

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



Casa abierta al tiempo

**LA TRIBU PASSALINI (COLEOPTERA: PASSALIDAE, PASSALINAE)
EN MÉXICO**

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Biológicas

P R E S E N T A:

Pedro Reyes Castillo

Director de Tesis: **Dr. José Ramírez Pulido**

Asesor: **Dr. Alfonso Neri García-Aldrete**

Asesora: **Dra. Imelda G. Martínez Morales**

Diciembre, 2004

El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), y además, cuenta con el apoyo del mismo Consejo con el Convenio PFP-20-93.

La presente investigación se inició en el Departamento de Conservación de Ecosistemas Templados y fue terminada en el Departamento de Biología de Suelos, ambos pertenecen a la División de Ecología del Instituto de Ecología, A. C., sede Xalapa.

El presente trabajo no constituye un registro científico público y permanente para fines de nomenclatura zoológica. Por lo que declaro que no constituye una obra publicada en el sentido del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999, 2000).

El jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco, aprobó la tesis que presentó:

Pedro Reyes Castillo

Diciembre de 2004

Comité Tutorial

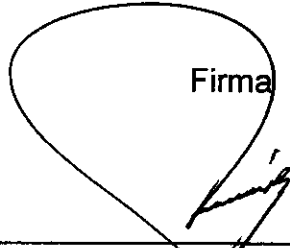
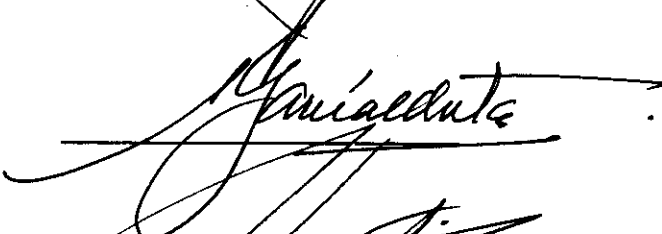

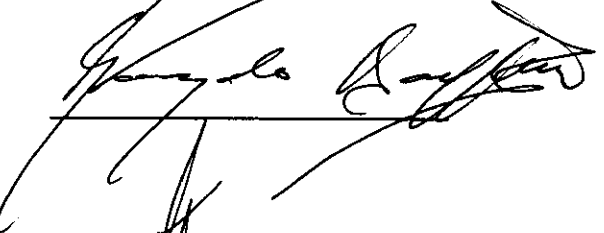
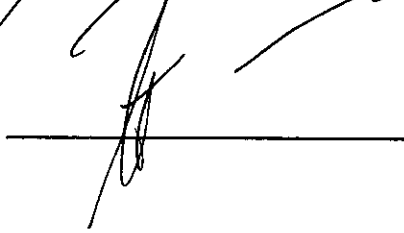
	Nombre	Firma
Tutor	Dr. José Ramírez Pulido	_____
Tutor	Dr. Alfonso N. García Aldrete	_____
Tutor	Dra. Imelda G. Martínez Morales	_____
Sinodal	Dr. Gonzalo Halffter Salas	_____
Sinodal	Dr. Gastón Guzmán Huerta	_____

El jurado designado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de las Unidades Iztapalapa y Xochimilco, aprobó la tesis que presentó:

Pedro Reyes Castillo

Diciembre de 2004

Comité Tutorial

	Nombre	Firma
Tutor	Dr. José Ramírez Pulido	
Tutor	Dr. Alfonso N. García Aldrete	
Tutor	Dra. Imelda G. Martínez Morales	
Sinodal	Dr. Gonzalo Halffter Salas	
Sinodal	Dr. Gastón Guzmán Huerta	

DEDICATORIA

A la memoria de mi madre Débora Castillo Estrada y mi hermano
Rubén Reyes Castillo, así como a la de mi amigo
Pablo Olvera Sotres.

A mis tíos y tías de las familias Castillo y Reyes, tabasqueños y oaxaqueños, de
quienes reconozco recibí apoyo y comprensión, habiéndome heredado tradiciones y
conocimientos invaluable.

Con amor para mi esposa María Cristina, mis hijos Pedro y Cristina, que han mostrado
nobleza, tolerancia y comprensión en la diversidad de mis actividades profesionales y
académicas.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi gratitud sincera a las instituciones y a los maestros, colegas y amigos, por la confianza, el apoyo y la colaboración recibidos durante el desarrollo de la presente tesis doctoral, que facilitaron su culminación.

Reconozco al Instituto de Ecología, A. C., el apoyo académico y las facilidades materiales otorgadas para dedicarme a la investigación taxonómica. Agradezco a la Unidad Iztapala de la Universidad Autónoma Metropolitana haberme aceptado en su programa de doctorado que depende de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud.

Agradezco a los doctores José Ramírez Pulido, Alfonso Neri García Aldrete e Imelda G. Martínez Morales, integrantes de mi Comité Tutorial, su invaluable apoyo, confianza y estímulos concedidos durante el periodo de estudios de doctorado. Así mismo, les agradezco a los doctores Gonzalo Halffter Salas y Gastón Guzmán Huerta, haber aceptado participar como sinodales del jurado. Las observaciones, discusiones y correcciones señaladas por los miembros del jurado, permitieron mejor en forma sustancial el texto de la tesis.

Al doctor José Ramírez Pulido le expreso un especial reconocimiento, porque gracias a sus argumentos, pragmáticos e inestimables, me estimularon a emprender con seriedad y enjundia los estudios para la obtención del doctorado. Durante el periodo de estudios su comprensión, consejos y recomendaciones me permitieron cumplir con los compromisos del programa de doctorado, resolver los problemas relacionados con la tesis doctoral y salvar los variados aspectos de tipo administrativo.

La realización de una tesis taxonómica, implica años de trabajo constante en la colecta, preparación, montaje, etiquetado y conservación del material biológico integrado en una colección científica, que permite la preservación de la información acumulada, gracias a la energía y los conocimientos invertidos por numerosos

individuos. En este sentido, agradezco la colaboración prestada durante años a los académicos y ex-académicos del Instituto de Ecología, A. C., siguientes: Gonzalo y Violeta Halffter, María Luisa Castillo, Hilda Vázquez, C. Castillo A. y Gemma Quintero, así como a los colegas Miguel Ángel Morón, César V. Rojas Gómez e Hilda Vázquez, por su atinada y profesional colaboración en la formación de una base de datos relacional de la colección de Passalidae, depositada en el Instituto de Ecología, A. C., que se ha integrado al proyecto de los escarabajos de México y que ha culminado con la publicación de los volúmenes I (1997) y II (2003) del "Atlas de los escarabajos de México".

En los últimos 15 años he tenido la oportunidad de explorar numerosas áreas de México (Chihuahua, Tamaulipas, Michoacán, Oaxaca, Veracruz y Campeche) y de América Latina (Guatemala, Nicaragua, Colombia, Ecuador y Brasil), que me han permitido profundizar en el conocimiento de los Passalini. El material mexicano obtenido en estas exploraciones ha sido incluido en esta tesis y se comparó con el recolectado en los otros países. Mi agradecimiento por la colecta de material y agradable compañía en el trabajo de campo a Germán Amat, Enio Cano, María Luisa Castillo, Cuauhtémoc Deloya, David Edmonds, Claudio Ruy Vasconcelos da Fonseca, Jose Romero Mouzinho (+), Manuel Lara Villalón, Jean-Michel Maes, Imelda Martínez, Gerardo Sánchez y Jack C. Schuster.

Al colega Stephané Boucher le agradezco la información proporcionada y su hospitalidad durante la revisión del material tipo depositado en las colecciones del Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, y en igual forma, reconozco la ayuda proporcionada por los curadores de Coleoptera del Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil. Agradezco a Jack C. Schuster y Enio Cano, de la Universidad del Valle de Guatemala, haberme permitido el estudio de los numerosos ejemplares que colectaron en Guatemala y México del nuevo género de Passalini.

Otorgo mi gratitud por el entusiasmo expresado en la edición del compendio sobre los Passalidae de México que aparecieron en 2000 y 2002, publicaciones

realizadas en relación con esta tesis, al Dr. Fermín Martín-Piera (+), coordinador de la Red Iberoamericana de Entomología Sistemática, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, y al Dr. Jorge Llorente Bousquets, profesor de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Las ilustraciones de los nuevos taxones que describo en esta tesis las agradezco al artístico lápiz del colega y amigo Sergio Ibañez-Bernal. A María Luisa Castillo le reconozco su entusiasmo y colaboración en la toma de las fotografías que ilustran la presente tesis, y a Rachel Vallejo por su ayuda en el análisis filogenético de las especies del género nuevo. Agradecimiento especial merece Magdalena Cruz, compañera y amiga, por su ayuda en el manejo de cuadros, figuras y textos en los programas computacionales de los que reconozco soy un diletante.

RESUMEN

De las 28 especies conocidas para México, se conservan nueve, *Paxillus leachi* MacLeay, 1819; *Ptichopus angulatus* (Percheron, 1835); *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847; *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui, 1857; *Passalus (Pertinax) guatemalensis* (Kaup, 1869); *Passalus (Pertinax) inops* Truqui, 1857; *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron, 1835; *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 1829; y *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier y Serville, 1825. Las otras 19 se reparten, algunas en la sinonimia de las anteriores, otras son errores de etiquetado y montaje, otras más son errores tipográficos. Se describen como nuevos para la ciencia, un género y cuatro especies. Se redescubre la especie tipo del género nuevo. Se realizó un análisis filogenético de los nuevos taxones y se encontró que *Ameripassalus tamaulipensis* Reyes-Castillo, forma un clado monofilético y hermano de todas las otras especies. *A. guatemalensis* se relaciona de manera estrecha con *A. difficilis* Reyes-Castillo, ambos taxones forman un clado monofilético, hermano de *A. nigrinus* Reyes-Castillo. La distribución geográfica de *Ameripassalus* se presenta en dos grupos de especies situadas a ambos lados del Istmo de Tehuantepec, uno al noreste representado por *A. tamaulipensis*, y otro al sureste, constituido por *A. guatemalensis*, *A. difficilis* y *A. nigrinus*. Se rehabilita a *Passalus (Pertinax) formosiceps* (Kuwert, 1891) hasta hoy sinónimo de *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847. Además, propongo como sinónimo nuevo de *Passalus (Pertinax) formosiceps* (Kuwert, 1891) a *P. (Pertinax) clypeoneleus* (Kuwert, 1891) con su sinónimo *Rhodocanthopus spineus* Kuwert, 1898. De acuerdo con las modificaciones nomenclaturales propuestas y la descripción de un género nuevo y cuatro especies nuevas, se determinó que se distribuyen en México: cuatro géneros, dos subgéneros y 12 especies de la tribu Passalini.

ABSTRACT

A study of the 28 species of Passalini recorded for Mexico has resulted in the elimination of 19 species from this group. It was concluded that the following nine species are distributed in Mexico: *Paxillus leachi* MacLeay, 1819; *Ptichopus angulatus* (Percheron, 1835); *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847; *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui, 1857; *Passalus (Pertinax) guatemalensis* (Kaup, 1869); *Passalus (Pertinax) inops* Truqui, 1857; *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron, 1835; *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 1829; y *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier and Serville, 1825. New synonyms and new combinations of species previously described and cited for Mexico, errors in mounting and labelling weighed heavily among the reasons for excluding the aforementioned species from consideration, as well as specimens with erroneous localities on the labels and/or in the original description. It was described a new genus and three new species. It was re-described the type species for the new genus. The phylogenetic hypothesis indicates that *Ameripassalus tamaulipensis* Reyes-Castillo forms a clado that is the sister group of all other species in the new genus. In addition, *A. guatemalensis* appears to be most closely related to *A. difficilis* Reyes-Castillo. Both of these taxa, in turn, form a sister clado to *A. nigrinus* Reyes-Castillo. Upon considering the geographic distribution of the species of *Ameripassalus*, it is evident that two species groups are related to the first branch of the cladogram; one to the northeast (*A. tamaulipensis*) and the other to the southeast (*A. guatemalensis*, *A. difficilis*, *A. nigrinus*) of the Isthmus of Tehuantepec. It was proposed the rehabilitation of *Passalus (Pertinax) formosiceps* (Kuwert, 1891), which has been used up to the present as a synonym for *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847. In addition, I propose *P. (Pertinax) clypeoneleus* (Kuwert, 1891), with its synonym *Rhodocanthopus spineus* Kuwert, 1898, as a new synonym for *Passalus (Pertinax) formosiceps* (Kuwert, 1891). In agreement with these proposed nomenclatural modifications, and taking into account the new genus and four new species, It was determined that there are a total of four genera, two subgenera and 12 species of the tribe Passalini occurring in territorial Mexico.

CONTENIDO

Resumen.....	8
Abstract.....	9
Introducción.....	14
Antecedentes.....	18
Clasificación y filogenia.....	20
Historia natural e importancia ecológica.....	22
Passalidae de México: estudios realizados y distribución geográfica.....	23
Diagnosis de la familia, subfamilia y tribus.....	28
Hipótesis y objetivos.....	31
Objetivos generales.....	32
Objetivos particulares.....	32
Materiales y métodos.....	33
Resultados.....	36
Cuántas especies de Passalini hay en México.....	36
Passalini citadas para México: razones por las que se excluyen.....	39
Discusión.....	47
Conclusiones.....	50
La Tribu Passalini Leach, 1815, en México.....	51
Diagnosis y generalidades.....	51
Passalini de México.....	52
Identificación.....	53
Clave para determinar los géneros americanos de Passalini.....	54
<i>Paxillus</i> MacLeay, 1819.....	55
<i>Paxillus leachi</i> MacLeay, 1819.....	56
Comentarios.....	59
<i>Ptichopus</i> Kaup, 1869.....	60
<i>Ptichopus angulatus</i> (Percheron, 1835).....	60
Comentarios.....	64
<i>Passalus</i> Fabricius, 1792.....	66
Clave para determinar las especies mexicanas de <i>Passalus</i>	67
<i>Passalus (Pertinax) caelatus</i> Erichson, 1847.....	68
Comentarios.....	70
<i>Passalus (Pertinax) cognatus</i> Truqui 1857.....	72
Comentarios.....	74
<i>Passalus (Pertinax) inops</i> Truqui, 1857.....	75
Comentarios.....	77
<i>Passalus (Pertinax) punctatostriatus</i> Percheron, 1835.....	78
Comentarios.....	83
<i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Eschscholtz, 1829.....	84
Comentarios.....	87
<i>Passalus (Passalus) orientalis</i> sp. nov.....	88
Descripción.....	88
Material revisado.....	89

Afinidades.....	90
Distribución geográfica y ecológica.....	91
<i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lepeletier y Serville, 1825.....	91
Comentarios.....	95
Descripción de un nuevo género mesoamericano de Passalini.....	98
<i>Ameripassalus gen. nov.</i>	99
Descripción del adulto.....	99
Diagnos de la larva.....	100
Especies incluidas.....	100
Afinidades.....	100
Clave para determinar las especies de <i>Ameripassalus, gen. nov.</i>	101
<i>Ameripassalus guatemalensis</i> (Kaup, 1869).....	101
Redescripción del adulto.....	102
Material estudiado.....	103
Distribución geográfica y ecológica.....	105
Comentarios.....	106
<i>Ameripassalus difficilis sp. nov.</i>	107
Descripción del adulto.....	107
Material estudiado.....	108
Distribución geográfica y ecológica.....	108
<i>Ameripassalus nigrinus sp. nov.</i>	108
Descripción del adulto.....	108
Material estudiado.....	110
Distribución geográfica y ecológica.....	110
<i>Ameripassalus tamaulipensis sp. nov.</i>	110
Descripción del adulto.....	110
Material estudiado.....	111
Distribución geográfica y ecológica.....	112
Filogenia y biogeografía de <i>Ameripassalus gen. nov.</i>	112
Filogenia.....	112
Biogeografía.....	115
Literatura citada.....	120
Anexo 1. Publicaciones relacionadas con la tesis.....	134

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Esquemas de algunos caracteres de Passalini de México. <i>Passalus punctiger</i> : Lepeletier y Serville (a) presternelo, (d) fémur y tarso de la pata anterior en vista ventral, (f) antena. <i>Paxillus leachi</i> MacLeay: (b) presternelo, (c) antena. <i>Ptichopus angulatus</i> (Percheron): (e) fémur y tarso de la pata anterior en vista ventral.....	55
Figura 2	<i>Paxillus leachi</i> MacLeay, 1819, adulto. Arriba: fotografía en vista dorsal, tomada por María Luisa Castillo. Abajo: esquema en vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.....	58
Figura 3	<i>Ptichopus angulatus</i> Percheron, 1835: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.....	62
Figura 4	Cabeza, diagrama perimetral en vista dorsal. (a) <i>Passalus (Pertinax) caelatus</i> Erichson. (b) <i>Passalus (Pertinax) cognatus</i> Truqui. (c) <i>Passalus (Pertinax) punctatostratus</i> Percheron.....	72
Figura 5	<i>Passalus (Pertinax) cognatus</i> Truqui, adulto en vista dorsal. (Fotografía tomada por María Luisa Castillo).....	73
Figura 6	<i>Passalus (Pertinax) inops</i> Truqui, adulto en vista dorsal. (Fotografía tomada por María Luisa Castillo).....	77
Figura 7	<i>Passalus (Pertinax) punctatostratus</i> Percheron, 1835: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.....	81
Figura 8	<i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Eschscholtz, 1829: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.....	86
Figura 9	<i>Passalus (Passalus) orientalis</i> nov. sp. Habitus: cabeza y pronoto.....	90
Figura 10	<i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lepeletier y Serville, 1825: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.....	94
Figura 11	<i>Ameripassalus guatemalensis</i> (Kaup, 1869). Habitus: cabeza y pronoto.....	103
Figura 12	<i>Ameripassalus difficilis</i> sp. nov. Habitus: cabeza y pronoto.....	108
Figura 13	<i>Ameripassalus nigritus</i> sp. nov. Habitus: cabeza y pronoto.....	109
Figura 14	<i>Ameripassalus tamaulipensis</i> sp. nov. Habitus: cabeza y pronoto.....	111
Figura 15	Criterio: Parsimonia (Actran), 1 árbol más parsimonioso con 22 pasos, g1 = -0.659, CI = 0.909, RI = 0.750, RC = 0.682.....	113
Figura 16	Criterio: Parsimonia (Deltran): 1 árbol más parsimonioso con 22 pasos, g1 = -0.659, CI = 0.909, RI = 0.750, RC = 0.682.....	114
Figura 17	Distribución de las especies de <i>Ameripassalus</i> gen. nov., endémicas de México: <i>A. tamaulipensis</i> sp. nov., del estado de Tamaulipas y <i>A. difficilis</i> sp. nov., del estado de Chiapas.....	116
Figura 18	Distribución en el Núcleo Centroamericano de <i>Ameripassalus</i> Reyes -Castillo, gen. nov. Áreas en blanco por debajo de los 900 m snm. (? = localidad imprecisa).....	118

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1	Número total de taxones supragenéricos, géneros y especies descritos en la familia Passalidae en el Viejo (V) Mundo, América y México.....	21
Cuadro 2	Clasificación general de la familia Passalidae en América, comparando el total de especies por género con las comprobadas en México. R-C = Reyes-Castillo. * = Reyes-Castillo, Castillo y Fonseca.....	24
Cuadro 3	Especies de Passalinae: Passalini citadas de México (*), el símbolo (■) de la última columna representa la especie que taxonómicamente es válida para México.....	37
Cuadro 4	Diversidad en México por estados de las especies de la tribu Passalini (* = especie endémica).....	53
Cuadro 5	Caracteres de las especies de <i>Ameripassalus</i> género nuevo.....	112
Cuadro 6	Estados de caracteres de las especies de <i>Ameripassalus</i> gen. nov. y de <i>Passalus (Pertinax) convexus</i> , grupo externo (? = carácter desconocido).....	113

INTRODUCCIÓN

“Uno escribe para decir algo que no sabe.
Escribe para saber algo.
Escribir es un proceso de conocimiento.”

