tepezcuintle Cuniculus paca y el serete Dasyprocta mexicana; el venado o "mazate" Mazama americana; el mono aullador Alouatta palliata y el mono araña Ateles geoffroyi; así como algunos felinos (Estrada, Coates - Estrada y Martínez 1985).

Por lo que a la fauna de insectos se refiere, debido a su alta riqueza y gran diversidad es difícil conocerla en su totalidad, sin embargo se han realizado algunos estudios sobre diversos grupos como Odonata, Hemiptera, Psocoptera, Lepidoptera y Coleoptera entre otros. Dentro de este último existe un estudio sobre los Cerambycidae (Terrón, 1982) donde se citan numerosas especies xilófagas, y otro acerca de los Lamellicornia (Morón 1979) donde se citan 101 especies pertenecientes a las familias Melolonthidae, Scarabaeidae y Passalidae.

III.- MATERIAL Y METODOS

Este trabajo se llevó a cabo durante dos años de estudio en campo y laboratorio, colectándose desde julio de 1984 hasta octubre de 1986. Se realizaron un total de 18 salidas de campo con una periodicidad de mes y medio aproximadamente entre ellos y con un promedio de 4 días de trabajo de campo. Las colectas se realizaron en las inmediaciones de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", principalmente en zonas de bosque tropical perennifolio y acahuales, con algunas colectas esporádicas en zonas de bosque mesófilo de montaña en la localidad de "El Bastonal" en las faldas del volcán de Santa Marta, pertenecientes al Municipio de Catemaco, Veracruz.

Se colectaron pasálidos únicamente en troncos en distintos estados de descomposición; la búsqueda de los troncos se realizó completamente al azar, sin sistematizar la abundancia de los mismos.

Inicialmente se procedió a una cuidadosa revisión del tronco; desprendiendo primero la corteza para buscar a los pasálidos subcortícolas* y posteriormente revisando el interior del tronco con ayuda de un hacha, para localizar también las galerías donde estos insectos habitan. La búsqueda se realizó cuidadosamente

*Nota.- Denominamos insectos "subcortícolas" a los organismos que viven única y exclusivamente abajo de la corteza, ya que a los organismos que penetran en el interior de la madera, tanto en la zona de albura, como de duramen los denominamos del interior del tronco o "albuduramícolas".

para evitar la pérdida de algún individuo, ya que se quería mantener lo más íntegro posible al grupo familiar; para ésto se utilizó tela de plástico impermeable colocada en el suelo y sobre la cual se cortaba el tronco. De cada tronco revisado se procedió a coleccionar a todos los grupos familiares; asimismo se tomaron algunos parámetros físicos y biológicos, como el largo y ancho del tronco, estado de descomposición, humedad relativa, especie arbórea, así como algunas de sus características, para lo cual se creó un formato de registro.

Los insectos vivos coleccionados se pusieron en recipientes de plástico, a los cuales se les añadió suficiente madera en descomposición del árbol de donde fueron extraídos, para facilitar su mantenimiento y alimentación.

En el laboratorio se procedió a corroborar la identificación de los ejemplares; se contaron, sexaron y pesaron. Posteriormente se colocó a cada grupo familiar en terrarios o charolas metálicas de 35 cm x 27 cm ó de 46 cm x 36 cm, según el caso, con cubierta de vidrio para facilitar su observación. Se introdujeron así a un insectario con temperatura de $20^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C y una humedad relativa de 70 a 80%. Las observaciones se realizaron con luz roja para perturbar lo menos posible a los insectos. Estos fueron revisados periódicamente para registrar su desarrollo. Los resultados obtenidos de estas observaciones no son presentados en este trabajo, serán publicados posteriormente.

Para determinar el estado de descomposición de los árboles muestreados se creó una clasificación artificial consistente de cuatro categorías (las cuales dependían de la dureza con la cual se encontraba el tronco podrido).

ETAPA I

El tronco comúnmente conserva la corteza, la madera está aún bastante dura y consistente, y sólo puede cortarse con ayuda de alguna herramienta metálica (hacha).

ETAPA II

La madera se encuentra ligeramente más frágil pues la pudrición ha avanzado, en ocasiones ya no presenta corteza y sigue siendo necesaria la utilización del hacha.

ETAPA III

La madera se encuentra más blanda, en la mayoría de los casos ya no presenta corteza, el hacha penetra fácilmente.

ETAPA IV

En esta fase el tronco y/o la madera se encuentra ya muy podrida, es fácilmente cortada con las manos o el pie, generalmente ya no existe corteza. En ocasiones la madera tiene consistencia fibrosa o esponjosa y se encuentra saturada de agua.

En algunas ocasiones se obtuvieron muestras de la madera y detritus que formaban las galerías de los pasálidos para estimar el contenido de humedad (% H.R.), tanto bajo la corteza como en el interior del tronco según fuera el caso.

Las muestras de madera se guardaron en frascos de vidrio de peso conocido cerrados herméticamente; en el laboratorio se

pesaron las muestras húmedas y se secaron al horno a 60° C hasta obtener el peso constante.

El porcentaje de humedad se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula (Fragoso 1985):

$$\% H = \frac{(FH - FS)}{FS - F} 100$$

en donde: FH = Peso del frasco con madera y/o detritus húmedos

FS = Peso del frasco con madera y/o detritus secos

F = Peso del frasco vacío

La determinación de la especie vegetal examinada se pudo hacer, en algunos casos, con la ayuda que los habitantes de la zona ya que ellos conocen bien la flora del lugar, sus características así como el tiempo que tienen los árboles después de haber sido derribados o de haberse caído de manera natural.

Los datos presentados sobre la dureza natural de la madera que tienen las especies revisadas fueron obtenidos de algunos manuales (Pennington y Sarukhán 1968; Echenique 1970) así como de información brindada por la M. en C. Guillermina Gómez y el Biól. Guillermo Ibarra M.

Con respecto al análisis de los resultados, la estimación de la frecuencia relativa o de aparición de las especies se hizo basándose en el número total de troncos. El análisis estadístico de los resultados se especifica en cada caso.

Parte del material se mantuvo vivo para su estudio en laboratorio. Una pequeña parte del material se usó para disecciones, medidas y como material de referencia y gran parte de los insectos adultos fueron reintegrados a su habitat original. El material existente se encuentra depositado en las

colecciones, del Museo de Historia Natural de la Cd. de México, de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver.; así como en la colección del M. en C. Pedro Reyes - Castillo del Instituto de Ecología.

IV.- RESULTADOS Y DISCUSION

1. Macrohabitat

El análisis de los resultados se ha enfocado fundamentalmente a dos grandes aspectos de acuerdo a la presencia de los pasálidos: macrohabitat y microhabitat. Con respecto al primero, el bosque tropical perennifolio, sus disclimax y bosque mesófilo de montaña; se analiza entre otros la riqueza de especie, su frecuencia relativa, la abundancia de troncos caídos así como el porcentaje de presencia en éstos. Se analizan también las especies arbóreas colonizadas por estos insectos discutiéndose algunas de sus características. En cuanto al microhabitat-tronco en descomposición- se analiza la ubicación que presentan estos organismos tanto en su conjunto, como de cada especie en particular, así como en la zona en que hemos dividido el tronco, de acuerdo a la ubicación de los pasálidos (subcortícola y alboramícol). Se analizan algunos factores físicos como son la humedad, el estado de descomposición que presentan los troncos, así como algunos otros parámetros particulares de las especies arbóreas que fueron revisadas.

1.1 Riqueza de especies.

Las especies de Passalidae que se encuentran en el bosque tropical perennifolio y acahuales de la región estudiada, se distribuyen desde una altitud de 55 m hasta 530 m s.n.m., y las del bosque mesófilo de montaña entre 800 y 1100 m s.n.m. En total están representados diez géneros que incluyen quince especies, siete en la tribu Passalini y ocho en la Proculini (Cuadro 1).

La mayoría de las especies de pasálidos presentes en la región

CUADRO 1

Pasálidos de la región de "Los Tuxtlas", Ver.

ESPECIES	HABITAT			MICROHABITAT			Frecuencia relativa (%)		Estrategia	
	A	BTP	BMM	B/C	D/T	D/H	A - BTP	BMM	G	E
Tribu PASSALINI										
<u>Passalus (Pertinax) caelatus</u>	X	X	X	X	X		16.61	25.57	X	
<u>P. (Pertinax) inops*</u>		X			X		2.15			X
<u>P. (Pertinax) punctatostratus*</u>	X	X	X	X	X		32.20	18.60	X	
<u>P. (Passalus) interstitialis*</u>	X	X		X			3.07			X
<u>P. (Passalus) punctiger*</u>	X	X		X	X		6.56		X	
<u>Ptichopus angulatus</u>	X	X				X	-	-		X
<u>Paxillus leachi*</u>	X	X		X			10.05			X
Tribu PROCULINI										
<u>Odontotaenius striatopunctatus*</u>	X	X			X		2.15			X
<u>Heliscus tropicus</u>	X	X	X		X		0.41	13.96		X
<u>Spurius bicornis*</u>		X	X		X		1.33	4.63		X
<u>Popilius mysticus</u>		X			X		1.33			X
<u>Popilius sp. nov.</u>		X					0.41			X
<u>Verres corticicola*</u>	X	X	X	X	X		20.20	16.30	X	
<u>V. cavicollis*</u>	X	X	X		X		3.48	2.34		X
<u>Veturius sp. nov.</u>			X		X			18.60		X
							<u>100.00</u>	<u>100.00</u>		

* Especies citadas por Morón (1979) para la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver.

Claves:	Habitat	Microhabitat	Estrategia
	A= Acahual	B/C= Bajo corteza	G= Generalista
	BTP= Bosque Tropical Perennifolio	D/T= Dentro del tronco	E= Especialista
	BMM= Bosque Mesófilo de Montaña	D/H= Detritus hormiguero <u>Atta</u>	

de "Los Tuxtlas" tienen una amplia distribución en la Zona de Transición Mexicana y son consideradas como taxa típicos de distribución continental (Reyes - Castillo, 1980, 1982). Existe, por otra parte, una escasez de endemismos, solo representados por Popilius sp. nov. del bosque tropical perennifolio y Veturius sp. nov. del bosque mesófilo de montaña, que corresponderían a elementos de distribución insular.

De estas quince especies, catorce son exclusivamente saproxilófagas y solo Ptichopus angulatus ha restringido su habitat a las acumulaciones de detritus de los hormigueros de Atta (Hendrichs y Reyes - Castillo 1963). En la región de Los Tuxtlas ha sido colectado a profundidades de 1 - 1.20 m (Reyes-Castillo 1970), siendo la única especie no incluida en este estudio.

De acuerdo a los resultados obtenidos en las colectas las frecuencias relativas de las especies presentes en el bosque tropical perennifolio y los acahuales muestran que son tres las especies más frecuentes: Passalus (Pertinax) punctatostriatus (32.20%), Verres corticicola (20.20%) y P. (Pertinax) caelatus (16.61%), sumando dentro del conjunto de especies el 69.01%. Estas tres especies tienen la capacidad de colonizar el tronco en descomposición tanto bajo la corteza como en su interior, lo que les facilite la explotación de una amplia variedad de troncos podridos ya que la ausencia de corteza no parece limitarlos, como ocurre en el caso de las especies subcorticolas estrictas.

Arreglando las frecuencias relativas de las especies presentes en el bosque tropical perennifolio y el acahual, de acuerdo a la

tribu que pertenecen y en orden decreciente del porcentaje, encontramos dos hechos significativos. En primer lugar entre los Passalini se presentan las especies con porcentajes de frecuencia más altos, se nota entre ellos un mayor número de especies "generalistas" que pueden colonizar y explotar cualquier zona del tronco podrido, así como los "especialistas" exclusivamente subcortícolas. Por el contrario, entre los Proculini abundan las especies "especialistas" que colonizan y explotan las regiones de albura y duramen, no existiendo las subcortícolas y siendo escasas las "generalistas" (Cuadro 1, Fig. 3).

Pocos estudios faunísticos se han realizado sobre Passalidae de los bosque tropicales. En México, Morón (1979) y Morón et al. (1985) en sus estudios sobre los Lamellicornia de Los Tuxtlas, Veracruz, y la Selva Lacandona, Chiapas, incluyen un total de nueve y trece especies de Passalidae, respectivamente para las regiones antes citadas. Estas áreas presentan un bosque tropical perennifolio muy similar y sus faunas de Passalidae, son parecidas en composición. Esta coincidencia en la composición de la fauna de Passalidae de dos regiones tropicales húmedas de México no existe conforme nos acercamos a zonas ecuatoriales. En estas últimas, la fauna de Passalidae de la Guayana Francesa es relativamente bien conocida gracias a los trabajos recientes de Reyes - Castillo (1973) y Boucher (1986).

Las diferencias entre las faunas de Passalidae de las regiones húmeda tropical de México y húmeda ecuatorial de Guayana Francesa son: una mayor abundancia de especies en la región ecuatorial, 32 contra 13 a 14 especies en la tropical; un marcado desequilibrio

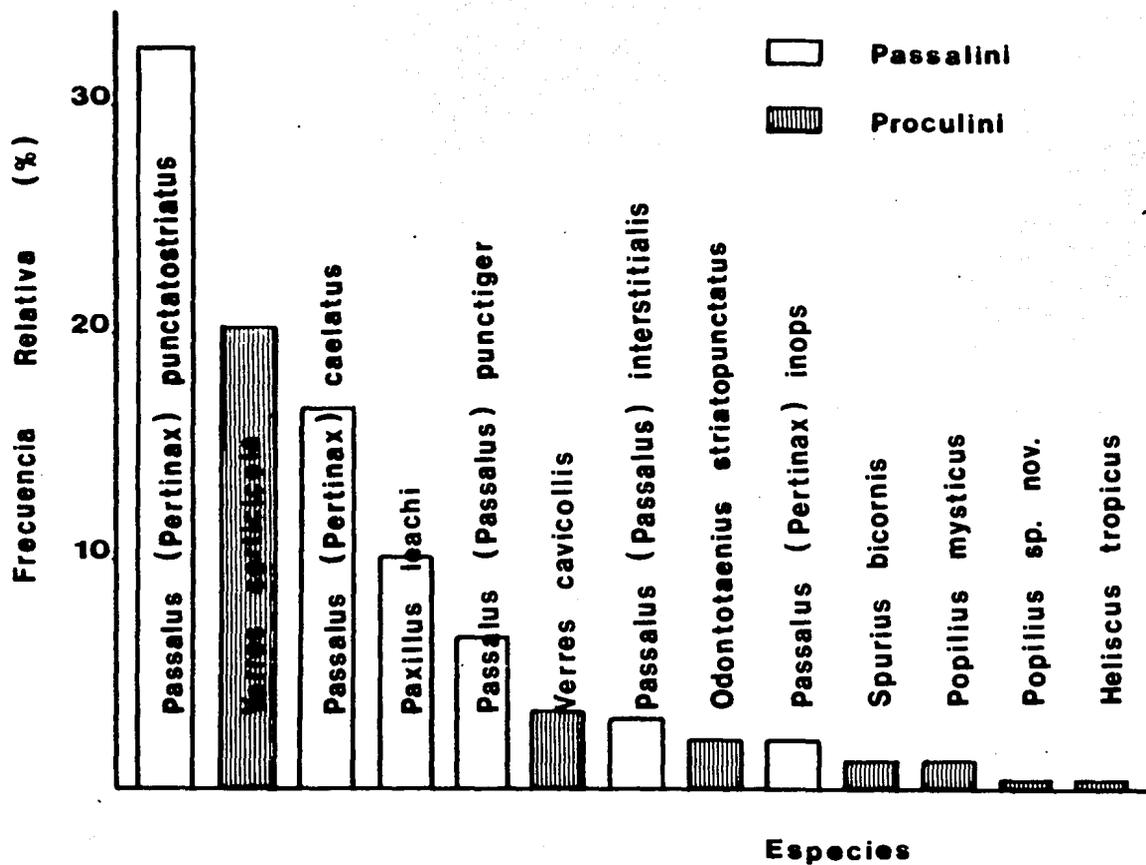


FIG. 3. FRECUENCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES DE PASSALIDAE EN EL BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO DE LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VERACRUZ.

en la composición taxonómica de las especies, dominancia de Passalini en la región ecuatorial con una pobreza relativa de Proculini, contra un número equivalente de especies de Passalini y Proculini en el trópico mexicano; una (aparente) mayor especialización de las especies ecuatoriales con tendencia a la vida subcortícola y a las ramas del dosel o parte alta de los árboles, este último tipo de especialización no se ha encontrado en las zonas tropicales húmedas de México, probablemente debido a que no existe una gran competencia entre las especies por ocupar el mismo nicho y por último un mayor número de endemismos en la zona ecuatorial en comparación con la tropical (Cuadro 2).

Otro aspecto interesante de anotar es la relativa pobreza de especies de Passalidae que existen en los bosques tropicales subcaducifolios de México en comparación con los bosques tropicales perennifolios. Al respecto, Valenzuela - González (1986a) cita la presencia de un total de cinco especies, la mayoría Proculini y una sola de Passalini para un bosque tropical subcaducifolio. La marcada estacionalidad climática que estos bosques presentan parece ser el factor limitante que incide en una menor presencia de pasálidos, siendo la relativa estabilidad climática de un bosque tropical perennifolio lo que permite una mayor abundancia de especies de Passalidae.

Por otra parte la fauna de Passalidae de un bosque mesófilo de montaña de la región de Los Tuxtlas, se comporta de la siguiente manera: en el cuadro 1 se muestra las frecuencias relativas para las siete especies que se encuentran en la zona de bosque mesófilo de montaña en "El Bastonal", Veracruz; dos de ellas son

CUADRO 2

Especies de Passalidae en distintas regiones
tropicales del Continente Americano.

