



El Colegio de la Frontera Sur

Diversidad de la familia Passalidae (Coleoptera) en un
gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas, México

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias y Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Eduardo Rafael Chamé Vázquez

2009

DEDICATORIA

A MI ESPOSA

Mónica Patricia

*Por su amor, apoyo, paciencia y perseverancia durante todo el tiempo que
hemos estado juntos.*

A MIS HIJOS

Ángel Eduardo y Diego Alonso

Por ser parte de mi vida y ser lo mejor que he creado. ¡Gracias!

A MI PADRE Y HERMANOS

Eduardo, Sahira Luz, David, Luis Alberto, César Adrián y Beatriz

Por que siempre están dispuestos a ayudar.

AGRADECIMIENTOS

A la comunidad de El Colegio de la Frontera Sur (Unidad Tapachula) por su experiencia académica, apoyo, críticas y camarería durante el tiempo que realice mis estudios.

A CONACYT por haberme brindado una beca para el estudio de la maestría.

Agradezco al M. en C. Benigno Gómez y Gómez el apoyo brindado, no solo por la motivación y orientación tutelar durante estos dos años de la maestría, sino también por la amistad y el interés compartido por la entomología desde hace varios años.

Así mismo, agradezco al Dr. Pedro Reyes-Castillo su apoyo incondicional durante este tiempo, además de su amistad y sus valiosos conocimientos, consejos y anécdotas, tanto en el ámbito académico como en lo personal.

Al Dr. Guillermo Ibarra Núñez por su tiempo, paciencia y dedicación durante la maestría, además de su ayuda incondicional en diversas situaciones.

Al M. en C. Javier Valle Mora, al Dr. Edi Malo y al Dr. Julio Rojas por sus valiosos comentarios y sugerencias al trabajo.

A la C. Rosalba Morales Pérez por su apoyo logístico y administrativo durante mi posgrado.

A mis colegas y amigos Ana Rodríguez, Cesar Lucio, David Sánchez, Hermes Pérez, José Padilla, Martha Gutiérrez, Rocío Téllez quienes me brindaron buenos momentos durante la maestría.

INDICE

	Página
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Marco teórico.....	4
Diversidad de Passalidae.....	4
Estudios faunísticos y representatividad.....	4
Criterios para la elección de los Passalidae como grupo indicador.....	5
Objetivos.....	6
General.....	6
Específicos.....	6
Material y métodos.....	7
Área de estudio.....	7
Análisis del inventario faunístico.....	9
Diversidad gamma.....	9
Transectos lineales.....	10
Recolecta de ejemplares.....	11
Identificación taxonómica.....	12
Evaluación de los transectos lineales.....	12
Diversidad alfa y beta.....	13
Análisis de la madera muerta.....	13
Análisis de los pasálidos y la madera muerta.....	14
Resultados.....	15
Análisis del inventario faunístico.....	15
Diversidad gamma.....	17
Evaluación de los transectos lineales.....	18
Diversidad alfa y beta.....	23
Madera muerta en los sitios.....	24
Pasálidos y madera muerta.....	30
Discusión.....	34
Diversidad gamma.....	34

Evaluación de los transectos.....	35
Diversidad alfa y beta.....	36
Pasálidos y madera muerta.....	39
Conclusiones.....	42
Bibliografía.....	43
Anexo 1. Listado de las especies de Passalidae del Soconusco, Chiapas.....	50

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo principal conocer la diversidad de los pasálidos a lo largo de un gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas, México. Como primer punto, después de realizar un análisis del inventario faunístico de los Passalidae en Chiapas, se determinó que el Volcán Tacaná es uno de los sitios con mayor diversidad, habiéndose registrado un total de 22 especies (diversidad gamma). Así mismo, con ayuda de estimadores de riqueza, se determinó que el uso de los transectos lineales para el muestreo de pasálidos es adecuado, siempre y cuando, se use el modelo de Clench y se registren ejemplares en al menos un 35% de los transectos o puntos de muestreo. Los sitios 7 (Benito Juárez) y 8 (Chiquihuites), junto con el bosque mesófilo, registraron la mayor diversidad y equidad de pasálidos. En el caso de la diversidad beta, se determinó que hay un fuerte recambio de especies entre los hábitats. Por otro lado, los resultados indican que la disponibilidad de madera no juega un papel fundamental en la colonización de los pasálidos, al menos no por si sola, puesto que el volumen y el estado de descomposición influyen en la selección. Los sitios difieren en cuanto a la disponibilidad y calidad de la madera (volumen y estado de descomposición), lo cual sustenta la diversidad que en ella se encuentra. No obstante, los sitios de menor altura están presionados por diversos factores, los cuales ponen en riesgo la diversidad de Passalidae y otros insectos saproxilófagos.

Palabras clave: Volcán Tacaná, riqueza específica, recambio de especies, transectos lineales, madera muerta.

INTRODUCCIÓN

La familia Passalidae Leach, 1815 reúne un total de 931 especies descritas (Boucher, 2005; Reyes-Castillo e Ibáñez-Bernal, 2008) y se agrupa en la superfamilia Scarabaeoidea, uno de los grandes grupos del orden Coleoptera y uno de los taxa de la clase Hexapoda mejor conocidos del mundo (Martín-Piera y López-Colón, 2000). Se distingue del resto de las familias de Scarabaeoidea por presentar una ecología y morfología muy homogénea, mostrando raro o escaso dimorfismo sexual y polimorfismo (Boucher, 2005).

Los pasálidos exhiben preferencias silvícolas, tendencias higrófilas, comportamiento subsocial y distribución cosmotropical (Reyes-Castillo, 2000). Así mismo, destacan por su valor ecológico, siendo uno de los grupos de macrocoleópteros más importantes en la descomposición de madera muerta (Castillo y Morón, 1992; Miss y Deloya, 2007).

Desde la publicación de la obra "*Monographie des Passales*" de Percheron en 1835, donde se describe a los primeros pasálidos de México, el conocimiento actual sobre estos escarabajos se ha incrementado de manera significativa, lo cual ha permitido demostrar que México posee una alta riqueza genérica y específica, además de tener un elevado número de especies endémicas (Reyes-Castillo, 2002). Aunque se citan 105 especies en el territorio nacional, se estima que la cifra podría aumentar debido al número de géneros y especies que faltan por describir, sin mencionar la inclusión de media docena de sinónimos por revalidar en el género *Passalus* Fabricius, 1792 (Pedro Reyes-Castillo *com. pers.*).

Indudablemente, aun queda mucho por hacer en el estudio de la familia Passalidae, no solo desde el punto de vista taxonómico y faunístico, sino también falta explorar y profundizar en nuevas líneas de investigación, tales como ecología, filogenia, especiación simpátrica, coevolución estructural y comportamental, comunicación química, entre otras (Boucher, 2005).

Por lo anterior, este trabajo de investigación aborda el estudio sobre diversidad de la familia Passalidae a lo largo de un gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas, México, teniendo tres motivos fundamentales:

En primera lugar, evaluar el uso de transectos lineales en el estudio de los pasálidos y así llegar a la elaboración de un protocolo de muestreo que permita hacer estimaciones de riqueza local, o bien, ser usado en el monitoreo de las poblaciones a través del tiempo o espacio en un ambiente en particular. Aunado a ello, se pretende buscar patrones globales para estudios a gran escala, lo cual pueda ser fundamental en la conservación de la biodiversidad (Campos y Fernández, 2002; Martín-Piera, 1997).

En segundo lugar, efectuar estudios de diversidad a esta escala permite comprender los patrones de respuesta de las especies ante perturbaciones de diferente naturaleza e intensidad, analizando los cambios en la vegetación y los cambios en la diversidad alfa y beta en los insectos de interés (Favila, 2005). Así mismo, realizar un estudio de la distribución altitudinal puede ayudar a esbozar los eventos geológicos y climáticos regionales que han sucedido en el pasado y que han provocado su distribución actual y endemismo (Schuster y Cano, 2005).

Y en tercer lugar, al generar conocimiento sobre la disponibilidad y las características del recurso que los pasálidos utilizan, se puede proveer bases para el entendimiento del flujo de nutrientes dentro de un ecosistema (Míss y Deloya, 2007), con una posible aplicación en el manejo y uso sustentable de los bosques tropicales (Galindo-Carmona *et al.*, 2007). En definitiva, los resultados obtenidos podrán ser la base para establecer medidas adecuadas para el estudio, protección y conservación de los ecosistemas presentes en la región del Soconusco, Chiapas.

MARCO TEÓRICO

Diversidad de Passalidae

Chiapas es la entidad federativa de México que cuenta con el mayor número de especies de Passalidae, registrándose hasta la fecha 47 especies en 18 géneros de las dos tribus de la subfamilia Passalinae (Reyes-Castillo, 2002 y 2003; Schuster *et al.*, 2003; Boucher, 2005). Además, posee un elevado número de especies endémicas (17%) y forma parte del Núcleo Centroamericano, donde se encuentra uno de los mayores sitios de endemismo del mundo (Schuster *et al.*, 2003). Así mismo, el Macizo Central y la Sierra Madre de Chiapas han contribuido a la evolución y diversificación de la tribu Proculini, ya que debido a su complejidad orográfica, ligada a las fluctuaciones climáticas Post-Pliocénicas, ha propiciado una gran variedad de hábitats (Schuster y Reyes-Castillo, 1990).

Estudios faunísticos y representatividad

A pesar de la diversidad y los endemismos, en Chiapas únicamente existen cinco estudios faunísticos que incluyen a la familia Passalidae: Boca de Chajul (Morón *et al.*, 1985), El Suspiro (Valenzuela-González, 1986), Soconusco (Morón *et al.*, 1988), Yaxchilán (Palacios *et al.*, 1990) y Sureste de Chiapas (Chamé-Vázquez *et al.*, 2007). No obstante, la fauna del estado ha sido estudiada mediante trabajos monográficos, revisiones genéricas y descripciones de nuevas especies (Boucher, 1988 y 2005; Castillo y Reyes-Castillo, 1984; Gillogly, 2005; Quintero y Reyes-Castillo, 1983; Reyes-Castillo, 1970, 1978 2002 y 2003; Reyes-Castillo y Castillo, 1986; Reyes-Castillo y Schuster, 1983; Reyes-Castillo *et al.*, 1987; Schuster, 1991; Schuster y Reyes-Castillo, 1990; Schuster *et al.*, 2003 y 2005).

A nivel nacional, la colección científica que resguarda la mayor representatividad de los pasálidos chiapanecos es la Colección Entomológica (IEXA) del Instituto de Ecología, A. C., que cuenta con más 1100 registros taxonómicos de las especies registradas en Chiapas. En el estado se ha iniciado

una colección representativa del grupo, que actualmente reúne 200 registros de 20 especies, la cual está incluida en la Colección de Insectos Asociados a Plantas Cultivadas en la Frontera Sur (ECO-TAP-E) de El Colegio de la Frontera Sur (Unidad Tapachula).

Criterios para la elección de los Passalidae como grupo indicador

Los criterios que se usaron son: 1) la estrecha relación a un determinado microclima o microhábitat, asociada a su baja vagilidad, ha propiciado que muchas especies de Passalidae sean endémicas, lo que les ha permitido ser de utilidad como organismos indicadores; 2) los adultos carecen de estacionalidad y por ello están presentes durante todo el año, lo cual hace posible evaluar una zona o área en cualquier época; 3) gracias a más de 30 años de estudios por parte de Pedro Reyes-Castillo, la taxonomía y biogeografía de las especies de Passalidae son bien conocidas, principalmente en Mesoamérica (Castillo y Reyes-Castillo, 2003; Schuster *et al.*, 2000); 4) su facilidad de recolecta en el campo, permite realizar un buen inventario en un periodo corto de tiempo (3 horas hasta 15 días a razón de 5hrs/día). De esta forma, los pasálidos son organismos útiles en la evaluación de los bosques en el afán de priorizar áreas para su conservación (Schuster *et al.*, 2000).

OBJETIVOS

GENERAL

Analizar la diversidad de la familia Passalidae (Coleoptera) en un transecto altitudinal en la región del Soconusco, Chiapas, México.

ESPECÍFICOS

1. Determinar la diversidad gamma de la región del Soconusco, Chiapas, mediante el análisis del inventario faunístico de los pasálidos en Chiapas.
2. Evaluar el uso de transectos lineales como una técnica de muestreo para el estudio de la familia Passalidae.
3. Estimar la diversidad alfa y beta de los pasálidos en cada uno de los sitios de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal.
4. Determinar la influencia de la disponibilidad y las características del tronco (ancho, largo, volumen y estado de descomposición) en la presencia/ausencia, riqueza y abundancia de los pasálidos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El gradiente altitudinal se realizó en la región sociopolítica del Soconusco en el estado de Chiapas y presentó un rango altitudinal desde los 10 hasta los 3000 metros sobre el nivel del mar (Fig. 1). Dentro de este gradiente se eligieron nueve sitios de muestreo que presentaron diferencias en la altura sobre el nivel del mar y el tipo de vegetación (Cuadro 1).

Cuadro 1. Sitios de muestreos localizados en un gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas. El número de las localidades corresponde al de la Figura 1.