José Donoso (*dixit*)

El conocimiento sobre los Passalidae mexicanos se inició durante el segundo tercio del siglo XIX con la descripción de cuatro especies por Percheron (1835). El primer estudio de conjunto sobre pasálidos de México fue el de Truqui (1857), donde por primera vez se precisaron localidades, altitud y hábitat de 26 especies, y que perduró durante casi siglo y medio hasta los publicados en el presente siglo por Reyes-Castillo (2000, 2002 y 2003). Estos últimos, enlistaron 82 especies mexicanas, aportaron información general y original del grupo sobre su distribución geográfica, taxonomía, etología, ecología e historia natural.

Durante este largo periodo, 1835 a 2003, se realizó un considerable avance sobre el conocimiento taxonómico, ecológico, etológico y zoogeográfico de los Passalidae de México, aunque todavía subsisten numerosos problemas taxonómicos por resolver, entre los que destacan la descripción de nuevos taxa y los relacionados con la nomenclatura de géneros y numerosas especies. En este sentido, el catálogo mundial de la familia elaborado por Hincks y Dibb (1935, 1958) reconoció 70 especies válidas mexicanas, más de una tercera parte con registros erróneos por corregir, sinónimos nuevos por definir, nuevas combinaciones por determinar y cambios nomenclaturales por realizar, trabajo hasta hoy efectuado en forma muy parcial. El posible origen de este tipo de problemas, es que no fueron revisados los ejemplares de las extensas colecciones históricas del Muséum national d'Histoire naturelle, París, Francia, institución depositaria del 80 por ciento del material tipo y de los ejemplares estudiados por los principales especialistas del siglo XIX: Achille R. Percheron, James Thompson, Johann J. Kaup, Eugen Truqui, Henry W. Bates y August F. Kuwert.

La creación de una colección de trabajo efectuada por el autor a partir de 1960, por medio de la colecta intensiva y la observación sistemática de campo, la donación y el intercambio de ejemplares establecida con diversas instituciones y numerosos

colegas, la comparación del material identificado por especialistas y del proveniente de localidades situadas en otros países, permitió identificar parte de los problemas antes enunciados, lo que unido al estudio del material tipo depositado en las colecciones de reconocidos museos extranjeros y el análisis crítico de la bibliografía especializada, permitió elaborar el presente estudio. Hoy esta colección de Passalidae está integrada en la Colección Entomológica (IEXA) del Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

Sin duda, esta colección ha sido la herramienta fundamental para asegurar que Passalidae, pequeña familia de escarabajos que agrupa 682 especies y 61 géneros en el Mundo, está en México representada por una notable riqueza de especies (82) y de géneros (21), es el país del Mundo con el mayor número de especies descritas (Reyes-Castillo 2002), después de Brasil (cerca de 100), y el que posee más géneros. Las 82 especies mexicanas registradas de México, de acuerdo con la clasificación de Reyes-Castillo (1970b), pertenecen la gran mayoría (72) a la tribu Proculini, grupo que ha sido el más estudiado y sobre el que se han publicado numerosas revisiones de géneros durante el último tercio del siglo pasado y el actual (ver Antecedentes), y un número muy reducido de especies (10) agrupadas en la tribu Passalini, que son las más comunes, las de mayor distribución geográfica y las de espectro ecológico más diversificado, pero sobre la que los trabajos de revisión o monográficos de géneros, subgéneros o secciones están por realizarse.

Por otra parte, desde hace casi seis años los Passalidae de México han sido objeto de estudio particular para la elaboración del "Atlas de los escarabajos de México", obra de conjunto coordinada por Miguel Ángel Morón (1997, 2003), que ha recibido el apoyo de la Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad (CONABIO) en la construcción de una base de datos relacional que registró la captura de información taxonómica, bibliográfica, geográfica, de colecciones, responsables de colecciones y curatorial. En esta base de datos se incluyó la información de etiquetas de 13,183 ejemplares mexicanos, montados en seco, de Passalidae de la colección IEXA, entre los que destacan los 5,475 de la tribu Passalini.

La tribu Passalini en México es el grupo de Passalidae con el mayor grado de dificultad en la determinación de géneros y especies. El reducido número de especies citadas por Reyes-Castillo (2003) no comprende las 19 especies con problemas de nomenclatura y localidades imprecisas o erróneas incluidas en el catálogo de Hincks y Dibb (1935) y las citadas por Reyes-Castillo (1970b, 2000, 2002 y 2003), resolver este tipo de problemas permitiría completar el conocimiento sobre las especies mexicanas.

Nuestro principal objetivo fue determinar para la tribu Passalini, el número real de géneros y especies que se distribuyen en México; describir los nuevos taxones descubiertos, géneros y especies, en distintas localidades de México y, establecer las nuevas sinonimias y combinaciones nuevas de los taxones previamente descritos y citados de México.

De acuerdo a lo antes mencionado, surgió la pregunta: ¿Cuántas especies de Passalini hay en México? La contestación a la misma es la esencia del primer capítulo de resultados. En este, realicé un examen cuidadoso y objetivo de las 28 especies citadas de México, con base en la revisión de los ejemplares tipo y de los reunidos en nuestra colección, así como un análisis preciso y crítico de la bibliografía. El resultado fue la eliminación de 19 especies, el descubrimiento en localidades del país, de un género nuevo y tres especies nuevas. Además de exponer y discutir las distintas razones por las que fue eliminado el contingente de especies antes citado, propongo nuevas sinonimias y combinaciones nuevas, comento las localidades que considero imprecisas y corrijo los errores tipográficos publicados por distintos autores.

En el segundo capítulo de resultados que trata a la tribu Passalini, proporciono las diagnosis y generalidades de la tribu, los géneros y las especies; incluyo la clave para la distinción de los cuatro géneros y otra para determinar las siete especies de *Passalus*, señalados para México. Para cada especie menciono sus sinónimos y proporciono una diagnosis, describo su hábitat y hábitos, detallo su distribución geográfica y termino con una breve discusión sobre aspectos históricos y biológicos. Describo una especie nueva de *Passalus* proveniente de localidades de Oaxaca,

además, incluyo material estudiado, distribución geográfica y ecológica, afinidades, etimología y comentarios.

A la descripción de un nuevo género mesoamericano de Passalini se refiere el tercer capítulo de resultados. Discuto, analizo y justifico la creación del género, describo el adulto y diagnostico la larva, menciono las especies que agrupa, me refiero a su distribución geográfica y afinidades. Incluyo una clave para determinar las cuatro especies que contiene este nuevo género. Redescribo la especie tipo del género y describo tres especies nuevas, una de Guatemala y dos de México (Chiapas y Tamaulipas), para cada una incluyo material estudiado, distribución geográfica y ecológica, afinidades, etimología y comentarios. Expongo además, un análisis filogenético de las cuatro especies que comprende este género, realizado mediante un método cladístico, y discuto su biogeografía en la Zona de Transición Mexicana.

ANTECEDENTES

Los coleópteros de la familia Passalidae Leach, 1815, se ubican en la superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802, única de la serie Scarabaeiformia Crowson, 1960, del suborden Polyphaga Emery, 1886, en el orden Coleoptera (Lawrence y Newton 1995). Las más recientes interpretaciones filogenéticas establecen el carácter monofilético de Scarabaeoidea (Browne y Scholtz 1995, 1999), se trata de un grupo cosmopolita que reúne alrededor de 30,000 especies, con una enorme diversidad estructural y alta plasticidad de adaptación, bien caracterizada y fácil de distinguir del resto de los coleópteros (Martín-Piera 2000).

En el pasado, existió la tendencia de ubicar Passalidae en Lucanidae como género (Latreille 1817) o tribu (Gemminger y Harold 1868, Leconte y Horn 1883, Casey 1897), o bien, ambas familias integraron los grupos supra familiares: Recticera thalorophaga (MacLeay 1819, Westwood 1845) o Pectinicornia (Burmeister 1847, Lacordaire 1856, Bates 1886). En Scarabaeoidea o Lamellicornia, fue tradicional agrupar Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae (Arrow 1910, Janssens 1949, Costa Lima 1953, Arnett 1960-62, Ritcher 1966, Howden 1982, Ratcliffe 1991), a pesar de haber surgido clasificaciones que aumentaron el número de familias independientes (Böving y Craighead 1931, Jeannel y Paulian 1944, Paulian 1988, Crowson 1967 y 1981).

Los especialistas mexicanos (Halffter y Martínez 1966, Reyes-Castillo 1970b, y Morón 1979, entre otros) adoptaron la clasificación de Scarabaeoidea propuesta por Endrödi (1966), que la dividió en las cinco familias siguientes: Trogidae, Passalidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae. La clasificación vigente, estima que en esta superfamilia se integran Glaresidae, Passalidae, Lucanidae, Diphylostomatidae, Trogidae, Pleocomidae, Geotrupidae, Ochodaeidae, Ceratocanthidae, Hybosoridae, Belohinidae, Glaphyridae y Scarabaeidae (Lawrence y Newton 1995).

Recientemente, Martín-Piera (2000) analizó el origen, la evolución, la filogenia y las clasificaciones de esta enorme superfamilia, en la cual existe un “consenso en la

definición de los grandes linajes, pero no hay acuerdo sobre el rango taxonómico de cada uno de ellos”.

La interpretación filogenética de Scarabaeoidea (Browne y Scholtz 1995, 1999; Scholtz y Chown 1995), determinó Glaresidae como el linaje monofilético ancestral y hermano del linaje pasálido-escarabéido, compuesto por 12 familias. Este último, está dividido en las líneas: pasálido-trógido integrada por 11 familias y escarabéido por las 12 subfamilias de Scarabaeidae. La cladogénesis basal de la línea pasálido-trógido originó las ramas pasálida y geotrupida, esta última constituida por Geotrupidae, Hybosoridae, Ceratocanthidae y Ochodeidae. La rama pasálida, subdividida en las subramas glafírida con la familia Glaphyridae y bolbocerátida-trógida, que se divide en el grupo bolbocerátido (Pleocomidae y Bolboceratidae) y el trógido (Passalidae, Lucanidae, Diphylostomatidae y Trogidae). En este último, la familia Passalidae tiene como grupo hermano al lucánido, integrado por Lucanidae y Diphylostomatidae.

Se suponen dos radiaciones adaptativas temporales, en consideración con la evolución de la dieta y del uso del hábitat. La primera radiación se manifestó en el clado Mesozoico, formado por Glaresidae y las 11 familias del linaje pasálido-trógido, que se diversificó después de la extinción masiva del Triásico (200 millones de años) y extinciones importantes hace 65 millones de años. La segunda radiación ocurrió en el Cretácico-Terciario, con el clado Cenozoico que comprende sólo al linaje escarabéido, integrado por las 12 subfamilias de Scarabaeidae.

Dos fósiles de Passalidae fueron descritos del Terciario, *Passalus indormitus* Cockerell, 1927, descubierto en lutitas del Oligoceno superior de Oregon en los Estados Unidos de América y *Serrulus sinicus* Hong, 1983, descubierto en el Mioceno de Shanwang, Shandong, China. Taxonómicamente ambos fósiles, el de Oregon y el de China, pertenecen a la tribu Passalini y presentan afinidades con especies actuales de la sección “Neleus” de *Passalus* (*Passalus*) y *Macrolinus*, según Reyes-Castillo (1977) y Zhang (1989), respectivamente. La antigüedad de Passalidae, sin embargo, parece situarse en el Aptiense del Cretácico (Labandeira 1994), periodo durante el que

trancurrió “una explosión en la diversidad de la fauna de coleópteros saproxílicos (...) que consolida la evolución de los hábitats asociados a la madera muerta” (Molino-Olmedo 1999).

Clasificación y filogenia

El conocimiento taxonómico de la familia Passalidae lo inició Linnaeus (1758: 354) quien describió *Scarabaeus interruptus* proveniente de América y lo transfirió a *Lucanus* Scopoli años después (Linnaeus 1767). A finales del siglo XVIII, Fabricius (1792) la incluyó en su género *Passalus* y en el tercer lustro del siglo XIX, Leach (1815) erigió la familia Passalidae con 14 especies de *Passalus*.

En los primeros dos tercios de ese siglo, la familia sólo agrupó *Passalus* con 85 especies tropicales (Percheron 1835, 1841, 1844) que aumentaron a 101 en el primer catálogo mundial (Smith 1852). Por su parte, Kaup (1871) dividió la familia en cinco subfamilias, que agruparon 63 géneros para 192 especies (Wytzman 1884) y Kuwert (1897, 1898) las incrementó a 38 subfamilias con 80 géneros y 507 especies.

En su monografía mundial, Gravely (1918) estableció siete subfamilias para 53 géneros, clasificación seguida por Hincks y Dibb (1935, 1958) en el catálogo mundial, en el que reconocen 55 géneros y 513 especies. Esta clasificación de Gravely (1918) todavía es seguida por algunos especialistas de distintas partes del mundo.

La clasificación hoy aceptada (Reyes-Castillo 1970b) considera la subfamilia Aulacocyclinae con cinco géneros de distribución paleártico-oriental-australiana y la Passalinae, dividida en la tribu Passalini que reúne seis géneros neotropicales, nueve etiópico-malgache y 23 oriental-australianos, y la tribu Proculini con 19 géneros propios de América.

Los datos actualizados sobre el número de taxa superiores y especies, muestran mayor diversidad de subfamilias y géneros en el Viejo Mundo con respecto a las del

Nuevo Mundo, más diverso en tribus. Entre los Mundos Viejo y Nuevo la riqueza de especies es más o menos equivalente (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número total de taxones supragenéricos, géneros y especies descritos en la familia Passalidae en el Viejo (V) Mundo, América y México.

Taxon	1935-1958*		1970**		1957-2000***		México
	V Mundo	América	V Mundo	América	V Mundo	América	
Subfamilia	4	3	2	1	2	1	1
Tribu	0	2	1	2	1	2	2
Géneros	34	21	34	23	37	25	22
Especies	232	281	--	282	337	346	86
Total spp.	513		--	282	683		86

*Hincks y Dibb (1935 y 1958). **Reyes-Castillo (1970b). ***Cuento realizado por el autor, suma géneros y especies descritos de 1758 al 2000, más el género y las especies descritas en el presente trabajo.

La filogenia del grupo, hasta hoy permanece indeterminada. Por primera vez Gravely (1914) planteó un esquema evolutivo, muy intuitivo, para los géneros orientales y australianos con tubérculos cefálicos asimétricos que presentan relación directa con géneros ancestrales con tubérculos cefálicos simétricos, de los que divergieron cuatro líneas australianas y una oriental, integradas por géneros que presentan distintos grados de asimetría cefálica.

El patrón de evolución del cariotipo en Passalidae (Virkki y Reyes-Castillo 1972, Mesa *et al.* 1978, Mesa y Martins 1986, Serrano *et al.* 1998), apoyado en el estudio del cariotipo masculino de 56 especies americanas y una australiana, mostraron la pérdida del cromosoma yp en la familia, presente en la fórmula ancestral de Coleoptera ($n = 9 + Xyp$) y otras familias de Scarabaeoidea. Se postuló el cariotipo $n = 12 + X$ el ancestral de la familia. El cromosoma sexual X de los Passalini se consideró la condición primitiva, grupo de mayor distribución mundial y al parecer, más antiguo que Proculini y Aulacocyclinae, hoy grupos de distribución mundial restringida. La presencia de los cromosomas sexuales XY característicos de Proculini y Aulacocyclinae, implicó la pérdida del cromosoma sexual masculino yp en el pasalino ancestral y su posterior transformación en Y por un número mínimo de cambios.

El único estudio filogenético basado en los principios de Henning fue la tesis doctoral de Fonseca (1987). Postuló a la familia Passalidae constituida por dos linajes monofiléticos de evolución independiente, equivalentes a los actuales Aulacocyclinae y Passalinae (que propone como familias) y sitúa su origen en el Mesozoico, antes de la quiebra de Pangea. En la región Neotropical están presentes dos líneas, Proculini y Passalini, que evolucionaron en forma independiente cuando las Américas aún estaban separadas.

Historia natural e importancia ecológica

Los Passalidae son coleópteros saproxilófagos de hábitos subsociales, los adultos excavan largos túneles dentro del tronco podrido donde viven con sus huevos, larvas, pupas y adultos tenerales de la primera generación (Reyes-Castillo y Halffter 1983, 1984). El adulto y la larva estridulan (Reyes-Castillo y Jarman 1980, 1983), las señales sonoras producidas por los adultos de ambos sexos se emiten en defensa de sus túneles y durante el cortejo (Schuster y Schuster 1997).

Constituyen parte de la macro fauna del tronco en descomposición, dentro del que cumplen la totalidad de su ciclo de vida. Tienen inclinación por los troncos podridos de angiospermas dicotiledóneas en comparación con los de monocotiledóneas y los de gimnospermas (Castillo y Reyes-Castillo 1997 y 2003, Reyes-Castillo 2000). Los imagos poseen un poderoso aparato bucal masticador, un tracto digestivo posterior provisto de numerosas *caeca* que contienen microorganismos simbióticos aminolíticos y celulolíticos, cuya acción enriquece el alimento con nutrientes asimilables (Castillo y Reyes-Castillo 2003).

Presentan varios ciclos reproductivos durante el año (Castillo 1987), muestran diferencias notables en su velocidad de reproducción de acuerdo con la explotación de distintos nichos ecológicos (Fonseca 1988). Las especies subcortícolas exhiben poblaciones numerosas, grupos familiares no aislados de otros grupos coespecíficos y explotan el tronco en sus primeras etapas de descomposición, en contraste, las

especies albidurámicas muestran poblaciones pequeñas con el grupo familiar integrado por una pareja bisexual y su prole, y explotan el interior del tronco durante las etapas intermedias de su descomposición (Lobo y Castillo 1997).