E S P E C I E	M E X I C O			Guayana Francesa
	Los Tuxtlas, Ver.	El Suspiro, Chis.	Selva Lacan- dona, Chis.	
PASSALINI				
<u>Passalus (Mitrorhinus) spinifer</u> Percheron				X
<u>P. (Passalus) variiphyllus</u> (Kuwert)				X
<u>P. (Passalus) sp.</u>			X	
<u>P. (Passalus-Neleus) bucki</u> Luederwaldt				X
<u>P. (Passalus-Neleus) coniferus</u> Eschscholtz				X
<u>P. (Passalus-Neleus) elfridae</u> Luederwaldt				X
<u>P. (Passalus-Neleus) interruptus</u> (Lineo)				X
<u>P. (Passalus-Neleus) interstitialis</u> Eschsholtz	X	X	X	X
<u>P. (Passalus-Neleus) michaeli</u> Boucher				X
<u>P. (Passalus-Neleus) punctiger</u> Lep. & Serv.	X		X	X
<u>P. (Passalus-Petrejus) armatus</u> Perty				X
<u>P. (Passalus-Petrejus) sarryi</u> Boucher				X
<u>P. (Passalus-Phoroneus) abortivus</u> Percheron				X
<u>P. (Passalus-Phoroneus) dechambrei</u> Boucher				X
<u>P. (Passalus-Phoroneus) variiphyllus</u> (Kuwert)				X
<u>P. (Pertinax) caelatus</u> Erich	X			
<u>P. (Pertinax) convexus</u> Dalman				X
<u>P. (Pertinax) epiphanoides</u> (Kuwert)				X
<u>P. (Pertinax) inops</u> Truqui	X		X	
<u>P. (Pertinax) latifrons</u> Percheron				X
<u>P. (Pertinax) lestradei</u> Boucher				X
<u>P. (Pertinax) punctatostriatus</u> Percheron	X		X	
<u>P. (Pertinax) rhodocanthopoides</u> (Kuwert)				X
<u>Spasalus balachowsky</u> Reyes-Castillo				X
<u>Spasalus crenatus</u> (Mac Leay)				X
<u>Paxillus camerani</u> (Rosmini)				X
<u>Paxillus leachi</u> Mac Leay	X		X	X
<u>Ptichopus angulatus</u> (Percheron)	X			

E S P E C I E	M E X I C O			Guayana Francesa
	Los Tuxtlas, Ver.	El Suspiro, Chis.	Selva Lacan- dona, Chis.	
OCULINI				
<u>liscus tropicus</u> (Percheron)	X	X		
<u>montaenus striatopunctatus</u> (Percheron)	X		X	
<u>pilius eclipticus</u> (Truqui)			X	
<u>magdalena</u> Boucher				X
<u>marginatus</u> (Percheron)				X
<u>mysticus</u> (Bates)	X		X	
<u>tetraphyllus</u> Eschscholtz				X
<u>pilius</u> sp.*	X			
<u>curius bicornis</u> (Truqui)	X	X	X	
<u>erres cavicollis</u> Bates	X		X	
<u>corticicola</u> (Truqui)	X	X	X	
<u>furcilabris</u> (Eschscholtz)				X
<u>hageni</u> Kaup			X	
<u>returius assimilis</u> (Weber)				X
<u>cephalotes</u> Lep. & Serv.				X
<u>charpentierae</u> Reyes-Castillo				X
<u>punctatostriatus</u> Arrow				X
<u>transversus</u> (Dalman)				X
<u>returius</u> sp.*	X			

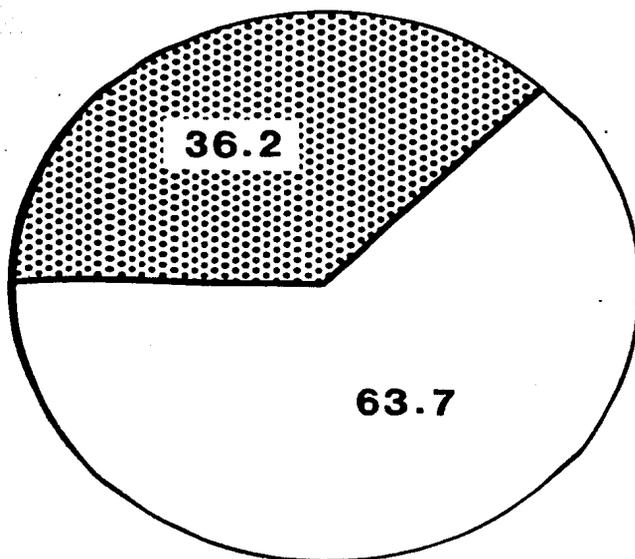
Corresponden a especies nuevas.

Passalini y cinco Proculini. Existe una dominancia de Proculini sobre Passalini debido a que esta última se encuentra preferencialmente en zonas de baja altitud. Un mayor porcentaje en la frecuencia relativa corresponde a aquellas especies de pasálidos capaces de colonizar los dos tipos de microhabitat explotados (generalistas) en comparación con aquellas especies restringidas a un solo habitat, ya que los pasálidos especializados en cierta región del tronco presentan menor frecuencia. Es interesante observar la carencia de especies que explotan única y exclusivamente la zona subcortícola, en el bosque mesófilo de montaña. Esto probablemente sea debido a que en esta región, donde la altitud va de 800 m a 1500 m s.n.m., las variaciones de temperatura y humedad ambientales son más elevadas, reflejándose notoriamente en el microhabitat de un tronco en descomposición en comparación de aquellos que se encuentran en las zonas bajas de un bosque tropical en donde las condiciones climáticas son más estables, determinando y limitando en parte la colonización de un habitat más inestable como lo es la corteza, en relación con el interior de un tronco.

1.2 Porcentaje de troncos explotados por Passalidae

Durante el período de estudio se revisaron un total de 265 troncos en diferentes etapas de descomposición, de los cuales un 63.77% tuvieron pasálidos (Fig. 4). Se colectaron un total de 4136 ejemplares que incluyeron 1502 adultos, 411 teneales, 291 pupas, 1291 larvas de diferentes estadios y 641 huevos.

La mayoría de las especies de Passalini tienen una mayor



troncos con pasálidos



troncos sin pasálidos

n = 265

FIG. 4. PORCENTAJE DE TRONCOS EN DESCOMPOSICION EXPLOTADOS POR PASSALIDAE, EN LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VER.

capacidad de colonización y explotación de los troncos podridos, ya que presentan especies generalistas y especialistas subcortícolas y albiduramicolas. Por otro lado, la tribu Proculini presenta especies especialistas con una gran tendencia a colonizar el interior de los troncos (albiduramicolas); la excepción es el generalista Verres corticícola capaz de colonizar el habitat subcortícola y el albiduramen del tronco podrido (Cuadro 1).

De acuerdo con los pocos datos que se tienen para zonas de bosques tropicales, parece ser que Los Tuxtlas presentan un valor relevante en cuanto al porcentaje de troncos explotados por pasálidos, superando con mucha diferencia a los datos expuestos por Schuster (1975a; 1978) y Valenzuela - González (1986a).

Debido a que en el presente estudio no se estimó la abundancia de troncos en descomposición en la zona, nos arriesgamos a hacer algunas especulaciones al respecto. De acuerdo a los datos obtenidos por J. Meave (com. pers.) sobre un censo de vegetación realizado en una hectárea de bosque tropical perennifolio en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" existen 127 elementos vegetales en descomposición en el suelo que incluyen ramas y troncos caídos. Haciendo algunas suposiciones podríamos considerar que aproximadamente la tercera parte de éstos sean troncos con características adecuadas de descomposición, tamaño, etc. para el establecimiento de los pasálidos; sabiendo que estos insectos se encuentran en el 63.77% de ellos, calculamos que en una hectárea existan cerca de 30 troncos que alberguen esto

insectos.

Cuadro 3

Porcentaje de presencia de pasálidos en los troncos podridos de algunas regiones tropicales del Continente Americano. 1) Morón et al. (1985). 2) Schuster (1975 y 1978). 3) Valenzuela - González (1986a).

Lugar	%	Tipo de Bosque Tropical
Los Tuxtlas, Veracruz, Méx.	63.77	Perennifolio
Selva Lacandona, Chiapas, Méx., 1)	28.5 - 45.7	Perennifolio
Tingo María, Perú, 2)	25 - 33	Perennifolio
El Suspiro, Chiapas, Méx., 3)	36.2	Subcaducifolio
Cañas, Costa Rica, 2)	3 - 4	Caducifolio

Algunos estudios en relación con la presencia de estos insectos en los troncos podridos son los mencionados por Schuster (1975a y 1978), quien encuentra en los bosques tropicales perennifolios de Tingo María en Perú, que en uno de cada tres o cuatro troncos revisados estaban presentes, además, existe una menor abundancia en los bosques tropicales caducifolios (secos) cercanos a la zona de Cañas en Costa Rica donde encontró pasálidos únicamente en seis de los 150 a 200 troncos revisados. En colectas realizadas en una zona alterada de bosque tropical subcaducifolio de Chiapas, Valenzuela - González (1986a) encontró que la presencia de pasálidos es de un 36.2% de los troncos revisados, durante un lapso de doce meses de estudio en la zona.

1.3 Especies arbóreas explotadas por Passalidae

De los 265 troncos muestreados en estado de descomposición, en 205 casos (77.36%) se logró identificar la especie arbórea a que correspondían, reconociéndose un total de 62 especies vegetales (Cuadro 4).

Las especies de árboles en cuyos troncos podridos se encontraron pasálidos corresponden a 45 especies pertenecientes a 24 familias. Según Ibarra (1985) existen aproximadamente 207 especies arbóreas en el bosque tropical perennifolio de "Los Tuxtles", las cuales pueden ser potencialmente explotables o colonizadas por los pasálidos, de las cuales no conocemos cerca de un 30% de ellas. Entre las especies identificadas se incluyen dos exclusivas del bosque mesófilo de montaña (Liquidambar styraciflua L. y Quercus sp.), un arbusto Urera sp. y un bejuco leñoso Machaerium floribundum Benth. La dureza de madera que presentan en forma natural las especies arbóreas colonizadas por estos insectos corresponde en un 41.86% a las de madera dura (D), en 18.6% a las de media (M) y el 39.53% a las de madera blanda (B) (Cuadro 5).

CUADRO 4

ESPECIES ARBOREAS MUESTREADAS EN LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VER.

ESPECIES	NOMBRE COMUN	ESTRATEGIA DE HISTORIA DE VIDA.	DUREZA DE LA MADERA	TIPOS DE VEGETACION	NO. DE Spp. DE PASSALIDAE
<u>Amaranthaceae</u>					
<u>Iresine arbuscula</u> Uline & Bray	Palo de tinta	P	B	BTP	2
<u>Anacardiaceae</u>					
<u>Spondias radikoferi</u> Donn Sm.	Jobo	N	B	BTP-A	7
<u>Annonaceae</u>					
<u>Rollinia jimenezii</u> Saff	Chirimoya	N	B	BTP-A	3
<u>Apocynaceae</u>					
<u>Aspidosperma megalocarpon</u> Muell. Arg.	Nazareno	-	M	A	0
<u>Stemmadenia donnell-smithii</u> (Rose) Woodson	Huevo de mono	P	-	BTP-A	1
<u>Araliaceae</u>					
<u>Dendropanax arboreus</u> (L.) Dcne. & Planch.	Palo de agua	N	B	BTP-A	2
<u>Bombacaceae</u>					
<u>Bernoullia flammea</u> Oliv.	Palo de tortilla	N	B	BTP-A	4
<u>Ochroma pyramidale</u> (Cav. ex Lam) Urban	Madera de balsa	P	B	BTP	0
<u>Boraginaceae</u>					
<u>Cordia alliodora</u> (Ruiz & Pavón) Cham.	Suchil	N	D	BTP-A	3
<u>Cordia megalantha</u> Blake.	Suchil de monte	N	D	A	1
<u>Cordia stellifera</u> I. M. Johnston.	Palo de nopo	P	D	BTP-A	3
<u>Burseraceae</u>					
<u>Bursera simaruba</u> (L.) Sarg.	Palo mulato	N	B	A	4
<u>Celastraceae</u>					
<u>Maytenus</u> sp.	Palo de cangrejo	T	D	BTP-A	0
<u>Elaeocarpaceae</u>					
<u>Sloanea terniflora</u> Standl. & Steyerh.	Erizo	-	D	EM	2
<u>Euphorbiaceae</u>					
<u>Alchornea latifolia</u> Sw.	Hoja ancha	N	B	BTP-A	5
<u>Croton schiedeanus</u> Schlecht.	Cascarilla	P	M	BTP	0
<u>Tetrorchidium rotundatum</u> Standl.	Amate blanco	-	B	BTP	1.
<u>Fagaceae</u>					
<u>Quercus</u> sp.	Encino-Cedrillo	-	D	EMM	4
<u>Flacourtiaceae</u>					
<u>Lunania mexicana</u> Brandes.	Mierda de loro	-	D	BTP	1
<u>Picuranthodendron lindonii</u> (Turez) Slemeur	Catarrita	N	M	A	0

CUADRO 4 (Continuación)

ESPECIES	NOMBRE COMUN	ESTRATEGIA DE HISTORIA DE VIDA.	DUREZA DE LA MADERA	TIPOS DE VEGETACION	NO. DE Spp. DE PASSALIDAE
Hammamelidaceae					
<u>Liquidambar styraciflua</u> L.	Liquidambar	N	M	BMM	5
Lauraceae					
<u>Nectandra ambigens</u> (Blake) C.K. Allen	Laurel chilpatillo	N	D	BTP-A	1
<u>Nectandra globosa</u> (Aubl.) Mez.	Laurel amarillo	-	D	BTP-A	0
<u>Ocotea dendrodaphne</u> Mez.	Laurel pimienta	T	D	BTP	2
<u>Persea</u> sp.	Chiminf	-	D	BMM	2
Leguminosae					
<u>Albizia purpusii</u> Britton & Rose	Tepezante	N	D	BTP	0
<u>Cynometra retusa</u> Britton & Rose	Zapotillo	N	D	BMM-A	2
<u>Dialium guianense</u> (Aubl.) Sandw	Paque	N	D	BTP	1
<u>Dussia mexicana</u> (Standl.) Harms	Palo de burra	N	D	BTP-A	5
<u>Inga jinicuil</u> Schlecht.	Vaina jinicuil	-	M	BTP	1
<u>Inga</u> spp.	Vaina	-	M	A	2
<u>Lonchocarpus guatemalensis</u> Benth.	Palo de gusano	-	D	BTP	0
<u>Nachaerium floribundum</u> Benth.	Mano de galápago	-	M	BTP	1
<u>Pterocarpus rohrii</u> Vahl.	Sangregrado	N	M	BTP-A	3
<u>Vatairea lundellii</u> (Standl.) Killip	Picho	-	D	BTP	2
Malvaceae					
<u>Robinsonella mirandae</u> Gómez-Pompa.	Algodoncillo	N	D	BTP-A	4
Meliaceae					
<u>Cedrela mexicana</u> M. J. Roem.	Cedro	N	B	A	1
<u>Quarea grandifolia</u> A. Dc.	Sabino	N	D	BTP-A	5
<u>Quarea</u> spp.	Sabino rojo	-	M	A	0
Moraceae					
<u>Brosimum alicastrum</u> Sw.	Ojoche	N	D	BTP-A	3
<u>Cecropia obtusifolia</u> Bertol	Chancarro	P	B	BTP-A	4
<u>Ficus colubrinae</u> Standl.	Amatillo	-	D	A	0
<u>Ficus insipida</u> Willd.	Amate	N	B	BTP-A	6
<u>Ficus</u> spp.	Matapalo	-	B	BTP	2
<u>Foulsenia armata</u> (Miq.) Standl.	Abasbabi	N	B	A	1
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u> Donn. Sm.	Tomatillo	N	D	BTP-A-BMM	5
Myristicaceae					
<u>Virola guatemalensis</u> (Hemsl.) Warb	Cedrillo	N	D	BTP	0
Piperaceae					
<u>Piper amalago</u> L.	Canutillo	P	B	BTP	0
Polygonaceae					
<u>Coccoloba barbadensis</u> Jacq.	Uvero	N	D	BTP	4
Rutaceae					
<u>Zanthoxylum kellermanii</u> P. Wilson.	Pochota	P	B	BTP	0

CUADRO 4 (Continuación)

ESPECIES	NOMBRE COMUN	ESTRATEGIA DE HISTORIA DE VIDA.	DUREZA DE LA MADERA	TIPOS DE VEGETACION	NO. DE Spp. DE PASSALIDAE
Sapindaceae <u>Cupania macrophylla</u> A. Rich.	Palo colorado	P	D	BTP-A	0
Sapotaceae <u>Dipholis minutiflora</u> Pittier.	Apipi-Pionche	-	D	BTP-A	0
Solanaceae <u>Cestrum racemosum</u> Ruiz & Pavón.	Huele de noche	P	B	A	1
Staphyleaceae <u>Turpinia occidentalis</u> (Swartz) G. Don.	Zarzafrán	T	M	BTP-A	3
Sterculiaceae <u>Theobroma</u> sp.	Cacao	-	D	A	0
Tiliaceae <u>Heliocarpus appendiculatus</u> Turcz.	Jonote colorado	P	B	BTP-A	1
<u>Heliocarpus donnell-smithii</u> Rose.	Jonote blanco	P	B	BTP-A	1
<u>Nortoniodendron guatemalense</u> Standl & Steyerm.	Tronador	N	M	BTP-A	3
<u>Trichospermum mexicanum</u> (DC.) Baill.	Guapetate	P	B	A	1
Urticaceae <u>Urera</u> spp.	Huevo de cangrejo	P	B	A	0
Verbenaceae <u>Lippia myrioccephala</u> Schlecht. & Cham.	Cola de gato	-	-	BTP	1
Vochysiaceae <u>Vochysia guatemalensis</u> Donn Sm.	Corpo	N	M	BTP-A	4

Clave:

Estrategia de Historia de vida

P= Pionera

N= Nómada

T= Tolerante

Dureza de la madera

B= Blanda

M= Media

D= Dura

Tipos de vegetación

BTP= Bosque Tropical Perennifolio

BMM= Bosque Mesófilo de Montaña

A = Acahual

Cuadro 5

Especies vegetales que presentaron pasálidos, de acuerdo tanto a su estrategia en el ciclo de vida, como a la dureza de la madera.

Dureza de la madera	n = 43 %	Estrategia del ciclo de vida	n = 33 %
Dura (D)	41.86	Pioneras	21.21
Media (M)	18.60	Nómadas	72.73
Blanda (B)	39.53	Tolerantes	6.06
	100 %		100 %

De acuerdo a las estrategias del ciclo de vida existente en las especies vegetales, algunas son pioneras (21.21%), otras nómadas (72.73%) y otras tolerantes (6.06%). De acuerdo con Martínez-Ramos (1985), las características sobresalientes de estos árboles son enseguida citadas. Las especies consideradas pioneras (21.21%) son árboles que se establecen de manera temprana cuando se abre algún claro en el bosque (Cecropia obtusifolia Bertol, Heliocarpus spp.), tienen una vida relativamente corta (≤ 50 años) y la velocidad de crecimiento es notablemente mayor en comparación con las especies de las otras estrategias; la ganancia acelerada en tamaño es producto de acumular leño con un alto contenido de agua, aparentemente de bajo costo energético, comúnmente tienen cortezas de color claro y es frecuente que presenten maderas blandas; tienen una alta aceptabilidad por herbívoros y presentan ciertos mecanismos de defensas químicas (alcaloides, glucósidos cardíacos).

La mayoría de las especies registradas son nómadas (72.73%)

(vgr. Ficus inespida Willd, Spondias radlkoferi Donn. Sm.), se les considera como del dosel superior y emergentes, tienen una baja densidad y un patrón de distribución poblacional agregado o aleatorio, su longevidad es intermedia (> 60 años), crecen lentamente y su madera es consistentemente dura. La existencia de períodos de baja actividad reproductiva y los largos períodos de vida parecen indicar que la asignación de energía se canaliza preferencialmente al lento aumento de los tejidos vegetativos así como a su defensa, pues aunque presentan una aceptabilidad intermedia por herbívoros también tienen ciertas formas de protección (vgr. compuestos secundarios tóxicos; resinas, latex, taninos; así como fibras no digeribles).