Sitio	Localidad	Municipio	Coordenadas geográficas	Altitud (msnm)	Tipo de vegetación
1	Barra de Cahoacán	Tapachula	14° 39' 16" N 92° 21' 23" W	10	Manglar
2	San Antonio	Huehuetán	14° 59' 53" N 92° 26' 25" W	50	Cacaotal
3	Izapa Segunda Sección	Tuxtla Chico	14° 53' 00" N 92° 10' 10" W	260	Cacaotal
4	Rosario Izapa	Tuxtla Chico	14° 58' 30" N 92° 09' 30" W	500	Cafetal
5	Unión Roja	Cacahoatán	15° 02' 43" N 92° 13' 01" W	600	Cafetal
6	El Águila	Cacahoatán	15° 05' 31" N 92° 11' 00" W	1200	Cafetal
7	Benito Juárez El Plan	Cacahoatán	15° 05' 11" N 92° 08' 52" W	1500	Bosque mesófilo de montaña
8	Chiquihuites	Unión Juárez	15° 05' 40" N 92° 06' 30" W	2200	Bosque mesófilo de montaña
9	Papales	Tapachula	15° 07' 00" N 92° 07' 30" W	3000	Bosque de pino-encino

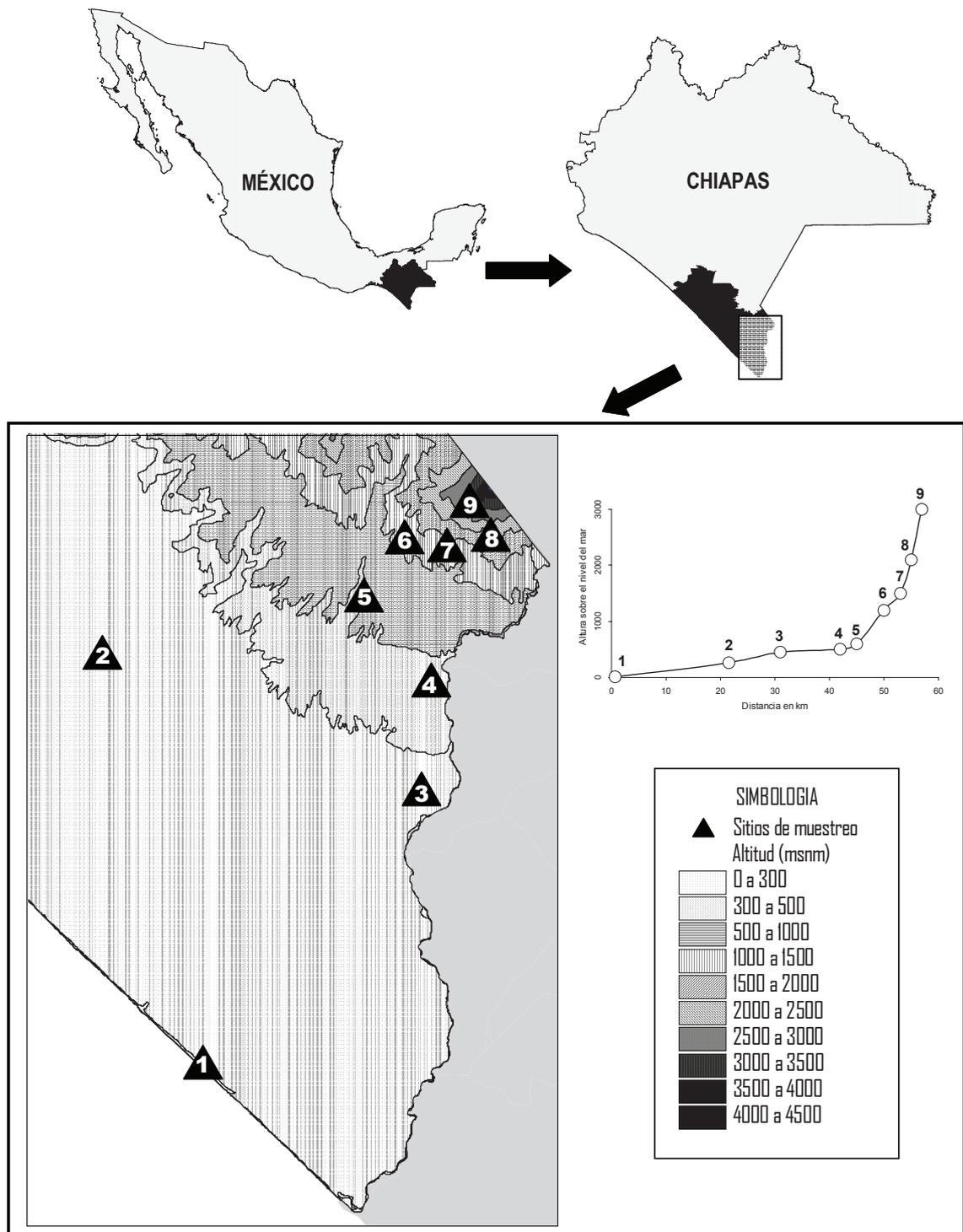


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreos en un gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas.

Análisis del inventario faunístico

El inventario faunístico de los Passalidae de Chiapas consistió en recopilar los registros taxonómicos de la Colección Entomológica (IEXA) del Instituto de Ecología, A. C. y la Colección de Insectos asociados a plantas cultivadas en la Frontera Sur (ECO-TAP-E) de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula. Los registros fueron organizados en una base de datos, teniendo particular interés en su información geográfica (latitud y longitud). Esta información fue geoposicionada en el territorio de Chiapas, para lo cual se dividió al estado en 65 cuadrantes de 40 x 40 km. Posteriormente, los datos se cotejaron con las principales vías de comunicación, usando para ello el Programa Estatal de Ordenamiento Territorial (PEOT, 2004). Toda la información geográfica fue procesada con el programa ArcView GIS 3.3 (Environmental Systems Research Institute, 2002).

Para estimar la riqueza de especies en el estado, se usó el modelo de Clench (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003), por lo que se utilizó a los cuadrantes espaciales como unidad de esfuerzo. Tomando en cuenta la información de los cuadrantes, se estimó la riqueza de especies de Passalidae para Chiapas. La curva de acumulación fue suavizada con 100 aleatorizaciones en el programa EstimateS versión 7.5 (Colwell, 2005) y para efectuar el modelo de Clench se usó el programa Statistica versión 7 (Statsoft, 2004).

Diversidad gamma

Para determinar la diversidad gamma del área de estudio se usó la información generada para el análisis del inventario faunístico. Sin embargo, de manera complementaria, se hizo una revisión de literatura especializada y se tomó en cuenta la información generada en recolectas recientes. La diversidad gamma, que proporcionó un valor de referencia para la evaluación de los transectos lineales, se encuentra sustentada por las tres fuentes de información antes mencionadas.

Transectos lineales

En cada sitio de muestreo se realizaron cinco transectos lineales, los cuales fueron orientados de manera arbitraria, procurando una distancia mayor de 250 metros de cualquier otro transecto. Los transectos lineales tuvieron una longitud de 50 metros en los que se establecieron cinco puntos de muestreos. Los puntos de muestreo se ubicaron cada 10 metros a partir del sitio de inicio (Fig. 2a). Las razones que justifican las particularidades de este muestreo son: 1) que se pueda realizar en un corto periodo de tiempo (2 - 4 días), considerando el esfuerzo de una persona; 2) que el impacto sea menor sobre la fauna saproxilófaga, ya que al examinar la madera muerta en busca de pasálidos, se modifica la disponibilidad de microhábitats adecuados; y 3) que sea factible de realizarse en sitios donde los fragmentos de vegetación son de tamaño muy pequeños (e.g. parcelas de un agroecosistema).

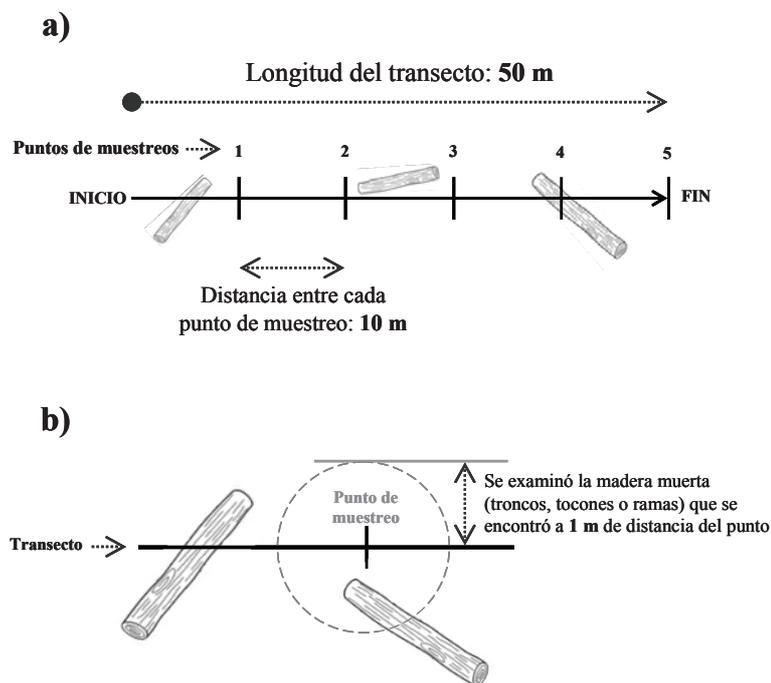


Figura 2. Uso de los transectos lineales: a) ubicación de los puntos de muestreo en el transecto, b) selección de la madera muerta con respecto al punto de muestreo.

Una vez seleccionado cada punto de muestreo, se revisó la madera muerta que se encontró a un metro de distancia del punto de muestreo (Fig. 2b). Es importante mencionar, que cuando la madera se encontraba parcialmente incluida a un metro de distancia, ésta se revisó en su totalidad. Debido a que se evaluó la disponibilidad del recurso, se tomaron en cuenta los puntos de muestreo “vacíos”, es decir, sin madera muerta.

La madera muerta hallada se clasificó en tres categorías: tronco, rama y tocón; midiéndose el ancho y largo de cada una de ellas. Así mismo, se determinó el estado de descomposición en que se encontraban y se calculó el volumen. La determinación del grado de descomposición se basó en los criterios de Castillo y Reyes-Castillo (2003), que indican cinco etapas sucesivas: etapa I, la madera conserva su corteza, es dura y consistente, sólo se puede partir con un herramienta; etapa II, la corteza se desprende con cierta facilidad, la madera continúa consistente y sólo puede ser partida con hacha; etapa III, la madera presenta la corteza suelta o ausencia de ella, es blanda y el hacha penetra con facilidad; etapa IV, la madera en general no presenta corteza, es blanda y podrida por lo que es fácil de desprender manualmente, tiene consistencia fibrosa o esponjosa y esta sobresaturada de agua; etapa V, la madera prácticamente está convertida a humus. El volumen individual se calculó usando la fórmula de un cilindro:

$$Vm = \pi \times r^2 \times h$$

Donde, Vm = volumen individual de la madera, r = radio o ancho de la madera dividido entre 2, h = altura o largo de la madera.

Recolecta de ejemplares

La madera examinada fue revisada minuciosamente en busca de ejemplares adultos de Passalidae. Los ejemplares recolectados fueron sacrificados en cámaras letales con papel absorbente impregnado de acetato de etilo y se conservaron en seco de acuerdo a las técnicas convencionales de

montaje con alfiler entomológico (Castillo *et al.*, 1988; Morón 1984). El material biológico fue depositado en la “Colección de Insectos asociados a plantas cultivadas en la frontera sur” (ECO-TAP) de El Colegio de la Frontera Sur, con duplicados en el Instituto de Ecología, A. C. (IEXA).

A cada uno de los ejemplares se les anotó el lugar y fecha de colecta, número de transecto, punto de muestreo, tipo de madera (tronco, tocón o rama), tipo de vegetación, altura sobre el nivel del mar, coordenadas geográficas y microhábitat (subcortícola, albuduramícola, interfase suelo-tronco). La designación de los microhábitats se hizo conforme la explotación del recurso por parte de los pasálidos, se les denominó subcortícolas a las especies que se encontraban debajo de la corteza, mientras que los albuduramícolas se hallaban en la parte interna de la madera; sin embargo, un tercer microhábitat, ubicado entre la madera y el suelo o detritus, fue denominado interfase suelo-tronco (Castillo y Reyes-Castillo, 1997).

Identificación taxonómica

La determinación de los adultos se realizó siguiendo la terminología propuesta por Reyes-Castillo (1970), apoyándose de las obras de Boucher (1988), Castillo y Reyes-Castillo (1984), Quintero y Reyes-Castillo (1983), Reyes-Castillo (1978), Reyes-Castillo *et al.* (1987), Reyes-Castillo y Castillo (1986), Reyes-Castillo y Schuster (1983), Schuster y Reyes-Castillo (1990), entre otras. Así mismo, se realizaron comparaciones del material colectado con ejemplares de la colección del Instituto de Ecología, A. C. (IEXA) y la corroboración del Dr. Pedro Reyes-Castillo (Investigador del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz), experto en el grupo de estudio.

Evaluación de los transectos lineales

La eficiencia de los transectos lineales como técnica de muestreo se determinó con ayuda de las curvas de acumulación de especies. Los estimadores que se emplearon fueron Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, ICE, ACE y el

modelo de Clench (Halffter *et al.*, 2001; Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Moreno, 2001). Para suavizar las curvas de acumulación y obtener las estimaciones de riqueza se usó el programa EstimateS versión 7.5 (Colwell, 2005) y Statistica versión 7 (Statsoft, 2004). Para evaluar el uso de la técnica de muestreo en el gradiente se usó al transecto lineal como unidad de muestreo, mientras que para evaluar la técnica en uno de los sitios se tomó como unidad de muestreo a cada punto de muestreo de los transectos. En este último caso, se seleccionó al sitio 7 (Benito Juárez) por ser la localidad que cuenta con dos periodos de muestreo (5 transectos lineales y 25 puntos de muestreos en cada uno de ellos), siendo considerada como el sitio mejor muestreado del gradiente altitudinal. La diversidad gamma fue el valor de referencia a nivel de gradiente altitudinal, mientras que la riqueza total del sitio 7 se usó para evaluar a los transectos a nivel de sitio.

Diversidad alfa y beta

La diversidad alfa de cada sitio se calculó con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de equidad de Pielou (J'). Los índices seleccionados ayudaron a conocer el valor de importancia de cada especie y la heterogeneidad que estas presentan (Moreno, 2001).

La diversidad beta se calculó con el índice de Whittaker (β_w), por ser uno de los índices más robustos que mide la proporción de reemplazo de las especies a través de un gradiente ambiental (Moreno, 2001). Con este índice se obtuvo la diversidad beta para el gradiente altitudinal y entre los sitios adyacentes.

Análisis de la madera muerta

Para probar diferencias estadísticas en el ancho, largo, volumen y estado de descomposición entre los sitios se usó la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de 0.05. Así mismo, para determinar si existía una asociación del volumen total de cada estado de descomposición y los sitios muestreados se efectuó un análisis de correspondencia simple. Los análisis se realizaron con el programa Statistica versión 7 (Statsoft, 2004).

Análisis de los pasálidos y la madera muerta

Para discernir cuál de las características de la madera muerta influyen más en la colonización de los pasálidos se realizó un análisis multivariado de componentes principales. Para este análisis se tomaron en cuenta las variables continuas de ancho, largo y volumen. Este análisis se realizó en el programa Statistica versión 7 (Statsoft, 2004).