La importancia de las comunidades de pasálidos en los bosques subtropicales y tropicales húmedos está reflejada en la degradación de los troncos de un número considerable de especies arbóreas que explotan en forma intensa y extensa, acelerando los procesos de descomposición que completan hasta su integración al humus del suelo. Los adultos procesan 4.5 veces su propio peso de madera (Castillo y Reyes-Castillo 2003), que equivale a 325 g por individuo al año de materia orgánica, reintegrándola al suelo enriquecido en contenido de fósforo, nitrógeno, potasio y sodio.

Schuster *et al.* (2000) diseñaron un método sencillo y novedoso para priorizar la conservación y protección de áreas de bosque mesófilo de montaña, utilizando a los pasálidos como organismos indicadores. El método evaluó la riqueza de especies, la similitud entre ensamblajes de pasálidos y el grado de protección de la vegetación, factores útiles en la selección de sitios de alta prioridad para su protección.

Passalidae de México: estudios realizados y distribución geográfica

Los primeros autores en describir especies de México fueron Percheron (1835, 1841) y Burmeister (1847), Truqui (1857) precisó localidades, altitud y hábitat de 26 especies, y una docena más de especies fueron descritas por Kaup (1868, 1869, 1871), Casey (1897) y Kuwert (1898). En la Biología Centrali-Americana, Bates (1886, 1889) registró 43 especies para México. En el siglo XX aparece la descripción aislada de especies nuevas (Zang 1905b, Luederwaldt 1931a y 1941, Dibb 1936, Reyes-Castillo 1970a, Reyes-Castillo y Castillo 1987, Boucher 1988, Schuster 1991), la revisión de géneros mesoamericanos (Castillo y Reyes-Castillo 1984, Reyes-Castillo *et al.* 1987, Schuster y Reyes-Castillo 1990, Schuster *et al.* 2003) y estudios regionales (Castillo *et al.* 1988, Reyes-Castillo y Castillo 1993). Estudios regionales sobre pasálidos y Scarabaeoidea mexicanos, fueron realizados en la Sierra de Manantlán y la

Estación de Chamela en Jalisco, el estado de Guerrero y Los Tuxtlas en Veracruz (Castillo *et al.* 1988, Reyes-Castillo 1988, Reyes-Castillo y Castillo 1993, Castillo 1987, Castillo y Reyes-Castillo 1997), en el Soconusco y la Selva Lacandona en Chiapas, en Acahuzotla, Guerrero y en distintas localidades de Hidalgo, Morelos, Nayarit y Veracruz (Morón *et al.* 1985 y 1998, Delgado 1989, Deloya *et al.* 1993 y 1995, Morón 1979, 1993 y 1994, Morón y Terrón 1981 y 1986, Deloya y Morón 1994).

La familia comprende en México una subfamilia, dos tribus, 22 géneros, dos subgéneros y 86 especies descritas, número que corresponde al 12.5 por ciento de las especies conocidas mundialmente y al 25 por ciento de las americanas (Cuadro 2).

Cuadro 2 Clasificación general de la familia Passalidae en América, comparando el total de especies por género con las comprobadas en México. R-C = Reyes-Castillo.*Reyes-Castillo, Castillo y Fonseca.

Subfamilia	Tribu	Género	Total spp.	México spp.	
PASSALINAE	PASSALINI	<i>Spasalus</i> Kaup	6	0	
		<i>Paxillus</i> MacLeay	9	1	
		<i>Passipassalus</i> Fonseca y R-C	1	0	
		<i>Ameripassalus</i> Reyes-Castillo	4	3	
		<i>Ptichopus</i> Kaup	4	1	
		<i>Passalus</i> Fabricius	146	8	
		Subtotal: 6	170	13	
	PROCULINI	<i>Chondrocephalus</i> Kuwert	5	5	
		<i>Popilius</i> Kaup	26	5	
		<i>Vindex</i> Kaup	4	4	
		<i>Proculejus</i> Kaup	7	5	
		<i>Spurius</i> Kaup	4	4	
		<i>Petrejoides</i> Kuwert	19	11	
		<i>Coniger</i> Kuwert	2	1	
		<i>Undulifer</i> Kaup	2	2	
		<i>Pseudacanthus</i> Kaup	8	7	
		<i>Heliscus</i> Zang	5	3	
		<i>Oileus</i> Kaup	9	5	
		<i>Odontotaenius</i> Kaup	8	4	
		<i>Proculus</i> Kaup	6	3	
		<i>Verres</i> Kaup	14	4	
		<i>Veturius</i> Kaup	28	3	
		<i>Publius</i> Kaup	6	1	
		<i>Ogyges</i> Kaup	13	3	
		<i>Xylopassaloides</i> R-C, C y F*	5	2	
		<i>Pseudoarrox</i> Reyes-Castillo	2	0	
		Totales:	1	2	25

Se conoce la larva de tercer estadio de 39 especies mexicanas: siete de Passalini y 32 de Proculini (Schuster y Reyes-Castillo 1981, Quintero y Reyes-Castillo 1983, Reyes-Castillo *et al.* 1987). Sólo se ha descrito el huevo de *Xylopassaloides pterocavis* endémico de Chiapas (Reyes-Castillo *et al.* 1987) y el proceso de avivamiento de la larva de primer estadio en 21 especies (Reyes-Castillo y Jarman 1989).

La mayoría de los trabajos sistemáticos incluyen claves e ilustraciones para identificar géneros y especies de adultos y larvas de tercer estadio. Faltan claves para identificar las especies en los géneros de Proculini: *Popilius*, *Chondrocephalus*, *Proculejus*, *Verres*, *Undulifer* y *Pseudacanthus*. Por su parte, Delgado *et al.* (2000) actualizaron la clave de géneros propuesta por Reyes-Castillo (1970b).

El único ciclo de vida determinado a la fecha, es el del pasálido *Heliscus tropicus* por Valenzuela-González (1986a), endémico de México. Aspectos etológicos con base en especies mexicanas, incluyen estudios sobre cuidados a la cría, alimentación de larva y adulto (Valenzuela-González y Castillo 1983, Valenzuela-González 1992 y 1993), territorialidad (Valenzuela-González 1986b), cortejo y cópula (Valenzuela-González y Castillo 1984, Castillo y Reyes-Castillo 1989), análisis de sonidos producidos por larva y adulto (Reyes-Castillo y Jarman 1980, 1983, Palestirini *et al.* 2003) y, determinación de la fuerza mandibular de larva y adulto (Jarman y Reyes-Castillo 1985).

La vida subsocial de Passalidae propicia asociaciones simbióticas con múltiples grupos de organismos. En las galerías de especies mexicanas es frecuente la presencia de ninfas y ocasional la de adultos del blátido *Panchlora* spp. (Castillo y Reyes-Castillo 1982). Numerosas especies de pseudo escorpiones se hallan sobre los adultos de algunas especies (Reyes-Castillo y Hendrichs 1975, Aguiar y Bührnheim 1992). De 17 familias de Acarina asociadas con pasálidos del Nuevo Mundo, 10 se presentan en especies mexicanas (Hunter 1993b) y tres especies del hongo *Rickia* (Laboulbeniales) son parásitas del adulto (Luna-Zendejas *et al.* 1988).

Los pasálidos mexicanos se distribuyen en ecosistemas forestales tropicales y subtropicales situados del nivel del mar a los 3,000 m de altitud. La riqueza de especies y abundancia poblacional aumentan en los bosques mesófilo de montaña (1,200-1,800 m de altitud) y tropical perennifolio, en comparación con la pobreza de especies y bajas poblaciones en los bosques de pino y pino-encino, los tropicales subcaducifolio y caducifolio. En el bosque tropical perennifolio existen hasta 15 especies, 10-16 en el bosque mesófilo de montaña, 9-11 en los acahuales, 3-5 en los bosques tropicales subcaducifolio y caducifolio, y 2-4 en los pastizales del trópico húmedo (Castillo y Reyes-Castillo 1997 y 2003, Reyes-Castillo 2000).

Las 43 especies endémicas de Proculini distinguen al país y constituyen el 52 por ciento del total de especies. Principalmente se distribuyen en el bosque mesófilo de montaña de las Sierras Madres Oriental, del Sur y de Chiapas, las montañas de Oaxaca, el Macizo Central de Chiapas y el Sistema Volcánico Transversal. Los endemismos aumentan a 75 por ciento si consideramos la expansión de las fronteras del país hasta el norte de Nicaragua, área geográfica denominada Mega México 2 (Rzedowski 1991), ya que tres especies de Passalini y 16 de Proculini extienden su distribución a las montañas del Núcleo Centroamericano, territorio contenido entre el Istmo de Tehuantepec y la Depresión Nicaragüense.

La reducción alar afecta al 76 por ciento del total de especies endémicas, agrupadas en *Chondrocephalus*, *Vindex*, *Proculejus*, *Spurius*, *Petrejoides*, *Oileus*, *Pseudacanthus*, *Proculus*, *Verres*, *Publius*, *Ogyges* y *Xylopassaloides*. Presentan élitros opacos, algunas especies de *Publius*, *Proculus* y *Pseudacanthus*, y las estrías elitrales borradas o desvanecidas caracterizan algunas especies de *Oileus* y *Ogyges*.

Las diferencias entre las fórmulas cromosómicas de Passalini (cinco especies: $n = 12 + X$) y Proculini (32 especies: $n = 8-21 + XY$) mexicanos, están vinculadas con la estructura poblacional de sus especies. Los pasálinos son de amplia distribución en las tierras bajas y los proculinos son propios de áreas montañosas, lo que favorece el establecimiento de cambios cariotípicos (Serrano *et al.* 1998).

El límite de distribución septentrional del grupo en el occidente de México se localiza en la Sierra Madre Occidental a los 28° 25' 23" de latitud Norte y los 108° 22' 34" de longitud Oeste en Yepachic, Chihuahua, mientras en el oriente se sitúa en la Sierra Madre Oriental a los 25° 46' 5" de latitud Norte y los 100° 10' de longitud Oeste en Apodaca, Nuevo León. La distribución por el Altiplano Mexicano es periférica y al sur del Trópico de Cáncer.

La riqueza de especies y distribución estatal son marcadamente diferentes en ambas tribus, las 10 especies de Passalini se reparten en 28 estados, mientras las 72 de Proculini en 20. Con gran diferencia, la entidad más rica es Chiapas donde se encuentran 46 especies, siguen en importancia: Veracruz, Oaxaca y Puebla con sus respectivas 34, 29 y 25 especies. Los estados con riqueza media, 17 y 15 especies, son Hidalgo y Guerrero. En 22 estados se encuentra de una a ocho especies.

En la Sierra Madre Occidental los Passalini llegan al límite más septentrional de su distribución continental. De esta tribu, el país contiene un conjunto de especies muy comunes y euritópicas en su distribución geográfica, desde México hasta Sudamérica y alguna alcanza las Antillas, y otro conjunto con clara distribución mesoamericana. El Passalini con la distribución más extensa en el país es *Ptichopus angulatus*, asociado a los detritos de los hormigueros de *Atta mexicana* (Fr. Smith) y conocido de 26 estados.

La tribu Proculini alcanza su límite septentrional por el oriente de México en Nuevo León (Cola de Caballo), por el occidente y el centro no sobrepasa el Sistema Volcánico Transversal. La mayoría de las especies son de distribución restringida y las de más amplia distribución en México llegan hasta Panamá o Colombia, estas son: *Spurius bicornis* (Truqui), *Popilius eclipticus* (Truqui), *Odontotaenius striatopunctatus* (Percheron), *Oileus sargi* (Kaup), *Veturius sinuatocollis* Kuwert, *V. tuberculifrons* Kuwert, *Verres cavicollis* Bates, *V. corticola* (Truqui) y *V. hageni* Kaup.

Los Passalidae en México presentan dos de los patrones de dispersión de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: el neotropical típico y el mesófilo de montaña, ambos de origen sudamericano moderno y antiguo, respectivamente (Halffter 1978, 1987, Reyes-Castillo y Halffter 1978, Reyes-Castillo 1985). El neotropical típico, con una máxima expansión por las tierras bajas, el pie de monte y la periferia del altiplano es característico de las especies agrupadas en la tribu Passalini, son de amplia distribución en el neotrópico. El mesófilo de montaña es típico de los miembros de la tribu Proculini que se distribuyen por los principales sistemas montañosos, en donde se han diversificado y presentan un importante conjunto de especies endémicas.

Diagnosis de la familia, subfamilias y tribus

Familia Passalidae Leach, 1815: El adulto de color negro brillante, con la cabeza prognata, el cuerpo aplanado y alargado, sin dimorfismo sexual externo; la gálea maxilar unidentada en el ápice; el palpo labial triarticulado y artejo basal pequeño; el mentón escotado, escotadura ocupada por la lígula; la antena de diez artejos, capaz de doblarse por enrollamiento, artejos de la maza incapaces de sobreponerse y cerrarse por aposición; el protórax cuadrangular, separado del resto del cuerpo por el pedúnculo mesotorácico, mesoescútelos visible en vista dorsal; los élitros de 10 estrías cubren el abdomen; las alas sin unión de las venas media y cubital; las cavidades mesocoxales cerradas por meso y metasternón; el octavo segmento abdominal no forma un pigido expuesto; el edeago compuesto por una pieza basal, dos lóbulos laterales reducidos y un lóbulo medio globoso.

El huevo ovoide, verde oliva y translúcido antes del avivamiento de la larva, provisto de un micrópilo en cada polo y corión ornamentado hexagonalmente. La larva alargada, subcilíndrica y apenas curvada en su parte posterior; el cuerpo blanco lechoso; la cabeza prognata y de color marrón brillante; la antena y el palpo maxilar de dos artejos; el tercer par de patas atrofiado; el orificio anal transversal. La larva de primer estadio presenta dos ovirruptores longitudinales esclerosados sobre el metanoto. La pupa exarata, adectita y de color blanco lechoso; la cabeza apenas

visible ventralmente; los estigmas abdominales elípticos; los tergitos abdominales sinuosos en sus márgenes y sin órganos dioneiformes.

Subfamilia Aulacocyclinae Kaup, 1868: En el adulto la maxila con lacinia bidentada en su ápice y el estipe largo, mayor a la longitud media del palpiger; el proceso hipostomal corto y muy separado del labio; el surco marginal pronotal completo anterior y posteriormente; el prosternelo no visible entre las coxas; las alas metatorácicas con dos venas libres entre la cubital y primera anal completa; el abdomen con cinco esternitos visibles. La larva con *retinaculum* mandibular, estructura trocanto-femoral pubescente y artejo distal de la antena bífido. Se distribuye en las regiones biogeográficas: Paleártica, Oriental y Australiana. Contiene 50 especies agrupadas en cinco géneros.

Subfamilia Passalinae Leach, 1815: En el adulto la maxila con lacinia uni- o bidentada en su ápice y el estipe corto, igual a la longitud media del palpiger; el proceso hipostomal largo y separado del labio; el surco marginal pronotal incompleto anterior y posteriormente; el prosternelo visible entre las coxas; las alas metatorácicas con una vena libre entre la cubital y primera anal completa; el abdomen con seis esternitos visibles, el primero pequeño, triangular y colocado en el extremo lateral de las fosetas metacoxales. La larva sin *retinaculum* mandibular, estructura trocanto-femoral glabra y artejo distal de la antena entero. Se distribuye en las regiones biogeográficas: Paleártica, Neártica, Neotropical, Oriental y Australiana. Contiene 633 especies agrupadas en 57 géneros.

Tribu Passalini Leach, 1815: Passalinae cosmotropicales; el adulto presenta clépeo colocado por debajo de la frente y no visible en vista dorsal; la lacinia maxilar con uno o dos dientes apicales; la maza de la antena compuesta de tres a seis artejos; y el prosternelo romboidal o pentagonal. La larva se caracteriza por el *uncus* de la lacinia maxilar entero y el anillo anal compuesto de ocho a 18 sedas. Tribu diversificada en los trópicos del Viejo Mundo, donde agrupa 32 géneros y 287 especies. El Nuevo Mundo

contiene seis géneros y 170 especies, de las que en México se reparten sólo 13 referidas a los géneros *Paxillus*, *Ptichopus*, *Ameripassalus* y *Passalus* (Cuadro 2).

Tribu Proculini Gravelly, 1918: Passalinae americanos; el adulto presenta clípeo expuesto, visible en vista dorsal, de posición vertical u horizontal; la lacinia maxilar siempre presenta dos dientes apicales; la maza de la antena compuesta de tres artejos (cuatro/cinco en algunos *Popilius* amazónicos); y el prosternelo romboidal. La larva se caracteriza por el *uncus* de la lacinia maxilar bífido y el anillo anal compuesto por 12 a 34 sedas. Tribu que contiene 19 géneros y 176 especies. México presenta 18 géneros que agrupan 72 especies, es el país más rico en géneros y su riqueza de especies alcanza un 40 por ciento del total de las descritas a la fecha (Cuadro 2).

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

México es el país del Mundo más rico en número de géneros y el segundo más rico en especies de los coleópteros de la familia Passalidae, con 22 géneros y 86 especies, descritas en las tribus Passalini y Proculini, representan el 36 y 12.5 por ciento del total de géneros y especies hasta hoy descritos, respectivamente. En la región Neotropical, la tribu Passalini es el taxón con el mayor número de problemas nomenclaturales y notables dificultades en la determinación de especies, algunas de ellas de amplia distribución y cuantiosa sinonimia. En México se han mencionado en la literatura hasta 28 especies, las publicaciones más recientes del presente siglo consideran que presenta 10 especies válidas, la mayoría de amplia distribución en el país o en el continente Americano, descritas en los géneros *Paxillus*, *Ptichopus* y *Passalus*; sin embargo, este reducido número de géneros y especies de Passalini característicos de México no se ha establecido mediante la revisión del material tipo y su cuidadosa comparación con el abundante material recolectado, en numerosas localidades, durante los últimos 40 años.

Las hipótesis planteadas para resolver con el presente estudio, fueron las siguientes:

1. Una revisión profunda del grupo debería describir nuevos taxones para la ciencia.
2. Una revisión profunda del grupo debería validar nombres ahora en la sinonimia de otros taxones.
3. Es de esperar que una revisión profunda del grupo el número de especies se reduzca por la incorporación de varias especies en la sinonimia de otras.

Las preguntas planteadas para resolver con el presente estudio, fueron las siguientes:

¿Cuál es el número de géneros y especies, válidos, de la tribu Passalini que existen en México?

¿Qué géneros y especies deben suprimirse de México, por sinonimia, errores de localidad, y errores tipográficos o de etiquetado?

¿Qué nuevos taxones deben ser descritos de México?

¿Cuáles son las relaciones filogenéticas y biogeográfica que muestran los taxones, especies y géneros, de Passalini de México?

Objetivos generales

Determinar para la tribu Passalini, el número real de géneros con las especies que agrupan en México. Describir los nuevos taxones descubiertos, géneros y/o especies, en distintas localidades de México. Establecer las nuevas sinonimías y combinaciones nuevas de los taxones previamente descritos y citados de México.