Un menor número de especies (6.06%) equivale a árboles tolerantes (vgr. Turpinia occidentalis (Swartz)), caracterizados porque nunca alcanzan el dosel superior, tienen una elevada densidad y un patrón de distribución aleatorio o agregado, su longevidad es prolongada (> 80 años) y curiosamente tienen una baja aceptabilidad por herbívoros, ya que presentan eficientes mecanismos de protección, "este grupo es el menos diverso y de mayor dominancia estructural, en términos de homogeneidad de distribución y en número de individuos por especies" (Schulz 1960).

En relación al número de especies de pasálidos encontrados por especie arbórea, se encontró que Spondias radlkoferi, conocida como "jobo" por los lugareños, es el árbol cuyos troncos podridos son habitados por el mayor número de especies (7), y según comentarios de los habitantes de la zona, presenta una gran

variedad de fauna de insectos y otros invertebrados. En orden decreciente se encuentra Ficus insipida, con seis especies de pasálidos; esta especie es un árbol muy común en la región, con estrategia de vida nómada y madera regularmente blanda. Cinco especies de árboles presentaron cinco especies de pasálidos (Alchornea latifolia, Dussia mexicana, Guarea grandifolia, Pseudolmedia oxyphyllaria), todas ellas son especies nómadas, cuya dureza de madera es muy variable, son árboles frecuentes en la zona de selvas y acahual, a excepción de Liquidambar styraciflua, que se encuentra en el bosque mesófilo de montaña.

Existen siete especies arbóreas, muy comunes en la región, que presentaron cuatro especies de pasálidos (Bernoullia flammea, Bursera simaruba, Cecropia obtusifolia, Coccoloba barbadensis, Robinsonella mirandae y Vochysia quatemalensis), la mayoría de ellas nómadas, tanto de bosque tropical perennifolio como de acahual, y solamente una (Quercus sp.) de bosque mesófilo.

De las especies vegetales en donde se encontraron tres diferentes especies de pasálidos, tenemos siete de bosque tropical perennifolio y acahual: una pionera (Cordia stellifera), una tolerante (Turpinia occidentalis) y las cinco restantes son nómadas. En cuanto a la dureza de la madera presentan las tres categorías indistintamente.

En nueve tipos de árboles se encontraron únicamente dos especies de pasálidos, se encuentran tanto en bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo y acahual; tanto de madera dura, como media y blanda; así como también nómadas, pioneras y tolerantes.

Las quince especies vegetales restantes solo presentaron una especie de pasálidos, siendo árboles de bosque tropical perennifolio y acahual. Encontramos cuatro árboles con estrategias de vida pionera, cuatro nómadas, de las restantes no se conoce el dato con exactitud. Como en los casos anteriores existe una diversidad en cuanto a dureza de la madera; cinco con madera blanda, dos con madera de dureza media y tres dura; de las restantes desconocemos la información (Cuadro 4).

Por otra parte, del número total de especies arbóreas identificadas y que albergaron estos insectos (45), solo dos especies de pasálidos, P. punctatostriatus y V. corticícola, explotan a más del 50% de éstas, 31 especies el primero y 24 el último. El resto de los pasálidos llegan a explotar o habitar un número menor de especies arbóreas desde 18 a una (Cuadro 6), siendo mayor el número de especies de pasálidos que frecuentan un número reducido de árboles (menor a 12 especies arbóreas, 10 especies de pasálidos).

La información obtenida a lo largo del desarrollo del presente estudio respecto al porcentaje de troncos explotados, las especies arbóreas con mayor incidencia de explotación y su estrategia de ciclo de vida, por parte de la comunidad de Passalidae existente en el bosque tropical perennifolio de la región de "Los Tuxtlas", comparándola con los aislados y escasos datos proporcionados en la bibliografía, nos permite elaborar una serie de hipótesis enunciadas en la siguiente discusión.

El alto porcentaje de troncos explotados (63.77 %) por la comunidad de pasálidos, que comparativamente existe con respecto

CUADRO 6

NUMERO DE ESPECIES VEGETALES EXPLOTADAS
POR PASALIDOS EN "LOS TUXTLAS", VER.

PASSALIDAE	ESTRATEGIA EN PASSALIDAE.	ESPECIES VEGETALES EXPLOTADAS
<u>Passalus (Pertinax) punctatostriatus</u>	G	31
<u>Verres corticicola</u>	G	24
<u>P. (Pertinax) caelatus</u>	G	18
<u>P. (Passalus) punctiger</u>	G	12
<u>Paxillus leachi</u>	E	11
<u>P. (Passalus) interstitialis</u>	E	6
<u>Spurius bicornis</u>	E	4
<u>P. (Passalus) inops</u>	E	4
<u>Veturius sp. nov.</u>	E	4
<u>Verres cavicollis</u>	E	4
<u>Odontotaenius striatopunctatus</u>	E	3
<u>Heliscus tropicus</u>	E	2
<u>Popilius mysticus</u>	E	1

Clave: Estrategia en Passalidae n= 45 spp. vegetales
 G= Generalista
 E= Especialista

a otras localidades tropicales similares, permite suponer un papel importante de este grupo de insectos en la degradación de la madera, acelerando el proceso de descomposición y la recirculación de nutrientes.

Si bien el número de especies arbóreas explotadas representa una fracción poco considerable (cerca del 30%) de las existentes en el bosque tropical perennifolio de "Los Tuxtlas" en donde se calculan cerca de 150 especies de árboles dominantes (Martínez-Ramos y Trejo 1979), los datos presentados nos permiten suponer cierta predilección hacia algunas especies vegetales por parte de los pasálidos. Sin embargo, a la fecha no conocemos con exactitud los factores que intervienen en la aceptabilidad que los pasálidos tienen sobre determinada especie vegetal.

Algunos autores han indicado con anterioridad que, en general, parece no existir predilección de los pasálidos por alguna especie vegetal particular. Los estudios ecológicos de Pearse et al. (1936) y Gray (1946) mencionan algunas especies vegetales arbóreas donde se ha registrado a la especie septentrional del pasálido Odontotaenius disjunctus (Illiger), indicando que se le encuentra en árboles perennes y nunca en especies estacionales o anuales, puntualizando que existe poca atracción hacia Pináceas y Cupresáceas. Por su parte, otros autores como Savely (1939), Morón (1979), Morón y Terrón (1986), Morón et al. (1985), Cervantes et al. (1980), Valenzuela-González (1986a) y Boucher (1986) mencionan algunas especies arbóreas donde han encontrado pasálidos, coincidiendo en señalar su mayor presencia en Angiospermas Dicotiledóneas y un bajo

porcentaje en Gimnospermas, tanto de bosques de zonas templadas, como tropicales.

Reyes - Castillo (1970) y Schuster (1978) indican cierta predilección de los pasálidos por Angiospermas Dicotiledóneas en relación a Monocotiledóneas (vgr. Palmae), lo que no es tan marcado en Gimnospermas, porque se han encontrado pasálidos con cierta frecuencia en algunas especies de pinos y araucarias.

Nuestros resultados son un reflejo de la frecuencia misma de las especies de pasálidos y son también, una pequeña muestra de la alta diversidad de especies arbóreas en las cuales estos insectos se encuentran. Sin embargo, a pesar de estas limitaciones la comunidad de pasálidos explota una relativamente amplia variedad de especies arbóreas, considerando las identificadas y aquellas no identificadas que representaron un 63.77 % del número total de troncos muestreados. Es notoria además la mayor diversidad de árboles en los cuales se encuentran los Passalini en relación con los Proculini.

La certeza de que exista cierta predilección por algunos tipos de especies arbóreas se refuerza, en cierta forma, por la no colonización y no explotación de ciertas especies por los pasálidos (Cuadro 4), cuyos troncos presentaron condiciones similares de pudrición y localización en el bosque tropical perennifolio de "Los Tuxtias", a la de aquellos troncos podridos de especies arbóreas con presencia de pasálidos.

Las especies vegetales en donde no encontramos pasálidos (17) pertenecen a diversas familias, nueve de ellas (52.94%) corresponden a especies de maderas duras y cuatro (23.53%) tanto

a especies de madera con dureza media, como a especies de madera blanda. La mayoría de ellas corresponde curiosamente a especies pioneras.

Los extremos en dureza de la madera (D y B) presentan porcentajes muy cercanos (41.86% y 39.53% respectivamente) en relación con la presencia de pasálidos (Cuadro 5). La influencia de este factor en el establecimiento de los pasálidos en los troncos parece no ser fundamental, ya que al alcanzar un estado de descomposición adecuado se modifica la dureza de la madera original. Sin embargo, es factible que una madera blanda se descomponga más rápidamente que una madera dura, lo que ocasionaría que estos insectos tengan que colonizar un nuevo tronco más rápidamente.

En árboles con los tres tipos de estrategia se encontraron pasálidos, siendo las especies nómadas las que presentaron pasálidos en mayor porcentaje; los factores que sean la causa de esto no están claros actualmente. Sin embargo por las características generales que presentan las especies vegetales dentro de las estrategias seguidas en el ciclo de vida nos hacen pensar que debido a que las especies pioneras tienen una velocidad de crecimiento mayor en comparación con las especies nómadas y tolerantes, sus troncos acumulan gran cantidad de agua, presentan maderas con una consistencia más ligera y su estructura anatómica se muestra menos rígida, siendo probablemente un habitat no tan preferido por las distintas especies de pasálidos. Por otro lado las especies nómadas que, como ya dijimos antes, canalizan su energía al aumento de los tejidos vegetativos

presentan una estructura anatómica más consistente, siendo ésta quizá una de las razones por la cual sean preferidas por los pasálidos.

2. MICROHABITAT

En esta parte tratamos los aspectos referentes a las condiciones físicas y naturales que presentan los troncos podridos (microhabitat) explotados por la comunidad de pasálidos en la región estudiada, como son el tamaño y grado de pudrición de los troncos y la humedad relativa de las galerías en que estos insectos habitan. Asimismo, se estudian y discuten las estrategias que la comunidad de pasálidos ha establecido en la explotación de este microhabitat tan particular en el bosque tropical perennifolio de la región de "Los Tuxtlas", Veracruz.

2.1 Humedad relativa

Los resultados de las muestras de humedad relativa obtenidos de las galerías de algunas de las especies de pasálidos son estructuradas de acuerdo con su ubicación en el tronco podrido y en relación al peso seco de la muestra (Fragoso 1985). En algunos casos se obtuvo un solo valor de humedad, pero para las especies con frecuencias elevadas y con diferentes tipos de habitats fue posible obtener los porcentajes de humedad relativa para las galerías subcortícolas, y las del interior del tronco (Cuadro 7).

Los porcentajes de humedad de las galerías subcortícolas y del interior del tronco, son altos, con valores que fluctúan para el interior del tronco entre 311.53% en V. corticícola como promedio

CUADRO 7

Porcentaje de humedad relativa en el interior de galerías de algunas especies de pasálidos en troncos podridos en "Los Tuxtlas". Los resultados se expresan en relación al peso seco de la muestra (Fragoso, 1985).

ESPECIE	ZONAS DEL TRONCO MUESTREADAS	% HUMEDAD RELATIVA			n
		Valor único	\bar{X}	Error Estándar*	
P. (P.) <u>caelatus</u>	B/C y D/T		408.16	± 82.67	8
	B/C		364.25	± 141.56	3
	D/T		392.05	± 86.19	4
P. (P.) <u>punctatostriatus</u>	B/C y D/T		414.75	± 55.48	21
	B/C		394.65	± 76.94	7
	D/T		488.31	± 82.56	8
P. (P.) <u>interstitialis</u>	B/C	554.12	- - -	- - -	1
P. (P.) <u>punctinger</u>	B/C		484.53	± 74.30	9
<u>Paxillus leachi</u>	B/C		403.91	± 113.02	13
<u>O. striatopunctatus</u>	D/T		336.87	± 16.15	2
<u>H. tropicus</u>	D/T		380.81	± 74.90	2
<u>S. bicornis</u>	D/T	295.63	- - -	- - -	1
<u>P. mysticus</u>	D/T		418.66	± 209.97	2
<u>V. corticicola</u>	D/T		410.13	± 35.34	30
<u>V. cavicollis</u>	D/T		311.53	± 157.45	3
<u>Veturius</u> sp. nov.	D/T		398.92	± 203.30	4

* Error estándar con una confiabilidad de 95%

B/C= Corresponde a la zona bajo corteza

D/T= Corresponde a la zona interna del tronco

mínimo y una media máxima de 488.31% para P. (P.) punctatostriatus; y para las galerías localizadas bajo la corteza el valor promedio más bajo fué de 364.25% para P. (P.) caelatus y el valor promedio más alto de 484.53% para P. (P.) punctiger.

Los valores totales de humedad relativa para la zona subcortical ($\bar{x} = 397.79\% \pm 56.36\%$) y para el interior del tronco ($\bar{x} = 370.94\% \pm 50.71\%$) mostraron diferencias significativas en los porcentajes de humedad ($t_s = 29.28$ $p < .001$) analizados mediante la prueba de "t" de student (Sokal & Rohlf 1973).

Estos resultados responden en parte al porqué de la abundancia y la preferencia de los pasálidos por colonizar la zona interna del tronco donde encuentran un microclima más estable, en comparación con la periferia del tronco en donde es más variable. Quizás este factor se acentúa en los bosque templados de pino, pino - encino y mesófilos de montaña en donde dominan las especies de pasálidos albuduramicolas, siendo las subcortícolas escasas y raras.

Es así como en la región de bosque tropical perennifolio de "Los Tuxtlas" existen dos especies exclusivamente subcortícolas Paxillus leachi y P. (P.) interstitialis y cuatro especies que lo pueden ser en forma facultativa (P. (P.) caelatus, P. (P.) punctatostriatus, P. (P.) punctiger y V. corticícola), mientras que en la zona de bosque mesófilo de montaña no existe ninguna especie con hábitos subcortícolas estrictos, presentándose alguna especie que lo puede hacer esporádicamente. La tendencia general en estos tipos de habitats es habitar el interior del tronco, en donde la estabilidad ambiental parece garantizar su permanencia.

La información sobre la humedad existente en el interior de las galerías de los pasálidos no ha sido estudiada. Valenzuela González (1986a) cita datos sobre la humedad existente en la madera que forman las galerías de los pasálidos mencionando un rango de preferencia entre 60% y 80% con una media (\bar{x}) de 69.2% ± 10.5% para Heliscus tropicus, datos que, aunque en otro orden de magnitud, y en un habitat diferente (bosque tropical subcaducifolio) muestran su preferencia por ambientes húmedos.

En un trabajo realizado en un bosque templado de pino - encino en Duke, Carolina del Norte, Estados Unidos, Savely (1939) encuentra en troncos en descomposición, frecuentemente expuestos a las lluvias, valores de humedad muy semejantes a los que se reportan para "Los Tuxtlas" (372%) Datos como los de Gray (1944 y 1946) muestran la importancia que tiene la humedad en estos insectos, pues observa que el contenido de agua en el interior de estos organismos varía durante todo el ciclo de vida, siendo la humedad del medio que los rodea un factor determinante para su óptimo desarrollo.

En mi opinión y de acuerdo con los datos analizados, la humedad relativa con altos valores indica que es un factor físico ambiental importante en el establecimiento de estos organismos dentro de los troncos podridos.

Por lo que respecta a la temperatura se podría considerar que sucede algo semejante, Dajoz (1974) por un lado, citando a algunos autores como Graham (1925), Savely (1939), y el propio Dajoz en 1967, y por otro Geiger (1950), consideran que la humedad y la temperatura, así como otros factores (vgr.

luminosidad), presentan mayor variación en las zonas cercanas a la corteza y, que conforme se dirige al centro del tronco estas variaciones se van atenuando; dichos factores ecológicos son en parte responsables del establecimiento de los insectos en los troncos podridos. Incluso Dajoz considera que la temperatura y la humedad relativa son los factores ecológicos más importantes para la localización y abundancia de los insectos.

2.2 Tamaño de Tronco

Con 47 troncos en donde se encontraron pasálidos se realizó una regresión lineal con datos de volumen del tronco contra número de individuos, no existiendo ninguna correlación entre ellos (0.11427), implicando con esto que no existe relación alguna entre el volumen del tronco y el número de pasálidos que lo habitan.

No obstante, se puede apreciar en la gráfica (Fig. 5) que existe una fuerte agrupación de puntos en los volúmenes relativamente pequeños, mostrando una gran variación en el número de individuos. Esto probablemente se puede explicar debido a que estos insectos son subsociales, y mantienen una estructura familiar; la agregación de los individuos juega un papel importante en la cohesión del grupo, siendo un factor importante en la distribución agregada que estos insectos presentan dentro del tronco en descomposición.

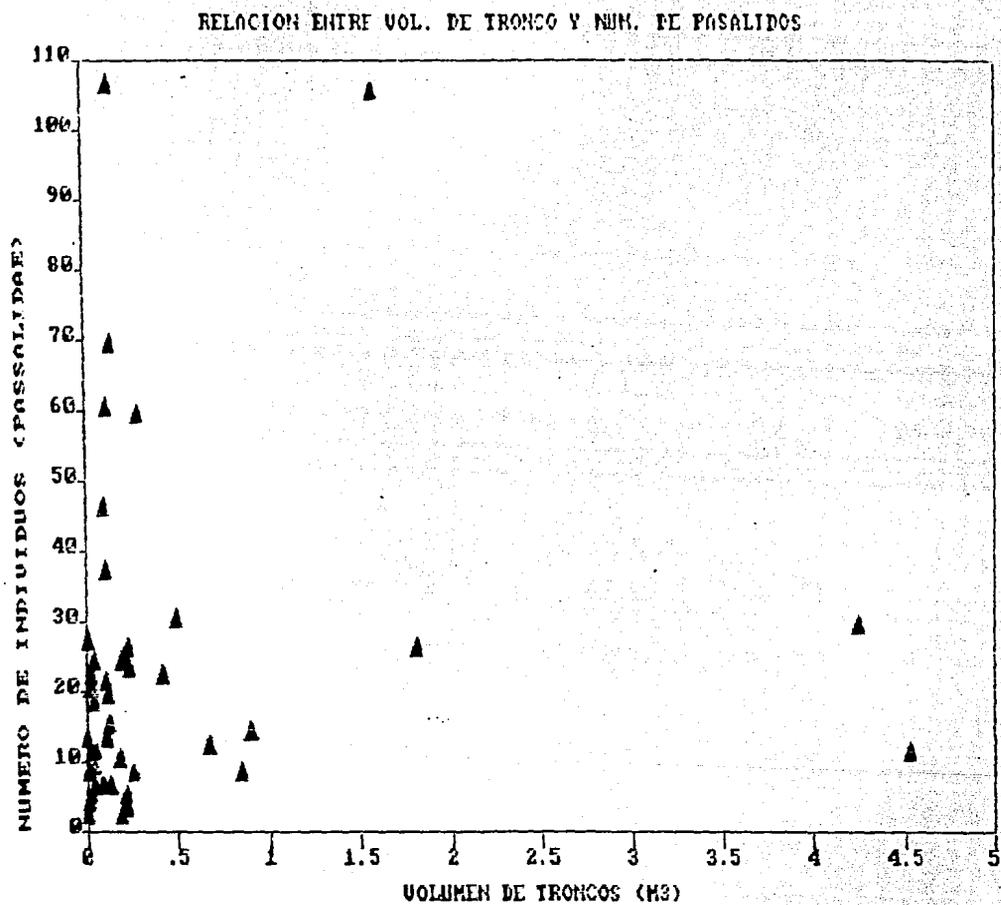


FIG. 5. RELACION ENTRE EL VOLUMEN DEL TRONCO (m³) Y EL NUMERO DE PASALIDOS.