Mediante un análisis de tablas de contingencia se analizó la asociación de las dos tribus de la familia Passalidae (Passalini y Proculini) con respecto a los estados de descomposición, usando para ello un nivel de significancia de 0.05. El programa que se usó para el análisis fue JMP versión 5.1 (SAS, 2004).

Así mismo, se realizó un análisis de correspondencia simple para asociar las especies de pasálidos con los estados de descomposición y determinar la sucesión ecológica de la madera muerta. El análisis se realizó en el programa Statistica versión 7 (Statsoft, 2004).

RESULTADOS

Análisis del inventario faunístico

En total se analizaron 1300 registros taxonómicos de Passalidae, los cuales indican que la mayor parte de las recolectas se han efectuado en localidades de fácil acceso o cercanas a las principales vías de comunicación, motivo por el cual proporcionan información limitada (Fig. 3). Así mismo, al ubicar los registros taxonómicos en los cuadrantes espaciales, se observa que el Volcán Tacaná es la región con el mayor número de registros y de especies, siendo el sitio mejor estudiado del estado (Figs. 4 y 5).

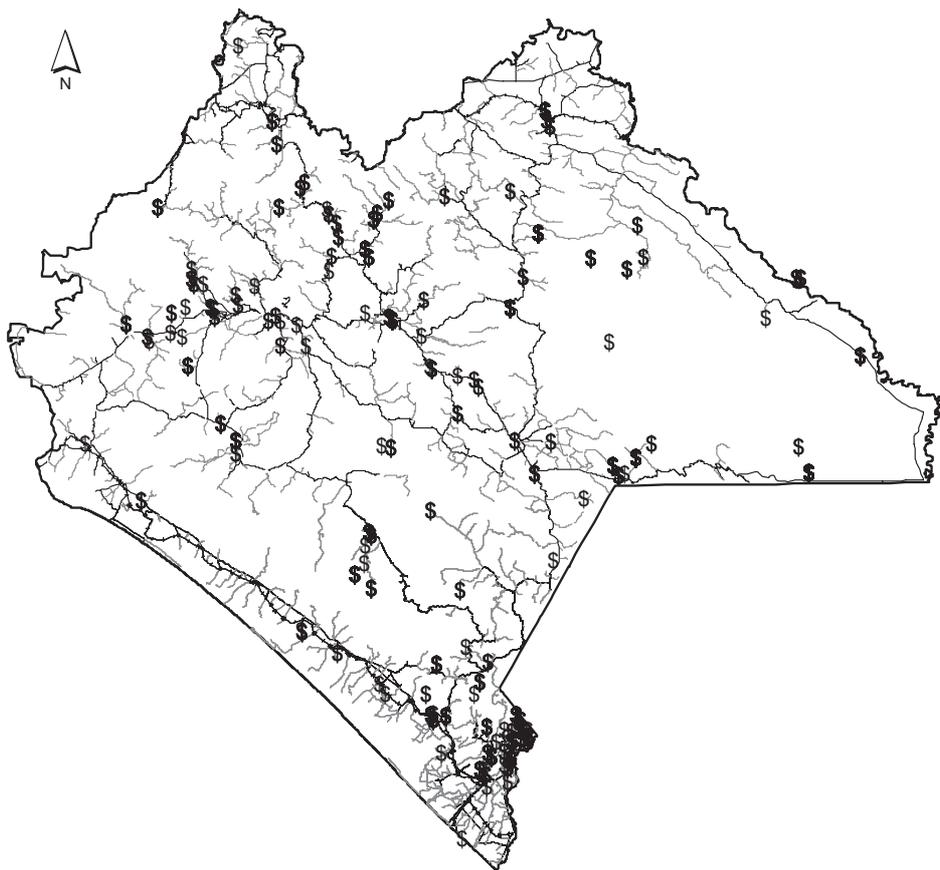


Figura 3. Distribución geográfica de los registros taxonómicos de Passalidae (triángulos negros) y las principales carreteras en Chiapas (líneas).

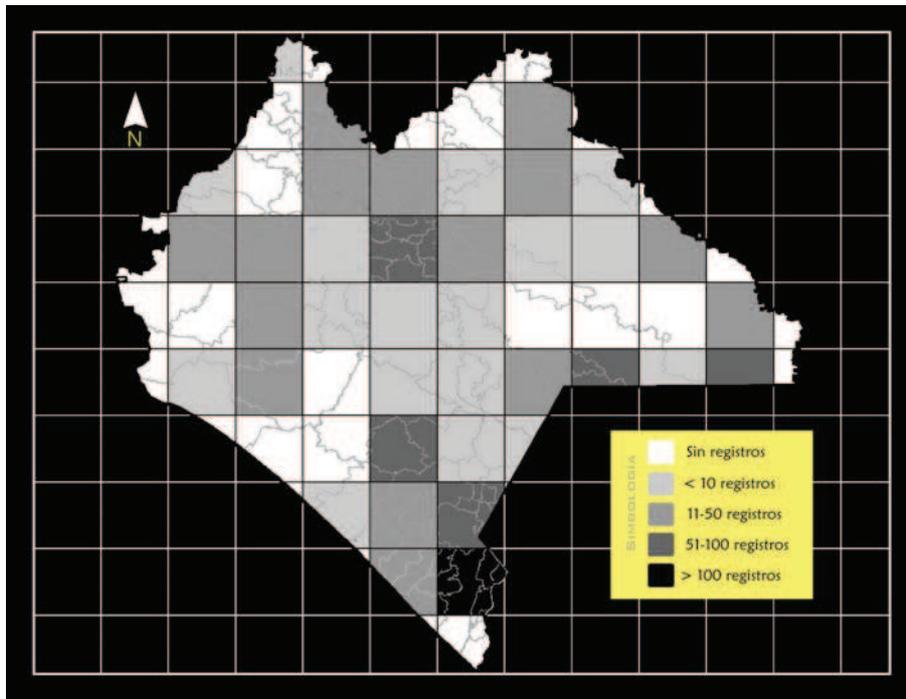


Figura 4. Distribución de los registros taxonómicos de Passalidae en Chiapas.

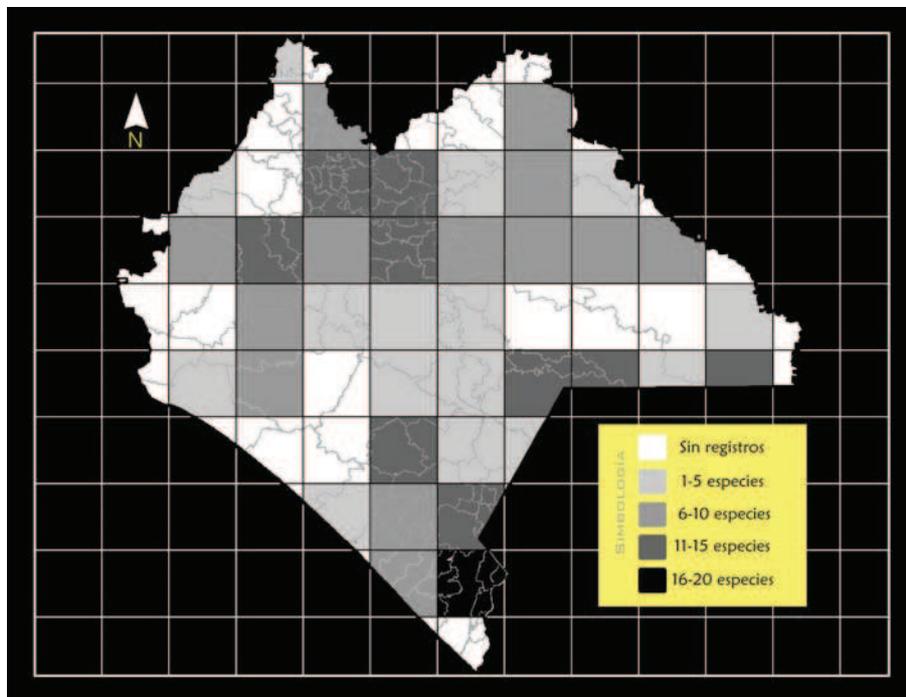


Figura 5. Distribución de la riqueza de especie de Passalidae en Chiapas.

La curva de acumulación de especies indica que el inventario faunístico de los pasálidos en Chiapas dista de ser completo, puesto que la curva no alcanza la asíntota (Fig. 6). De acuerdo a la Ecuación de Clench, se estimó que el número de especies para el estado es de 56, por lo que apenas se ha registrado el 83% de la fauna esperada ($S_{obs}=47$; $R^2=0.991$, $a/b=56$, $pendiente=0.226$). La estimación obtenida se considera muy conservadora, puesto que existe un 25% de cuadrantes sin registros.

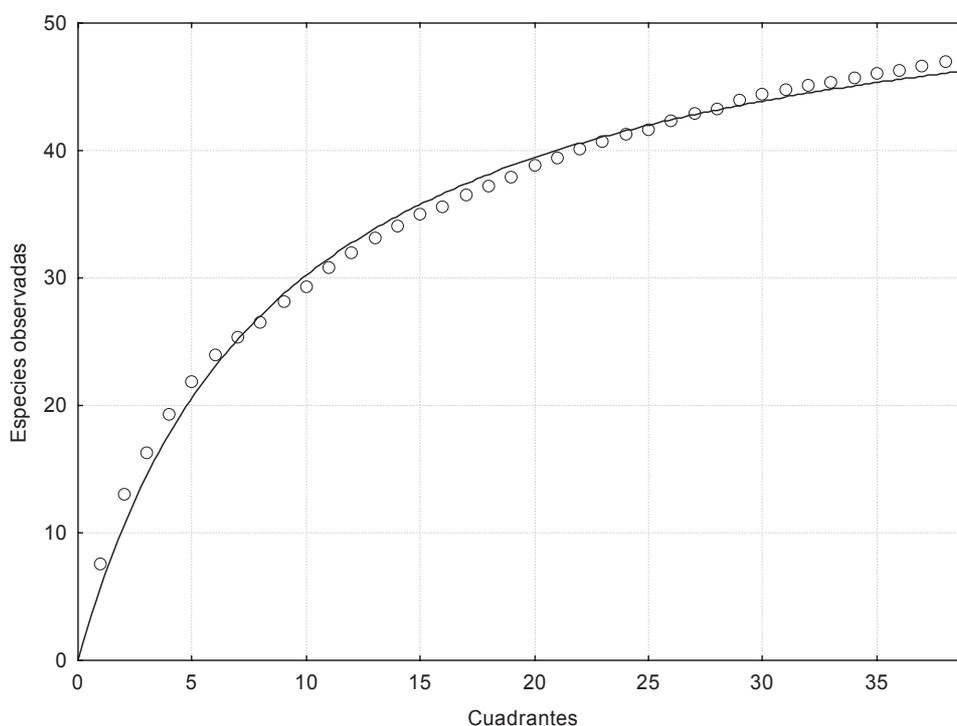


Figura 6. Curva de acumulación de especies para el inventario de los Passalidae en Chiapas, ajustada al modelo de Clench.

Diversidad gamma

La diversidad gamma del gradiente altitudinal en el Soconusco es de 22 especies, las cuales corresponden a 13 géneros y dos tribus de la subfamilia Passalinae (Anexo 1). Esto representa el 40% de las especies y el 72% de los géneros registrados para el estado de Chiapas (Cuadro 2). No obstante, para la evaluación de los transectos lineales únicamente se consideró a 21 especies, ya

que *Ptichopus angulatus* (Percheron, 1835) es una especie que no habita en la madera muerta.

Cuadro 2. Número de especies de la familia Passalidae en el Soconusco y su proporción con respecto a Chiapas.

Géneros	Soconusco	Chiapas
Tribu Passalini	6 spp, 67%	9 spp
<i>Passalus</i> Fabricius, 1792	4	7
<i>Paxillus</i> MacLeay, 1819	1	1
<i>Ptichopus</i> Kaup, 1869	1	1
Tribu Proculini	16 spp, 34%	38 spp
<i>Arrox</i> Zang 1905	0	1
<i>Chondrocephalus</i> Kuwert, 1896	5 ¹	5
<i>Heliscus</i> Zang, 1905	1 ¹	4
<i>Odontotaenius</i> Kuwert, 1896	1	1
<i>Ogyges</i> Kaup 1871	0	3
<i>Oileus</i> Kaup, 1869	1	2
<i>Petrejoides</i> Kuwert, 1891	0	4
<i>Proculus</i> Kaup, 1868	1	3
<i>Pseudacanthus</i> Kaup, 1869	2	2
<i>Spurius</i> Kaup, 1871	1	2
<i>Undulifer</i> Kaup, 1869	1	2
<i>Verres</i> Kaup, 1871	1	3
<i>Veturius</i> Kaup 1871	0	2
<i>Vindex</i> Kaup, 1871	2 ¹	2
<i>Xylopassaloides</i> Reyes-Castillo <i>et al.</i> , 1987	0	2
TOTAL	22 spp, 40%	47 spp

¹ Se incluyen las especies identificadas a nivel genérico.

Evaluación de los transectos lineales

Es importante mencionar que los transectos lineales únicamente registraron a 15 de las 21 especies de la región, representando poco más del 65% de la diversidad gamma (Cuadro 3). Los sitios 7 (Benito Juárez), 8 (Chiquihuites) y 9 (Papales) son los que presentaron los valores más altos en cuanto a número de especies e individuos. Ninguna de las especies recolectadas colonizó la madera

en su última etapa de descomposición (estado V). Así mismo, las especies recolectadas colonizaron los tres hábitats disponibles (Cuadro 6).

Cuadro 3. Especies registradas en los sitios estudiados del gradiente altitudinal.