Objetivos particulares

- 1) Proponer sinónimos nuevos y combinaciones nuevas para las especies de Passalini descritas de México, con base a la revisión de los ejemplares tipo.
- 2) Establecer el número real de géneros y especies de Passalini que se reparten en el territorio mexicano.
- 3) Describir un género nuevo con base a cuatro especies, una descrita y tres nuevas, provenientes de distintas localidades de México y Guatemala.
- 4) Describir una especie nueva de *Passalus* (*Passalus*) colectada del estado de Oaxaca.
- 5) Realizar el análisis filogenético, por medio de un método cladístico, de las especies agrupadas en el nuevo género.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material que sirvió de base para el desarrollo del presente estudio, está depositado en la Colección Entomológica-IEXA del Instituto de Ecología, A. C., sede Xalapa, Veracruz, que contiene grandes series de las especies mexicanas y una significativa representación de estados inmaduros (huevo, larva y pupa), conservados en alcohol etílico al 70 %. Revisé un total de 5,475 ejemplares adultos de la tribu Passalini procedentes de numerosas localidades de 28 estados de México, montados en seco con alfileres y etiquetados siguiendo el método tradicional de los entomólogos.

La mayor parte de los ejemplares fueron colectados por el autor y su grupo de trabajo, otra parte los colectaron numerosos colegas nacionales y extranjeros, o fueron obtenidos por intercambio o donación. La colecta se realizó en forma directa, al revisar y abrir troncos podridos con hacha, o eventualmente atraídos a la luz, maté los adultos con acetato de etilo o los fijé en líquido de Pampel con sus estados de desarrollo (huevo, larva y pupa) para conservarlos en alcohol etílico al 70 %.

Adicional al material (5,475 ejemplares) de la colección IEXA, revisé 3,500 ejemplares adultos de Passalini mexicanos, aproximadamente, acumulados en las instituciones y los museos siguientes: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Francia (destaca por comprender la mayoría de ejemplares tipo e invaluable material histórico proveniente de numerosas colecciones creadas durante el siglo XIX); The Natural History Museum, London, United Kingdom; United States National Museum of Natural History, Washington, D. C.; Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil; Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala (incluye series significativas de las especies del género nuevo); Muséum d'Histoire naturelle, Ville de Genève, Geneve, Suiza; Canadian National Collection, Ottawa, Ontario, Canada; American Museum of Natural History, Nueva York; Museum of the Academy of Sciences of California, San Francisco, California; Instituto de Biología y Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.; Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, México, D. F.; y Colegio de Postgraduados, Montecillos, estado de México.

Con excepción de las especies descritas por A. Percheron, W. F. Erichson, J. F. Eschscholtz y W. S. MacLeay, estudie los ejemplares tipo de E. Truqui, J. J. Kaup, A. Kuwert, H. W. Bates, H. Luederwaldt, Claudio R. V. Fonseca y Pedro Reyes-Castillo (los dos últimos, autores del género monotípico *Passipassalus*), depositados en el Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), el Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUP), Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala (UVG) y el Instituto de Ecología, A. C. (IEXA).

En el presente estudio, la clasificación creada por Reyes-Castillo (1970b) para subfamilias, tribus y géneros de Passalidae americanos fue la que reconocí en el ordenamiento de los taxones de México. Utilicé la clasificación de Hincks y Dibb (1935) para la división de *Passalus* en subgéneros y secciones, y la modificada por Reyes-Castillo (1973) para *Paxillus*. En la descripción y diagnosis de los géneros y las especies, consideré pertinente la terminología propuesta por Reyes-Castillo (1970b) para el adulto y la de Schuster y Reyes-Castillo (1981) en la diagnosis de la larva.

Para cada género cito autor, año y página de la descripción original y la especie tipo. En la lista de sinónimos de cada especie sólo hago referencia a los autores que la citan de México y que tratan alguno de los sinónimos o combinaciones que afecta su distribución en el país. He respetado la ortografía de los autores en la denominación de taxones y nombre de países y localidades. Esta lista la actualicé de 1958 a la fecha, siempre y cuando contenga cambios o errores nomenclaturales o de localidades, que afecten a las especies presentes en México. Los sinónimos de cada especie, hasta antes de 1958, pueden consultarse en el catálogo de Hincks y Dibb (1935, 1958). La posición geográfica y el estado al que pertenecen las localidades citadas por Bates (1886, 1889) en la *Biologia Centrali-Americana*, fueron consultadas en la publicación de Selander y Vaurie (1962)

Las siglas de las colecciones antes citadas, son incluidas en material revisado. En el caso del ejemplar tipo, la información de cada etiqueta está separada por una doble diagonal (//) y el número de ejemplares revisados de cada localidad se indica

entre paréntesis para el caso de las especies nuevas. Las medidas del adulto las tomé con un vernier de 15 cm y los esquemas del adulto se realizaron a la cámara clara.

La filogenia de las especies de *Ameripassalus* se determinó utilizando el programa PAUP versión 4.Ob.10 (Swofford 2002). Este análisis sólo fue basado en caracteres externos del adulto y en la polarización de caracteres seleccioné como grupo externo a *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman, especie tipo de *Pertinax*, el subgénero de *Passalus* más relacionado. La matriz filogenética incluyó 18 caracteres de la morfología externa del adulto, 10 informativos y ocho autoapomorfías. Los caracteres 2 y 16 son multiestado y están ordenados linealmente (012), todos los otros son caracteres uniordenados. Los 18 caracteres seleccionados son estables y fueron examinados en todos los ejemplares incluidos en material estudiado de cada especie y una serie significativa de ejemplares de distintas localidades de la especie del grupo externo.

RESULTADOS

CUÁNTAS ESPECIES DE PASSALINI HAY EN MÉXICO

Contestar esta pregunta podría ser relativamente sencillo, bastaría consultar el catálogo de Hincks y Dibb (1935, 1958) sobre los Passalidae del Mundo o el listado de Blackwelder (1944) de las especies en Latinoamérica, para entresacar las especies conocidas de México hasta esas fechas. Por una parte, sin embargo, ambos trabajos proporcionan un número irreal de especies para el país y por otra, siguen una clasificación ya superada de la familia, respecto a su agrupamiento en subfamilias, tribus y géneros. Por lo tanto, un primer paso fue revisar lo publicado a partir de 1958 año de aparición del suplemento al catálogo de Hincks y Dibb, para comprobar el número de especies citadas del país y situarlas en el actual esquema de clasificación.

La familia Passalidae fue dividida en numerosas subfamilias a lo largo de su historia: en cinco por Kaup (1871), 38 según Kuwert (1897, 1898) y siete de acuerdo a Gravely (1918), clasificación que siguen Hincks y Dibb (1935, 1958) en su catálogo. La clasificación hoy aceptada, es la de Reyes-Castillo (1970b), divide la familia en las subfamilias: Aulacocyclinae Kaup, 1868 y Passalinae Leach, 1815 que agrupa las tribus Passalini Leach, 1815 y Proculini Gravely, 1918; clasificación sustentada en caracteres esqueléticos del adulto y confirmada en los estudios de citogenética (Virkki y Reyes-Castillo 1972, Serrano et al. 1998) y los de taxonomía de la larva (Schuster y Reyes-Castillo 1981 y 1990, Schuster 1992a). Esta clasificación la adoptan: Boucher (1986) en su estudio sobre Passalidae de la Guayana Francesa y Schuster (2002) sobre Passalidae de los Estados Unidos de América; Scholtz (1990) en su esquema de la filogenia de Scarabaeoidea; Cassis y Weir (1992) en el catálogo de Scarabaeoidea de Australia; y en la clasificación de Coleoptera de Lawrence y Newton (1995) y Lawrence (1999).

Considerando la clasificación de Passalidae aceptada y los trabajos publicados sobre especies mexicanas, elaboré un listado que comprende 28 especies válidas hasta la fecha (Cuadro 3) y 19 sinónimos de Passalini citados y descritos de México

(ver en este capítulo: “Passalini citadas para México: razones por las que se excluyen” y en el capítulo “La tribu Passalini Leach, 1815, en México” los comentarios de cada especie). La mayoría de los ejemplares tipo o determinados por el autor de una especie fueron revisados en las colecciones del Musèum national d’Histoire naturelle, París y del Museo de Zoología de la Universidade de São Paulo, Brasil, además, fueron confrontados con los Passalini depositados en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología, Xalapa.

Cuadro 3. Especies de Passalinae: Passalini citadas de México (Hincks y Dibb 1935, 1958; Reyes-Castillo 1970b, 1984, 2000, 2002), el símbolo (☐) de la última columna representa la especie que taxonómicamente es válida para México.

#	Género	Subgénero	Especie, autor, año	México
1	<i>Paxillus</i>		<i>leachi</i> MacLeay, 1819	☐
2	<i>Ptichopus</i>		<i>angulatus</i> (Percheron, 1835)	☐
3	<i>Passalus</i>	<i>Pertinax</i>	<i>caelatus</i> Erichson, 1847	☐
4			<i>cognatus</i> Truqui, 1857	☐
5			<i>connatus</i> Luederwaldt, 1941	
6			<i>expositus</i> (Kaup, 1869)	
7			<i>glabristernus</i> (Kuwert, 1891)	
8			<i>gravelyi</i> Moreira, 1922	
9			<i>guatemalensis</i> (Kaup, 1869)	☐
10			<i>incertus</i> Percheron, 1841	
11			<i>inops</i> Truqui, 1857	☐
12			<i>maillei</i> Percheron, 1841	
13			<i>mirabilis</i> (Kuwert, 1891)	
14			<i>punctatostriatus</i> Perch., 1835	☐
15			<i>punctulatus</i> (Kaup, 1869)	
16		<i>Mitrorhinus</i>	<i>frater</i> Kuwert, 1891	
17		<i>Passalus</i>	<i>binominatus</i> Percheron, 1841	
18			<i>humericrinutus</i> (Kuwert, 1891)	
19			<i>toriferus</i> Eschscholtz, 1829	
20			<i>ancoriformis</i> Luederwaldt, 1931	
21			aff. <i>archidonae</i> Arrow, 1907	
22			<i>mucronatus</i> Burmeister, 1847	
23			<i>interruptus</i> (Linneo, 1758)	
24			<i>intertstitialis</i> Eschscholtz, 1829	☐
25			<i>pauillus</i> (Kuwert, 1891)	
26			<i>punctiger</i> Lep. y Serv. ,1825	☐
27	<i>Stephanocephalus</i>		<i>cazicus</i> Kuwert, 1891	
28			<i>stellaris</i> Kaup, 1869	

El catálogo mundial de Passalidae (Hincks y Dibb 1935, 1958) reconoce 21 especies para México, reunidas en los géneros *Paxillus* MacLeay, 1819; *Passalus* Fabricius, 1792; *Ptichopus* Kaup, 1869; y *Stephanocephalus* Kaup, 1869; que acorde con la clasificación propuesta por Reyes-Castillo (1970b) están agrupados en Passalini. Además, adicioné cuatro más de *Passalus*, que sumadas a dos revalidadas y el registro adicional de una más (Reyes-Castillo y Castillo 1994, Reyes-Castillo 2000) aumentó a un total de 28 especies (Cuadro 3).

En respuesta a la pregunta inicial, estimo que de estas 28 especies registradas para México, sólo se distribuyen en el país nueve especies válidas: una de *Paxillus*, una de *Ptichopus* y siete de *Passalus*, señaladas con el símbolo (☐) en el cuadro 3. En México no están representadas 17 especies de *Passalus* y dos de *Stephanocephalus*.

Entre las 19 especies que determiné no están representadas en México ocho, cuyo registro es consecuencia de errores de distinta índole y en realidad no existen ejemplares determinados del país, pues son especies propias de América del Sur. Los errores son: tipográfico *Passalus gravelyi* Moreira y *P. toriferus* Eschscholtz; repetir localidad corregida *Passalus incertus* Percheron; fijar identificación equivocada *Passalus mirabilis* (Kuwert) y *P. archidonae* Arrow; transferir sinónimo *Passalus interruptus* (Linneo); y, revalidar sinónimo *Passalus ancoriformis* Luederwaldt y *Passalus maillei* Percheron.

Por su parte, once especies son eliminadas por que el holotipo, único ejemplar que existe, se etiquetó de México erróneamente. Entre estas se determinó como sinónimo nuevo de especies de América del Sur a *Passalus humericrinus* (Kuwert) y *P. pauxillus* (Kuwert); y como combinación o sinónimo nuevo de alguna especie etiópica u oriental a *Stephanocephalus cazicus* Kuwert, *S. stellaris* Kaup y *Passalus frater* Kuwert. Son especies endémicas de América del Sur *Passalus punctulatus* (Kaup), *P. binominatus* Percheron y *P. mucronatus* Burmeister. Consideró de localidad dudosa a *Passalus connatus* Luederwaldt, *P. expositus* (Kaup) y *P. glabristernus* (Kuwert).

Passalini citadas para México: razones por las que se excluyen

Enseguida describo y discuto la situación de las 19 especies que juzgo deben descartarse de nuestro país, iniciándola con los casos resueltos de las especies mexicanas de *Stephanocephalus* (Boucher 1989) y de *Passalus (Pertinax) maillei* (Reyes-Castillo y Castillo 1994). Las especies las ordeno de acuerdo al catálogo y la nomenclatura seguida por Hincks y Dibb (1935, 1958). Para cada especie menciono la bibliografía correspondiente a su descripción y localidad originales, a los sinónimos que afectaron su nomenclatura y distribución geográfica, hago notar que otorgo un especial énfasis a los sinónimos descritos de México. La información contenida en las etiquetas que portan los ejemplares tipo, la separo por dos diagonales (/) y coloco un signo de interrogación (?) antes o después de una localidad dudosa.

***Stephanocephalus* Kaup, 1869**

Este es un caso de aberrante confusión nomenclatural. El género estaba integrado por especies neotropicales al ser establecido por Kaup (1869: 7). Reconocido como *insertae sedis* por Hincks y Dibb (1935: 105), es incorporado a Passalini por Reyes-Castillo (1970b), criterio aceptado por Boucher (1989), quien lo juzga monotípico y endémico de Madagascar, sólo contiene a *S. hostilis* (Percheron, 1841) descrito de localidad desconocida y que Kaup (1869: 8) señaló de Brasil. Por el examen de los ejemplares de Percheron y Kaup, Boucher (1989) determinó que *Didimoides honoratus* Kuwert, 1891 es sinónimo de *Stephanocephalus hostilis*.

En *Stephanocephalus* fueron agrupadas *stellaris* Kaup y *cazius* Kuwert, conocidas sólo por su respectivo holotipo etiquetado “México” y depositados en el MNHN-Paris. Boucher (1989: 225) propone como sinónimo del etiópico *Didimus africanus* (Percheron, 1844) a *Stephanocephalus stellaris* Kaup, 1869 y del oriental australiano *Leptaulax bicolor* (Fabricius, 1891) a *S. cazius* Kuwert, 1891.

***Passalus (Pertinax) maillei* Percheron, 1841**

Passalus maillei Percheron 1841:31-32, t. 78 fig. 6, Colombie.

Passalus maillei Percheron: Reyes-Castillo 1970b: 204, lista.

Passalus (Pertinax) maillei Percheron: Hincks y Dibb 1935: 44, Mexico, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Ecuador, Colombia.

Passalus (Pertinax) maillei Percheron: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, México.

Passalus (Pertinax) maillei Percheron: Reyes-Castillo y Amat 2003: 38, Colombia.

Especie endémica de América del Sur (Colombia y Ecuador). El registro de México (Hincks y Dibb 1935) es debido a *Passalus cognatus* Truqui, descrito originalmente de México y a propuesta de Kaup (1869) sinónimo de *P. maillei* del que revisé el lectotipo depositado en la colección Dejean del MNHN-Paris y porta las etiquetas: //Passalus maillei mihi Percher h. in Colombia D. Lebas //Lectotype designe// delor Dejean qui a ajoute impite "Percher"//. Reyes-Castillo y Castillo (1994) rehabilitaron *P. cognatus* Truqui, 1857 y la revisión del tipo me permitió comprobar sus marcadas diferencias con *P. maillei* (ver comentarios sobre esta especie en el capítulo "La tribu Passalini Leach, 1815, en México"). La localidad México citada por Reyes-Castillo (1985), es errónea.

***Passalus (Pertinax) connatus* Luederwaldt, 1941**

Passalus connatus Luederwaldt 1941: 85, México.

Passalus connatus Luederwaldt: Reyes-Castillo 1970b: 203, lista.

Passalus (Pertinax) connatus Luederwaldt: Hincks y Dibb 1958: 15, México.

Passalus (Pertinax) connatus Luederwaldt: Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, distribución insular, México.

Passalus (Pertinax) connatus Luederwaldt: Reyes-Castillo 2000: 175, México.

Passalus (Pertinax) connatus Luederwaldt: Reyes-Castillo 2002: 472, México (?).

Examiné el holotipo, sólo etiquetado "México" y depositado en la colección del MZUSP-Brasil. Esta fue la última especie de Passalini descrita de México. Presenta como características llamativas *humeri* pubescentes y alas reducidas, caracteres comunes en algunos *Passalus* andinos de Colombia y Ecuador, principalmente. En la descripción original, Luederwaldt (1941) mencionó su proximidad con *Passalus affinis* Percheron 1835, del que se distingue por presentar los "élitros soldados" (*sic!*), se trata de una especie antillana endémica de La Española (Reyes-Castillo *et al.* 1995).

Reyes-Castillo (1985) la cita de México, dudo que *P. connatus* se encuentre en México, donde a la fecha nunca se ha colectado un *Passalus* braquíptero, carácter

común entre los Passalini de la América del Sur y los Proculini mesoamericanos (Reyes-Castillo 2002).

***Passalus (Pertinax) expositus* (Kaup, 1869)**

Oileus expositus Kaup 1869: 4-5, ?México.

Popilius expositus (Kaup): Hincks y Dibb 1935: 17, México.

Passalus expositus (Kaup): Reyes-Castillo 1970b: 203, 205, lista, México.

Revisé el holotipo, depositado en la colección del MNHN-Paris y portando las etiquetas siguientes: //expositus Kp. Brezil ?México//Collection Mniszech//Ex. Musaeo van Lansberge//G. J. Arrow vidt. 1906//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//.

Sólo la localidad “?México” de las dos señaladas en la etiqueta del holotipo apareció en la descripción original (Kaup 1869). Dudo de la presencia de esta especie en nuestro país, pues presenta características muy cercanas a *Passalus (Pertinax) morio* Percheron, 1835, cuya amplia distribución abarca parte de la América del Sur y es muy común en Brasil.

***Passalus (Pertinax) glabristernus* (Kuwert, 1891)**

Rhodoncathopus glabristernus Kuwert 1891: 181, Catharina.

Aponelides glabristernus (Kuwert): Kuwert 1898: 153, México.

Passalus glabristernus (Kuwert): Reyes-Castillo 1970b: 204, lista.

Passalus (Pertinax) glabristernus (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 44, México.

Passalus (Pertinax) glabristernus (Kuwert): Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, lista, México.