2.3 Estado de descomposición de troncos habitados por Passalidae

La clasificación que se realizó para categorizar el grado de descomposición de los troncos está en función de la facilidad con la cual es cortado con hacha. Se establecieron cuatro categorías, descritas anteriormente (Material y Métodos).

Dajoz (1974) utiliza una clasificación sobre las etapas microsucesionales de colonización por coleópteros en troncos podridos, considerando dos etapas fundamentales de descomposición; la primera de ellas está dividida en tres procesos y la segunda corresponde a la formación de los que Silvestri (1913) llama "Complejos Saproxilicos", últimos responsables de la integración de la madera al suelo.

La descomposición, por las cuatro categorías, de los 235 troncos podridos existente en la región presenta los siguientes porcentajes: el mayor es para los troncos en etapa avanzada de descomposición (III) con 32.77%, los troncos podridos con un grado de descomposición inicial II y final IV tiene porcentajes muy cercanos entre si, de 25.53% y 24.68% respectivamente; y el valor menor (17.02%) está representado por troncos de consistencia más dura en estado inicial de descomposición (Fig. 6). Con base en lo anterior y refiriéndose exclusivamente a los troncos ocupados por pasálidos y los grados de descomposición de los troncos habitados notamos que el mayor porcentaje se presentó en general en troncos que tienen un estado intermedio de descomposición (II - 24.37% y III - 38.30%) que curiosamente corresponde también a la mayor proporción de troncos en descomposición existentes en la zona. Estos datos corroboran la

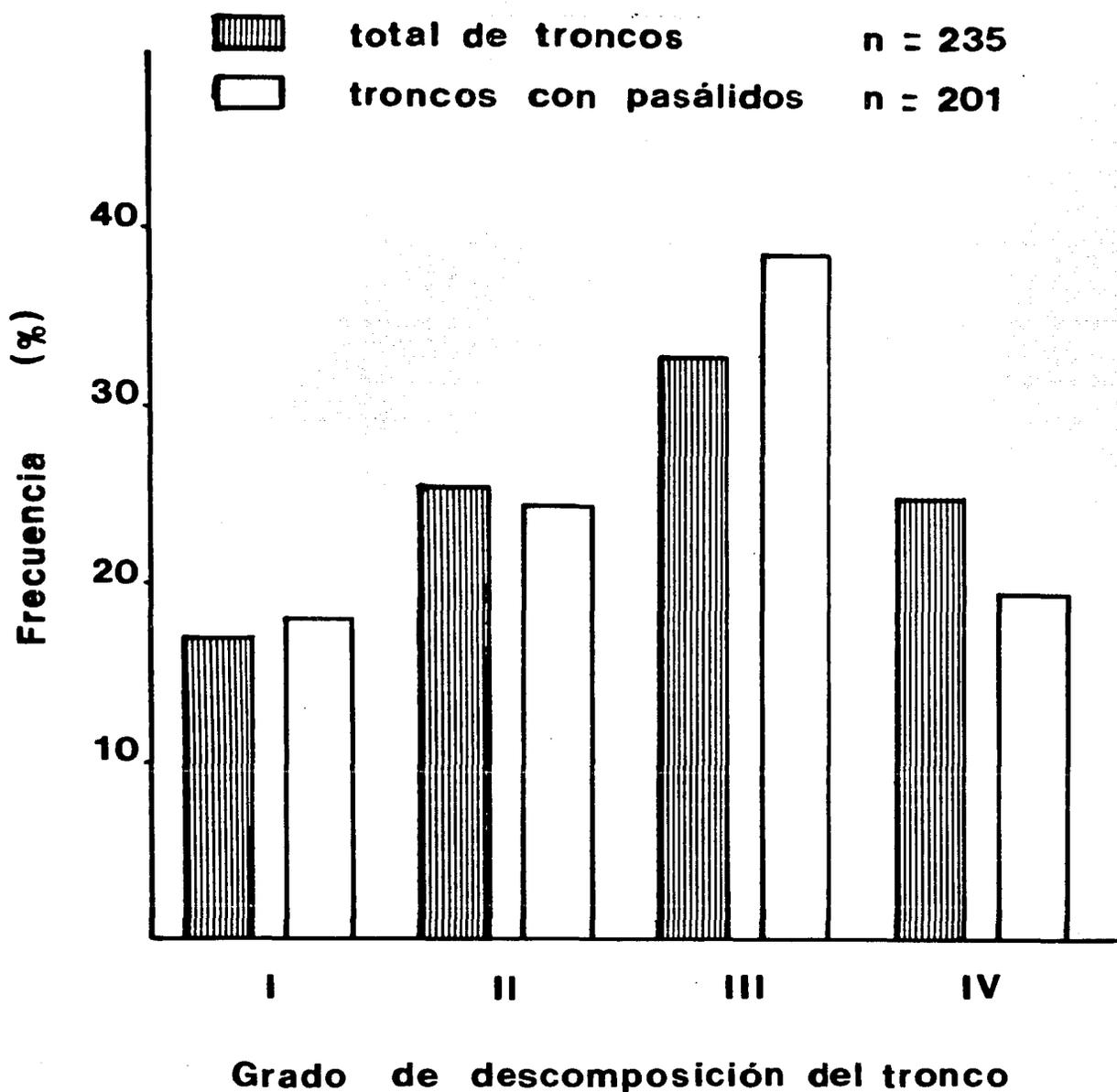


FIG. 6. PORCENTAJE DE PRESENCIA DE TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION Y DE PASALIDOS, EN LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VER.

información mencionada por otros autores, en el sentido de que los pasálidos colonizan preferencialmente troncos en estado intermedio de descomposición.

Adams (1915) citado por Dajoz (1974) al estudiar la fauna asociada con Quercus alba, Q. velutina y Carya ovata en los bosques de Illinois, Estados Unidos distingue cuatro etapas de sucesión en la pudrición de los troncos y menciona que el pasálido Odontotaenius disjunctus coloniza troncos en la última etapa de descomposición, antes de la llegada de la fauna típicamente húmicola. Savely (1939) al estudiar a la misma especie de pasálido menciona que se encuentra predominantemente en troncos con tres y cuatro años en proceso de descomposición. Eidmann (1943) (citado por Dajoz 1974) presenta una categorización de los estados de descomposición en un bosque de frondosas en Africa Occidental; considera cuatro categorías sucesivas y cita que la colonización por las especies africanas de pasálidos se dá en la tercera.

No sólo los pasálidos, sino otros lamelicornios como lucánidos y melolóntidos colonizan los troncos en estado intermedio de descomposición, según lo constata Morón (1985), de acuerdo con la clasificación propuesta por Dajoz y el análisis de la información de diversos autores.

De acuerdo a los grados de descomposición de los troncos, en relación con la ubicación preferencial que las especies de pasálidos presentan, se tiene que al inicio de la descomposición de un tronco es muy posible que se encuentre la corteza, siendo ésta colonizada por diversos organismos; en cuanto a pasálidos se

refiere, son exclusivamente los subcortícolos quienes lo colonizan primero, aunque en raras ocasiones también se pueden presentar algunas especies que logran colonizar el interior. Conforme el tronco se descompone, la madera pierde consistencia, su dureza disminuye y la corteza se va deteriorando con lo cual el tronco se convierte en un hábitat poco accesible a la fauna subcortícola, mientras que las condiciones en el interior van cambiando, favoreciendo la entrada de los pasálidos duramícolos que lo colonizan (Fig. 7).

Para conocer un poco las características y la ubicación que las diferentes especies de pasálidos tienen en los troncos podridos, realizamos el siguiente análisis.

Ya que las diferentes especies de pasálidos se distribuyen en los troncos en hábitat diferentes, se estudiaron algunas características de ellos, para conocer mejor estos parámetros.

De los troncos revisados en la región de "Los Tuxtlas" encontramos que 54.84% tenían corteza, mientras que el 45.16% de éstos ya no la presentaba (Fig. 8). La proporción de troncos con corteza y sin corteza es cercana y esto es importante, ya que es un hábitat específico para muchos organismos incluyendo ciertas especies de pasálidos; sin embargo muchas de las cortezas presentes en los troncos son delgadas, o las características físicas que presentan no ofrecen las condiciones adecuadas para que los pasálidos puedan habitarlos, reduciendo el porcentaje anterior con lo cual las especies subcortícolas se enfrentan a un hábitat más escaso en relación a un hábitat en el interior del tronco que es más frecuente, así como también a lo "efímero" que

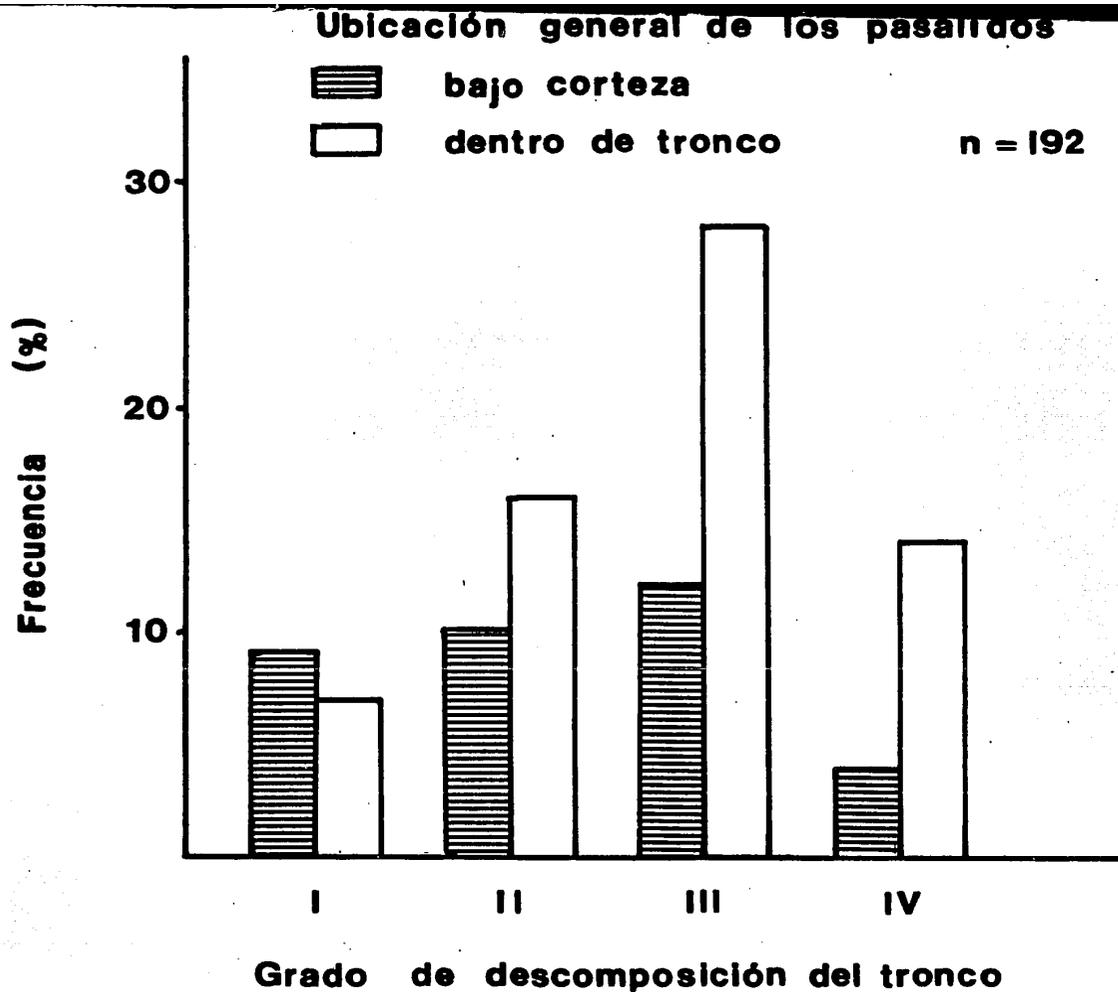
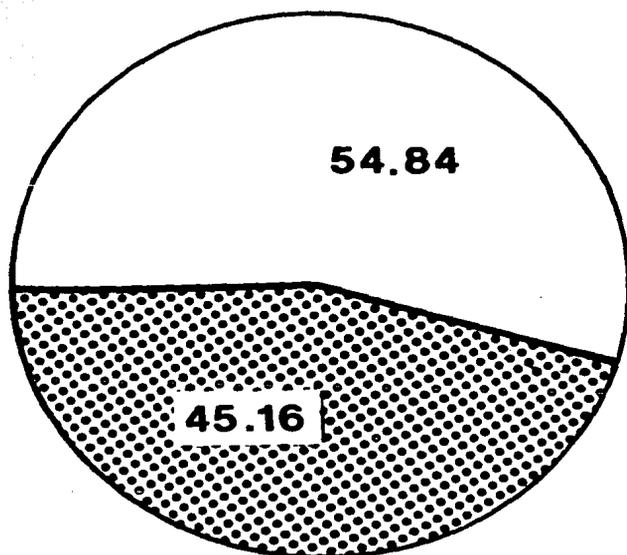


FIG. 7. PORCENTAJE DE UBICACION GENERAL DE LAS DIFERENTES ESPECIES DE PASSALIDAE EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION; BAJO LA CORTEZA Y EN EL INTERIOR DEL TRONCO.



troncos con corteza



troncos sin corteza

n = 217

FIG. 8. PORCENTAJE DE PRESENCIA DE TRONCOS EN DESCOMPOSICION CON Y SIN CORTEZA, EN LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VER.

puede ser un habitat subcortícola ya que está expuesto a un mayor desgaste por diferentes factores los cuales disminuyen su durabilidad, si lo comparamos con la que puede tener en el interior de un tronco en descomposición. Si comparamos la proporción de especies de pasálidos subcortícolas con las que habitan en el interior del tronco encontramos que existen unicamente dos especies de pasálidos pertenecientes a la primera categoría en comparación con siete especies de la segunda, habiendo cuatro especies que se pueden considerar como generalistas u oportunistas, ya que pueden colonizar cualquiera de las dos zonas.

Cuadro 8

tipo de habitat	No. de Spp.
Subcortícola	2
Interior del tronco	7
ambos	4

Es probable que ésto también contribuya al bajo número de especies subcortícolas existentes.

2.4 Ubicación de las especies de Passalidae en los troncos podridos

Por lo que respecta a la ubicación en particular de cada una de las especies, mencionaremos primero a las que habitan la zona subcortical que, en la región de "Los Tuxtlas", corresponde a dos especies de Passalini: Passalus (Passalus) interstitialis (n = 7) y Paxillus leachi (n = 26) ésta última más frecuente.

Las figuras 9 y 10 muestran los porcentajes de ubicación que las dos especies tuvieron en los troncos podridos de acuerdo al grado de descomposición. Claramente se aprecia la preferencia por habitar la zona subcortical aún en las diferentes etapas de descomposición del tronco; al parecer el requisito indispensable es tener corteza, sin importar cual sea el grado de descomposición en que se encuentre el tronco. Paxillus leachi en tres ocasiones demostró que puede penetrar al interior del tronco, sin embargo lo hace a muy poca profundidad.

Las diferentes etapas de descomposición de un tronco podrido están íntimamente ligadas con la colonización por diferentes organismos. En los pasálidos también se observa una marcada sucesión ya que al inicio de la descomposición son las especies subcorticales las que primero colonizan y en las etapas más avanzadas de descomposición es la fauna del interior del tronco la que se establece.

En un trabajo reciente realizado en la Sierra del Rosario, Cuba, Rodríguez (1985) y Rodríguez y Zorrilla (1986) muestran el papel que desempeña el pasálido subcortícola P. (P.) interstitialis, siendo uno de los primeros organismos en penetrar

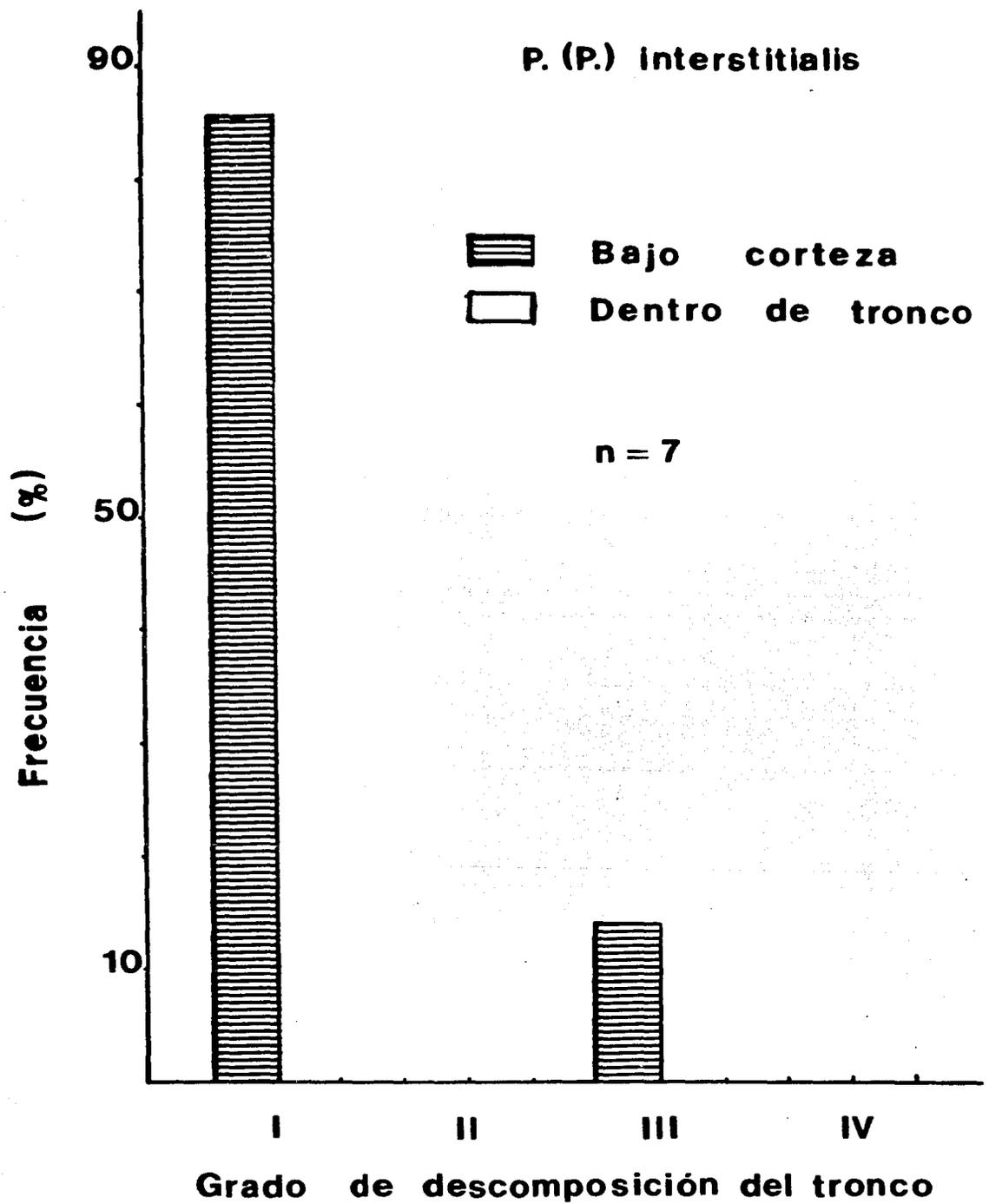


FIG. 9. FRECUENCIA DE UBICACION DE Passalus (Passalus) interstitialis EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