Especie	Sitio ¹									Estado de descomposición ^{2,3}				Microhábitat ⁴		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	I	II	III	IV	S	A	I
<i>Passalus punctiger</i>		2	1	2	2					1	3	3			x	X
<i>Passalus caelatus</i>						6					2	4		x	x	
<i>Passalus punctatostriatus</i>				5			1					6			x	
<i>Paxillus leachi</i>					2						2				x	
<i>Chondrocephalus debilis</i>								13			2	7	4		x	
<i>Chondrocephalus gemmae</i>								1	6		5	2		x	x	
<i>Chondrocephalus granulifrons</i>								47	1			1	47		x	
<i>Heliscus sp</i>									25			25			x	
<i>Odontotaenius striatopunctatus</i>			18		3					11	3	7			x	
<i>Oileus sargi</i>								5			3	2			x	
<i>Pseudacanthus junctistriatus</i>									5	8	6	7			x	
<i>Pseudacanthus subopacus</i>									6			1	5		x	
<i>Undulifer nigidioides</i>								2				2			x	
<i>Vindex synelytris</i>										2		2			x	
<i>Vindex sp</i>								10	5			8	7		x	
No. especies	0	1	2	2	3	1	5	6	4	2	9	14	3	2	15	1
No. individuos	0	2	19	7	7	6	43	77	17	12	34	76	56	4	173	1

¹ Ver Cuadro 1 para información de los sitios de muestreo; ² De acuerdo a Castillo y Reyes-Castillo (2003); ³ Ninguna especie colonizó madera muerta en estado de descomposición V, por lo que se excluye del cuadro; ⁴ S, *subcortícola*; A, *alboduramícola*; I, *interfase suelo-tronco*.

Cuadro 4. Número de individuos y especies, promedio (\pm DE) por transecto y puntos de muestreos sin datos en el gradiente altitudinal del Soconusco, Chiapas (n = 5 transectos)

Sitio ¹	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Individuos	0	2	19	7	7	6	43	77	17
Especies	0	1	2	2	3	1	5	6	4
Individuos/ transectos	0	0.4 \pm 0.89	3.8 \pm 5.81	1.2 \pm 1.09	1.4 \pm 3.13	1.2 \pm 1.30	8.6 \pm 11.33	15.4 \pm 24.2	2.2 \pm 4.3
Especies/ transectos	0	0.2 \pm 0.44	0.8 \pm 0.44	0.6 \pm 0.54	0.6 \pm 1.34	0.6 \pm 0.54	1.6 \pm 1.14	2.2 \pm 1.48	1.4 \pm 1.67
Puntos de muestreos sin datos	0.8 \pm 1.78	2 \pm 1.22	1.8 \pm 1.48	2.2 \pm 1.64	2.6 \pm 1.34	1.8 \pm 1.09	1.8 \pm 1.30	2.6 \pm 1.14	1.2 \pm 1.30

¹ Ver Cuadro 1 para información de los sitios de muestreo

Al usar los transectos como unidad de muestreo para estimar el número total de especies a lo largo del gradiente, la mayoría de los estimadores no proporcionaron un valor confiable, a excepción de la ecuación de Clench que aporta el valor más aproximado a la diversidad gamma (Cuadro 5).

Cuadro 5. Comparación de la riqueza observada y estimada con la diversidad gamma del gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas.

Taxón	S _{obs} ¹	Chao1	Chao2	Jack1	Jack2	ICE	ACE	Clench	Diversidad gamma
Passalidae	15	15	16	18.9	19	17.6	15	22.7	21
% fauna	71.4	71.4	76.1	90	90.4	83.8	71.4	>100	
Passalini	4	4	4	4.9	5.9	4.4	4	5.61	6
% Passalini	66.7	66.7	66.7	83.0	98.8	74.0	66.7	93.5	
Proculini	11	11	11	13.9	13	12.8	11	17.3	15
% Proculini	73.3	73.3	73.3	92.6	86.6	85.3	73.3	>100	

¹ Número de especies obtenido de los transectos y usado para las estimaciones.

Las estimaciones realizadas con la ecuación de Clench indican que la información reunida en los transectos dista mucho de ser completa, principalmente para la fauna total ($S_{obs}=15$; $R^2=0.999$, $a/b=22.75$, $pendiente=0.126$) y la tribu

Proculini ($S_{obs}=11$; $R^2=0.999$, $a/b=17.3$, $pendiente= 0.099$). Por otro lado, la estimación de la tribu Passalini, con una pendiente menor a 0.1 al final de los muestreos, apenas representa el 72% de la fauna total ($S_{obs}=4$; $R^2=0.997$, $a/b=5.61$, $pendiente= 0.028$) (Fig. 7).

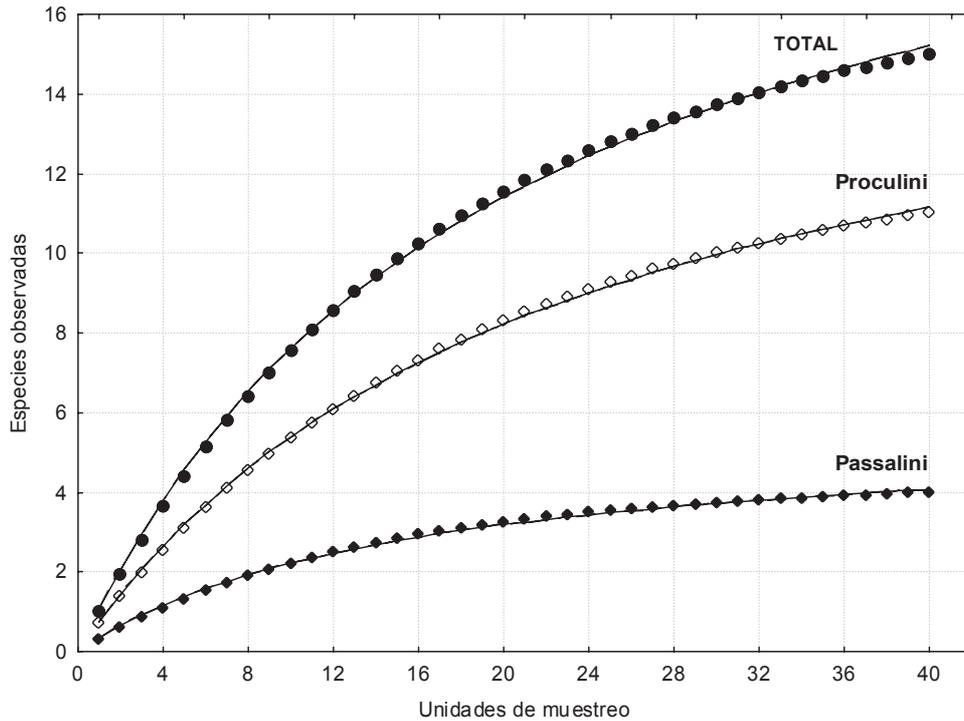


Figura 7. Curva de acumulación de especies para el gradiente altitudinal del Soconusco, Chiapas, ajustada al modelo de Clench.

El sitio 7 (Benito Juárez), permitió evaluar la eficiencia de los transectos para un mismo sitio, siendo la unidad de esfuerzo cada uno de los puntos de muestreo; así mismo, el total de especies registrada en ambos periodos sirvió como valor de referencia para evaluar los estimadores (*riqueza total: 10 especies*). El estimador Jackknife 2 fue el más preciso con los datos obtenidos de ambos transectos, mientras que ICE y Clench lo fueron para el transecto 1. El modelo de Clench sobreestimó la riqueza total del sitio cuando se usó la información del transecto 2, mientras que los estimaciones restantes la subestimaron (Cuadro 6). Las estimaciones realizadas con la ecuación de Clench indican los muestreos aún

son incipientes para este sitio (Transecto 1: $S_{obs}=6$; $R^2=0.999$, $a/b=10.25$, $pendiente=0.237$; Transecto 2: $S_{obs}=5$; $R^2=0.999$, $a/b=12.34$, $pendiente=0.200$) (Fig. 8).

Cuadro 6. Comparación de la riqueza observada y estimada con la riqueza total del sitio 7 (Benito Juárez).

Taxón	S_{obs}^1	Chao1	Chao2	Jack1	Jack2	ICE	ACE	Clench	Riqueza total
Transecto 1	6	6.5	7.44	8.88	10.76	10.18	7.59	10.25	10
% total	60	65	74.4	88.8	100	100	75.9	100	
Transecto 2	5	5	6.44	7.88	9.76	9.2	5.82	12.34	
% total	50	50	64.4	78.8	97.6	92	58.2	>100	

¹ Número de especies obtenido de los puntos de muestreo y usado para las estimaciones.

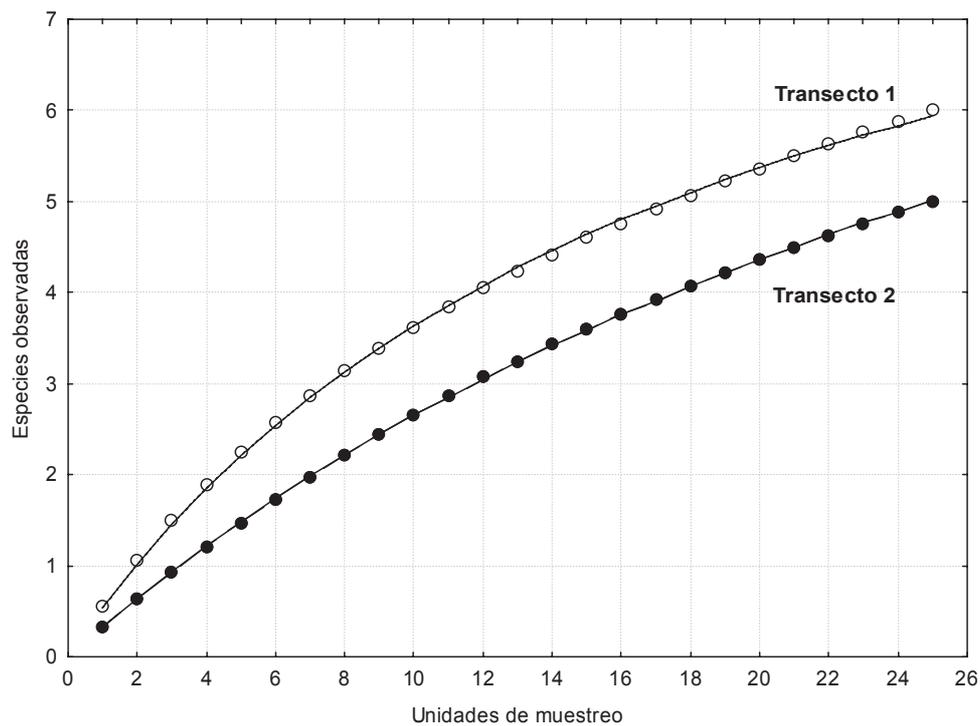


Figura 8. Curva de acumulación de especies para el sitio 7 (Benito Juárez), ajustada al modelo de Clench.

Diversidad alfa y beta

Los sitios 7 (Benito Juárez), 8 (Chiquihuites) y 9 (Papales) presentaron los valores más altos del índice de diversidad de Shannon (H') y una mejor equitatividad (J') que el resto de los sitios. Los sitios 2 (San Antonio) y 6 (El Águila) tuvieron los valores más bajos (Cuadro 7). Al analizar los tipos de hábitats del gradiente, el bosque mesófilo y el cafetal presentaron los valores más altos del índice de Shannon, al igual que una mejor equitatividad. Por su parte, el cacaotal fue el menos representativo del gradiente (Cuadro 8).

Cuadro 7. Índice de diversidad de Shannon-Wiener y equidad de Pielou de los sitios que conforman el gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas.

Sitio ¹	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Individuos	0	2	19	7	7	6	43	77	17
Especies	0	1	2	2	3	1	5	6	4
Diversidad (H')	ND	0	0.33	0.59	1.0	0	1.13	1.21	1.14
Equitatividad (J')	ND	0	0.12	0.22	0.39	0	0.41	0.44	0.42

¹ Ver Cuadro 1 para información de los sitios de muestreo

Cuadro 8. Índice de diversidad de Shannon-Wiener y equidad de Pielou para los tipos de vegetación del gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas.

Hábitat	Manglar	Cacaotal	Cafetal	Bosque mesófilo	Bosque de pino
Número de sitios	1	2	3	2	1
Individuos	0	21	20	120	17
Especies	0	2	5	10	4
Diversidad (H')	ND	0.48	1.54	1.75	1.14
Equitatividad (J')	ND	0.17	0.57	0.64	0.42

El gradiente altitudinal presentó un valor alto de diversidad beta ($\beta_w=1.85$), lo cual indica un alto grado de recambio de especies a lo largo de ella. La diversidad beta calculada entre los sitios adyacentes, mostró un recambio de especies muy importante entre los sitios 5 al 8 (Fig. 9).

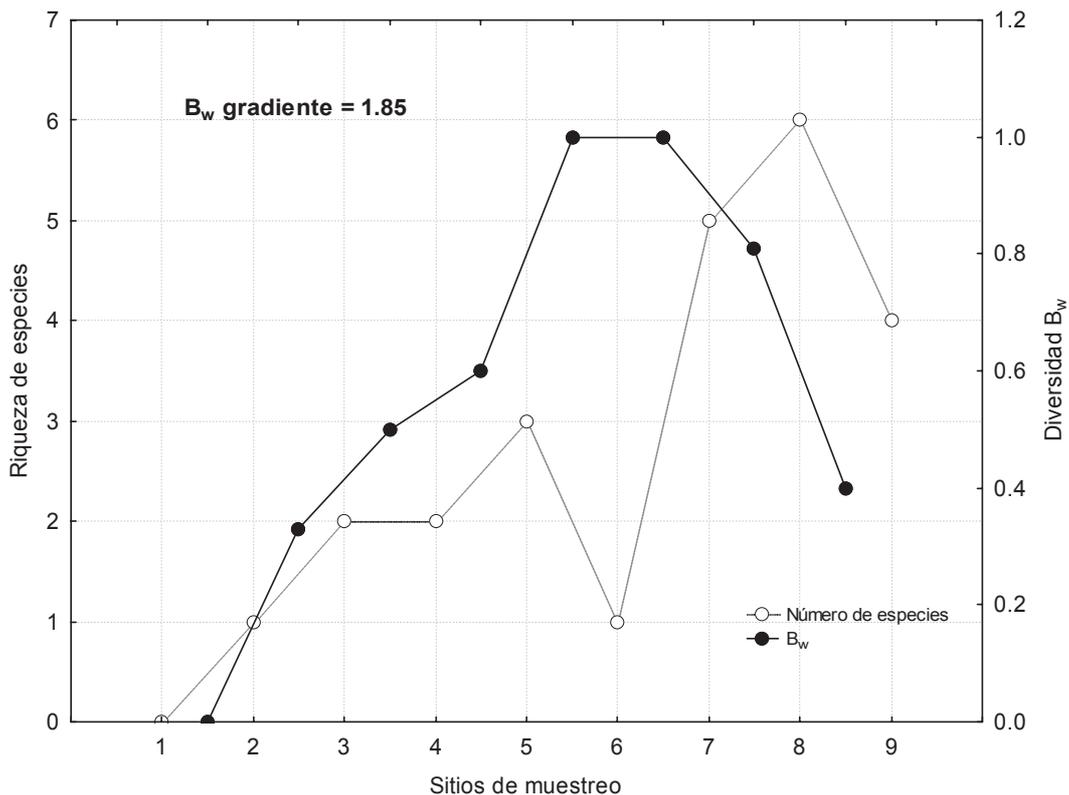


Figura 9. Diversidad beta obtenida en el gradiente altitudinal del Soconusco.