Examiné el holotipo depositado en la colección del MNHN-Paris y etiquetado: //glabristernus Kuw. Mexico//Ex Musaeo A. Kuwert 1894// Musèum Paris ex Coll. Oberthur//lectotype//. La localidad “Catharina”, posiblemente en Brasil, citada por Kuwert (1891) en la descripción original no se relaciona con la escrita en la etiqueta del holotipo. En un trabajo posterior Kuwert (1898) corrigió su error al considerar como única localidad: México. En mi opinión, dudo de su presencia en México, también Boucher (*in litt.* 1999) comparte esta idea.

Comparé el holotipo con 1,173 ejemplares mexicanos de *P. punctatostriatus* Percheron, la especie mexicana más cercana, de la que se distingue por ser de menor

talla y presentar el metasternón liso, sin puntuaciones. Esta característica la presentan especies propias de América del Sur, por ejemplo *Passalus (Pertinax) dubitans* (Kuwert 1891).

***Passalus (Pertinax) gravelyi* Moreira, 1922**

Passalus gravelyi Moreira 1922: 274 Fig., 276, 278, Brasil: Rio de Janeiro y Minas Gerais.

Passalus gravelyi Moreira: Blackwelder 1944: 193, Brasil.

Passalus gravelyi Moreira: Reyes-Castillo 1970b: 204, lista.

Passalus (Pertinax) gravelyi Moreira: Hincks y Dibb 1935: 44, México (error tipográfico).

Passalus (Pertinax) gravelyi Moreira: Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, lista, México.

Passalus (Pertinax) gravelyi Moreira: Reyes-Castillo 2002: 472, Brasil.

Descrita del Brasil, es un braquíptero típico que se distribuye en localidades ubicadas entre 1,100-2,000 m de altitud en los estados de Rio de Janeiro y Minas Gerais (Moreira 1922, Luederwaldt 1931b, Bührnheim 1963 y 1978). Examiné varios ejemplares determinados por Luederwaldt (1931b) de la colección Zikan, colector de la serie tipo, depositados en el MZUSP-Brasil, y 16 ejemplares recolectados en el estado de Rio de Janeiro proporcionados por Fernando Vaz de Mello. La citan de México Hincks y Dibb (1935: 44) por un indudable error tipográfico, utilizan las comillas para señalar el mismo país de la especie anterior (*glabristernus*), y Reyes-Castillo (1985) por un error inexplicable, que corrige en su trabajo de 2002.

***Passalus (Pertinax) incertus* Percheron, 1841**

Passalus incertus Percheron 1841: 27-28, t. 78 fig. 4, Colombie.

Passalus incertus Percheron: Reyes-Castillo 1970b: 204, lista.

Rhodocanthopus longulus (*nec* Percheron) *sensu* Kuwert 1891: 181, Mexico, Colombia.

Trichopleurus longulus (*sensu* Kuwert): Kuwert 1898: 144, Caucathal, Columbien; Brasilien.

Passalus (Pertinax) incertus Percheron: Hincks y Dibb 1935: 44, Venezuela, Colombia.

Passalus (Pertinax) incertus Percheron: Hincks y Dibb 1958: 16, Mexico, Ecuador, Brasil.

Passalus (Pertinax) incertus Percheron: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, lista, México.

Esta especie se distribuye en Panamá y América del Sur (Colombia, Ecuador, Venezuela y Brasil). El registro de México es de *R. longulus* Kuwert, sinónimo de *P. incertus*, descrito originalmente de México y Colombia, pero en un trabajo posterior Kuwert (1898) elimina México y precisa "Caucathal" (cuenca del Cauca) como la localidad de Colombia, y la registra de Brasil. Kuwert corrigió su error de reconocer *Rh. longulus* para México y en mi opinión, es el criterio que debió haber prevalecido desde

entonces, por lo que las citas posteriores de México (Hincks y Dibb (1935, 1958; Reyes-Castillo 1985) son errores que corrijo en el presente trabajo.

***Passalus (Pertinax) mirabilis* (Kuwert, 1891)**

Rhodoncathopus mirabilis Kuwert 1891: 182, Venezuela.

Lophocephalus mirabilis (Kuwert): Kuwert 1898: 146, diagnosis, Guatemala.

Passalus (Pertinax) mirabilis (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 45, catálogo, Guatemala.

El lectotipo de *Passalus mirabilis*, depositado en la colección del MNHN-Paris, porta las etiquetas: //mirabilis Kuw. Venezuela//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//la kôli est anormale//G. J. Arrow vidit 1906//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//lectotype//. Este lectotipo es un ejemplar teratológico, que tiene las quillas frontales desiguales y la estructura media frontal asimétrica, dirigida hacia la izquierda. La localidad “Guatemala” publicada por Kuwert (1898) y la de México por Reyes-Castillo (1970b) son erróneas.

Reyes-Castillo (1970b) citó dos ejemplares colectados en Chiapas (Santa Rosa), depositados en la colección IEXA, determinados como *Passalus mirabilis* (Kuwert). La revisión de los ejemplares permitió adscribirlos a *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron, por lo que en el siguiente capítulo de resultados incluyo en la sinonimia de esta última las citas siguientes:

Passalus mirabilis (nec Kuwert) sensu Reyes-Castillo 1970b: 204, 205.

Passalus mirabilis, sensu Reyes-Castillo: Virkki y Reyes-Castillo 1972: 55, 79 fig. 33.

Passalus mirabilis, sensu Reyes-Castillo: Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2.

Passalus mirabilis, sensu Reyes-Castillo: Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 166.

***Passalus (Pertinax) punctulatus* (Kaup, 1869)**

Neleides punctulatus Kaup 1869: 35, Panama.

Trichopleurus punctulatus (Kaup) ab. *perfectotaenius* Kuwert 1898: 145, Merida, Venezuela; Mexico.

Passalus (Pertinax) punctulatus (Kaup): Hincks y Dibb 1935: 47-48, Mexico, Panama, Venezuela, Colombia, Brasil (?).

Especie propia de Panamá y América del Sur (Colombia y Venezuela). Se cita de México por la aberración *perfectotaenius*, que en la descripción original Kuwert (1898) la señaló de: Venezuela y México, revisé un paralectotipo de esta aberración que está depositado en la colección del MNHN-Paris y etiquetado: //perfectotaenius

Kuw. Mexico//*Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//* paralectotype//. En mi opinión, la localidad “Mexico” de este paralectotipo es errónea.

Passalus (Mitrorhinus) frater (Kuwert, 1891)

Mitrorhinus frater Kuwert 1891: 190, México.

Passalus (Mitrorhinus) frater (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 49, México.

Passalus (Mitrorhinus) frater (Kuwert): Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, lista, México.

Revisé el holotipo depositado en el MNHN-París y etiquetado: //frater Kuw. Mexico//*Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//* holotype//. Coincido con Boucher (*com. per.*) en que este holotipo pertenece al género etiópico *Didimus* y evidentemente la localidad “Mexico” es un error de etiquetado. Error de localidad repetido por Reyes-Castillo (1985) con base al catálogo de Hincks y Dibb (1935). Hasta comparar el holotipo con las especies agrupadas en *Didimus* y decidir a que especie pertenece, propongo la siguiente nueva combinación: *Didimus frater* (Kuwert, 1891).

Passalus (Passalus) Sección “Phoronaeus”

Passalus (Passalus) binominatus Percheron, 1841

Passalus occipitalis (*nec* Eschscholtz) *sensu* Percheron 1835: 80, t. 6 fig. 2, Havana.

Passalus binominatus Percheron 1841: 23-24, Havana.

Passalus erosus Truqui 1857: 260, 268, México.

Phoronaeosomus humericrinus Kuwert 1891: 184, Amerika mer., México (*syn. nov.*).

Passalus (Passalus) binominatus Percheron: Hincks y Dibb 1935: 50-51, Argentina, Brasil, Cayena, Cuba.

Passalus (Passalus) binominatus Percheron: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, lista, México.

Se le cita de México debido a que *P. erosus* es sinónimo de *P. binominatus*. Revisé el holotipo de *P. erosus* Truqui, etiquetado //Type//Truqui Mexico//Fry. Coll. 1905.100// *erosus* Truqui Type// y depositado en el MNHN-Paris. Lo propuso Kaup (1871: 98-99) como sinónimo de *Passalus binominatus* Percheron, acción aceptada por los autores posteriores, excepto Gravely (1918) que las consideró especies distintas. El primero en dudar de la localidad México fue Bates (1886: 17), sin duda se trata de un error de etiquetado, puesto que la gran mayoría de las especies agrupadas en la sección “Phoronaeus” se encuentran en gran parte de América del Sur. *P. binominatus*

se distribuye por el sureste y sur del Brasil, Paraguay y Argentina. La cita erróneamente de México Reyes-Castillo (1985).

***Passalus (Passalus) humericrinus* (Kuwert, 1891)**

Phoronaeosomus humericrinus Kuwert 1891: 184, Amerika mer., Mexico.

Passalus (Passalus) humericrinus (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 51, Mexico, Centr. Amer.

Passalus (Passalus) humericrinus (Kuwert): Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, lista, México.

Revisé el holotipo depositado en el MNHN-Paris y etiquetado: //humericrinus Kuw. Mexico//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris exColl. Oberthur//holotype//. El holotipo es un ejemplar mixto: la cabeza-protórax pertenece a *Passalus binominatus* Percheron y está pegada al mesotórax-metatórax-abdomen de una especie sin determinar del subgénero *Passalus* de la sección "Neleus". La incluyo como sinónimo nuevo de *Passalus binominatus* Percheron, la localidad "Mexico", señalada en el holotipo y en la descripción original (Kuwert 1891), y la cita de Reyes-Castillo (1985), son sin duda erróneas.

***Passalus (Passalus) toriferus* Eschscholtz, 1829**

Passalus toriferus Eschscholtz 1829: 17-18, Rio Janeiro Brasiliae.

Passalus toriferus Eschscholtz: Luederwaldt 1931b: 165-168, Brasil, Argentina, Yucatán.

Passalus (Passalus) toriferus Eschscholtz: Hincks y Dibb 1935: 53, Yucatán (?), Argentina, Brasil, Paraguay.

La presencia de esta especie en México obedece a Luederwaldt (1931), que la citó de Yucatán, sin mencionar ejemplar revisado y en mi opinión, parece tratarse de un posible error tipográfico. Hincks y Dibb (1935) dudan de la localidad "Yucatán (?)" antes señalada. *Passalus toriferus* Eschscholtz es característica y muy común en Argentina, Paraguay y sureste del Brasil (Rio de Janeiro, São Paulo, Rio Grande do Sul, Santos y Minas Gerais), esta distribución es difícil que se extienda hasta México.

***Passalus (Passalus)* Sección "Petrejus"**

***Passalus (Passalus) archidonae* Arrow, 1907**

Passalus archidonae Arrow 1907: 456, Ecuador.

Passalus (Passalus) archidonae Arrow: Hincks y Dibb 1935: 54, Ecuador.

Passalus aff. *archidonae* Arrow: Reyes-Castillo 2002: 477, México.

La determinación preliminar de esta especie para México (Reyes-Castillo 2002) obedeció a que un ejemplar hembra colectado en Taxco, Guerrero (Reyes-Castillo 1993: 292), y depositado en la colección IEXA, fue comparado con otros dos de la misma localidad depositados en la colección del MZUSP-Brasil determinados por F. S. Pereira como *Passalus archidona* Arrow. Una revisión cuidadosa confrontando nuestro ejemplar con la descripción original de Arrow (1907) y numerosos ejemplares de *P. archidona* colectados en Ecuador, me permite asegurar que se trata de una especie nueva por describir al obtener más material y datos sobre su distribución.

***Passalus (Passalus) mucronatus* Burmeister, 1847**

Passalus mucronatus Burmeister 1847: 488-489, Columbiën.

Passalus mucronatus Burmeister var. *ancoriformis* Luederwaldt 1931a: 63, fig. 1, Mexico.

Passalus (Passalus) mucronatus Burmeister: Hincks y Dibb 1935: 55, Mexico, Antillas, Guatemala, Colombia, Brasil.

Passalus (Passalus) mucronatus Burmeister, Hincks y Dibb 1958: 18, Venezuela.

Passalus ancoriformis Luederwaldt: Reyes-Castillo 2000: 175, México: Guerrero.

La revalidación de la variedad *ancoriformis* Luederwaldt, 1931, propiciada por Reyes-Castillo (2000) al nivel de especie, es inaceptable y sin sustento nomenclatural. En este caso debió preponderar el criterio establecido por Hincks y Dibb (1935) que la consideran sinónimo de *Passalus mucronatus* Burmeister. El holotipo de *ancoriformis*, depositado en el MZUSP-Brasil y etiquetado: //Holotipo//Mexico Koltze//Dr. Skimnchus //Passalus ± mucronatus Burm. au ancoriformis n. sp. Luederw. det. 31//070//, lo comparé con ejemplares de *P. mucronatus* del Ecuador y Colombia, lo que me permitió reconfirmar que es sinónimo de esta última. Me parece un error de etiquetado la localidad "Mexico", señalada en el holotipo.

***Passalus (Passalus)* Sección "Neleus"**

***Passalus (Passalus) interruptus* (Linnaeus, 1758)**

Scarabaeus interruptus Linnaeus 1758: 354, America.

Passalus interruptus (Linnaeus): Fabricius 1792: 240.

Passalus tlascala Percheron 1835: 45-47, t. 3 fig. 5, Mexique.

Passalus interruptus (Linnaeus): Luederwaldt 1931b: 191-194, América intertropical.

Passalus (Passalus) interruptus (Linnaeus): Hincks y Dibb 1935: 44, Texas to Argentine.

Passalus (Passalus) interruptus (Linnaeus): Reyes-Castillo 1973: 1544, 1579-1582, América del Sur.

Passalus (Passalus) interruptus (Linnaeus): Reyes-Castillo y Castillo 1992: 362, 364, Panamá.

Esta especie se distribuye en Panamá y América del Sur (Reyes-Castillo 1973, Reyes-Castillo y Castillo 1992). Se cita de México y América Central como *Passalus tlascala* Percheron, actual sinónimo de *P. interruptus* (Lin.), sin embargo, a propuesta de Truqui (1857: 264) fue considerado sinónimo de *P. punctiger* Lepeletier y Serville, criterio que siguen los autores posteriores hasta Luederwaldt (1931b), quien propuso que “*P. tlascala* Perch., a meu ver, não é synonymo de *punctiger*, (...) mas é sinónimo de *interruptus*”, razonamiento que ha prevalecido hasta hoy.

Aunque la revisión de ejemplares de *P. tlascala*, determinados por Percheron y depositados en el MNHN-Paris, me permiten reconfirmar su sinonimia con *Passalus punctiger* Lepeletier y Serville, prefiero posponer esta acción nomenclatural hasta tener evidencias más sólidas y no complicar más la nomenclatura de estas especies. El estudio comparado, actualmente en proceso, del edeago de las especies agrupadas en la sección “*Neleus*”, muestra indicios para revalidar a *P. tlascala* (Boucher *in litt.* 1999).

***Passalus (Passalus) pauxillus* (Kuwert, 1891)**

Neleus pauxillus Kuwert 1891: 185, sin localidad.

Oeneus pauxillus (Kuwert): Kuwert 1898: 259, México (?).

Passalus (Passalus) pauxillus (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 60, México (?).

Passalus (Passalus) pauxillus (Kuwert): Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, lista, México.

Revisé el holotipo depositado en el MNHN-Paris, que porta las etiquetas: // *pauxillus* Kuw (*intermedius* Kuw *olim*)//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. Es un ejemplar mixto: la cabeza-protórax es de *Passalus punctiger* y está pegada al mesotórax-metatórax-abdomen de una especie no determinada del subgénero *Pertinax*. Propongo a *Passalus (Passalus) pauxillus* (Kuwert, 1891) como sinónimo nuevo de *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier y Serville, 1825. La localidad México citada por Kuwert (1898), repetida por Reyes-Castillo (1985), es errónea.

Discusión

En el continente Americano, el estudio taxonómico de Proculini hoy se encuentra en un estado de avance mayor que el conjunto de Passalini. Entre los 19 géneros

agrupados en la tribu Proculini 10 fueron objeto de revisión sistemática, de las cuales cinco realizadas a partir del 2000 incluyeron análisis filogenéticos utilizando métodos cladísticos (Reyes-Castillo 1978, Quintero y Reyes-Castillo 1983, Castillo y Reyes-Castillo 1984, Reyes-Castillo *et al.* 1987, Schuster y Reyes-Castillo 1990, Marshall 2000, Schuster *et al.* 2003, Gillogly 2004 y Boucher 2004). En 13 géneros fueron descritas, aisladamente, especies nuevas (Bührnheim 1962, Reyes-Castillo 1970a y 1973, Reyes-Castillo y Schuster 1983, Boucher 1986, 1987, 1988a y 1988b, Reyes-Castillo y Castillo 1987 y 1992, Castillo *et al.* 1988, Schuster 1988, 1989, 1991, 1993 y 1994, Cano y Schuster 1995, Reyes-Castillo y Pardo-Locarno 1995 y 1996, Boucher y Pardo-Locarno 1997 y Fonseca 1999). En tres géneros se han realizado cambios en su composición de especies (Reyes-Castillo 1970b, 2003) y por último, un género fue propuesto como sinónimo (Reyes-Castillo 1974).

En comparación con Proculini, los estudios taxonómicos sobre Passalini de América fueron enfocados a describir un género nuevo (Fonseca y Reyes-Castillo 1993) y varias especies nuevas (Chalumeau 1980, Boucher 1986, 1990, 2000; Fonseca 1989, 1990, 1992, 1998; Boucher y Reyes-Castillo 1991; Reyes-Castillo y Fonseca 1992, 1997; Fonseca y Reyes-Castillo 1994; Reyes-Castillo y Amat-García 1994; Amat-García y Fonseca 1998; Santos 2000); a revalidar un género, *Spasalus*, por Reyes-Castillo (1973), y varias especies de *Passalus* (Reyes-Castillo 1973, Boucher 1990, Reyes-Castillo y Castillo 1994); y finalmente, a resolver problemas concretos de nomenclatura en especies de *Stephanocephalus*, *Passalus*, *Spasalus*, *Paxillus* y *Ptichopus* (Chalumeau 1978; Boucher 1989, 1990; Fonseca y Reyes-Castillo 1994; Reyes-Castillo y Fonseca 1997).

Los problemas detectados en la nomenclatura de Passalini americanos se abordaron en escasas especies de géneros repartidos en cuatro zonas geográficas – *Spasalus* en las Antillas Francesas (Chalumeau 1980), *Passalus* en Guayana Francesa y Colombia (Reyes-Castillo 1973, Boucher 1986 y 1990, Reyes-Castillo y Amat-García 2003) y *Paxillus* en La Española (Reyes-Castillo *et al.* 1995)– o fueron tratados al describir especies nuevas en *Paxillus* y *Ptichopus* (Reyes-Castillo y Fonseca 1997,

Fonseca y Reyes-Castillo 1994). Por la naturaleza de este tipo de estudios, los problemas de nomenclatura se orientaron a resolver casos muy concretos, más que solucionarlos por la revisión de una sección, un subgénero o género, estudios que producen arreglos básicos de mayor envergadura, como lo demuestra el estudio sobre *Stephanocephalus* realizado por Boucher (1986).