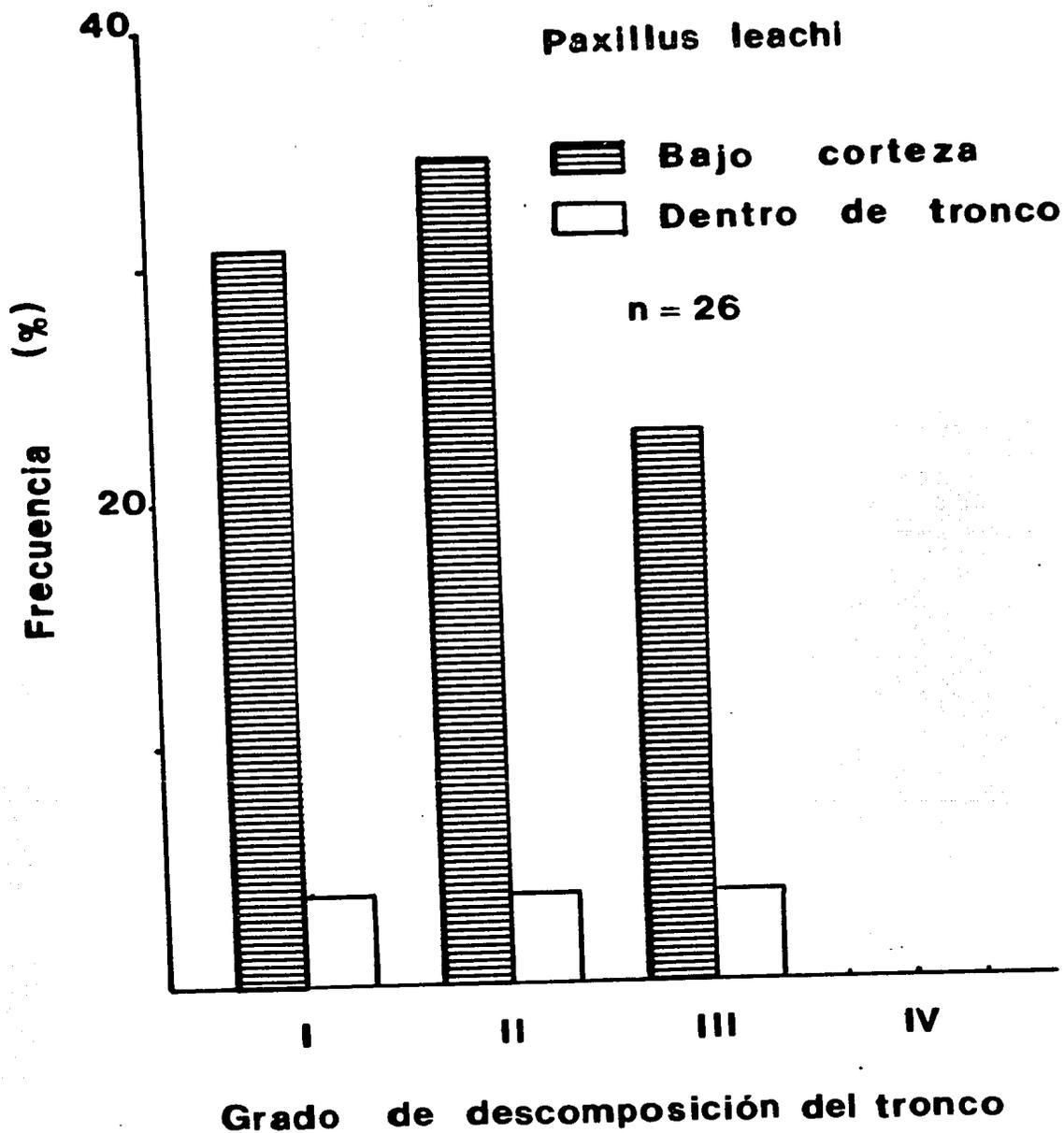


FIG. 10. FRECUENCIA DE UBICACION DE Paxillus leachi EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

a los troncos podridos participando en el inicio de la descomposición y acelerando la incorporación de nutrientes al suelo.

Por lo que respecta a las especies que habitan exclusivamente el interior del tronco, son especies poco frecuentes en la región de "Los Tuxtlas" y todas pertenecen a la tribu Proculini: Odontotaenius striatopunctatus (n = 5); Heliscus tropicus (n = 7); Spurius bicornis (n = 5); Popilius mysticus (n = 2); Verres cavicollis (n = 8) y Veturius sp. nov. (n = 8) (Figs. 11 - 16).

Su frecuencia de aparición en la zona es baja y por lo mismo son pocos los datos que proporcionan, más no por ello dejan de ser interesantes. Las gráficas nos muestran la exclusividad de su habitat marcándose claramente una predilección por colonizar troncos en etapas intermedias de descomposición, principalmente la tercera fase, cuando la madera presenta aún consistencia y no está demasiado dura. Morón (1985) observó una respuesta similar para Odontotaenius zodiacus, que se establece en troncos en el tercer estadio de la microsucesión, en bosque de pino y para O. striatopunctatus, H. tropicus y V. corticicola que se encuentran en troncos de un segundo o tercer estadio en un bosque mixto, ambos en la Sierra de Hidalgo.

El resto de las especies presentes se pueden distribuir tanto en la región subcortical del tronco como en el interior del mismo y corresponden a tres Passalini: Passalus (Pertinax) caelatus (n = 47), Passalus (Pertinax) punctatostriatus (n = 88), Passalus (Passalus) punctiger (n = 14) y a un Proculini Verres corticicola (n = 52); todas ellas presentan una forma general

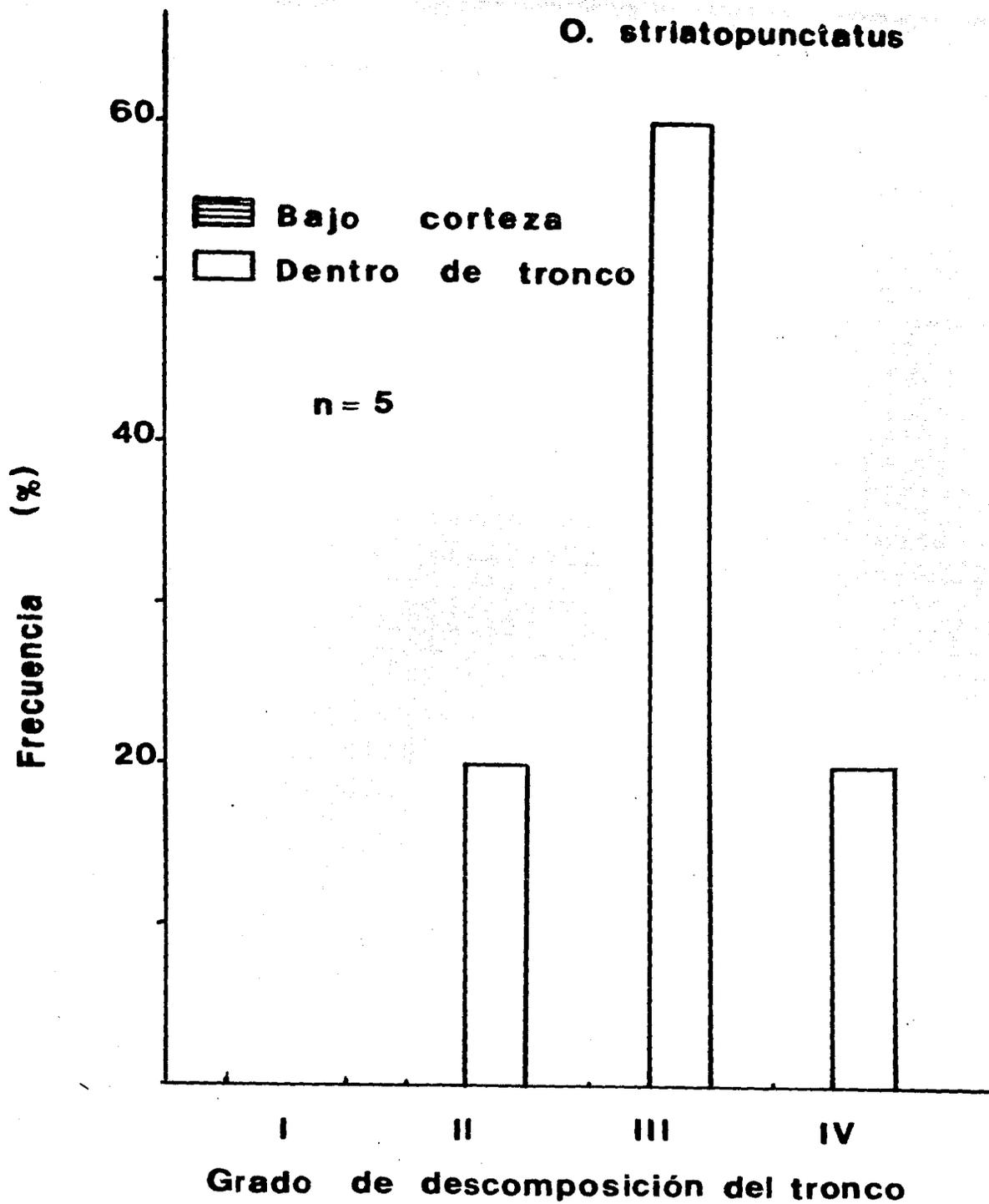


FIG. 11. FRECUENCIA DE UBICACION DE Odontotaenius striatopunctatus EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL

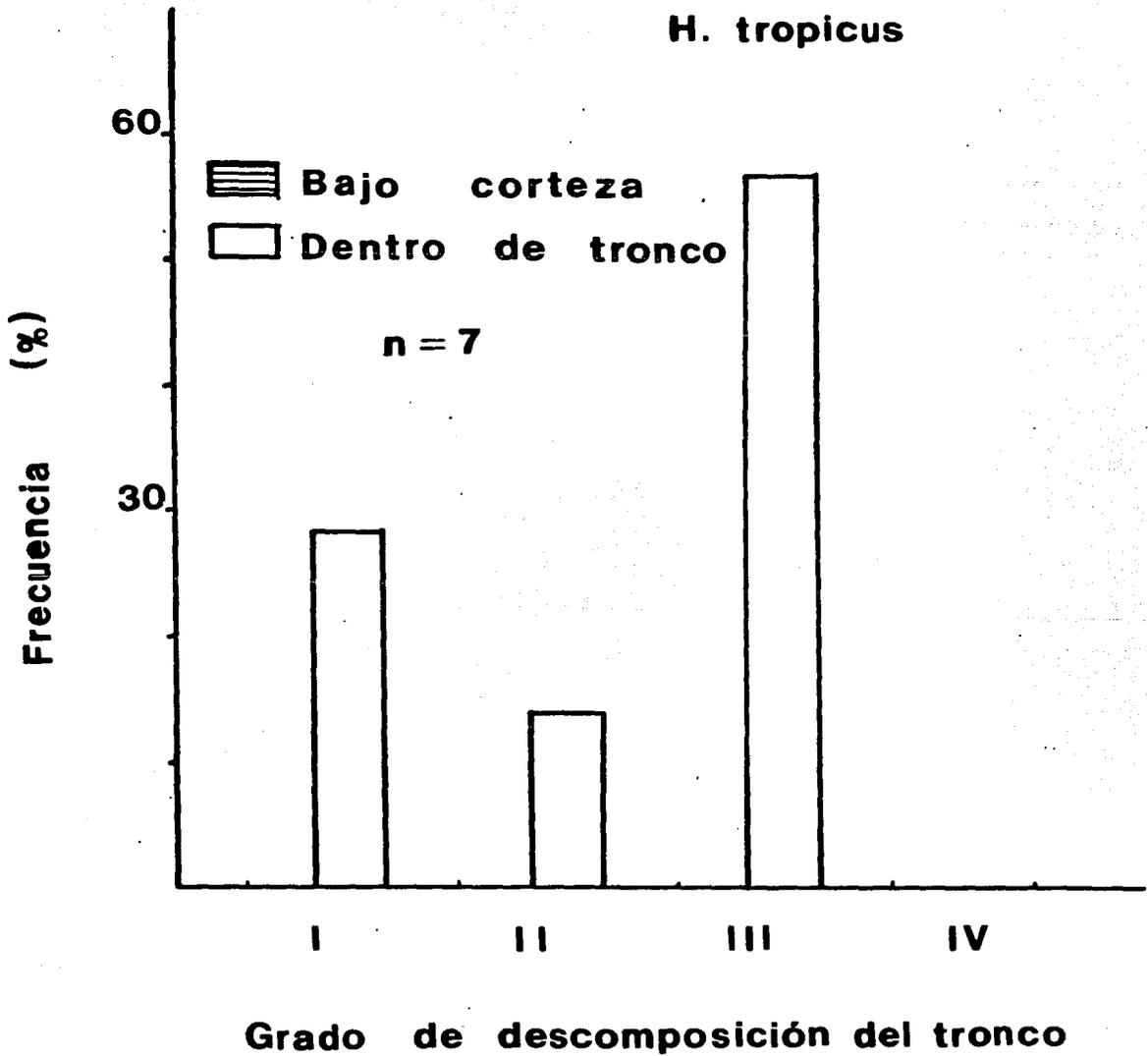


FIG. 12. FRECUENCIA DE UBICACION DE Heliscus tropicus EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

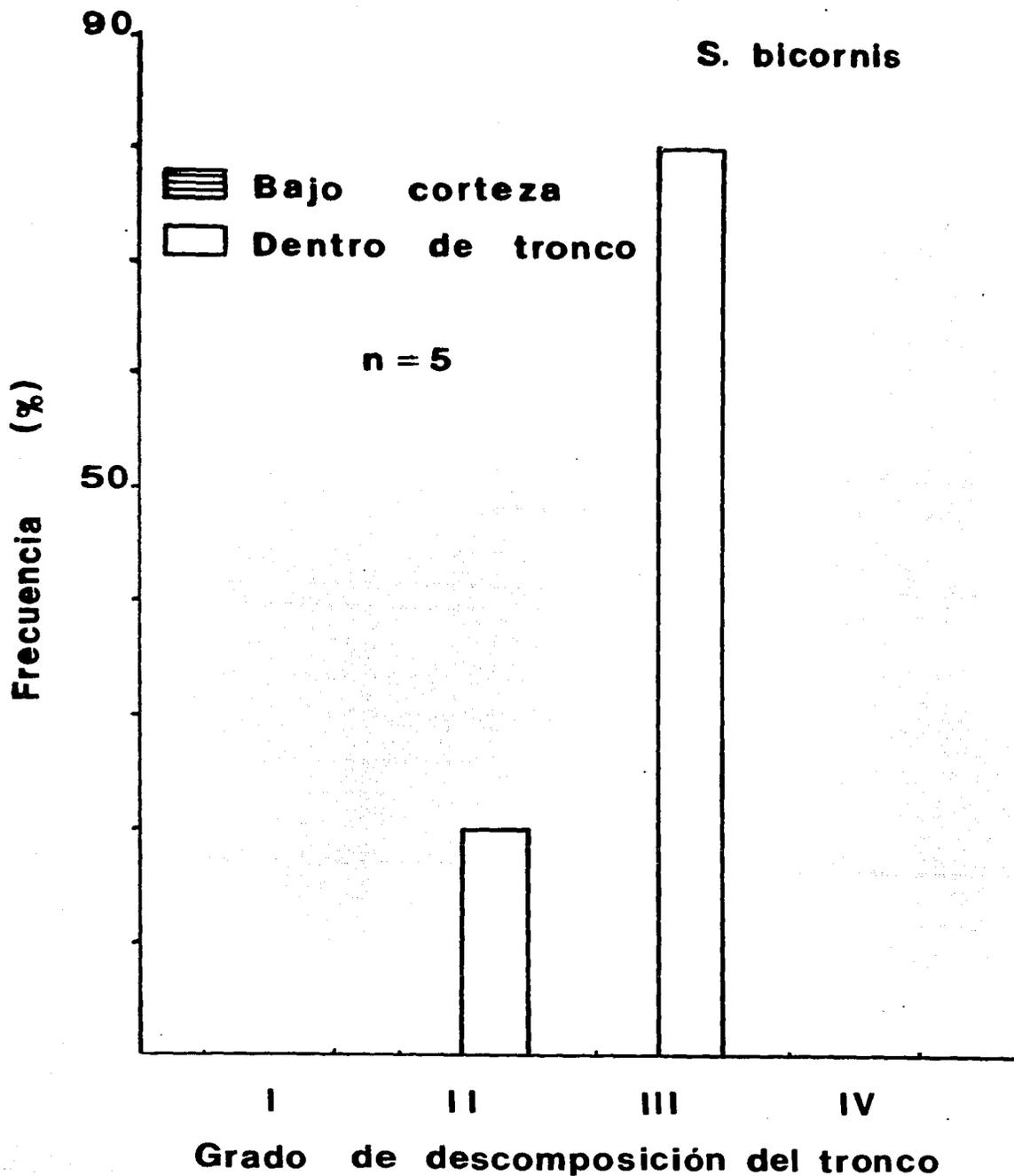


FIG. 13. FRECUENCIA DE UBICACION DE Spurius bicornis EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