Madera muerta en los sitios

A lo largo del gradiente, se revisaron 224 piezas de madera muerta, los cuales suman 10.54 m^3 de madera examinada. La madera examinada tuvo un promedio de 12 cm de ancho, 1.65 m de largo y un volumen de 0.04 m^3 . Los pasálidos colonizaron el 13.8% de la madera (31 piezas).

La disponibilidad de madera muerta en cada uno de los sitios fue muy variable, con un promedio de 24.8 piezas por sitio. Los sitios 1 y 2 presentaron el mayor número de madera (17.4 y 16.9 %, respectivamente), mientras que el sitio 5

tuvo la menor cantidad de ellas (5.8%). Sin embargo, pese a la gran disponibilidad de madera a lo largo del gradiente, la colonización por parte de los pasálidos fue muy baja (13.8%) (Cuadro 9).

Las tres características consideradas para el análisis de la madera muerta fueron estadísticamente diferentes entre los sitios, teniendo el volumen la mayor variabilidad (prueba Kruskal-Wallis: ancho, $H = 22.85$, $P = 0.0036$; largo: $H = 21.26$, $P = 0.0065$; volumen: $H = 28.40$, $P = 0.0004$) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Disponibilidad de madera y promedio (\pm DE) de las variables del tronco en los sitios del gradiente altitudinal en el Soconusco (n = piezas de madera muerta por sitio).

Sitio ¹	N	Colonizado	%	Ancho (m)	Largo (m)	Volumen (m ³)
1	39	0	0	0.09 \pm 0.08	1.31 \pm 1.26	0.01 \pm 0.02
2	38	2	5.2	0.12 \pm 0.13	1.25 \pm 0.71	0.02 \pm 0.05
3	24	5	20.8	0.16 \pm 0.15	1.20 \pm 0.73	0.05 \pm 0.14
4	15	4	26.6	0.13 \pm 0.14	2.50 \pm 2.07	0.11 \pm 0.24
5	13	1	7.6	0.09 \pm 0.06	1.59 \pm 0.79	0.01 \pm 0.02
6	34	3	8.8	0.08 \pm 0.06	1.65 \pm 1.56	0.01 \pm 0.03
7	21	5	23.8	0.18 \pm 0.14	2.52 \pm 1.70	0.10 \pm 0.16
8	15	7	46.6	0.22 \pm 0.19	2.31 \pm 2.54	0.17 \pm 0.41
9	25	4	16	0.09 \pm 0.05	1.64 \pm 1.40	0.01 \pm 0.01
Total	24.88 \pm 3.44	3.44 \pm 2.18	13.8	0.12 \pm 0.12	1.65 \pm 1.47	0.04 \pm 0.15

¹ Ver Cuadro 1 para información de los sitios de muestreo

Es importante recalcar que los sitios que presentaron los valores promedios más altos de las tres variables analizadas, también presentaron el mayor porcentaje de madera colonizada por pasálidos (sitio 3 (Izapa), 4 (Rosario), 7 (Benito Juárez) y 8 (Chiquihuites)). No obstante, estos sitios mostraron valores medios y bajos con respecto a la disponibilidad de madera.

Teniendo en cuenta el volumen y estado de descomposición de cada pieza de madera, se encontró que los sitios difieren estadísticamente por la madera que se encuentra en estado I (prueba Kruskal-Wallis: Estado I, $H = 15.98$, $P = 0.02$). Los sitios no manifestaron diferencias estadísticas con respecto a los otros estados de descomposición (estado II, $H = 12.49$, $P = 0.13$; estado III, $H = 13.09$, $P = 0.1087$; estado IV, $H = 6.09$, $P = 0.41$). El estado V fue el menos frecuente, representando el 0.89% de las muestras (Cuadro 10).

Cuadro 10. Volumen promedio (\pm DE) de la madera en los diferentes estados de descomposición.

Sitio ¹	Estado de descomposición				
	I	II	III	IV	V
1	0.002 \pm 0.002 (n = 11)	0.009 \pm 0.011 (n = 13)	0.019 \pm 0.026 (n = 13)	0.051 \pm 0.067 (n = 2)	0
2	0.015 \pm 0.023 (n = 23)	0.022 \pm 0.037 (n = 11)	0.025	0.103 \pm 0.178 (n = 3)	0
3	0.021 \pm 0.032 (n = 3)	0.012 \pm 0.014 (n = 8)	0.095 \pm 0.211 (n = 11)	0.049 \pm 0.044 (n = 2)	0
4	0.002 \pm 0.001 (n = 5)	0.434 \pm 0.613 (n = 2)	0.030 \pm 0.036 (n = 6)	0.338 \pm 0.263 (n = 2)	0
5	0.004 \pm 0.004 (n = 8)	0.047 \pm 0.039 (n = 3)	0.028 \pm 0.008 (n = 2)	0	0
6	0.014 \pm 0.030 (n = 23)	0.002 \pm 0.003 (n = 4)	0.032 \pm 0.050 (n = 7)	0	0
7	0.018 \pm 0.024 (n = 3)	0.096 \pm 0.099 (n = 4)	0.115 \pm 0.205 (n = 11)	0.095 \pm 0.105 (n = 2)	0.313
8	0	0.029 \pm 0.064 (n = 7)	0.385 \pm 0.628 (n = 6)	0.089 \pm 0.120 (n = 2)	0
9	0.005 \pm 0.005 (n = 7)	0.021 \pm 0.021 (n = 9)	0.013 \pm 0.020 (n = 3)	0.007 \pm 0.002 (n = 5)	0.007
Total	0.011 \pm 0.021 (n = 83)	0.037 \pm 0.116 (n = 61)	0.090 \pm 0.244 (n = 60)	0.088 \pm 0.139 (n = 18)	0.160 \pm 0.216 (n = 2)

¹ Ver Cuadro 1 para información de los sitios de muestreo

La frecuencia con que se encontró la madera en un determinado estado de descomposición varió entre los sitios, particularmente en el sitio 2 (San Antonio), 5 (Unión Roja) y 6 (El Águila) donde existe una clara tendencia de hallar madera en

estado I (60, 61 y 64% del total por sitio, respectivamente). Los sitios restantes presentaron entre dos o más estados, sin mostrar dominancia de algún estado en particular y con frecuencias menores al 50% de la madera examinada de cada sitio (Fig. 10).

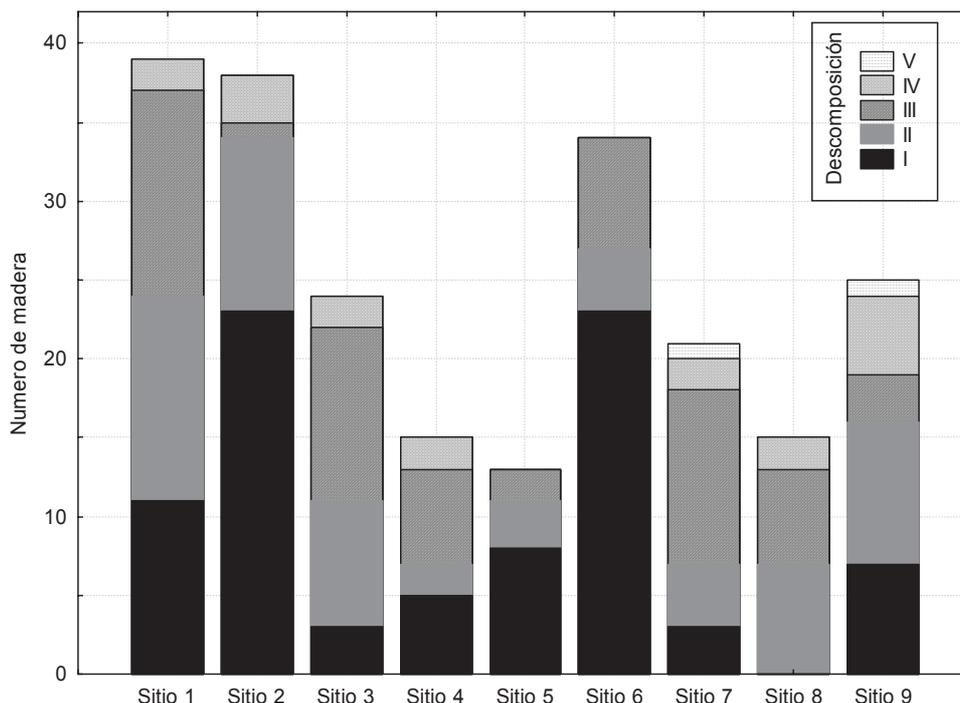


Figura 10. Disponibilidad de madera por estado de descomposición en los sitios de muestreo del gradiente altitudinal en el Soconusco.

Otra diferencia entre los sitios es el volumen total de madera examinada por estado de descomposición (Fig.1). Los sitios 7 (Benito Juárez) y 8 (Chiquihuites) mostraron los mayores volúmenes de madera examinada, con dominancia del estado III (1.26 y 2.31 m³, respectivamente). Mientras que los sitios 5 (Unión Roja) y 9 (Papales), con los menores volúmenes, fueron representados principalmente por el estado II (0.14 y 0.19 m³ para cada sitio). El sitio 3 (Izapa) tuvo gran parte de su volumen examinado en estado III (1.04 m³), mientras que el sitio 6 (El

Águila) presentó al estado I como dominante (0.32 m³). El resto de los sitios no mostraron una clara dominancia en algún estado de descomposición.

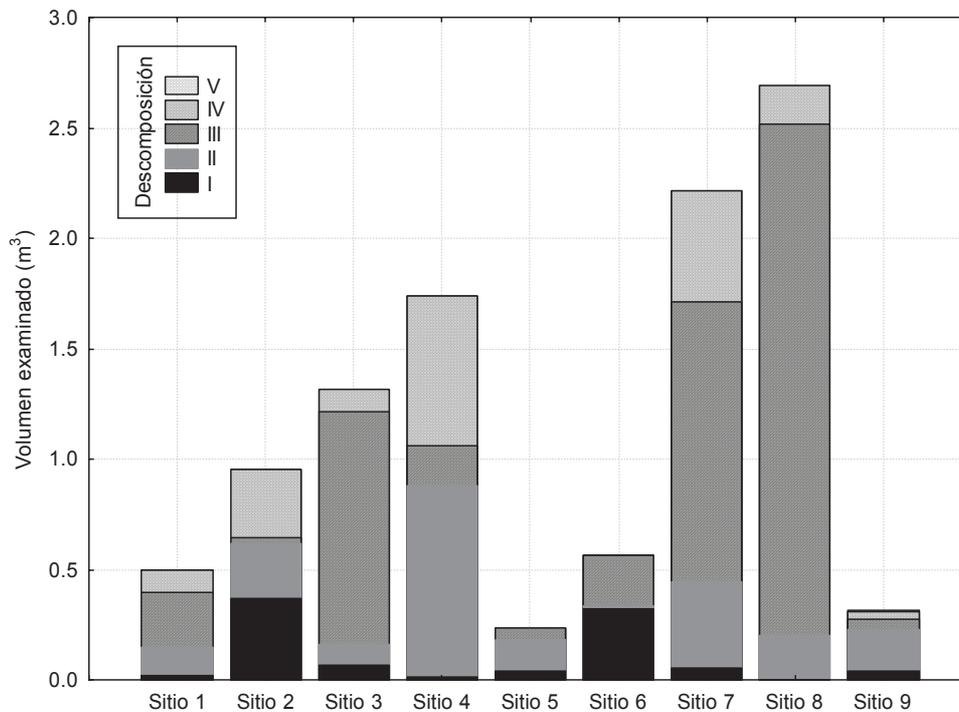


Figura 11. Volumen de madera examinada por estado de descomposición en los sitios de muestreo del gradiente altitudinal en el Soconusco.

El análisis de correspondencia simple demostró que es posible distinguir dos grupos bien definidos con respecto al volumen total examinado y su estado de descomposición. Un grupo formado por los sitios 2 (San Antonio) y 6 (El Águila), caracterizado por tener un mayor volumen de madera en estado I. Un segundo grupo se integró por dos pequeños conjuntos, que se diferenció por tener mayor proporción de madera en estado III (conjunto con dos sitios) y en estados II y IV (conjunto con tres sitios). Los sitios 1 (Cahoacán) y 7 (Benito Juárez) se encontraron intermedios entre ambos conjuntos del segundo grupo, mientras que el estado V no fue característico de ningún sitio (Fig. 12).