Las dificultades que enfrenté para resolver los problemas de nomenclatura en las especies de Passalini mexicanos, fueron propiciadas por la proliferación desmedida de especies por autores del último tercio en el pasado siglo XIX, gravitaron en errores de montaje y etiquetado –destacaron los ejemplares mixtos o con datos de localidad errónea en etiqueta y/o en la descripción original–, y en errores de determinación, debidos a que una especie conocida y descrita de otro país, se describió como especie distinta por portar etiqueta con el nombre “México” y cuya presencia en este país no está plenamente confirmada. Además, la mayoría de las especies con este tipo de problemas están representadas por un sólo ejemplar.

Pienso que los problemas antes señalados fueron expresados en forma atinada por Hincks (1934: 270) “The difficulties of arriving at a correct synonymy encountered in other subfamilies shrink into insignificance before those of the Passalinae (....) The genus *Passalus* is a very large one on the basis of the synonymy established by Gravely (1918, p. 51), and embraces several dominant and very variable species, on which Kuwert and others have erected a large number of names. Many of these appear to be of no value whatever and here reduced to the status of synonyms”.

Por otra parte, la uniformidad morfológica y ecológica que presentan los integrantes de la familia Passalidae, unida a las dificultades antes descritas, me han convencido de la inevitable revisión del ejemplar tipo, a fin de evitar caer en errores de determinación. Es necesario, además, basar la descripción de especies nuevas y la redescipción de las conocidas en numerosos ejemplares y en lo posible, procedentes de varias localidades.

Conclusiones

De un total de 28 especies de la tribu Passalini registradas para México (Cuadro 3) no están representadas dos especies de *Stephanocephalus* y 17 de *Passalus*. Estas últimas 17 especies pertenecen a los subgéneros: *Pertinax* (siete), *Mitrorhinus* (una) y *Passalus* (nueve) de las secciones “Phoronaeus”, “Petrejus” y “Neleus”.

En respuesta a la pregunta inicial y por las colectas extensivas e intensivas realizadas durante las últimas cuatro décadas, estimo que se distribuyen en México las nueve especies válidas siguientes: *Paxillus leachi* MacLeay, 1819; *Ptichopus angulatus* (Percheron, 1835); *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847; *P. (Pertinax) cognatus* Truqui, 1857; *P. (Pertinax) guatemalensis* (Kaup, 1869); *P. (Pertinax) inops* Truqui, 1857; *P. (Pertinax) punctatostriatus* Percheron, 1835; *P. (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 1829; y *P. (Passalus) punctiger* Lepeletier y Serville, 1825.

Además, reconozco entre el material revisado una especie nueva, colectada en Oaxaca, de *Passalus (Passalus)* sección “Neleus” y distingo como la especie tipo de un género nuevo a *P. (Pertinax) guatemalensis* (Kaup) que además, agrupa dos nuevas especies mexicanas y una de Guatemala. La descripción de estos nuevos taxones se incluye en los dos siguientes capítulos de resultados. Como consecuencia de lo antes expresado, puedo asegurar que en México, la tribu Passalini agrupa 12 especies en total, que pertenecen a cuatro géneros y dos subgéneros (ver Cuadro 4 en el siguiente capítulo).

La complicada nomenclatura de Passalini, especialmente en el confuso y muy artificial género *Passalus* que reúne 145 especies agrupadas en tres subgéneros y tres secciones, unida a una taxonomía todavía inestable, han provocado un grado adicional de dificultad en el estudio de géneros y especies americanos en general y mexicanos en particular.

LA TRIBU PASSALINI LEACH, 1815, EN MÉXICO

Diagnosis y generalidades

Son Passalinae pantropicales cuyos adultos presentan el cípeo colocado por debajo de la frente, no visible dorsalmente, y sin sutura fronto clipeal; la lacinia con uno o dos dientes en el tercio apical; la maza de la antena compuesta de tres a seis artejos; y el prosternelo romboidal o pentagonal (Reyes-Castillo 1970b). Larvas caracterizadas por el *uncus* de la lacinia maxilar entero y el anillo anal compuesto de ocho a 18 sedas (Schuster y Reyes-Castillo 1981).

La tribu se ha diversificado en las regiones Etiópica, Oriental y Australiana a nivel de género (32 en total) y contiene seis géneros en América: *Paxillus* MacLeay, 1819; *Spasalus* Kaup, 1869; *Passipassalus* Reyes-Castillo y Fonseca, 1993; *Ptichopus* Kaup 1869; *Passalus* Fabricius, 1792; y *Ameripassalus* Reyes-Castillo.

Los géneros americanos parecen constituir dos grupos bien definidos: uno integrado por *Spasalus-Paxillus-Passipassalus*, que se distingue por la antena con cinco artejos en la maza y la parte distal de la lacinia maxilar unidentada, y otro, que comprende a *Ptichopus-Passalus-Ameripassalus*, presenta la maza de la antena con tres artejos y el tercio distal de la lacinia maxilar bidentado (Reyes-Castillo 1970b, Fonseca y Reyes-Castillo 1993).

En conjunto, los géneros americanos contienen 170 especies, de las que 145 pertenecen a *Passalus* agrupadas en los subgéneros *Pertinax* Kaup, 1869; *Mitrorhinus* Kaup, 1869; y *Passalus s. str.* (Luederwaldt 1931b, Hincks y Dibb 1935, Reyes-Castillo 2002). La definición y separación de estos subgéneros exhibe graves problemas, dada la heterogeneidad de las numerosas especies contenidas en cada uno (Reyes-Castillo 1970b, 1973). Entre las 60 especies del subgénero *Pertinax*, *Passalus guatemalensis* (Kaup) presenta características distintivas del resto que justifican la creación del género *Ameripassalus*.

En América, los Passalini son frecuentes y abundantes en los troncos podridos de numerosas especies de árboles en los bosques tropicales y subtropicales, habitan también en los bosques tropicales inundables, formaciones secundarias (acahuales) y plantaciones de árboles (hule, café, cacao). Parecen no tener preferencia por una especie arborea nativa en particular y en ocasiones llegan a explotar algún árbol introducido. Presentan inclinación por habitar los troncos podridos de Angiospermas Dicotiledóneas (Castillo y Reyes-Castillo 2003), y con menor frecuencia los de palmas (Angiospermas Monocotiledóneas) o de coníferas (Gimnospermas).

La gran mayoría de las especies son subcortícolas, estrictas o tolerantes, y albiduramícolas que habitan los troncos podridos en pie y los caídos, además, en estos últimos algunas viven en la interfase tronco/suelo; muy escasas especies son propias de las ramas muertas de la parte alta de los árboles y una cumple todo su ciclo de vida en los detritos de los hormigueros de *Atta*.

Passalini de México

En México, la tribu agrupa 12 especies, que pertenecen a cuatro géneros y dos subgéneros (Cuadro 3). Las 12 especies de Passalini se reparten en 27 estados del país, las entidades más ricas en especies son Chiapas y Oaxaca, donde se encuentran 10 y 9 especies, respectivamente, le siguen en importancia Veracruz con ocho, Puebla y Tamaulipas con seis, y, en los 22 estados restantes existen entre una a cuatro especies. *Ptichopus angulatus*, asociada a los detritos de los hormigueros de *Atta*, es el Passalini con la distribución más extensa en el país (se conoce de 25 estados).

En la Sierra Madre Occidental, *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* presenta el límite más septentrional de la extensa distribución de los Passalini en México. En el país la tribu contiene especies euritópicas con distribución geográfica muy amplia, que abarca desde México y América Central (*Ptichopus angulatus*), hasta América del Sur (*Paxillus leachi*, *Passalus caelatus* y *P. punctatostriatus*) con algunas que alcanzan las Antillas (*Passalus interstitialis* y *P. punctiger*), y especies endémicas de México

conocidas de escasas localidades (las especies nuevas: dos de *Ameripassalus* y una de *Passalus*) o bien, de distribución restringida a Mesoamérica (*Ameripassalus guatemalensis*, *Passalus cognatus* y *P. inops*).

Cuadro 4. Diversidad en México por estados de las especies de la tribu Passalini (* = especie endémica).

Especie	A g s	B C S	C a m	C h i	C h l	D o o	G t o	G r o	H o l	J a l	M e x	M i c	M o r	N a y	N L	O a u	P r e	Q r o	Q R o	S L i	S o n	S a b	T a m	T e c	V e r	Y u c	
<i>Paxillus leachi</i>			x												?	x	x	X					x		x		
<i>Ptichopus angulatus</i>	x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Passalus caelatus</i>				x												x									x		
<i>P. cognatus</i> *				x						x						x	x							x	x		
<i>P. inops</i>				x						?				?		x									x		
<i>P. punctatostratus</i>				x	x	x			x	x	x		x		x	x				x	x	x	x	x	x		
<i>P. interstitialis</i>		x	x	x					x		x	x	x	x		x	x		x	x	x			x	x	x	
<i>P. orientalis</i> *																x											
<i>P. punctiger</i>	x		x	x		x			x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x			x	x	x	x
<i>Ameripassalus difficilis</i> *				x																							
<i>A. guatemalensis</i>				x																							
<i>A. tamaulipensis</i> *																									x		
Total de especies	2	1	4	1	1	3	1	1	4	4	4	2	4	3	4	1	9	6	1	4	4	4	2	4	6	8	3

La gran mayoría de los Passalini en México explotan los troncos podridos de al menos 60 especies arbóreas en los bosques tropicales, húmedos y subhúmedos, y mesófilo de montaña (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Sólo *Ptichopus angulatus* habita y se reproduce en los detritos de los hormigueros de *Atta* (Hendrichs y Reyes 1963, Reyes-Castillo 1970b) y coloniza formaciones vegetales de tipo subxerófilo o xerófilo.

Identificación

La clave siguiente, contiene un número mayor de caracteres genéricos que en las publicadas sobre los Passalini de América (Reyes Castillo 1970b, Fonseca y Reyes-Castillo 1993) y de México (Reyes-Castillo y Castillo 1993, Delgado *et al.* 2000). Los

caracteres genéricos que separan *Ptichopus* y *Paxillus* comprenden a la especie que de cada género se encuentra en México: *Ptichopus angulatus* y *Paxillus leachi*, respectivamente.

Clave para identificar los géneros americanos de Passalini (Adultos)

1. Maxila con lacinia bidentada en el tercio apical. Antenas con tres lamelas en la maza (Fig. 1c), rara vez con cuatro o cinco..... **2**
- 1' Maxila con lacinia unidentada en el tercio apical. Antenas siempre con cinco lamelas en la maza (Fig. 1f)..... **4**
- 2(1). Tibias anteriores angostas (Fig. 1d). Labro nunca bilobulado. Tarsos largos, su largo mayor a la mitad del largo de la tibia..... **3**
- 2' Tibias anteriores anchas (Fig. 1e). Labro casi bilobulado. Tarsos cortos, su largo menor a la mitad del largo de la tibia (México: *Ptichopus angulatus*; América Central y América del Sur). ***Ptichopus* Kaup.**
- 3(2). Mandíbulas tridentadas en el ápice. Clípeo debajo de la frente, no expuesto ni visible en vista dorsal (México, América Central, América del Sur y Antillas).....
..... ***Passalus* Fabricius.**
- 3' Mandíbulas bidentadas en el ápice. Clípeo vertical expuesto, en vista dorsal apenas visible (Mesoamérica: México a Nicaragua).....
..... ***Ameripassalus* Reyes-Castillo.**
- 4(1') Quillas frontales y tubérculos internos presentes. Lígula tridentada sobre el borde anterior. Estructura media frontal compuesta por una quilla media y dos cortas quillas transversales. **5**
- 4' Quillas frontales y tubérculos internos ausentes. Lígula unidentada sobre el borde anterior. Estructura media frontal simple, formada por un corto cuerno (América del Sur)..... ***Passipassalus* Fonseca y Reyes-Castillo.**
- 5(4). Prosternele pentagonal (Fig, 1b) o con el ápice posterior muy ancho. Fémur I sin surco marginal sobre el borde anterior de la cara ventral (México: *Paxillus leachi*; América Central, América del Sur y Antillas). ***Paxillus* MacLeay.**
- 5' Prosternele romboidal (Fig, 1a). Fémur I con surco marginal sobre el borde anterior de la cara ventral (América del Sur y Antillas)..... ***Spassalus* Kaup.**

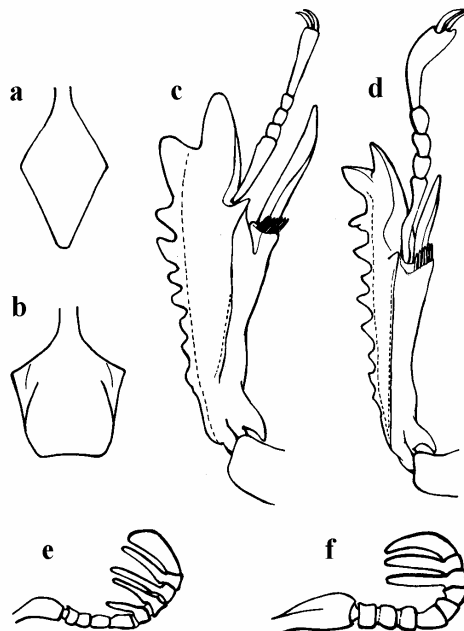


Figura 1. Esquemas de algunos caracteres de Passalini de México. *Passalus punctiger*: Lapeletier y Serville (a) presternelo, (d) fémur y tarso de la pata anterior en vista ventral, (f) antena. *Paxillus leachi* MacLeay: (b) presternelo, (e) antena. *Ptichopus angulatus* (Percheron): (c) fémur y tarso de la pata anterior en vista ventral.

***Paxillus* MacLeay, 1819**

Paxillus MacLeay 1819: 106.

Especie tipo: *Paxillus leachi* MacLeay 1819.

Passalini de tamaño pequeño a medio, no sobrepasan 30 mm de longitud y presentan cuerpo muy aplanado. Borde anterior del labro casi recto. Mandíbulas con ápice tridentado. Lacinia maxilar unidentada. Artejos de la maza antenal en número de cinco. Prosternelo pentagonal. Élitros muy aplanados, con humeri y base de epipleura pubescentes, estrías marcadas y con puntos redondos. Alas desarrolladas. Profémur sin surco marginal sobre borde anterior de la cara ventral. Protibia angosta. Tarsos largos, su longitud mayor a la mitad de la longitud de la tibia.

En los *Paxillus* de Surinam, Doesburg (1974) descubrió que la pubescencia del humerus del élitro es más gruesa y larga en la hembra que en el macho. Dimorfismo sexual comprobado en varias especies de *Paxillus* de la Guayana Francesa por Boucher (1986) y que comprobe en ejemplares mexicanos de *P. leachi* (Fig. 2, arriba).

Género del que se conocen nueve especies (Reyes-Castillo 2002, citó por error 11 especies), distribuidas desde México hasta Argentina, incluyendo La Española y Jamaica en las Grandes Antillas. Sólo existe una especie en México.

***Paxillus leachi* MacLeay, 1819** (Figs. 1b, 1c, 2)

Paxillus Leachi MacLeay 1819: 106. *In*: edición Paris: *Paxillus* MacLeay 1833: 19, America meridionali; *Paxillus Leachii* MacLeay 1833: 20.

Paxillus leachi MacLeay: Bates 1886: 14, nota, distribución geográfica, México (Cordova, Orizaba, Tuxtla, Jalapa), British Honduras, Guatemala, Nicaragua, Panama, South America to South Brazil.

Paxillus Leachi MacLeay: Villada 1901: 126, lista, México (Oaxaca, Veracruz).

Paxillus leachi MacLeay: Hincks y Dibb 1935: 36, catálogo, Mexico, British Honduras, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Salvador, Panama, Brasil, Ecuador, Peru, Bolivia, Uruguay, Argentina, Antillas.

Paxillus leachi MacLeay: Hincks 1949: 57-58, sinónimos.

Paxillus leachi MacLeay: Hincks y Dibb 1958: 13, 14, catálogo, Mexico, Honduras, Colombia, Paraguay.

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo 1970b: 14, 184, 185, 186, 187, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas, Puebla, Veracruz), Argentina, Costa Rica, El Salvador, Honduras.

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo y Ritcher 1973: 479 tab. 1, ovariolas.

Paxillus leachi MacLeay: Morón 1979: 382, 440, 443, clave, hábitat, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Paxillus leachi MacLeay: Schuster y Reyes-Castillo 1981: 25, 93, descripción larva, México (Veracruz), Costa Rica, Nicaragua.

Paxillus leachi MacLeay: Morón 1984: 37, 92, hábitat, México.

Paxillus leachi MacLeay: Morón, Villalobos y Deloya 1985: 65, 101, 104, clave, hábitat, México (Chiapas).

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, zoogeografía, México.

Passalus leachi MacLeay: Castillo y Reyes-Castillo 1989: 164, nota, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus leachi MacLeay: Palacios-Rios, Rico-Gray y Fuentes 1990: 60, lista, México (Chiapas: Yaxchilán).

Paxillus leachi MacLeay: Hunter y Rosario 1991: 208, 212, ácaros asociados, México (Veracruz).

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo y Fonseca 1992: 18, 22 fig. 3, 30, 32, clave y zoogeografía, México, América Central y América del Sur.

Paxillus leachi MacLeay: Deloya 1992: lista, México (Veracruz).

Paxillus leachi MacLeay: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 294, 295, 298 ápndice 4.6, historia natural, México (Los Tuxtlas, Veracruz).

Paxillus leachi MacLeay: Lobo y Castillo 1997: 149 tab. 1, morfometría, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Paxillus leachi MacLeay: Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 159, 160 tab. 1, 161 fig. 1c, 166, citogenética, México (Chiapas).

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo 2000: 175 tab. 3, 177, 178, 179 tab. 4, 179, historia natural, distribución geográfica, México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, ?Nuevo León).

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo 2002: 477 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, ?Nuevo León).

Paxillus leachi MacLeay: Carrillo-Ruiz y Morón 2003: 106 cuadro 6, 112 lista, 121 clave, México (Puebla: Cuetzalan)

Paxillus leachi MacLeay: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 243, 246, 250 cuadro 4, 261-262 ápndice, historia natural, México (Veracruz).

Paxillus leachi MacLeay: Palestrini, Pensati, Barbero, Reyes-Castillo y Zunino 2003: 45, 46, 48 tab 1, 49 figs. 2d y 3, 50 tab. 2 y fig. 4, 51, sónidos de disturbio, Mexico (Veracruz: Los Tuxtlas).

Paxillus leachi MacLeay: Reyes-Castillo 2003: 140 tab. 7.3, 141 tab. 7.4 y fig. 7.1, 142, distribución geográfica, México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Nuevo León?).