 **Bajo corteza**
 **Dentro de tronco**

n = 2

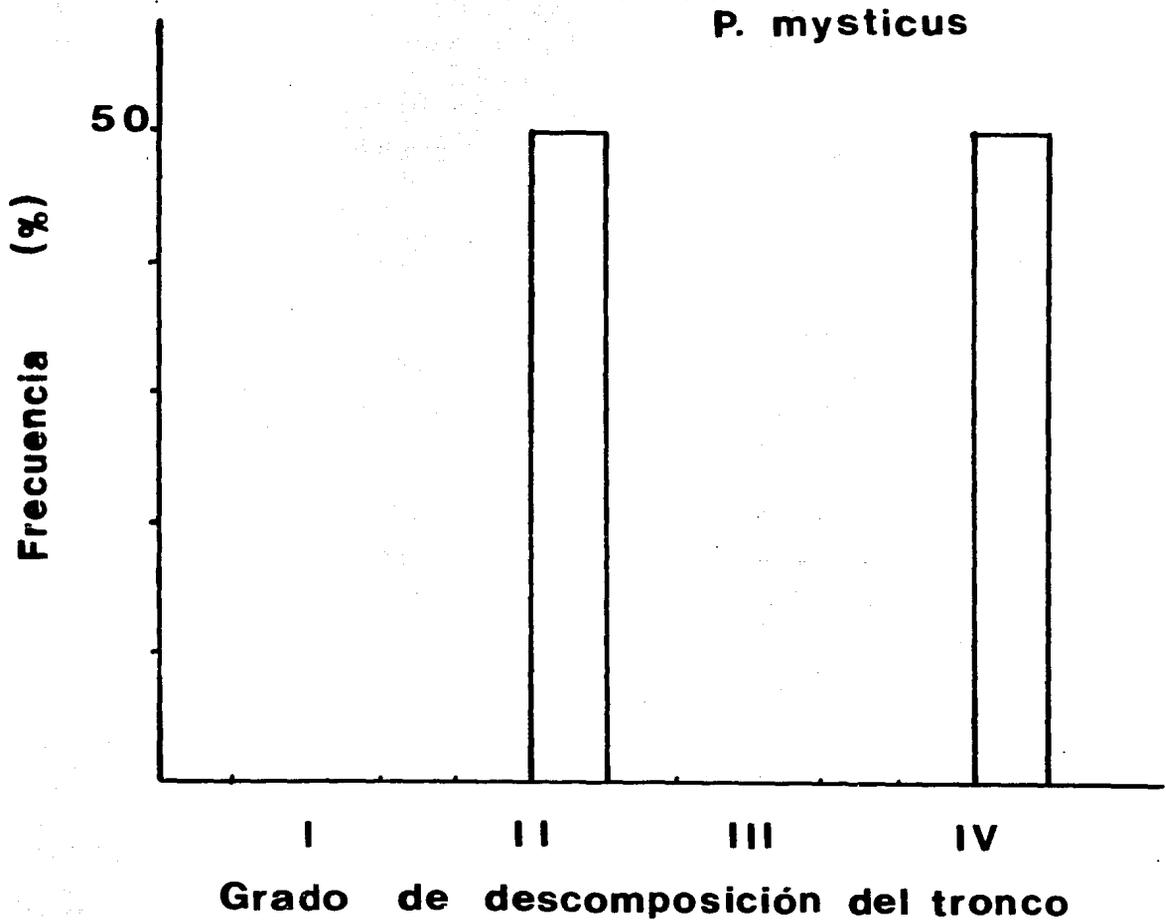


FIG. 14. FRECUENCIA DE UBICACION DE Popilius mysticus EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

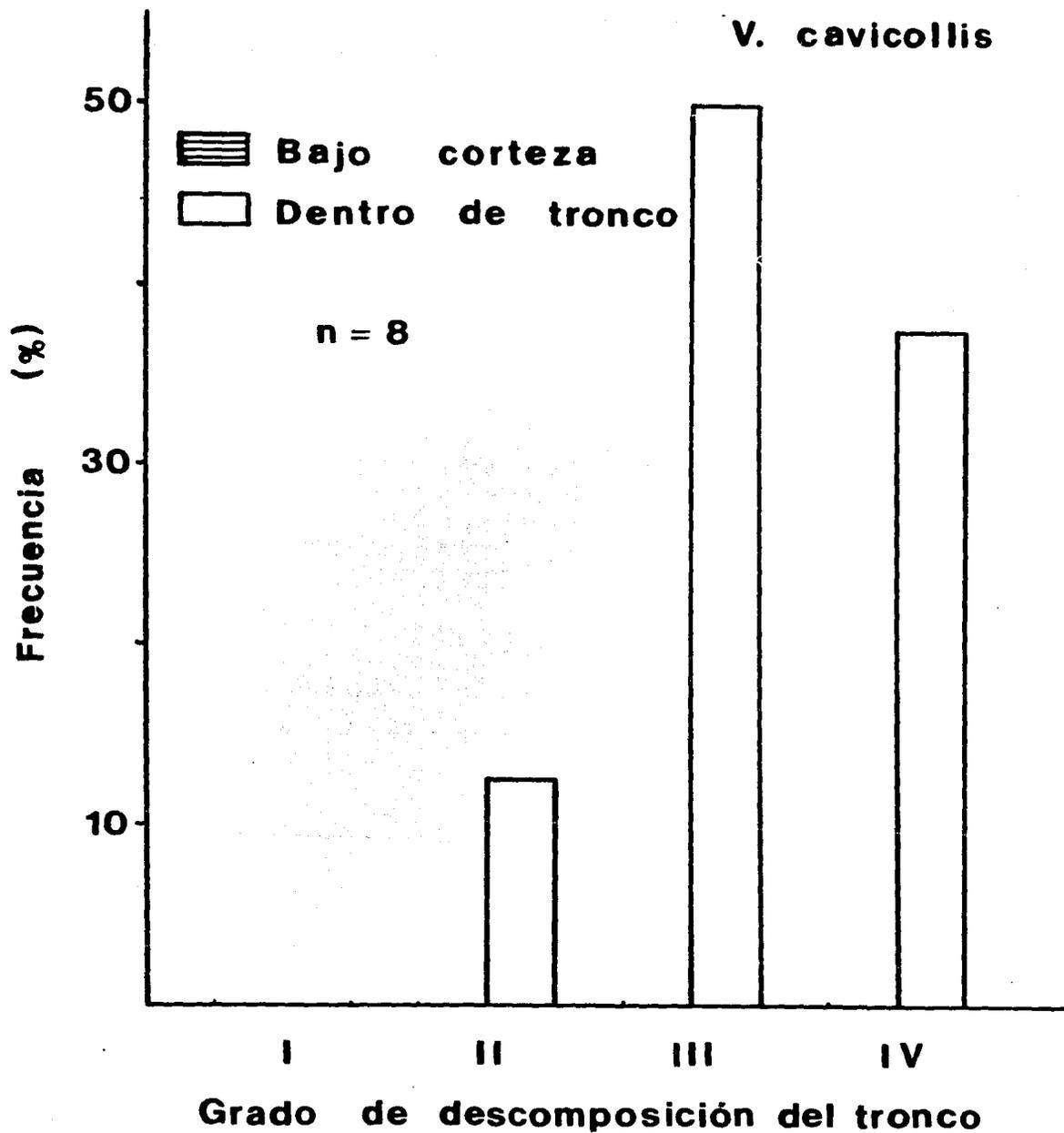


FIG. 15. FRECUENCIA DE UBICACION DE Verres cavicollis EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

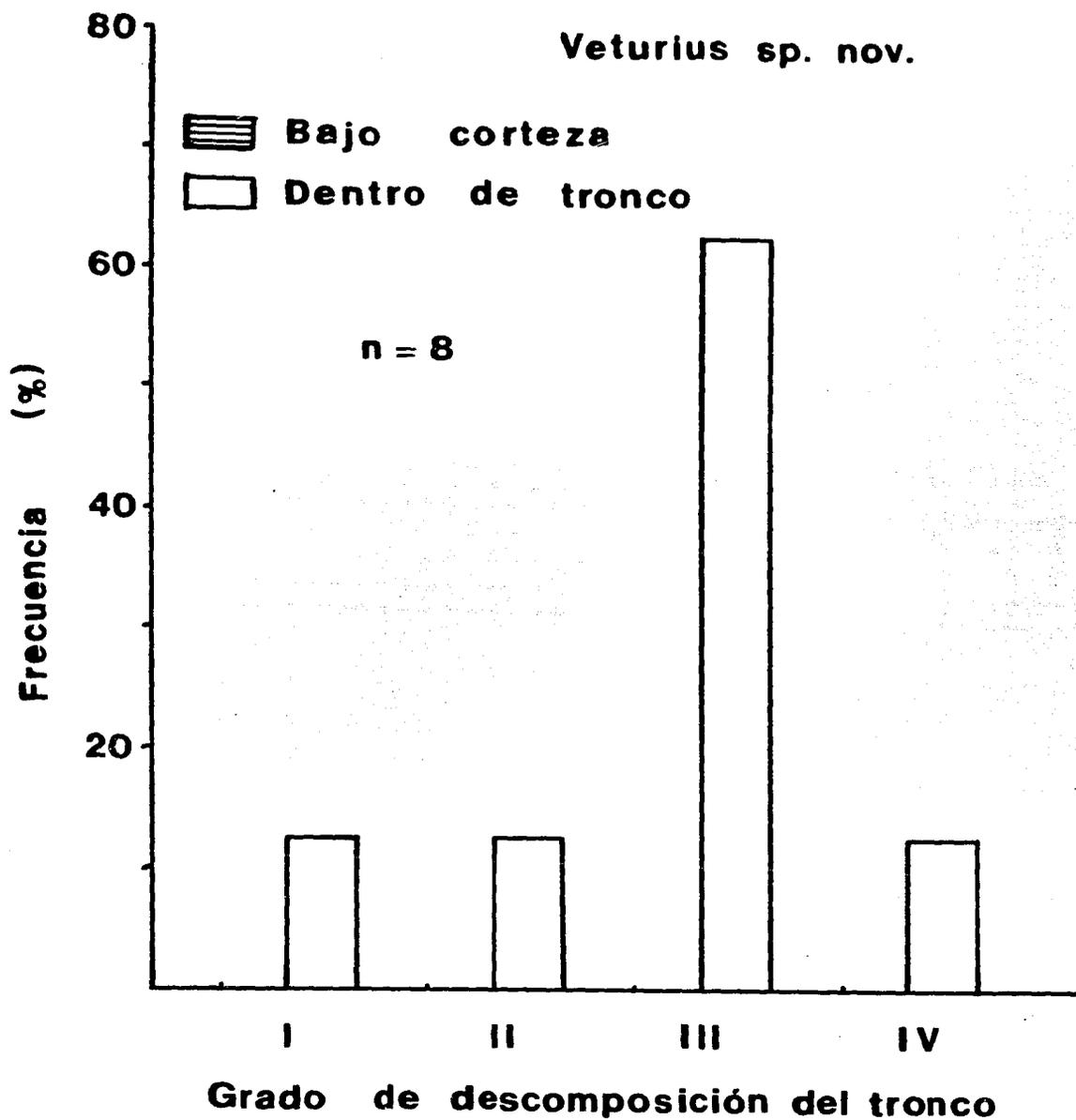


FIG. 16. FRECUENCIA DE UBICACION DE *Veturius sp. nov.* EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

del cuerpo semicilíndricas, a excepción de P. (P.) punctiger que es más deprimida dorsoventralmente; aunque su tamaño es variable siendo P. (P.) caelatus la más pequeña (1 cm aprox.) (Figs. 17-20).

Aunque las cuatro especies se pueden ubicar dentro del tronco y bajo las cortezas, las gráficas nos muestran una predilección hacia alguno de estos dos habitats dependiendo también del grado de descomposición del tronco. P. (P.) caelatus muestra una clara predilección por el interior del tronco, sobretodo en la tercera fase de descomposición; P. (P.) punctiger se establece preferencialmente en la zona subcortical y eventualmente coloniza el interior; Verris corticícola, el único Proculini que tiene estas características muestra una fuerte tendencia como todos los miembros de su tribu a colonizar el interior del tronco, y muy esporadicamente se encuentra bajo las cortezas.

Por lo que respecta a la especie más abundante en la región de "Los Tuxtlas" P. (P.) punctatostriatus, se muestra como una especie oportunista que puede colonizar bastante bien los dos tipos de habitat existiendo también como en los otros casos una fuerte predilección por colonizar el interior del tronco en una fase avanzada (III) de la descomposición.

Reuniendo la información existente de las especies que forman las dos tribus (Cuadro 9) presentamos la ubicación general que guardan en relación a la fase de descomposición (Fig. 21). Es claro observar que la tribu Passalini presenta características más generales en cuanto a la distribución que tienen en el tronco podrido, ya que incluye más especies generalistas que pueden

P. (P.) caelatus

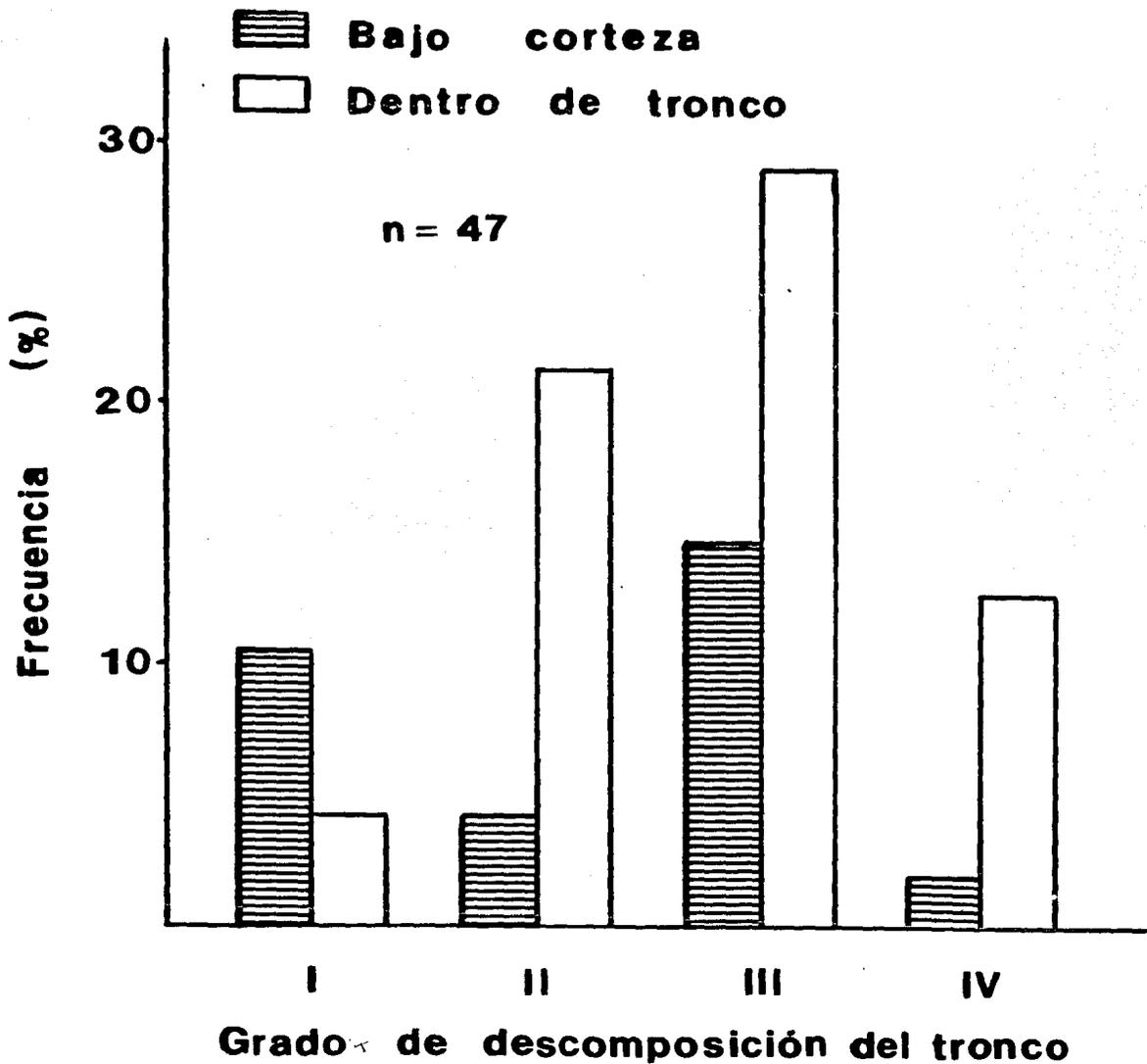


FIG. 17. FRECUENCIA DE UBICACION DE Passalus (Pertinax) caelatus EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

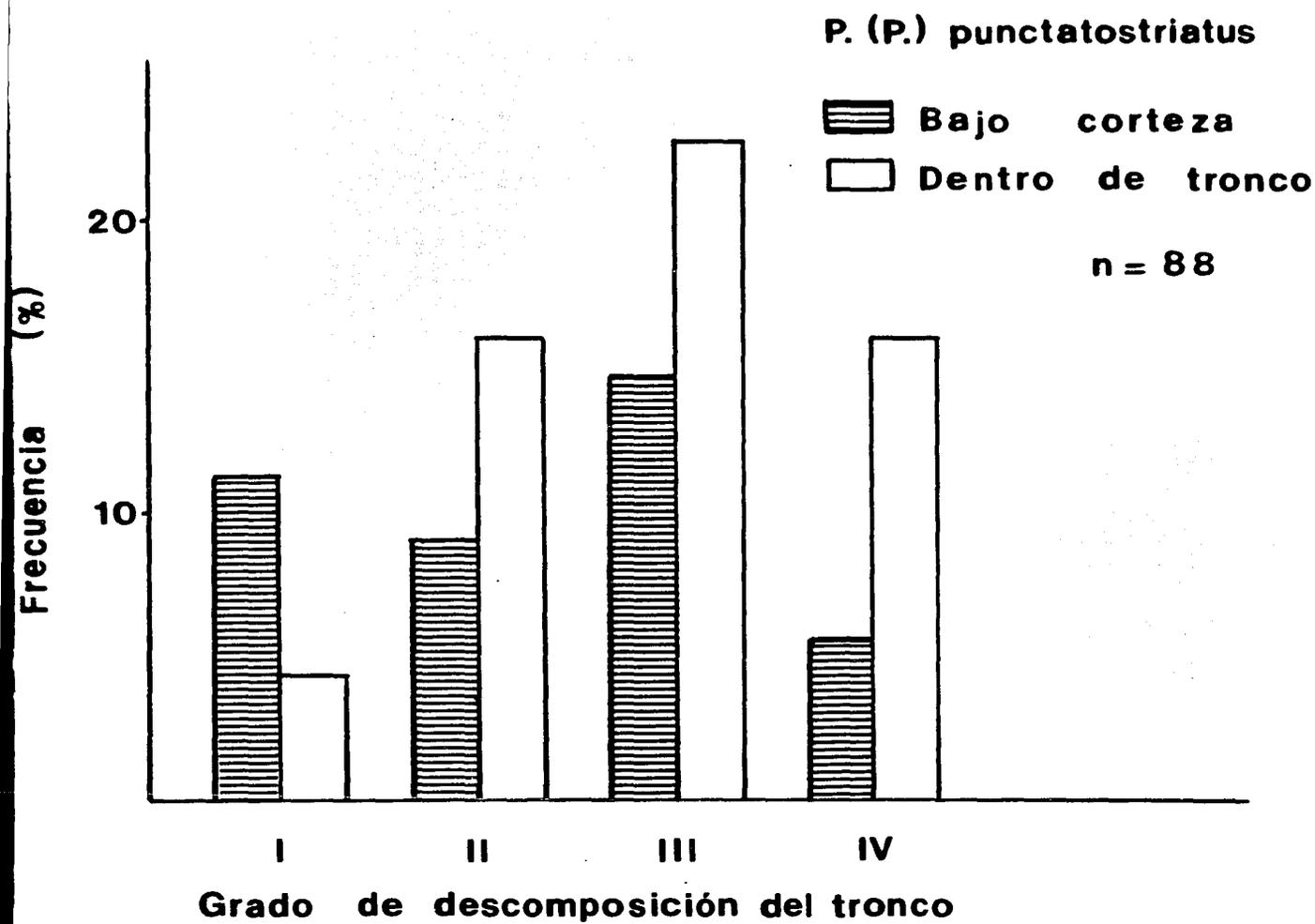


FIG. 18. FRECUENCIA DE UBICACION DE Passalus (Pertinax) punctatostriatus EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL

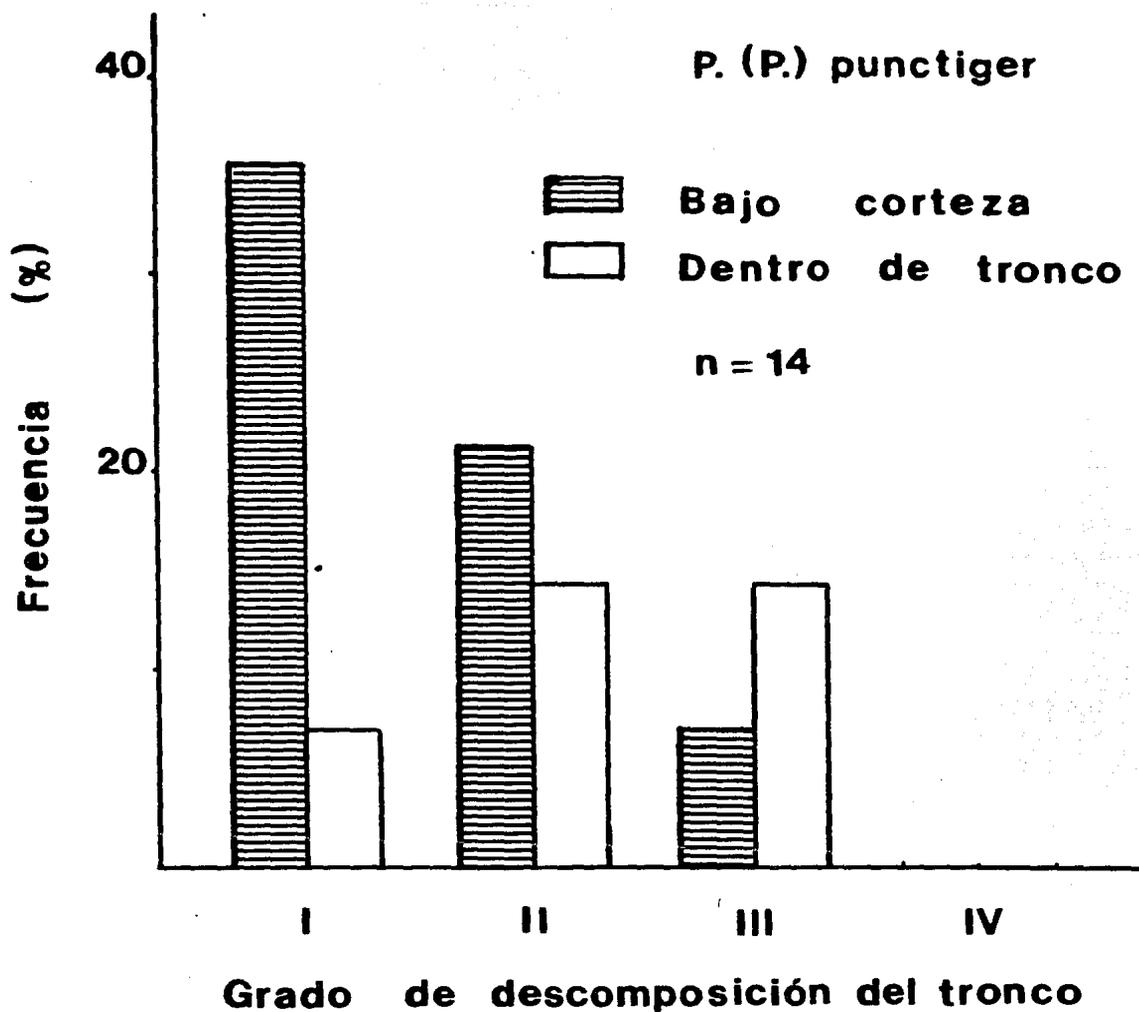


FIG. 19. FRECUENCIA DE UBICACION DE Passalus (Passalus) punctiger EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

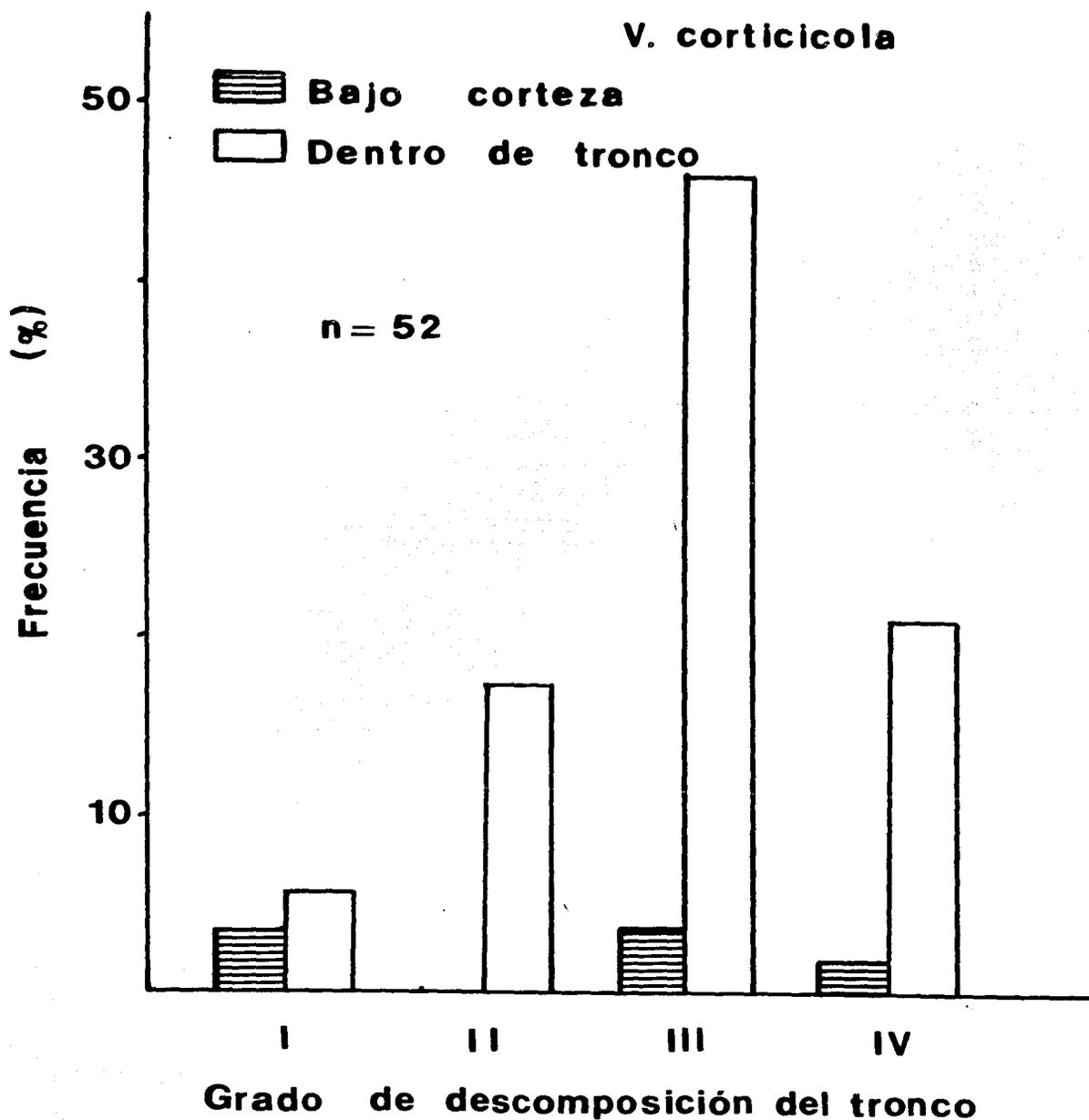


FIG. 20. FRECUENCIA DE UBICACION DE Verres corticicola EN TRONCOS EN DIFERENTES GRADOS DE DESCOMPOSICION, ASI COMO LA ZONA PREFERENCIAL.

explotar las diversas regiones de éste en los diferentes estados de descomposición, principalmente en el tercero.

Cuadro 9

Frecuencia de ubicación (%) de las tribus Passalini y Proculini en los troncos podridos de acuerdo al grado de descomposición.

Grado de descomposición del tronco	Ubicación	Porcentaje de Presencia (n = 270)	
		Passalini	Proculini
I	B/C	12.59	0.74
	D/T	2.96	2.22
II	B/C	8.15	-
	D/T	10.00	5.56
III	B/C	10.37	0.74
	D/t	13.70	16.30
IV	B/C	2.22	0.37
	D/T	7.78	6.30

En cuanto a la tribu Proculini, fácilmente se puede apreciar la alta preferencia por habitar el interior del tronco, sobretodo en la tercera fase de descomposición; ésto, aunado a su forma corporal semicilíndrica indica una especialización a su habitat, como lo es también la forma deprimida dorsoventralmente que presentan algunos Passalini, sobretodo las especies subcortícolas.

De acuerdo a la actual clasificación taxonómica que se tiene de la familia Passalidae (Reyes - Castillo 1970), se sabe que la tribu Passalini presenta caracteres plesiomórficos por lo cual es considerada más antigua, mientras que la evolución de la tribu Proculini se considera más reciente. Esto al parecer también

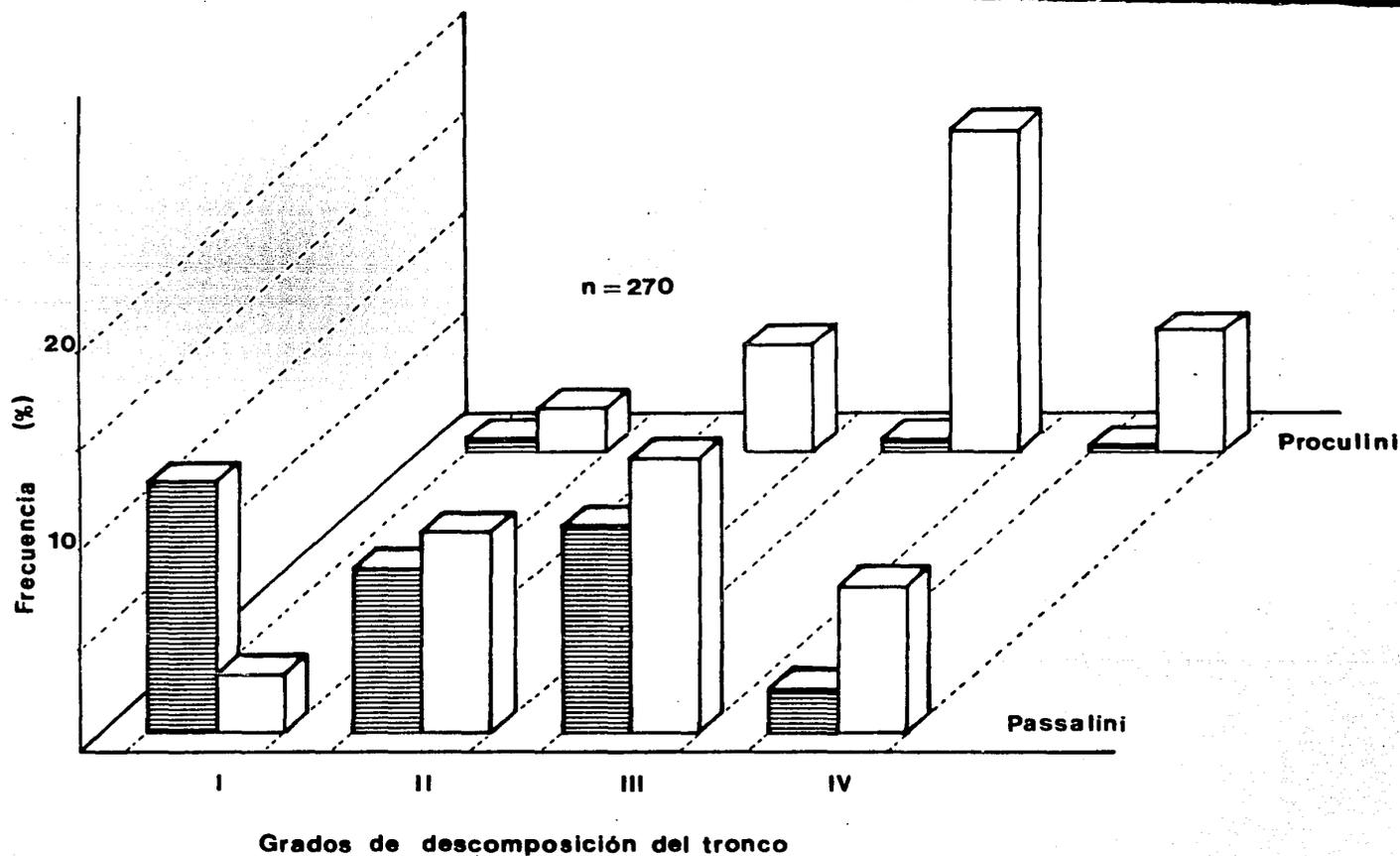


FIG. 21. FRECUENCIA DE UBICACION (%) PARA LAS DOS TRIBUS DE PASSALIDAE EXISTENTES EN LA REGION DE "LOS TUXTLAS", VER. DE ACUERDO AL GRADO DE DESCOMPOSICION DE LOS TRONCOS Y A LA ZONA PREFERENCIAL; BAJO LA CORTEZA (BARRA CON RAYAS) Y EN EL INTERIOR (BARRA LISA).

podría interpretarse como una rápida y exitosa especialización para habitar el interior del tronco.

2.5 Asociación entre especies

De los 161 troncos en los que se determinó con exactitud el número de especies de pasálidos presentes (Fig. 22), en la mayoría de ellos (52.80%) sólo hubo una sola especie habitándolo. El porcentaje disminuye conforme el número de especies aumenta, ya que en 52 troncos encontramos dos especies (32.30%); el número se reduce a 19 troncos, con tres especies (11.80%) y sólo cinco troncos se encontraron habitados por cuatro especies de pasálidos (3.10%).

Haciendo un análisis más fino mediante el programa Cenosis 2 (Ezcurra y Equihua 1984), sobre una matriz de presencia ausencia de especie por tronco se encontró que no existe ningún tipo de asociación entre las especies, ni positiva, ni negativa, lo cual indica que la presencia de una especie de pasálido, no condiciona la ocurrencia de ninguna otra; en otras palabras, la colonización de los troncos en descomposición no depende básicamente de la especie del colonizador inicial.

En efecto, es posible encontrar varias especies de pasálidos colonizando un mismo tronco, aunque esta frecuencia no es muy alta. De acuerdo con los trabajos de otros autores, así como de observaciones personales, sabemos que se pueden encontrar en un tronco, varias especies de pasálidos. Morón et al. (1985), y Boucher (1986), por citar los más recientes, encontraron varias especies de pasálidos habitando en un mismo tronco, aunque no

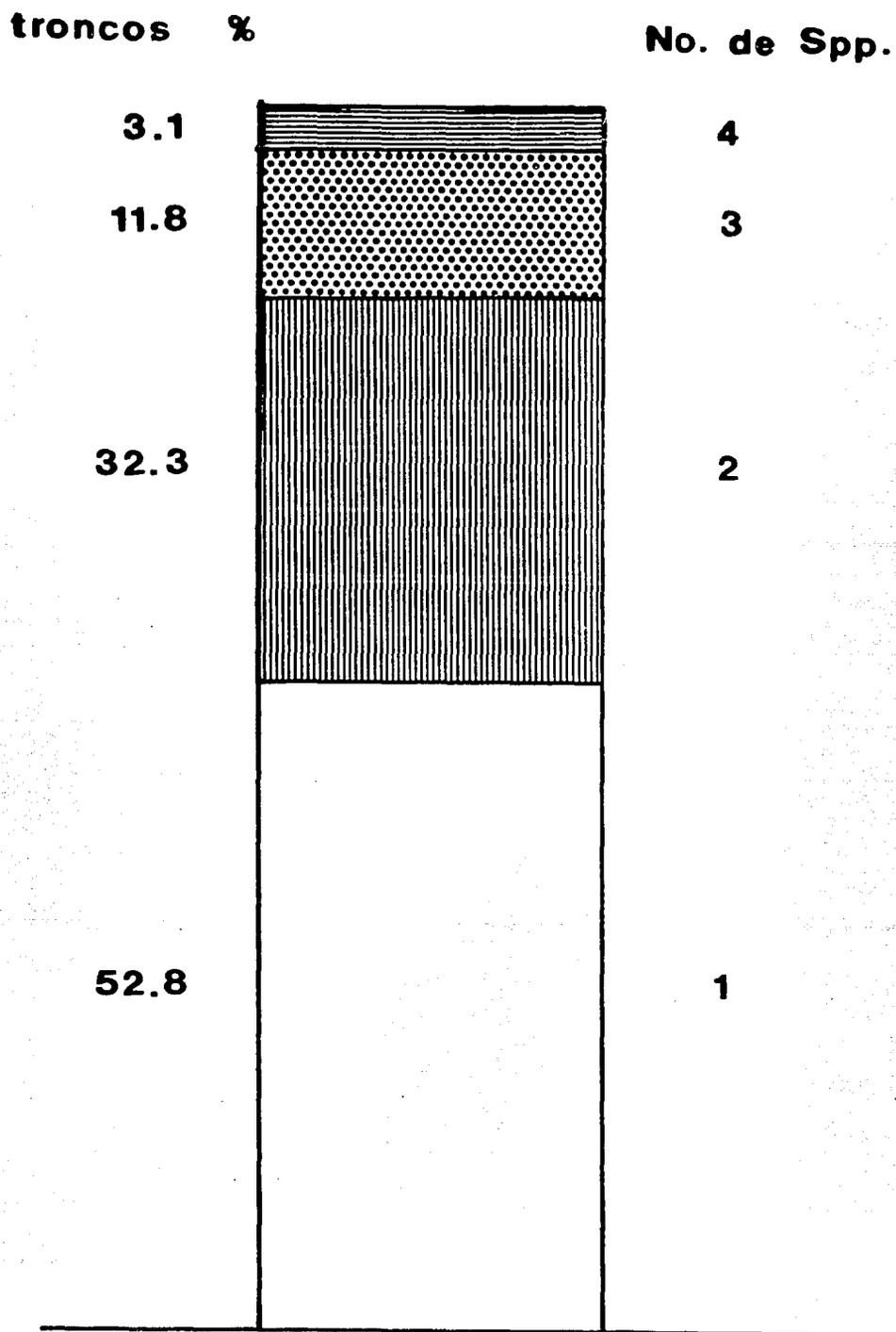


FIG. 22. PORCENTAJE DE TRONCOS PODRIDOS, EN FUNCION DEL NUMERO DE ESPECIES DE PASALIDOS PRESENTES. (n=161).

mencionan el número con exactitud. El número más elevado es el citado por Luederwaldt (1931), quien menciona haber encontrado hasta diez especies distintas de pasálidos habitando un solo tronco; estos datos son sorprendentes, sin embargo, si consideramos la riqueza específica de la zona en que se hizo este estudio (selvas amazónicas) en donde se tiene por lo menos el doble de especies que en "Los Tuxtlas", se explica en parte la existencia de diez especies habitando un mismo tronco.