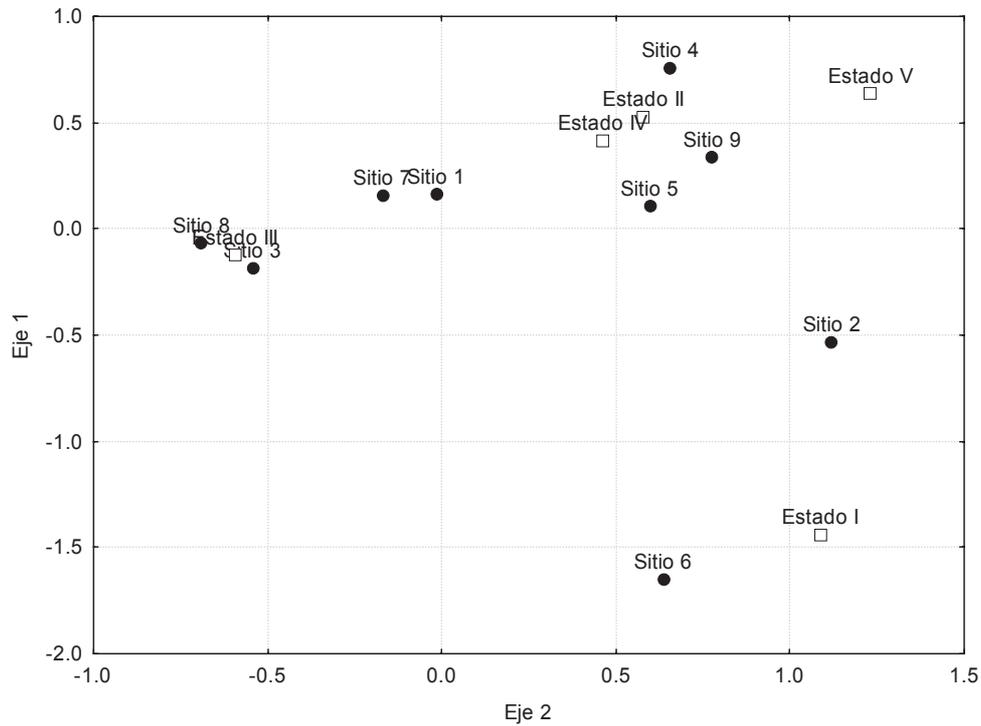


Figura 12. Análisis de correspondencia de los sitios muestreados respecto al volumen total de madera examinada y su estado de descomposición.

Los sitios 7 (Benito Juárez) y 8 (Chiquihuites) presentaron el mayor número de troncos (2.2 y 2.37 m³), lo cual coincidió con un mayor número de individuos y de especies de pasálidos. Contrastante a lo anterior, los cinco sitios de baja altitud del gradiente mostraron una dominancia de ramas, y tanto el número de individuos como de especies fue menor. No obstante, una mayor presencia de troncos o de ramas no es la determinante para un aumento o disminución en el número de individuos y especies de pasálidos, tal como se observó en los sitios 6 (El Águila) y 9 (Papales) (Fig.13).

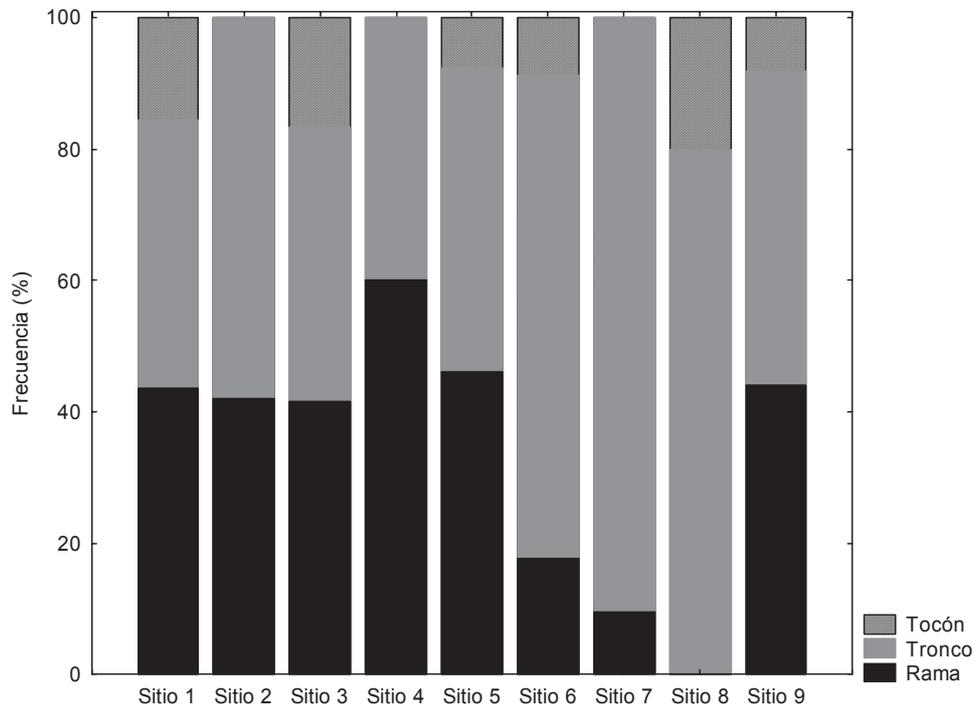


Figura 13. Frecuencia de ramas, troncos y tocones en los sitios de muestreo del gradiente altitudinal en el Soconusco.

Pasálidos y madera muerta

El análisis de componentes principales reveló que la colonización de los pasálidos no responde a ningún patrón definido con relación a las variables ancho, largo y volumen (Fig. 14). Los valores Eigen obtenidos indican que los dos componentes principales explican el 90% de la información contenida en las variables (Cuadro 11). El volumen es la variable que probablemente mejor explica la colonización de los troncos (Cuadro 12).

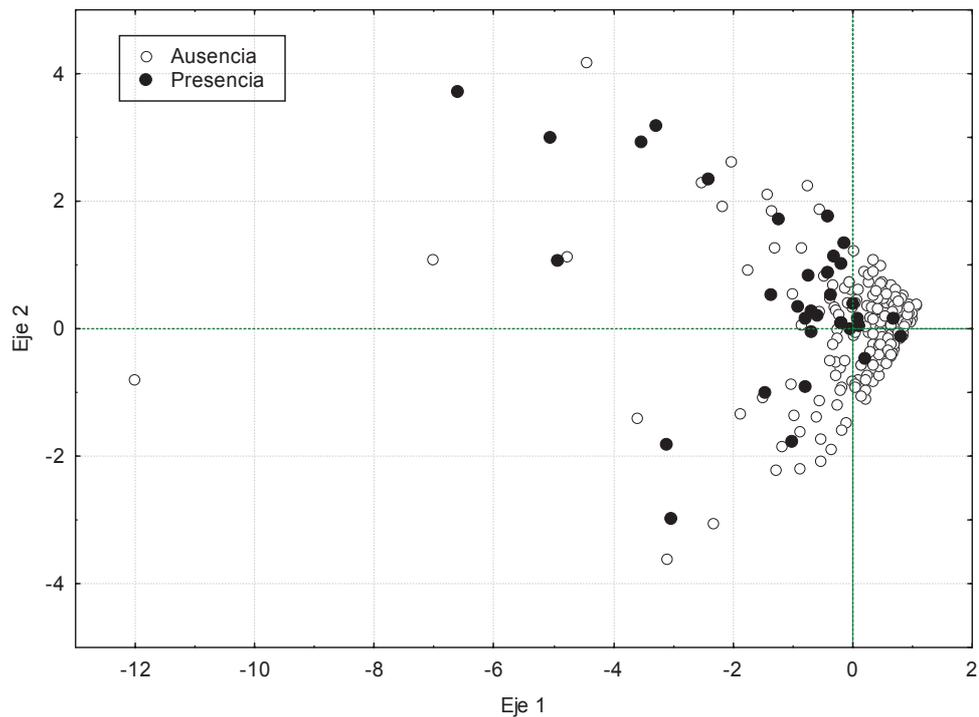


Figura 14. Ordenación de la madera muerta de acuerdo a las variables medidas y su relación con la presencia o ausencia de Passalidae.

Cuadro 11. Resultado de los componentes principales obtenidos.

Componente	Eigenvalor	% del total	% acumulado
1	1.866215	62.20715	62.2072
2	0.836500	27.88335	90.0905

Cuadro 12. Importancia de las variables estudiadas mediante el análisis de componentes principales.

Variable	Factor 1	Factor 2
Ancho	-0.779639	0.545342
Largo	-0.651922	-0.732019
Volumen	-0.912894	0.057016

Es importante mencionar que el estado de descomposición de la madera si determinó la colonización de los Passalidae, marcando diferencias estadísticas en

las dos tribus estudiadas ($\chi^2 = 10.11$, $gl = 3$, $P = 0.017$). La tribu Passalini mostró una preferencia por el estado III y II, sin colonizar madera en estado IV. Por su parte, los Proculini fueron más dependientes del estado III y IV, aunque pueden colonizar madera en estado I y II. De esta forma, se determinó que los Passalini prefieren los primeros estados de descomposición, mientras que los Proculini prefieren colonizar madera en avanzado estado de descomposición (Fig. 15).

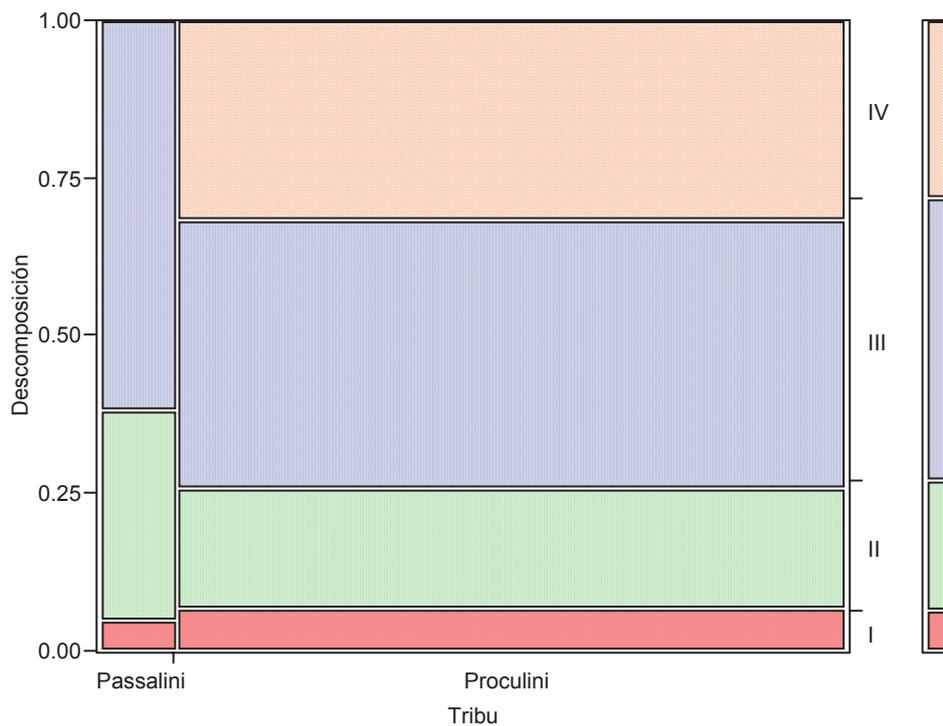


Figura 15. Análisis de la relación de las tribus de Passalidae y los estados de descomposición, mediante el uso de tablas de contingencia.

Mediante un análisis de correspondencia, fue posible determinar la preferencia ecológica de las especies de Passalidae en cuatro de los cinco estados de descomposición (Fig. 16). La especie *Odontotaenius striatopunctatus* se halla preferentemente en madera en estado I, mientras que *Chondrocephalus granulifrons* y *Pseudacanthus subopacus* prefieren la madera en estado IV. El estado II y III se encuentra caracterizado por 12 especies de pasálidos, agrupando la mayor parte de las especies.

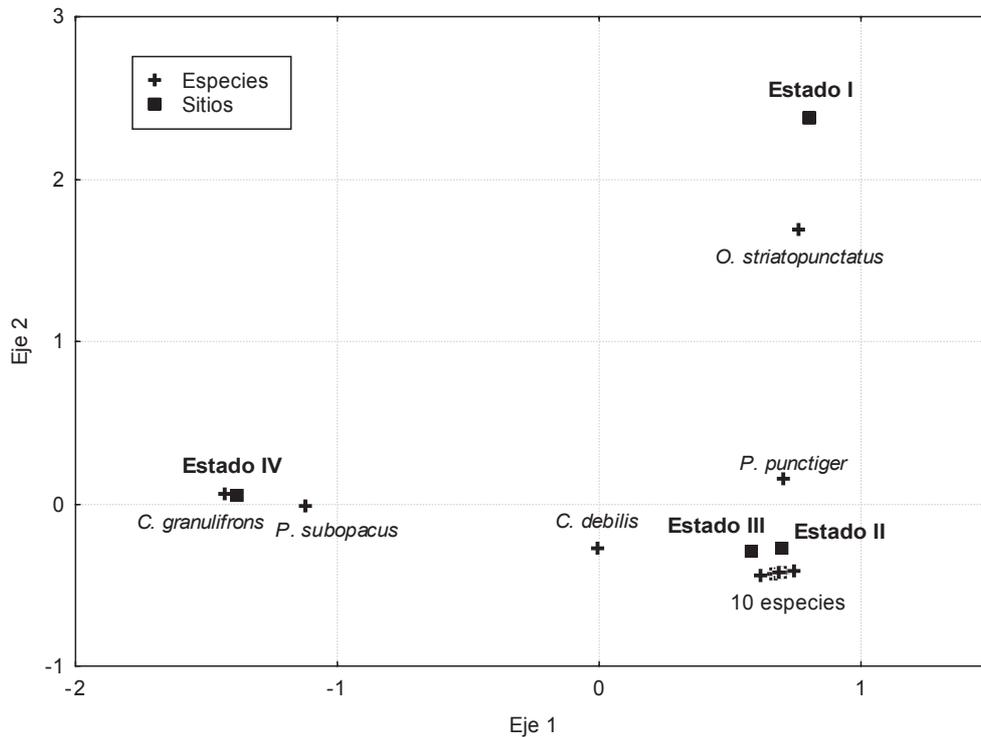


Figura 16. Ordenación de los estados de descomposición de acuerdo a las especies de Passalidae que la colonizan, mediante un análisis de correspondencia.

El microhábitat mejor explotado fue el albuduramícola con el 97% de los individuos y la totalidad de especies. Por su parte, el uso del microhábitat subcorticícola fue registrado en dos ocasiones (*Passalus caelatus* en sitio 6 (El Águila) y *Chondrocephalus gemmae* en sitio 8 (Chiquihuites)), mientras que la interfase suelo-tronco una sola vez (*Passalus punctiger* en sitio 2 (San Antonio)).

DISCUSIÓN

Diversidad gamma

Considerando la información recabada en las colecciones del IEXA y ECO-TAP-E, además de la literatura consultada y los datos de recolectas recientes, se determinó que la fauna de Passalidae del gradiente altitudinal en el Soconusco, es uno de los sitios mejor estudiados de Chiapas, inclusive de México. El resultado obtenido a través del ajuste de la curva de acumulación indica que es poco probable que la lista de especies pueda incrementarse en los próximos años.