Paxillus leachi MacLeay: Castillo y Lobo 2004: 1260 tab. 1, 1262 fig. 1, 1266 fig. 4, abundancia, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

- Paxillus leachi* MacLeay: Reyes-Castillo 2004: 285 cuadro 1, 287 cuadro 4, 287-288 diagnosis, México (Sierra Madre Oriental).
- Passalus Leachii* (MacLeay): Percheron 1835: 37-38, pl.3 fig. 2, sinónimos, Amérique intertropical.
- Passalus leachii* (MacLeay): Truqui 1857: 262, 317, clave, nota, México (Cordova, Mirador).
- Passalus leachi* (MacLeay): Hunter 1993b: 92, ácaro asociado, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus brasiliensis* Lepeletier y Serville 1825: 21, Brésil.
- Paxillus brasiliensis* (Lepeletier y Serville): Gravely 1918: 45 fig. 7-7, Yucatán.
- Paxillus consobrinus* Kuwert 1898: 180, Antillas, México.
- Paxillus consobrinus* ab. *nitidior* Bechyné 1942: 120, México (Durango).

Longitud total 16-19.5 mm. Borde cefálico anterior con muesca central. Tubérculos secundarios ausentes y tubérculos externos adosados al ángulo cefálico anterior. Estructura media frontal con quilla central. Diente dorsal mandibular en su borde superior ensanchado y cavidad dorsal profunda. Disco metasternal delimitado por puntos. Presenta dimorfismo sexual: humeri del macho con sedas cortas y muy largas en la hembra. Cariotipo del macho: $2n = 24 + X$ (Serrano et al. 1998). Hembra con dos ovariolas en cada lado (Reyes-Castillo y Ritcher 1973). La larva de tercer estadio fue descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981).

Habita el bosque tropical perennifolio y los acahuales situados del nivel del mar a 1000 m de altitud. Su distribución abarca las partes húmedas del sur y sureste del país, de acuerdo con Reyes-Castillo (1985) es un pasárido de típica distribución continental. Presenta hábitos subcortícolas típico, a veces, penetra a la albura o coloniza la parte enterrada de los troncos de las cercas que limitan los potreros. Bajo la corteza durante la mayor parte del año viven las colonias de adultos, adultos tenerales, pupas, larvas y huevos. El adulto es atraído a la luz en raras ocasiones. Frecuente durante las primeras etapas de descomposición en troncos de 15 especies de las dicotiledóneas: jobo-*Spondias redlkoferi*, chirimoya-*Rollinia jimenezii*, palo de agua-*Dendropanax arboreus*, palo de tortilla-*Bernoullia flammea*, chaca-*Bursera simaruba*, chancarro-*Cecropia obtusifolia*, palo de burra-*Dussia mexicana*, mano de galápagos- *Machaerium floribundum*, amate-*Ficus insipida*, *F. maxima*, *F. petenensis* y *F. yaponensis*, zarzafrán-*Turpinia occidentalis*, jonote-*Heliocarpus appendiculatus* y *H. donnell-smithii* (Reyes-Castillo 1970b, Castillo 1987, Lobo y Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003).

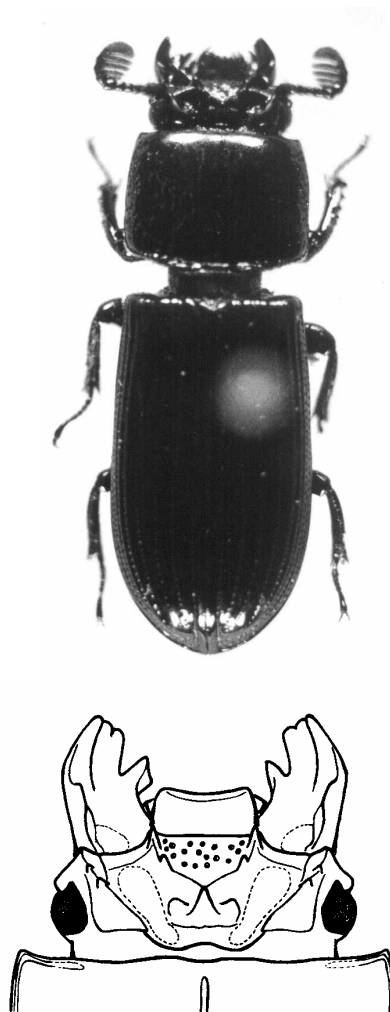


Figura 2. *Paxillus leachi* MacLeay, 1819, adulto. Arriba: fotografía del macho en vista dorsal, Abajo: esquema en vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto. (Fotografía tomada por María Luisa Castillo).

Es una especie muy común y de amplia distribución por el sur y sureste del país (Cuadro 3), revisé 157 ejemplares depositados en la colección IEXA registrados de los siete estados siguientes: **Campeche**¹: Calakmul, Carmen. **Chiapas**: Angel Albino Corzo, Cacahoatán, Chilón, Comitán de Domínguez, El Bosque, Motozintla, Ocosingo, Palenque, Pichucalco, San Cristóbal de las Casas, Tuxtla Chico, Tuzantán, Unión Juárez, Villa Flores. **Oaxaca**: Ixtlán de Juárez, Matías Romero, San José Chiltepec, San Juan Bautista Tuxtepec, San Juan Bautista Valle Nacional, San Miguel Santa Flor, Santiago Jocotepec. **Puebla**: Cuetzalan del Progreso, Huauchinango, Xicotepec de

¹ En esta y las subsecuentes especies, se citan para cada estado, entre paréntesis, el municipio o los municipios en orden alfabético donde la especie se ha colectado.

Juárez. **Quintana Roo**: Felipe Carrillo Puerto. **Tabasco**: Centro. **Veracruz**: Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, Altotonga, Catemaco, Cerro Azul, Chicontepec, Córdoba, Fortín, Ixtaczoquitlán, Juchique de Ferrer, Mecayapan, Omealca, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Tezonapa, Xalapa. Dudo de su presencia en Nuevo León (Apodaca). Extiende su distribución por toda América Central, gran parte de América del Sur y Antillas.

Comentarios

Los primeros autores en registrar localidades precisas de México fueron Truqui (1857) y Bates (1886) en el estado de Veracruz: Córdoba, Mirador, Orizaba, Tuxtla y Jalapa. Entre los registros por comprobar están los de Yucatán (Gravelly 1918) y Durango (Bechyné 1942), referidos a *P. brasiliensis* Lepeletier y Serville, y a la aberración *nitidior* Bechyné de *Paxillus consobrinus* Kuwert, respectivamente, ambos son sinónimos de *P. leachi* (Hincks y Dibb 1958). En el primer caso, “Yucatán” podría referirse al nombre de la península y no del estado en donde hasta la fecha no se ha colectado; y en el segundo caso dudo de la localidad “Durango” situada en el centro norte de México, muy separada del área de distribución de esta especie por el sur y sureste del país.

El dimorfismo sexual descrito por Doesburg (1974) para *Paxillus*, lo comprobó en esta especie María Luisa Castillo (com. pers.) y lo reconfirme en grandes series de ejemplares, colectados en Los Tuxtlas, Veracruz y otras localidades de México.

Hunter y Rosario (1991) describen a *Euzercon anatonon* y *E. dolichos*, especies nuevas del ácaro mesostigmata de la familia Euzerconidae, asociados al adulto de *P. leachi*, colectados en Los Tuxtlas, Veracruz. Hunter (1993a) describe *Crassoseta starri*, especie nueva del ácaro mesostigmata de la familia Diplogyniidae, asociado al adulto de *P. leachi* (citado como *Passalus*), colectado en Los Tuxtlas, Veracruz.

Manuel Villada compila los manuscritos inéditos de Eugenio Dugés (1865-1895) en 10 gruesos tomos, que denomina “Coleopterografía mexicana”, depositados en el

Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (Zaragoza 1999), consulte el tomo IV “Pectinicornios-Lamellicornios”, que comprende los Passalidae. En este tomo, Dugés redescubre en la página marcada con el número 1632 a *Paxillus Leachii* (sic!), ilustra en una página aparte (habitus, antena y cabeza en vista ventral), al final de la página cita: “mandado por el Sr. Boucard Oaxaca” “Vera Cruz A. Sallé” “*dadit*. Jalapa Fl.” (sic, Flohr), localidades que Villada (1901) menciona en el catálogo de los coleópteros clasificados por Dugés.

***Ptichopus* Kaup, 1869**

Ptichopus Kaup 1869: 27.

Especie tipo: *Passalus angulatus* Percheron 1835.

Passalini de tamaño medio entre 25 a 40 mm de largo, presentan cuerpo convexo y pubescencia muy escasa. Borde anterior del labro biescotado. Ápice de las mandíbulas bidentado. Lacinia maxilar bidentada en el ápice. Artejos de la maza antenal anchos y en número de tres. Prosternelo romboidal con ápice truncado. Élitros convexos, humeri y epipleuras glabros, puntos finos en las estrías dorsales y laterales. Alas desarrolladas. Profémur sin o con surco marginal poco marcado sobre el borde anterior de la cara ventral. Protibia muy ensanchada. Tarsos cortos, su longitud menor a la mitad del largo de la tibia.

Género del que se conocen cuatro especies: una distribuida desde México hasta Panamá y tres endémicas del Brasil (Fonseca y Reyes-Castillo 1994).

***Ptichopus angulatus* (Percheron, 1835) (Figs. 1e, 3)**

Passalus angulatus Percheron 1835: 84-86, pl. 6 fig. 5, Madagascar (sic).

Passalus angulatus Percheron: Percheron 1841: 36-37, Mexique (corrige localidad original).

Passalus angulatus Percheron: Truqui 1857: 260, 267-268, 269, clave, sinónimo, hábitat, México (Yautepec, Cuernavaca, Yucatán, Jalapa, Cordova, Vera Cruz).

Ptichopus angulatus (Percheron): Bates 1886: 17, nota, México (Minas Viejas, Presidio, Jalapa, Orizaba, Guanajuato, Vera Cruz), Costa Rica, Panama.

Ptichopus angulatus (Percheron): Villada 1901: 126, hábitat, México (Tupátaro, Guanajuato, Jalapa).

Ptichopus angulatus (Percheron): Hincks 1935: 50, sinónimos.

Ptichopus angulatus (Percheron): Hincks y Dibb 1935: 63, catálogo, Mexico, Guatemala, Honduras, Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panama.

Ptichopus angulatus (Percheron): Hendrichs y Reyes 1963: 101-106 fig. 1, asociación con *Atta mexicana*, aparato estridulador, historia natural, hábitat, México (Guerrero, Jalisco, México, Morelos).

Ptichopus angulatus (Percheron): Halffter 1964: 87, zoogeografía, México.

Ptichopus angulatus (Percheron): Barrera 1969: 7, lista, México (Morelos, Oaxaca).

- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo 1970b: 14, 20, 26, 27 fig. 12, 61, 189, 190-196, 215 foto 1, morfología, hábitat, historia natural, México (Aguascalientes, Chiapas, Colima, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán), El Salvador, Honduras, Costa Rica, Panamá.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Virkki y Reyes-Castillo 1972: 52, 55, 56, 79 fig. 34, 83 fig. 46, citogenética, México (estado de México).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo y Ritcher 1973: 479 tab. 1, ovariolas.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo y Hendrichs 1975: 129, 131 tab. 1, pseudoescorpiones asociados, México (Morelos).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Schuster 1978: 23, 24, 26, nota, hábitat, México (Sonora, Hidalgo).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Morón 1979: 443, nota.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Schuster y Reyes-Castillo 1981: 87 fig. 11c y 13a, 90- 91 fig. 14e, 94, descripción larva, México (Hidalgo, Jalisco, México, Veracruz).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo y Jarman 1980: 264, nota.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Schuster 1984: 175-176, hábitat, hábitos, México, Guatemala.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Morón 1984: 92, 94 fig. 142, nota, México.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo 1985: 295, 297 cuadro 1, zoogeografía, México.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Castillo, Rivera-Cervantes y Reyes-Castillo 1988: 1, 2, 4, 5, 6 fig. 1c, 7, 16, clave, hábitat, México (Jalisco: Sierra de Manantlán).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo 1988: 517-518, clave, México (Jalisco: Chamela).
- Ptichopus angulatus* (Percheron), Deloya 1988: 78, 79, 83, 86, 87 cuadro 3, 88 cuadros 4 y 5, 89, 90 cuadro 8, hábitat, México (Sur de Morelos).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo y Jarman 1989: 158, avivamiento larva, México.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Castillo y Reyes-Castillo 1989: 163 tab. 1, cópula, México.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Rojas 1989: 10, 24-25, 44 cuadro 2, lista, hábitat, México (Querétaro: cuenca río Estorax).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Deloya 1992: 20, lista, México (Veracruz).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Aguiar y Bührnheim 1992: 202, nota, pseudoescorpiones.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo y Castillo 1993: 290, 293, 294, 295, 296 lista, 299 fig. 10.4, clave, habitats, distribución geográfica, México (Guerrero).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Deloya, Burgos, Blackaller y Lobo 1993: 22, 46, 49, nota, México (Morelos: Cuernavaca).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Fonseca y Reyes-Castillo 1994: 1, 2, clave, nota, México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Deloya y Morón 1994: 32, 42, clave, hábitat, México (Morelos: Distrito de Jojutla).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Deloya, Morón y Lobo 1995: 13, 15, 25 apéndice 1, 42, nota, clave, México (Morelos).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 294, nota, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 166 tab. 2, cariotipo.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo 2000: 175 tab. 3, 177, distribución geográfica, México (Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Navarrete-Heredia, Delgado y Fierros-López 2001: 46, hábitat, México (Jalisco).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Navarrete-Heredia 2001: 384, 395, 421 appendix. 1, asociación con *Atta*, México, Guatemala.
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Reyes-Castillo 2002: 474, 477 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Ptichopus angulatus* (Percheron): Schuster 2002: 13, nota, Mexico to South America.

Ptichopus angulatus (Percheron): Carrillo-Ruiz y Morón 2003: 97-98, 106 cuadro 6, 112 lista, 121 clave, México (Puebla: Cuetzalan)

Ptichopus angulatus (Percheron): Morón 2003: 14 figs. 1.7 y 1.8, antena.

Ptichopus angulatus (Percheron): Reyes-Castillo 2003: 440 tab. 7.3, 141 tab. 7.4 y fig. 7.1, 142-143, diagnóstico, hábitat, distribución geográfica, México (Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).

Ptichopus angulatus (Percheron): Pacheco-Flores, Deloya y Cortés-Genchi 2003: 316, nota, México (Guerrero).

Ptichopus angulatus (Percheron): Castillo y Reyes-Castillo 2003: 239, nota.

Ptichopus angulatus (Percheron): Reyes-Castillo 2004: 285 cuadro 1, 287 cuadro 4, 288 diagnóstico, México (Sierra Madre Oriental).

Passalus thoracicus Smith 1852: 15, pl. I fig. 3, Oajaca, Mexico.

Ptichopus inca Kuwert 1891: 178, Honduras, México.

Ptichopus nitidus Kuwert 1891: 177, México.

Ptichopus montezuma Kuwert 1891: 178, México.

Longitud total 25 a 40 mm. Muesca central del borde cefálico anterior bien marcada. Artejos de la maza antenal ensanchados y curvados. Ojos reducidos. Ángulos anteriores del pronoto salientes. Borde anterior del pronoto convexo en su parte central. Metasternón liso y glabro, excepto su parte anterolateral con puntos setíferos. Mesotibia y metatibia con espina postterminal ventral más ancha y larga que la ventral. Cariotipo del macho: $2n = 24 + X$ (Virkki y Reyes-Castillo 1972). Hembra con dos ovariolas en cada lado (Reyes-Castillo y Ritcher 1973). Larva de tercer estadio descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981).

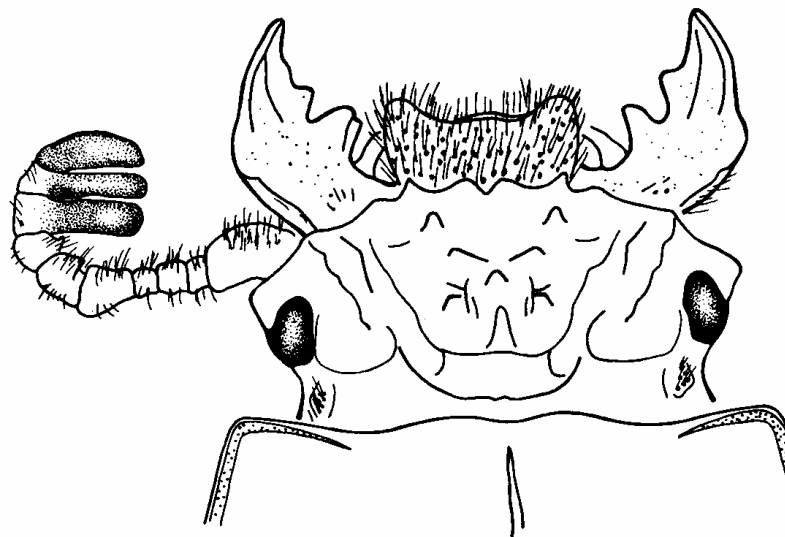


Figura 3. *Ptichopus angulatus* Percheron, 1835: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.

Habita en bosques tropicales perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, en acahuales y cafetales, bosques mesófilo de montaña y mixtos de pino-encino, formaciones subxerófilas y xerófilas, situados del nivel del mar a los 2500 m de altitud (en la cuenca del río Estorax, Querétaro, Rojas (1989) la registró del matorral xerófilo de *Larrea tridentata*). Su distribución por el Altiplano Mexicano es periférica y al sur del Trópico de Cáncer, de acuerdo con Reyes-Castillo (1985) es un pasárido de típica distribución continental. Pasárido mesoamericano de hábitos hipogeos, muy buen volador y atraído a la luz fluorescente y mercurial con frecuencia al inicio de la época de lluvias (mayo-julio), vive y se reproduce en los detritos de los hormigueros de *Atta mexicana* (Fr. Smith) en donde se encuentran los adultos y sus distintos estados de desarrollo (Hendrichs y Reyes 1963, Reyes-Castillo 1970b), excepcionalmente se han recolectado adultos aislados bajo el excremento seco de bovino y tronco podrido. En Guatemala, además de los hormigueros de *A. mexicana*, se encontró en detritos de *A. cephalotes* Lin. (Schuster 1984) y es posible que en el sur y sureste de México habite en estos hormigueros.