2.6 Microhabitats especiales

Todas las especies vegetales que registramos en el cuadro 4 son arbóreas, a excepción de una de ellas Machaerium floribundum Benth que corresponde a un bejuco leñoso, fué un caso excepcional en donde encontramos a Paxillus leachi en el interior. El hecho de hallarse en el interior de un bejuco leñoso, así como de saber que sólo se presenta bajo las cortezas de los troncos, en donde se encuentra el floema que aún tiene un mayor contenido en almidones, azúcares y proteínas en comparación con el interior del tronco (Savely 1939 y Dajoz 1978); nos habla quizás de un hábito alimenticio un tanto diferente en relación con las especies del interior del tronco. Estos datos se ven reforzados por el trabajo de Pereira y Kloss (1966) en donde haciendo un análisis comparativo sobre el intestino posterior de diversas especies de pasálidos, encontraron diferencias substanciales entre las especies de Passalini y Proculini; especies cuyos habitats preferenciales son diferentes, quizá sucediendo igual para el hábito alimenticio.

Esto parece un caso interesante ya que filogenética y morfológicamente Paxillus leachi se considera una especie con caracteres muy primitivos, hecho que quizá indique hacia un posible ancestro más xilófago que saproxilófago.

Cabe mencionar que la especie P. (Pertinax) inops cuya frecuencia de aparición resultó ser muy baja (2.15%) en el interior de los troncos de la región, fué colectada en una ocasión en la interfase suelo - tronco podrido. Observaciones similares se han realizado para otras especies de pasálidos. Por otro lado Reyes - Castillo (1970) menciona haber encontrado algunas especies de pasálidos característicos de tronco podridos en otros microhabitats (acumulaciones de detritos, bajo excremento de ganado). El mismo autor menciona a Heliscus yucatanus Bates, Passalus (P.) punctiger y a P. (P.) inops para los detritos de Atta, sin embargo, estas especies no han desarrollado una relación tan estrecha con las hormigas como es el caso de Ptichopus angulatus, ya que a diferencia de las especies anteriores es la única que lleva a cabo todo su ciclo de vida en el interior de los detritos. Schuster y Reyes - Castillo (1981) mencionan que la larva de P. (P.) inops es muy parecida morfológicamente a la de P. angulatus, siendo ambas muy distintas a las del resto de las especies. Schuster (1984) plantea que probablemente esta semejanza entre larvas podría deberse a que ambas están adaptadas a vivir en el interior de los detritos de las hormigas Atta, y que si ésto es así P. (P.) inops parecería representar una etapa temprana en la evolución de la colonización de los basureros de esta hormiga. Al parecer las especies antes

mencionadas tienen una ligera plasticidad en la colonización de diversos microhabitats, aunque ésta no ha sido tan exitosa ya que su reproducción sólo se ha registrado en troncos podridos; como es el caso contrario para P. angulatus, que sólo se reproduce en las acumulaciones de detritos de Atta (Hendrichs y Reyes-Castillo 1963).

Ocasionalmente los pasálidos se pueden encontrar en algún otro tipo de material vegetal en descomposición. Luederwaldt (1931) menciona haber colectado a Passalus dubitanus (Kuwert) bajo bromelias epífitas en las selvas de Brasil y por comunicación personal de J. L. Navarrete sabemos de adultos de P. (P.) punctatostriatus encontrados en frutos de coco tirados en el suelo en la región de "Los Tuxtlas".

Es interesante mencionar que nunca encontramos pasálidos en la zona medular de los troncos en descomposición, ni en troncos que presentan una fuerte coloración rojiza.

V.- Conclusiones

En la región de "Los Tuxtlas" existen quince especies de pasálidos, de las cuales catorce están en el Bosque Tropical Perennifolio, en igual número para ambas tribus (Passalini y Proculini); y siete especies (dos Passalini y cinco Proculini) se encuentran en la zona de Bosque Mesófilo de Montaña.

Los pasálidos presentan una amplia distribución en la Zona de Transición Mexicana, habiendo especies tanto continentales como insulares. Es notable la carencia de endemismos, representados únicamente por Popilius sp. nov. para las zonas altitudinalmente bajas del bosque tropical perennifolio y de Veturius sp. nov. para las zonas montañosas.

La riqueza de especies en el bosque tropical perennifolio de la región contrasta con la mayor riqueza y diversidad que existe en un bosque tropico-ecuatorial de Sudamérica (Guayana Francesa): 14 spp. vs. 32 spp., respectivamente.

Las especies de la tribu Passalini presentan una mayor diversidad en la ocupación de nichos, son especies generalistas que explotan el tronco en descomposición tanto en la zona bajo la corteza como en el interior, mientras que las especies de la tribu Proculini colonizan la zona albuduramícola. La frecuencia de aparición de las especies generalistas es mucho mayor que las especies especialistas.

Con respecto a las especies arbóreas colonizadas, se determinaron 45 especies vegetales de diversas familias que presentaron a estos insectos. Entre las más representadas están Leguminosae (ocho spp.), Moraceae (seis spp.), Tiliaceae (cuatro

spp.), Boraginaceae (tres spp.) y Lauraceae (tres spp.).

La dureza que presenta la madera de forma natural parece no ser un factor determinante en el establecimiento de las especies de pasálidos. Por el contrario se muestra una tendencia de estos insectos a colonizar troncos en descomposición de especies arbóreas con una estrategia de vida nómada, debido probablemente a las estructura anatómica que presenta la madera.

Con respecto a la humedad relativa se manifiesta una alta preferencia por establecerse en medios altamente húmedos, ya que la humedad es un factor importante para su óptimo desarrollo.

El carácter subsocial que estos insectos presentan se manifiesta en la agregación de los individuos que forman los grupos familiares, ya que en un volumen de tronco relativamente pequeño se agrupa un buen número de individuos, no existiendo ninguna relación entre el volumen del tronco y el número de individuos que lo ocupan.

De acuerdo a las cuatro categorías que se establecieron sobre el grado de descomposición de los troncos, encontramos que la preferencia por troncos en un estado intermedio de pudrición (II y III) es un carácter general para los pasálidos albiduramicolas, mientras que para las especies subcortícolas no es un aspecto tan importante, ya que su presencia depende más de la existencia de corteza en los troncos podridos.

El análisis efectuado con el programa de Cenosis II parece indicar que no existe una asociación directa entre las diferentes especies de pasálidos pues la presencia de una especie en un tronco podrido no condiciona la de alguna otra.

I. Literatura Citada

- Baker, W. V. 1968. The gross structure and histology of the adult and larval gut of Pentalobus barbatus (Coleoptera: Passalidae). Can. Ent. 100 (10): 1080 - 1090.
- Boucher, S. 1986. Contribution a l'étude des Passalidae Guyano-Amazoniens (Coleoptera, Scarabaeoidea) Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.) 22(4): 491 - 533.
- Bruch, C. 1942. Apuntes sobre Etología, etc. de "Passalus punctiger" St. Fargeau et Serville (Col. Passalidae). Misceláneas entomológicas IX. Notas del Museo de la Plata. Inst. Mus. Univ. Nal. Plata. Zoología 7 (54): 1 - 19.
- Castillo, M. L. 1984. Actividad mandibular y de interacción antenal en dos especies montanas de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). Resúmenes XIX Cong. Nal. Entomol. CONACYT. S.M.E. y S.E.C.E.P.: 205 - 206.
- Castillo, M. L. 1986. Biología de Passalus (Pertinax) punctatostratus (Coleoptera: Passalidae) en la Región de los Tuxtlas, Ver. Resúmenes XXI Cong. Nal. Entomol. Monterrey, N. L. S.M.E. CONACYT - CP UANL, México. 21 - 22.
- Castillo, M. L. y P. Reyes - Castillo. 1987a. La comunidad de coleópteros Passalidae en las selvas de la región de "Los Tuxtlas", Ver. Resúmenes XXII Cong. Nal. Entomol. Cd. Juárez, Chih. Méx. S.M.E. CONACYT, ESAHE y C.P. 27 - 29.
- Castillo, M. L. and P. Reyes - Castillo. 1987b. Copulation in natura of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). Coleop. Bull. (en prensa)
- Cervantes, J. F., M. A. Morón y R. A. Terrón. 1980. Coleóptero fauna asociada a Pinus patula Schl. et. Cham. en la Sierra de Hidalgo. Memoria Ier. Simposio Nacional sobre Parasitología Forestal. Mich., México, S.M.E.: 58 - 63.
- Coates - Estrada, R. y A. Estrada. 1985. Lista de las aves de la Estación de Biología Los Tuxtlas. Instituto de Biología. Dir. Gral. de Publicaciones, U.N.A.M. 41 pp.
- Dajoz, R. 1974. Les insectes xylophages et leur role dans la dégradation du bois mort. In: Pesson, P. et al. Ecologie Forestière. Gauthier - Villars Ed. 257 - 307 pp.
- Echenique - Manrique, R. 1970. Descripción, características y usos de veinticinco maderas tropicales mexicanas. Cámara Nacional de la Industria de la Construcción. Ser. Maderas de México. 237 pp.

- Estrada, A., R. Coates - Estrada y M. Martínez - Ramos. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtles: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Gómez - Pompa, A. y S. del Amo R. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. 2. INIREB, Ed. Alhambra, México: 379 - 393 pp.
- Ezcurra, E. y M. Equihua. 1984. La teoría de información aplicada a la clasificación de datos biológicos. En: Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlmann y S. Sánchez - Colón. Métodos Cuantitativos en la Biogeografía. Publ. 12. Instituto de Ecología, A.C. México, D. F. 125 pp.
- Fragoso, C. 1985. Ecología general de las lombrices terrestres (Oligochaeta: Annelida) de la región Boca del Chajul, Selva Lacandona, Estado de Chiapas. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM, México, 133 pp.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Offset Larios, México, D. F. 71 pp.
- Geiger, R. 1950. The climate near the ground. Harvard Univ. Press. 481 pp.
- Gray, I. E. 1944. Changes in weight and water content during the life cycle of the wood - eating beetle Passalus cornutus Fabricius. Biol. Bull. 86: 23 - 30.
- Gray, I. E. 1946. Observations on the life history of the horned Passalus. Amer. Midl. Nat. 35: 728 - 745.
- Hendrichs, J. y P. Reyes - Castillo. 1963. Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. Ciencia, Méx., 22 (4): 101 - 104.
- Heymons, von R. 1929. Über die biologie der Passaluskafer. Z. Morph. Oekol. Tiere 16: 74 - 100.
- Ibarra, M. G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Veracruz, Méx. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM, México, 264 pp.
- Jarman, M. and P. Reyes - Castillo. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. Acta Zool. Mex. (n.s.) 12: 13 - 22.
- Lengerken, H. von. 1954. Die Brutfürsorge und Brutpflegeinstinkte der Käfer. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest e Portig K. - G.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtles: pasado, presente y futuro. En: Gómez - Pompa, A. et al. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. México, D. F. 31 - 69 pp.

- Luederwaldt, H. 1931. Monographia dos passalideos do Brazil (Col.) Rev. Mus. Paul., 17 (1): 1 - 262.
- Matthews, R. W. and J. R. Matthews. 1978. Insect Behavior. John Wiley & Sons. New York. 507 pp.
- Martínez - Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez - Pompa, A. y S. del Amo R. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II INIREB, Ed. Alhambra, México: 191 - 239 pp.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 11 pp.
- Miller, W. C. 1931. Some observations on the habits of Passalus cornutus (Coleoptera) Ohio Acad. Sci. 31 (4): 266.
- Miller, W. C. 1932. The pupa - case building activities of Passalus cornutus Fab. (Lamellicornia). Ann. Ent. Soc. Amer. 25: 709 - 712.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 29: 29 - 179.
- Morón R., A. 1967. Análisis morfológico e histológico comparativo del aparato digestivo larval de cinco especies de coleópteros saproxilófilos montícolas del Estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM, México, 79 pp.
- Morón R., M. A. 1979. Fauna de coleópteros lamellicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM, México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México 50, Ser. Zoología (1): 375 - 454.
- Morón R., M. A. 1985. Observaciones sobre la biología de dos especies de rutelinos saproxilófagos en la Sierra de Hidalgo, México (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). Folia Entomol. Méx. 64: 41 - 53.
- Morón R., M. A. y R. A. Terrón. 1986. Coleópteros xilófilos asociados con Liquidambar styraciflua (L.) en la Sierra de Hidalgo, México. Folia Entomol. Méx. 67: 25 - 35.
- Morón R., M. A., F. J. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. Folia Entomol. Méx. 66: 57 - 118.

- Mullen, V. T. and P. E. Hunter. 1973. Social behavior in confined populations of the horned Passalus beetle (Coleoptera: Passalidae). J. Georgia Ent. Soc. 8 (2): 115 - 123.
- Ohaus, F. 1900. Bericht über eine entomologische Reise nach Central Brasilien. Stett. Ent. Zeitg. 61: 164 - 173.
- Ohaus, F. 1909. Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. Stett. Ent. Zeitg. 70: 1 - 39.
- Pearse, A. S., M. T. Patterson, J. S. Rankin and G. W. Wharton. 1936. The ecology of Passalus cornutus Fabricius, a beetle which lives in rotting logs. Ecol. Monog. 6(4): 455 - 490.
- Pennington, T. D. & J. Sarukhán. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. INIF, México, D. F. y FAO, Roma 413 pp.
- Pereira, F. S. y G. R. Kloss. 1966. Observacoes sobre o intestino posterior de alguns Passalidae (Col.) americanos. Pop. Avul. Dept. Zool. Secr. Agr. Sao Paulo 19 (3): 43 - 52.
- Reyes - Castillo, P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. Folia Entomol. Mex. 20 - 22: 240 pp.
- Reyes - Castillo, P. 1973. Passalidae de la Guayana Francesa (Coleoptera, Lamellicornia). Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, Zool. 129, (197): 1541 - 1587.
- Reyes - Castillo, P. 1980. Distribución geográfica de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México. Folia Entomol. Mex. 45: 83 - 84.
- Reyes - Castillo, P. 1982. Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en la Zona de Transición Mexicana. Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología: 1387-1397.
- 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. et G. Halffter. 1983. La structure sociale chez les Passalidae. Bull. Soc. Ent. Franc. 88 (7 - 8): 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 M. Jarman. 1981. Estudio comparativo de la fuerza ejercida por las mandíbulas de larva y adulto de Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia). Folia Entomol. Mex. 48: 97 - 99.
- Ríos MacBeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Ver. Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol. 4: 325 - 376.
- 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. Ciencias Biológicas 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. Ciencias Biológicas 16: 69 - 75.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 pp.
- Sarukhán K., J. 1968. Análisis sinecológico de las selvas de Terminalia amazonia en la planicie costera del Golfo de México. Tesis.. Colegio de Postgraduados. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México. 300 pp.
- Savely, H. E. 1939. Ecological relations of certain animals in dead pine and oak logs. Ecol. Monog. 9(3): 321 - 385.
- Schulz, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Surinam. The vegetation of Surinam. Verhandel. Konink. Ned. Akad. Wetensch. Afdel. Natuur. Sect. 253 (1): 267.
- Schuster, J. C. 1975a. Comparative behavior, acoustical signals, and ecology of New World Passalidae (Coleoptera). Ph. D. Dissertation, University of Florida. 125 pp.
- Schuster, J. C. 1975b. A comparative study of copulation in Passalidae (Coleoptera): new positions for beetles. Coleopt. Bull. 29: 75 - 81.
- Schuster, J. C. 1978. Biogeographical and ecological limits of New World Passalidae (Coleoptera). Coleopt. Bull. 32(1): 21 - 28.
- Schuster, J. C. 1984. Passalid beetle (Coleoptera: Passalidae) inhabitants of leaf - cutter ant (Hymenoptera: Formicidae) detritus. Florida. Ent. 67 (1): 175 - 176.
- Schuster, J. C. & P. Reyes - Castillo. 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae. An. Esc. nal. Cienc. biol., Méx. 25: 79 - 116.

- Schuster, J. C. & L. B. Schuster. 1971. Un esbozo de señales auditivas y comportamiento de Passalidae (Coleoptera) del Nuevo Mundo. Rev. Peruana Entom. 14: 249 - 252.
- Schuster, J. C. & L. B. Schuster. 1985. Social behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): cooperative brood care. Florida Ent. 68 (2): 266 - 272.
- Silvestri, F. 1913. Descrizione di un nuovo ordine di insetti. Poll. del Labor di Zoologia, Partici 7. 192 - 193.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1973. Introduction to Biostatistics. W. H. Freeman & Co. San Francisco, USA. 368 pp.
- Soto - Esparza, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas. En: Gómez - Pompa, et al. (eds.) Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREP. México, D. F. 70 - 111 pp.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx. Ser. Bot. 1: 121 - 160.
- Terrón, R. A. 1982. Estudio de la fauna de coleópteros Cerambycidae de la estación de biología en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias. UNAM. México, 225 pp.
- Valenzuela - González, J. 1981. Observaciones preliminares sobre el comportamiento de Heliscus tropicus bajo condiciones de laboratorio (Coleoptera, Passalidae). Folia Entomol. Mex. 48: 36 - 37.
- Valenzuela - González, J. 1984. Contribution à l'étude du comportement des Passalidae (Coleoptera, Passalidae). Thèse Dr. 3ème cycle. Université Paris XIII. 112 pp.
- Valenzuela - González, J. 1986a. Life cycle of the subsocial beetle Heliscus tropicus (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in southern México. Folia Entomol. Méx. 68: 41 - 51.
- Valenzuela - González, J. 1986b. Territorial behavior of the subsocial beetle Heliscus tropicus under laboratory conditions (Coleoptera: Passalidae). Folia Entomol. Mex. 70: 53 - 63.
- Valenzuela - González, J. et M. L. Castillo. 1983. Contribution à l'étude du comportement chez les Passalidae. Bull. Soc. Ent. Franc. 88 (7 - 8): 607 - 618.
- Valenzuela - González, J. y M. L. Castillo. 1984. El comportamiento de cortejo y cópula en Heliscus tropicus (Coleoptera: Passalidae). Folia Entomol. Mex. 61: 73 - 92.

Wheeler, W. M. 1922. Social life among the insects. Sci. Mon. 14 (6): 497 - 524.

Wheeler, W. M. 1923. Social life among the insects. Harcourt, Brace & Co., New York.

Wheeler, W. M. 1925. A study of some social beetles in British Guiana and of their relations to the ant - plant *Tachygalia*. Zoologica 3 (3): 35 - 126.

Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Harvard University Press 548 pp.