La especie *Verres corticicola* (Truqui, 1857), que ha sido citada por Morón *et al.* (1988) para la región del Soconusco, ha quedado excluida de la diversidad gamma. Reyes-Castillo (2005) no considera su distribución hacia esa parte del estado, por lo que se toma con cautela el registro de Morón *et al.* (1988). La colección IEXA tiene un registro taxonómico de esta especie para una localidad cercana (Acapetahua); no obstante, debido a incongruencias con los datos de colecta se recomienda confirmar su presencia en la región.

De las especies encontradas, existen ejemplares de los géneros *Chondrocephalus* y *Vindex* sin identidad específica, por lo que es necesario revisar a profundidad material biológico de Guatemala, y de esta forma, indicar si se tratan de nuevas especies para la ciencia. Por otra parte, la especie no identificada del género *Heliscus*, si constituye una especie nueva para la ciencia. Esta especie se encuentra más emparentada con *Heliscus tropicus* (Percheron, 1835), integrante del género con mayor dispersión en México. No obstante, diferencias en el clípeo y tamaño y forma del edeago, más la discontinuidad en su distribución geográfica, permiten distinguir a ambas especies (Reyes-Castillo, 2005).

El pasálido *Ptichopus angulatus* (Percheron, 1835) es una especie que no coloniza madera en estado de descomposición, por lo que vive y se reproduce únicamente en los detritus de los hormigueros de *Atta mexicana* (Reyes-Castillo, 2005). De esta forma, no se incluyó para evaluar las estimaciones realizadas en el trabajo, puesto que el uso de transectos lineales la excluye.

Evaluación de los transectos

Los resultados indican que la ecuación de Clench es el mejor estimador de la riqueza específica para el estudio de los Passalidae, ya que estimó de manera certera el número de especies para el gradiente altitudinal y el sitio 7 (Benito Juárez). Cabe mencionar que para el sitio 7, Jacknife 2 y ICE también estimaron de manera precisa la riqueza esperada, pero no así la riqueza del gradiente altitudinal, por lo que se descarta el uso de estos estimadores.

Jiménez-Valverde y Hortal (2000), así como Moreno y Halffter (2000), recomiendan utilizar el modelo de Clench en situaciones donde el área de estudio es extensa y la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario disminuye conforme se adquiere mayor experiencia en el método de muestreo y el grupo de estudio. Así mismo, se considera muy pertinente utilizar este modelo cuando se trabaja con diferentes comunidades o paisajes, o bien, áreas con diferentes grados de perturbación (Moreno y Halffter, 2000). Puesto que los pasálidos y el uso de los transectos lineales para su muestreo cumplen con las recomendaciones antes mencionadas, las estimaciones obtenidas con el modelo de Clench resultan ser muy eficaces.

En Colombia, Amat-García y Reyes-Castillo (1995) sugirieron el uso de los transectos lineales para el muestreo de pasálidos, principalmente en estudios de diversidad. Sin embargo, debido a la gran extensión de los transectos que ellos proponen (4000 m²), su uso se dificulta en sitios como las laderas del Volcán Tacaná, donde la creciente fragmentación y las condiciones abruptas del terreno, impiden la realización de nuevas réplicas de muestreo. Más recientemente, estos investigadores usaron la curva de rarefacción de Coleman para estimar la riqueza de pasálidos en otras localidades de Colombia, definiendo como unidad de esfuerzo a los troncos examinados (Amat-García y Reyes-Castillo, 2002). No obstante, puesto que la selección de troncos en campo no fue totalmente azarosa y dependió en mucho de la experiencia de los investigadores (MacVean y Schuster, 1981), se considera que existe un sesgo que influye sustancialmente en las estimaciones de la riqueza.

Algunos autores han utilizado como herramienta adicional en la búsqueda y selección de madera muerta, las unidades de tiempo (Chamé-Vázquez *et al.*, 2007; Schuster *et al.*, 2000). Si bien representa una buena alternativa, también conlleva un sesgo en la selección de la madera muerta. Castillo y Lobo (2004), realizan estimaciones de riqueza considerando al número de individuos como unidad de esfuerzo, aunque no consideran de importancia la manera en que se deben de seleccionar los troncos.

Es importante mencionar que el uso de los transectos lineales, tal como se ha propuesto, no solo brinda la información suficiente para realizar estimaciones de riqueza, sino que también permite hacer comparaciones sobre la disponibilidad y calidad de la madera muerta, además de dar información sobre las interacciones existentes entre la diversidad de estos coleópteros y el hábitat que utilizan. De esta forma, la propuesta de muestreo se vuelve más necesaria e imprescindible en trabajos de diversidad y monitoreo biológico.

Los datos obtenidos recomiendan usar los transectos lineales y el modelo de Clench de manera conjunta, siempre y cuando, el 35% de los transectos o puntos de muestreo tengan registros de pasálidos. La importancia de esta recomendación recae sobre la escala a la que se realiza el estudio, puesto que entre más pequeña sea la escala, menor es la unidad de esfuerzo considerada.

Diversidad alfa y beta

El sitio 1 (Cahoacán), que posee como vegetación dominante el manglar, no provee las condiciones necesarias para que los pasálidos puedan colonizar la madera muerta que en ella se encuentran (Reyes-Castillo *et al.*, 2006). Las termitas (Isoptera) y hormigas (Hymenoptera: Formicidae) ocuparon el 36% de los puntos de muestreo del sitio 1, que junto a los macro-coleópteros, son consideradas uno de los grupos de mayor importancia en la desintegración de la madera muerta (Morón y López-Méndez, 1985; Morón *et al.*, 1988).

La diversidad alfa de los pasálidos presentó valores diferentes en todo el gradiente altitudinal, mostrando una alta riqueza y abundancia en altitudes

intermedias (1500-2200 m snm), disminuyendo considerablemente en las zonas bajas (<1200) y altas (>3000). Este mismo comportamiento fue mencionado por Schuster y Cano (2005) al estudiar los ensambles de pasálidos en 37 localidades de bosque nuboso de Mesoamérica Nuclear (Istmo de Tehuantepec hasta Depresión Nicaragüense). La diversidad alfa de los sitios apenas constituye una pequeña parte de la diversidad gamma, por lo que el recambio de especies fue muy alto (Jankowski *et al.*, 2008), no solo a lo largo de todo el gradiente sino también entre cada uno de los sitios, siendo más importante el observado entre los 600 y 1500 m snm.

La diversidad alfa y beta del gradiente no responde a un solo factor (altura sobre el nivel del mar) sino que constituye una serie de factores que confluyen en la región del Soconusco. Entre éstos factores se encuentran el patrón de distribución natural de las especies de Passalidae, tipo de vegetación, temperatura e impacto humano (Jankowski *et al.*, 2008; MacVean y Schuster, 1981; Schuster y Cano, 2005).

Los pasálidos presentan dos patrones de distribución en la Zona de Transición Mexicana, el Neotropical Típico y Mesoamericano de Montaña, ambos de origen sudamericano antiguo y moderno, respectivamente (Reyes-Castillo, 2005; Schuster y Cano, 2005). El neotropical típico lo constituyen las especies de la tribu Passalini, que tiene una mayor distribución en las tierras bajas, el pie de monte y la periferia del altiplano, con una distribución altitudinal menor a los 1500 m snm y correlacionados con bosques tropicales húmedos. Por su parte, el mesoamericano de montaña, típico de la tribu Proculini, se distribuye en los sistemas montañosos por arriba de los 1000 m snm (con excepciones que llegan hasta los 300 m snm). La fauna del Soconusco presentó este comportamiento, a excepción de *Odontotaenius striatopunctatus* (Percheron, 1835), especie de la tribu Proculini de amplia distribución en México, sobre todo en la partes bajas del gradiente (260-600 m snm).

De los hábitats presentes, el bosque mesófilo de montaña (bosque nuboso por Schuster y Cano 2005), presente entre los 1400 y 2800 m snm constituye uno

de los tipos de vegetación más importantes para la fauna de pasálidos, tal como lo sugieren Castillo y Reyes-Castillo (2003). El bosque mesófilo de montaña, que formaba un corredor continuo de dispersión entre los volcanes de América Central, fue fragmentado por las fluctuaciones climáticas Post-Pliocénicas, favoreciendo la evolución y diversificación de diferentes taxones, que reflejan el alto grado de endemismo de áreas como el Volcán Tacaná (MacVean y Schuster, 1981; Micó *et al.*, 2006; Schuster y Reyes-Castillo, 1990).

MacVean y Schuster (1981) indican que la temperatura es una variable importante asociada con la altura sobre el nivel del mar e influye en la distribución del bosque mesófilo de montaña y en la de los pasálidos. Este efecto es determinado por la transición entre los climas tipo A y tipo C (García, 1973, según el sistema climático de Köppen). Específicamente, para el gradiente altitudinal del Soconusco, esta transición debe situarse entre los 1400 y 1600 msnm, similar a lo señalado por MacVean y Schuster (1981) para localidades de Guatemala.

El impacto humano también juega un papel muy importante en la diversidad de pasálidos, especialmente en sitios como el Soconusco, donde el cultivo extensivo de café y cacao han reemplazado a los bosques y selvas (Morón, 1987). Este proceso puede tener su principal efecto sobre la disponibilidad y distribución de la madera muerta, aunque existen evidencias en las que ciertas especies o poblaciones son afectadas cuando los organismos desean colonizar nuevos sitios, ya que la distancia entre los hábitats disponibles puede ser mayor y el número de estos hábitats puede ser modificado (Galindo-Cardona *et al.*, 2007). Sin embargo, dicha conversión de hábitats no necesariamente implica una pérdida en la biodiversidad, puesto que los nuevos hábitats pueden proveer las condiciones necesarias para su preservación y mantenimiento (Pineda *et al.*, 2005). Este es el caso de los Coleoptera Scarabaeoidea en el Soconusco, que alberga un total de 130 especies de escarabajos, muchos de los cuales poseen distribuciones geográficas y ecológicas bastante restringidas (Morón, 2003). No obstante, es necesario obtener toda la información disponible, ya que existen grupos taxonómicos en los que no se conoce su respuesta ante tal conversión del hábitat.

Pasálidos y madera muerta

El número de piezas y volumen total de madera examinada de los cafetales estudiados difiere al obtenido por Morón *et al.* (1988) en los cafetales situados entre 420 a 980 msnm del Soconusco. Los resultados mostraron que la disponibilidad de madera fue tres veces mayor con apenas el 8.7% del volumen examinado hace 20 años; al igual que el volumen, el número de ejemplares adultos de pasálidos colectados fue menor, representando poco menos del 4% (20 individuos). No obstante, el número de especies fue similar al encontrado por Morón *et al.* (1988), compartiendo tres especies de las cinco encontradas. Se determina que los cafetales del Soconusco pueden estar habitados por nueve especies de Passalidae.

El 19.5% de los troncos fue ocupado por pasálidos, siendo una cifra menor al registrado en dos localidades de México (Los Tuxtlas, Veracruz y El Suspiro, Chiapas), una de Perú (Tingo María) y otra de Brasil (Manacapuru, Amazonas). Únicamente la localidad de Cañas en Costa Rica presentó un bajo porcentaje de colonización (Castillo y Reyes-Castillo, 2003). Las diferencias en la disponibilidad de madera, volumen total examinado y colonización de los pasálidos entre los sitios antes mencionados, podría estar determinada por el tipo de vegetación, tipo de suelo, grado de perturbación y prácticas forestales tradicionales, afectando no sólo a los pasálidos sino a toda la comunidad de insectos saproxilófagos (Míss y Deloya, 2007).

De igual forma, la variación en el ancho, largo y volumen de la madera de los sitios muestreados, puede estar influida por los factores antes mencionados. Gran parte de ellos tienen valores inferiores al promedio general, destacando el sitio 7 (Benito Juárez) y 8 (Chiquihuites) con los valores más altos, indicando que los hábitats mejor conservados ofrecen las condiciones adecuadas para la dispersión y colonización de los pasálidos. Lachat *et al.* (2006) indican que las tallas de la madera no son el único factor determinante, sino que también el estado de descomposición y su respectivo volumen, siendo aspectos muy importante para el sostenimiento de la fauna saproxilófaga como los Passalidae.

Así mismo, se determinó que una mayor frecuencia y volumen de madera en el estado III y II permiten que la diversidad de pasálidos se incremente, mientras que si existe una mayor presencia de madera en estado I, la diversidad se ve disminuida. Con ello, se reafirma que los sitios 7 y 8 son los hábitats con mayor diversidad, mientras que el sitio 2 (San Antonio) y 6 (El Águila), con la mayor presencia de madera en estado I, registraron a una sola especie (*Passalus punctiger* Lepeletier & Serville, 1825 y *P. caelatus* Erichson, 1847, respectivamente).

Puesto que los pasálidos prefieren colonizar troncos y no ramas o tallos muertos (Castillo y Reyes-Castillo, 2003), se observa que la mayor abundancia de troncos en los sitios 7 y 8 también se relaciona con la mayor diversidad de pasálidos; así mismo, los sitios con una mayor presencia de ramas mostraron una baja diversidad. Las observaciones de campo testifican que la mayor presencia de ramas se debe al manejo agronómico que se le da a los cacaotales y cafetales, principalmente para los sitios 2, 3, 4 y 5. De esta forma, se determina que los cambios en la estructura y composición de la vegetación original, pueden afectar a mediano y largo plazo la diversidad de los pasálidos en la región (Castillo y Lobo, 2004).

Grove (2002) señala, que la disponibilidad de madera y la calidad en que esta se encuentra, son los elementos más importantes en la diversidad de los insectos saproxilófagos. Los resultados obtenidos indican que la disponibilidad de madera, por si sola, no es un factor clave en la colonización de los pasálidos, sino que la calidad de la madera es fundamental para su diversidad.

De esta forma, se determina que la diversidad de pasálidos se incrementa conforme: 1) las tallas de la madera muerta son mayores, 2) exista una gran disponibilidad de madera en diferentes estados de descomposición, 3) y las prácticas agronómicas y forestales mantengan la estructura y composición de la vegetación original. Respecto al primer punto, se ha observado que existe una disminución en las tallas de la madera (principalmente en volumen y ancho), lo cual no permite que exista una mayor heterogeneidad de microhábitats,

disminuyendo la capacidad de que especies especialistas se establezcan. Así mismo, reduce la estabilidad microclimática, principalmente porque la madera de tallas mayores no se descompone de igual forma (Grove, 2002; Míss y Deloya, 2007). Esto es fundamental, porque permite que varios microhábitats puedan ser de un hábitat (Rivera-Cervantes y Morón, 1992). De igual forma, el manejo agronómico de los cafetales y cacaotales, tales como el aclareo de los bosques, la poda, la remoción de la madera derribada y la supresión de la sombra, pueden afectar las poblaciones de insectos saproxilófagos como los pasálidos (Morón, 2003).

En México, más del 90% de las poblaciones rurales utilizan la madera como combustible, que si bien no causa la deforestación de los bosques, si modifica los ecosistemas naturales (Masera, 1993). Se ha observado que la madera muerta es recolectada sistemáticamente por las comunidades rurales, hasta el punto en que la materia vegetal muerta se agota y los pobladores derriban árboles vivos (Challenguer, 1998). Este fenómeno no se considera un caso aislado de nuestro sitio de estudio, puesto que gran parte de la madera registrada en las partes bajas del gradiente tenían como destino final su uso como leña, especialmente la madera en estado I. Dado el efecto acumulativo de estas prácticas, la dinámica natural de la reintegración de los nutrientes al suelo está cambiando, causando inevitablemente un empobrecimiento de la biodiversidad (Lachat *et al.*, 2006).

La importancia del área de estudio en cuanto a su biodiversidad (Micó *et al.*, 2006; Schuster *et al.*, 2000) sugiere que se realice un uso y manejo sustentable de los recursos naturales de la región. Afortunadamente, se cuenta con la presencia de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, que si bien alberga una gran parte de la biodiversidad, aún excluye a elementos y procesos ecológicos de gran importancia. Es recomendable generar nuevos conocimientos, e integrar los ya existentes, para la conservación de la biodiversidad en el Soconusco.

CONCLUSIONES

La diversidad gamma de la región del Soconusco se compone de 22 especies, 13 géneros y dos tribus de la subfamilia Passalinae.

Los transectos lineales constituyen una buena técnica de muestreo para la familia Passalidae, ya que proporcionan información para estimaciones de riqueza y permite comparaciones entre sitios sobre la disponibilidad y calidad de la madera muerta.

La diversidad alfa fue muy variable entre los sitios, presentando valores altos en sitios de mayor altitud (1500-3000 msnm) y en hábitats como el cafetal y bosque mesófilo. Por su parte, la diversidad beta indicó un gran recambio de especies en altitudes medias del gradiente altitudinal (600-1500 msnm).

La disponibilidad de madera muerta, el estado de descomposición en que se encuentra y el volumen total disponible, determinan la diversidad de Passalidae en los sitios de muestreos. La colonización de la madera muerta por parte de los pasálidos puede estar condicionada por el volumen que ésta presenta.

BIBLIOGRAFÍA

- Amat-García, G. y P. Reyes-Castillo. 1995. *Importancia de los escarabajos pasálidos en estudios de Biodiversidad y Conservación: Prospección en los bosques de montaña de Colombia*. Informe final presentado a FEN.
- Amat-García, G. y P. Reyes-Castillo. 2002. *Los Coleoptera Passalidae de Colombia*. Pp.139-151 En: C. Costa, S. A. Vanin, J. M. Lobo y A. Melic (Eds.). Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática Pribes 2002. m3m: Monografías Tercer Milenio, vol. 2, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 2002. España.
- Boucher, S. 1988. Révision des espèces mexicaines du genre *Veturius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.) 24: 295-305.
- Boucher, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). Les taxons du groupe famille. La tribu néotropical des Proculini et son complex *Veturius*. *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.) 41 (3-4): 239-604.
- Campos M., D. F. y F. Fernández C. 2002. *El proyecto "Diversidad de Insectos en Colombia"*. En: Costa, C., S. A. Vanin, J. M. Lobo y A. Melic (Eds.). Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática: PRIBES-2002. m3m: Monografías Tercer Milenio 2: 297-300.
- Castillo, C. y P. Reyes-Castillo. 1984. Biosistemática del género *Petrejoides* Kuwert (Coleoptera, Lamellicornia, Passalidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 4: 1-84.
- Castillo, C., L. E. Rivera-Cervantes y P. Reyes-Castillo. 1988. Estudio sobre los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 30: 1-20.
- Castillo, M. L. y J. M. Lobo. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 1257-1269.

- Castillo M. L. y M. A. Morón. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de pasálidos (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 84: 35-44.
- Castillo, M. L. y P. Reyes-Castillo. 1997. *Passalidae*. Pp. 293-298. En González Soriano, E., R. Dirzo y R. Voght (Eds). Historia Natural de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Castillo, M. L. y P. Reyes-Castillo. 2003. *Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos*. Pp. 237-262. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (Eds.). Ecología del Suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, Veracruz.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Instituto de Biología de la UNAM y Agrupación Sierra Madre S. C., México. 847 pp.
- Chamé-Vázquez, E. R., P. Reyes-Castillo y B. Gómez. 2007. Fauna de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el Bosque Mesófilo de Montaña del Sureste de Chiapas, México. En: Zunino, M y A. Melic (Eds.). Escarabajos, diversidad y conservación biológica. *m3m: Monografías Tercer Milenio* 7: 63-68.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5. <http://purl.oclc.org/estimates>. Citada 27 Marzo 2008
- Favila, M. E. 2005. *Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en los Tuxtlas, México*. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.). Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. *m3m: Monografías Tercer Milenio* 4: 209-219.
- Galindo-Cardona, A., T. Giray, A. M. Sabat y P. Reyes-Castillo. 2007. Bess beetle (Coleoptera: Passalidae); substrate availability, dispersal, and distribution in

- a subtropical wet forest. *Annals of the Entomological Society of America* 100: 711-720.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Segunda edición. Instituto de Geografía, UNAM. 146 pp.
- Gillogly, A. R. 2005. Review of the genus *Popilius* and preliminary phylogeny of Passalidae (Coleoptera). PhD Thesis. Texas A&M University. 302 pp.
- Grove, S. J. 2002. Saproxyllic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 1-23.
- Halffter, G., C. E. Moreno y E. O. Pineda. 2001. Manual para la evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biósfera. *M&T-Manuales y Tesis SEA, vol 4*. Zaragoza. 80 pp.
- Jankowski, J. E., A. L. Ciecka, N. Y. Meyer y K. N. Rabenold. 2008. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology* 78: 315-327.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-157.
- Lachat, T., P. Nagel, Y. Cakpo, S. Attignon, G. Goergen, B. Sinsin y R. Peveling. 2006. Dead wood and saproxyllic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. *Forest Ecology and Management*, 225(1-3): 27-38.
- Masera O.R., 1993. *Sustainable fuel wood use in Rural Mexico. Volume I: current patterns of resource use*. Lawrence Berkeley Laboratory, University of California. 80 p.
- MacVean, C. y Schuster, J.C., 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles, Coleoptera Passalidae, and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America. *Biotropica* 13: 29-38.
- Martín-Piera, F. 1997. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de insectos: Dilemas, Ficciones y ¿Soluciones? *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 25-55.

- Martín-Piera, F. y J. I. López-Colón. 2000. *Fauna Ibérica. Coleoptera, Scarabaeoidea I*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, España. 526 pp.
- Micó, E., B. Gómez y E. Galante. 2006. The Mesoamerican genus *Yaaxkumukia*: biogeography and description of new species (Coleoptera: Rutelidae). *Annals of the American Entomological Society* 99: 1-6.
- Míss, D., J. V. y C. Deloya. 2007. Observaciones sobre los coleópteros saproxilófilos (Insecta: Coleoptera) en Sotuta, Yucatán, México. *Revista Colombiana de Entomología* 33 (1): 77-81.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA*, vol. 1. Zaragoza. 84 pp.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
- Morón, M. A. 1984. *Escarabajos. 200 millones de años de evolución*. Instituto de Ecología - Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. Publicación 14. México, D. F. 132 pp.
- Morón, M. A. 1987. The necrophagous Scarabaeinae Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, Mexico: habits and phenology. *The Coleopterists Bulletin* 41: 225-232.
- Morón Ríos, M. A. 2003. Los Coleópteros Scarabaeoidea que habitan en los cafetales bajo sombra en México. *Folia Entomológica Mexicana* 42(3): 397-414.
- Morón, M. A. y J. A. López-Méndez. 1985. Análisis de la entomofauna necrófila de un cafetal en el Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 63: 47-59.
- Morón, M. A., F. A. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 66: 57-118.

- Morón, M. A., J. Valenzuela y R. A. Terrón. 1988. La macro-coleopterofauna saproxilófila del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 74: 145-158.
- Palacios, R. M., V. Rico y E. Fuentes. 1990. Inventario preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilán, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 78: 49-60.
- PEOT. 2004. *Programa de Ordenamiento Territorial del Estado de Chiapas*. Gobierno del Estado. Chiapas, México.
- Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19 (2): 400-410.
- Quintero, G. y P. Reyes-Castillo. 1983. Monografía del género *Oileus* Kaup (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 57: 1-50.
- Reyes-Castillo, P. 1970. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos: géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22: 1-240.
- Reyes-Castillo, P. 1978. Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera, Passalidae). *Studia Entomologica* 20: 269-290.
- Reyes-Castillo, P. 2000. *Coleoptera Passalidae de México*. Pp.171-182. En: F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic (Editores). Hacia un proyecto CyTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES-2000. m3m: Monografías Tercer Milenio, vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 2000. España.
- Reyes-Castillo, P. 2002. *Passalidae*. Pp. 465-483. En: Jorge Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Eds.). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos: Hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen III. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Reyes-Castillo, P. 2003. *Familia Passalidae*. Pp. 135-168. En. Morón, M. A. (Ed). Atlas de los escarabajos de México. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Argania Editio. Barcelona, España.

- Reyes-Castillo, P. y C. Castillo. 1986. Nuevas especies de Coleoptera Passalidae de la Zona de la Transición Mexicana. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM* (serie Zoología) 56: 141-154.
- Reyes-Castillo, P. y J.C. Schuster. 1983 Notes on some Mesoamerican Passalidae (Coleoptera): *Petrejoides* and *Pseudacanthus*. *The Coleopterists Bulletin* 37 : 49-54.
- Reyes-Castillo, P. y S. Ibáñez-Bernal. 2008. Nueva especie de *Passalus* Fabricius, 1792 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae). *Dugesiana* 15 (2): 127-130.
- Reyes-Castillo, P., C. R. V. Da Fonseca y C. Castillo. 1987. Descripción de un nuevo género mesoamericano de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 73: 47-67.
- Reyes-Castillo, P., C. V. Rojas-Gómez e H. Vázquez. 2006. *Patrones de distribución de la familia Passalidae (Coleoptera)*. Pp. 237-270. En Morrone, J. J. y J. Llorente-Bousquets (Eds). Componentes bióticos principales de la Entomofauna Mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Rivera-Cervantes, L. E. y M. A. Morón. 1992. La comunidad de coleópteros asociados al arbolado muerto en un bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 85: 65-76.
- SAS Institute. 2000. *JMP Statistical Discovery Software*. Versión 5.1. USA.
- Schuster, J. C. 1991. *Petrejoides* (Col.: Passalidae): four new species from Mesoamerica and Mexico with a key to the genus. *Florida Entomologist* 74: 422-432.
- Schuster, J. C. y E. B. Cano. 2005. *La distribución mesoamericana de montaña: Síntesis de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear*. pp. 257-268. En: Llorente J. y J. J. Morrone (Eds). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Schuster, J. C. y P. Reyes-Castillo. 1990. Coleoptera, Passalidae: *Ogyges* Kaup, Revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 40: 1-49.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y C. Cardona. 2000. Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 80: 197-209.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y P. Reyes-Castillo. 2003. *Proculus*, giant Latin-American passalids: a generic revision, phylogeny and biogeography. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 90: 281-306.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y S. Boucher. 2005. *Ogyges* and *Veturius* (Coleoptera: Passalidae) in Central America: synonymies, range extensions and new species. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 21: 115-132.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. <http://www.statsoft.com>. Citada 26 Septiembre 2008.
- Valenzuela-González, J. 1986. Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in Southern México. *Folia Entomológica Mexicana* 68: 41-51.

ANEXO 1. Listado de las especies de Passalidae del Soconusco, Chiapas.

Passalinae Leach, 1815

Passalini Leach, 1815

***Passalus* Fabricius, 1792**

Passalus (Passalus) interstitialis Eschscholtz, 1829

Passalus (Passalus) punctiger Lepeletier y Serville, 1825

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson, 1847

Passalus (Pertinax) punctatostriatus Percheron, 1835

***Paxillus* MacLeay, 1819**

Paxillus leachi MacLeay, 1819

***Ptichopus* Kaup, 1869**

Ptichopus angulatus (Percheron, 1835)

Proculini Kaup, 1871

***Chondrocephalus* Kuwert, 1896**

Chondrocephalus debilis (Bates, 1886)

Chondrocephalus gemmae Reyes-Castillo y Castillo, 1986

Chondrocephalus granulifrons (Bates, 1886)

Chondrocephalus purulensis (Bates, 1886)

Chondrocephalus sp.

***Heliscus* Zang, 1905**

Heliscus sp. nov.

***Odontotaenius* Kuwert, 1896**

Odontotaenius striatopunctatus (Percheron, 1835)

***Oileus* Kaup, 1869**

Oileus sargi (Kaup, 1871)

***Proculus* Kaup, 1868**

Proculus goryi (Melly, 1833)

***Pseudacanthus* Kaup, 1869**

Pseudacanthus junctistriatus (Kuwert, 1891)

Pseudacanthus subopacus (Bates, 1886)

***Spurius* Kaup, 1871**

Spurius bicornis (Truqui, 1857)

***Undulifer* Kaup, 1869**

Undulifer nigidioides (Hincks, 1949)

***Verres* Kaup, 1871**

Verres hageni Kaup, 1871

***Vindex* Kaup, 1871**

Vindex synelytris Gravely, 1918

Vindex sp.