Es una especie muy común y de amplia distribución en el país (Cuadro 3), revisé 1480 ejemplares depositados en la colección IEXA registrados de los 24 estados siguientes: **Aguascalientes:** Aguascalientes. **Campeche:** Champotón, Xpujil. **Chiapas:** Comitán de Domínguez, Cacahoatán, San Fernando, Simojovel, Tapachula, Tuxtla Chico, Tuxtla Gutiérrez, Venustiano Carranza. **Colima:** Colima. **Durango:** Durango, Nombre de Dios. **Guanajuato:** Salamanca, Yuriria. **Guerrero:** Chilpancingo de los Bravo, Iguala de la Independencia, Mochitlán, Pilcaya, Taxco de Alarcón, Teloloapan, Tixtla de Guerrero, Zapotitlán Tablas. **Hidalgo:** Atotonilco el Grande, Mezquititlán. **Jalisco:** Ameca, Autlán de Navarro, Chapala, Cihuatlán, El Arenal, El Grullo, Guadalajara, Hostotipaquillo, Ixtlahuacán del Río, La Huerta, La Manzanilla de la Paz, San Cristóbal de la Barranca, Tequila, Tomatlán, Villa Purificación, Zapopán. **México:** Ixtapan de la Sal, Malinalco, Santo Tomás de los Plátanos, Temascaltepec, Tonatico. **Michoacán:** Jungapeo, Uruapan. **Morelos:** Ayala, Cuernavaca, Emiliano Zapata, Jiutepec, Miacatlán, Puente de Ixtla, Tepalcingo, Tepoztlán, Tlaltizapán, Tlayacapán, Yautepec. **Nayarit:** El Nayar, San Blas, Santa María del Oro, Tepic. **Nuevo León:**

Apodaca, Aramberri. **Oaxaca:** Candelaria Loxicha, El Barrio de la Soledad, Oaxaca, San José Chiltepec, San Juan Bautista Valle Nacional, San Pedro Mixtepec, Santiago Pinotepa Nacional, Santo Domingo Tehuantepec, Villa de Tamazulapan. **Puebla:** Acatlán, Atlixco, Cuetzalan del Progreso, Petlalcingo, San Diego la Mesa Tochimitzingo, Santa Catarina Tlaltempa, Tehuacán, Xicotepec de Juárez. **Querétaro:** Jalpan de Serra, Landa de Matamoros, Tequisquiapan. **Quintana Roo:** Cozumel, Felipe Carrillo Puerto. **San Luis Potosí:** Armadillo de los Infante, Ciudad del Maíz, Ciudad Valles, Huehuetlán, Santa María del Río, Tamazunchale, Taquín. **Sinaloa:** Badiraguato, Culiacán, El Rosario, La Concordia, Mazatlán, San Ignacio. **Sonora:** Cajeme, Navojoa. **Tabasco:** Teapa, Tenosique. **Tamaulipas:** Altamira, Antiguo Morelos, El Mante, Gómez Farías, Jaumave, Nuevo Laredo, San Fernando, Soto la Marina, Victoria. **Veracruz:** Actopan, Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, Altotonga, Amatlán de los Reyes, Angel R. Cabada, Catemaco, Coatepec, Córdoba, Cosamaloapan, Emiliano Zapata, Fortín, Huatusco, Minatitlán, Papantla, San Andrés Tuxtla, Teocelo, Ursulo Galván, Xalapa. **Yucatán:** Chankom, Temax. Extiende su distribución por toda América Central: desde Guatemala hasta Panamá.

Comentarios

En México es la especie de *Passalini* de distribución más extensa. Truqui (1857) y Bates (1886, 1889) fueron los primeros en mencionar localidades precisas de los estados de Morelos (Yautepec, Cuernavaca), Guerrero (Dos Arroyos), Veracruz (Cordova, Jalapa, Orizaba, Presidio, Vera Cruz) y Yucatán (Temax).

Aunque Hendrichs y Reyes (1963) describieron la asociación de adultos, pupas y larvas de esta especie con los hormigueros de *Atta mexicana*, el primer dato sobre su peculiar hábitat apareció en Truqui (1857), quien citó: “*J’ai trouvé quelques exemplaires de ce Passalus à Yautepec et Cuernavaca, sous les pierres, en septembre et octobre*²”. Sin embargo, su asociación con hormigas la citó por primera vez Dugés (ms inédito), quien al referirse a esta especie apuntó “Hormigeros (*sic!*) Michoacán” y “*Hormigueros*

² Cursivas mías para las citas de Truqui, Dugés y Villada.

Gto”, y que Villada (1901) citó “*En los hormigueros. Tupátaro, Guanajuato, Jalapa*”. En las localidades de Morelos y Guanajuato citadas por Truqui y Dugés, durante los años 60 a 70 del siglo pasado, recolecté abundantes adultos y larvas de *P. angulatus* en los detritos, depositados en laderas y terrenos pedregosos, de los hormigueros de *Atta mexicana* (Fr. Smith). Por otra parte, Navarrete-Heredia (2001) menciona la posibilidad que esta especie viva en México en los detritos de hormigueros de alguna otra especie de *Atta*.

En la localidad de Dos Amates (Catemaco), Veracruz, colecté una serie de 33 adultos en la cámara de detritos de un hormiguero de *A. mexicana*, situada entre 0.9 a 1.5 m de profundidad, siete de los cuales presentan, >20% del total de ejemplares, malformaciones en la antena que afecta principalmente los artejos de la maza. Estas malformaciones teratológicas van desde la completa desaparición de la antena derecha en un ejemplar, pasando en otro a antenas muy modificadas y representadas sólo por muñones, hasta los dos últimos artejos de la maza soldados en cinco ejemplares.

Siete adultos del pseudoescorpión Tridenchtoniidae, *Tridenchtonius mexicanus* Chamberlin y Chamberlin, fueron encontrados en asociación forética bajo los élitros de un adulto de *P. angulatus* colectado a la luz en Xochitepec, Morelos (Reyes-Castillo y Hendrichs 1975). Este pseudoscorpión, según Aguiar y Bührnheim (1992), es uno de los más comunes sobre el cuerpo del adulto, nunca bajo los élitros, de varias especies de *Passalus* y *Veturius* del estado de Amazonas, Brasil.

En el manuscrito inédito de E. Dugés, se redescrive en una página e ilustra en otra (habitus, antena y cabeza en vista ventral) a *P. angulatus* y se citan ejemplares de: “Guanajuato Michoacán” “Jalapa”, que Villada (1901) menciona en su catálogo de los coleópteros clasificados por Dugés.

Passalus thoracicus Smith (1852), descrito de Oaxaca, lo consideró Truqui (1857) sinónimo de *Ptichopus angulatus* (Percheron). Revise el holotipo de las tres especies descritas por Kuwert (1891: 177, 178) en *Ptichopus* y reconfirmé su sinonimia

con *P. angulatus*. Los holotipos de estas especies, depositados en la colección del MNHN-Paris, portan las etiquetas siguientes: (1) *Ptichopus inca*: //Coll. Nonfried Honduras//*inca* Kuw. Mexico//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. (2) *Ptichopus nitidus*: //nitidus Kuw. Mexico//Ex Musaeo A. Kuwert 1894// Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. (3) *Ptichopus montezuma*: //Mexico//*montezuma* Kuw. Mexico//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//.

***Passalus* Fabricius, 1792**

Passalus Fabricius 1792: 24.

Especie tipo: *Scarabaeus interruptus* Linnaeus 1758

Passalini de tamaño pequeño a grande, desde menores de 15 hasta mayores de 50 mm de largo total, presentan el cuerpo deprimido o convexo. El borde anterior del labro subrecto o cóncavo. El ápice de las mandíbulas generalmente tridentado. La lacinia maxilar bidentada en el ápice. Los artejos de la maza antenal en número de tres, en algunas especies se presentan cuatro o cinco, en tal caso los artejos adicionales están reducidos. El prosternelo romboidal, con el ápice posterior en punta o truncado en línea recta. Los élitros deprimidos o convexos, los humeri y las epipleuras pubescentes o glabros. Las estrías elitrales marcadas y punteadas, las laterales con puntos más fuerte, a veces cortos o transversales. Las alas desarrolladas, en algunas especies reducidas. El profémur con surco marginal marcado sobre el borde anterior de la cara ventral. La protibia angosta. Los tarsos largos, su longitud mayor a la mitad de la longitud de la tibia.

Es difícil presentar una diagnosis más precisa de este género, por la vasta variación de los caracteres que presentan sus numerosas especies y la gran cantidad de sinónimos. Los 51 nombres asociados a este género anotados por Hincks y Dibb (1935) es una cifra cercana a los actuales 57 géneros válidos de Passalini del Mundo.

Género de amplia distribución en México, América Central, América del Sur y las Antillas, dividido en tres subgéneros (Luederwaldt 1931b, Hincks y Dibb 1935) que en conjunto agrupan 145 especies (Reyes-Castillo 2002).

En México, están representadas siete especies: cuatro del subgénero *Pertinax* y tres especies de la sección “Neleus” en *Passalus* s. str. Considero que las cuatro especies del subgénero *Pertinax* constituyen dos diferentes líneas filéticas y sólo una las agrupadas en el subgénero *Passalus*.

Clave para determinar las especies mexicanas de *Passalus* Fabricius

1. Borde frontal anterior con angosta escotadura central y sin tubérculos secundarios. Foseta lateral del metasternón, humeri, epipleuras y base de la última interestría elitral glabros. Foseta lateral del metasternón tan ancha como la epipleura elitral. Subgénero *Pertinax*..... **2**
- 1' Borde frontal anterior con ancha escotadura central y tubérculos secundarios presentes. Foseta lateral del metasternón, humeri, epipleuras y base de la última interestría elitral pubescentes. Foseta lateral del metasternón más ancha que la epipleura elitral. Subgénero *Passalus* s. str. Sección “Neleus”..... **5**
- 2(1). Mesotibias y metatibias armadas con tres a cuatro notables espinas agudas sobre su borde externo. Entre tubérculo externo y tubérculo interno una quilla con tuberculito. Ojos muy reducidos, su borde externo no sobresale del ápice del *canthus* ocular..... **3**
- 2' Mesotibias y metatibias armadas con una o dos pequeñas espinas sobre su borde externo. Entre tubérculo externo y tubérculo interno sin quilla o con quilla sin tuberculito. Ojos grandes, su borde externo sobresale o al mismo nivel del ápice del *canthus* ocular..... **4**
- 3(2). Disco metasternal con puntos aislados. Borde anterior del labro subrecto. Longitud total 13-18 mm. (México, América Central y América del Sur)..... ***P. (Pertinax) caelatus*** Erichson.
- 3' Disco metasternal liso, sin puntos. Borde anterior del labro cóncavo. Longitud total 21-26 mm. (Mesoamérica)..... ***P. (Pertinax) cognatus*** Truqui.
- 4(2') Tubérculo interno situado a más de la mitad de la distancia entre el ápice de la quilla central de la estructura media frontal y la base del tubérculo externo. Último esternito abdominal liso y brillante a los lados. Profémur ligeramente ensanchado. Longitud total 27-32 mm. (Mesoamérica)..... ***P. (Pertinax) inops*** Truqui.
- 4' Tubérculo interno situado en la base del tubérculo externo. Último esternito abdominal rugoso y opaco a los lados. Profémur angosto. Longitud total 22-29 mm. (México, América Central y América del Sur)..... ***P. (Pertinax) punctatostriatus*** Percheron.
- 5(1') Quilla central de la estructura media frontal con ápice no libre, en el ápice de la quilla central se originan las quillas frontales..... **6**

- 5' Quilla central (cuerno) de la estructura media frontal con ápice libre, las quillas frontales se originan en la base anterior del cuerno. Longitud total 29-42 mm. (México, América Central, América del Sur y Antillas).....
..... ***P. (Passalus) punctiger*** Lepeletier y Serville.
- 6(5). Tubérculo interno más largo que el tubérculo externo. Maza de la antena con un incipiente cuarto artejo. Longitud total 24-32 mm. (México, América Central, América del Sur y Antillas)..... ***P. (Passalus) interstitialis*** Eschscholtz.
- 6' Tubérculo interno de menor largo que el tubérculo externo. Maza de la antena con tres artejos. Longitud total 28-34 mm. (México).....
..... ***P. (Passalus) orientalis*** Reyes-Castillo.

***Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson, 1847 (Fig. 4a)**

Passalus caelatus Erichson 1847: 112, Republica Peruana.

Passalus caelatus Erichson: Reyes-Castillo 1970b: 203, 205, 213, lista, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas, Veracruz), Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panama, Colombia, Venezuela, Ecuador, Peru.

Passalus caelatus Erichson: Lobo y Castillo 1997: 149 tab. 1, morfometría, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus caelatus Erichson: Reyes-Castillo 2002: 447 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz).

Passalus caelatus Erichson: Castillo y Lobo 2004: 1260 tab. 1, 1262 fig. 1, 1265, 1266 fig. 4, abundancia, hábitat, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Hincks 1934: 271, sinónimos.

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Hincks y Dibb 1935: 142, catálogo, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panama, Colombia, Ecuador, Peru.

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Reyes-Castillo y Ritcher 1973: 479 tab. 1, ovariolas.

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Morón 1979: 443, nota.

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Schuster y Reyes-Castillo 1981: 91 fig. 14d, 95-96, descripción larva, México (Veracruz), Perú.

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, zoogeografía, México.

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Castillo y Reyes-Castillo 1989: 164, nota, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Hunter y Rosario 1991: 212, ácaro asociado, México (Veracruz).

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 295, 296, 298 apéndice 4.6, historia natural, México (Los Tuxtlas, Veracruz).

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Reyes-Castillo 2000: 175 tab. 3, 178, 179 tab. 4, hábitat, historia natural, distribución geográfica, México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz).

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 246, 250 cuadro 4, 261-262 apéndice, historia natural, México (Veracruz. Los Tuxtlas).

Passalus (Pertinax) caelatus Erichson: Reyes-Castillo 2003: 140 tab. 7.3, 141 tab. 7.4, 143, diagnosis, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz).

Rhodocanthopus nanus Kuwert 1891: 179, Honduras.

Rhodocanthopus perversus Kuwert 1891: 180, Guatemala.

Rhodocanthopus solidus Kuwert 1891: 181, Paramaribo.

Rhodocanthopus sulcatus Kuwert 1891: 180, Costarica.

Largo total: 13-18 mm. Borde anterior del labro subrecto. Borde frontal anterior con angosta escotadura central y sin tubérculos secundarios. Tubérculo externo saliente. Tubérculo interno situado a dos tercios o a la mitad de la distancia entre el

ápice de la quilla central de la estructura media frontal y la base del tubérculo externo. Entre tubérculo externo y tubérculo interno una quilla con tuberculito. Quilla central de la estructura media frontal con ápice no libre y donde se originan las quillas frontales. Ojos reducidos, su borde externo no sobresale del ápice del *canthus* ocular. Los tres artejos de la maza antenal cortos. Prosternelo romboidal, truncado en su ápice posterior y convexo en vista lateral. Disco metasternal con puntos aislados. Foseta lateral del metasternón tan ancha como la epipleura elitral y glabra. Elitros presentan los humeri, epipleura, parte vertical anterior y última interestría glabros. Profémur angosto. Mesotibias y metatibias armadas con tres notables espinas agudas sobre su borde externo. Último esternito abdominal rugoso y brillante a los lados. Hembra con dos ovariolas en cada lado (Reyes-Castillo y Ritcher 1973). La larva de tercer estadio fue descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981).

Habita en los bosques: tropical perennifolio y mesófilo de montaña, situados de los 150 a los 1500 m de altitud. Es una especie de distribución continental (Reyes-Castillo 1985) que se encuentra en las partes húmedas del sur y sureste del país, en Los Tuxtlas, Veracruz, presenta su límite septentrional de distribución neotropical. Pasálido de hábitos albudurámícolas y subcortícolas, frecuente las cuatro etapas de descomposición de los troncos de 23 especies de las dicotiledóneas arbóreas: jobo-*Spondias radlkoferi*, palo de tortilla-*Bernoullia flammea*, chancarro-*Cecropia obtusifolia*, erizo-*Sloanea medusula* y *S. petenensis*, hoja ancha-*Alchornea latifolia*, sangregrado-*Pterocarpus rohrii*, picho-*Vatairea lundellii*, encino-*Quercus skinneri*, mierda de loro-*Lunania mexicana*, liquidambar-*Liquidambar styraciflua*, algondocillo-*Robinsonella mirandae*, sabino-*Guarea grandifolia*, ramón u ojoche-*Brosimum alicastrum*, amate-*Ficus insipida*, *F. maxima*, *F. petenensis* y *F. yaponensis*, tomatillo-*Pseuldomea oxyphyllaria*, uvero-*Coccoloba hondurensis*, *C. matudae* y *C. montana*, cola de gato-*Lippia myriocephala* (Castillo y Reyes-Castillo 2003). La cópula se efectúa dentro del tronco podrido, en donde es común encontrar los adultos con sus distintos estados de desarrollo (huevos, larvas, pupas y adultos tenerales).

Es una especie común de distribución submontana y montana por el sur y sureste del país (Cuadro 3). Revisé 153 ejemplares, depositados en la colección IEXA, registrados de los tres estados siguientes: **Chiapas**: Cacahoatán, Escuintla, Huixtla, La Trinitaria, Ocozocuautla de Espinosa, Teopisca, Unión Juárez. **Oaxaca**: San Juan Bautista Valle Nacional, Santiago Choapan. **Veracruz**: Catemaco, Pajapan, San Andrés Tuxtla. Extiende su distribución por América Central (Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá) y América del Sur (Colombia, Ecuador y Perú).

Comentarios

Especie registrada por primera vez en México de los estados de Chiapas y Veracruz por Reyes-Castillo (1970b). Es en Los Tuxtlas, Veracruz, donde exhibe el límite septentrional de su extensa distribución en el neotrópico; más frecuente en el bosque mesófilo de montaña que en acahuals del bosque tropical perennifolio (Castillo y Reyes-Castillo 1997). En Bastonal, Los Tuxtlas, el 21 de febrero de 1989 encontré en cópula una pareja de adultos bajo la corteza de un tronco podrido del bosque mesófilo de montaña situado a 950 m de altitud, macho y hembra en igual posición a la descrita por Castillo y Reyes-Castillo (1989, ver: página 163, figura 1) para *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron.

Hunter y Rosario (1991) describieron *Euzercon dolichos*, especie nueva de ácaro mesostigmata de la familia Euzerconidae, asociado al adulto de *P. (Pertinax) caelatus*, colectado en Los Tuxtlas, Veracruz.

Hincks (1934) estima como sinónimos de *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson a *Rhodocanthopus nanus*, *Rh. perversus*, *Rh. solidus*, *Rh. sulcatus* y *Rh. formosiceps*, todas descritas por Kuwert (1891). Reconfirmé son sinónimos de *P. caelatus* Erichson las cuatro especies, cuyo holotipo está depositado en la colección Oberthur del MNHN-Paris, siguientes:

(1) *Rhodocanthopus nanus* Kuwert: //nanus Kuw. Honduras//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. (2) *Rhodocanthopus perversus* Kuwert: //perversus Kuw. Guatemala//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. (3) *Rhodocanthopus solidus* Kuwert: //solidus Kuw. Paramaribo//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. (4) *Rhodocanthopus sulcatus* Kuwert: //sulcatus Kuw. Costa Rica //Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//.

Respecto a *Rhodocanthopus formosiceps* Kuwert, revise el holotipo depositado en la colección del MNHN-Paris, etiquetado: //formosiceps Kuw. Centralamerika//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype// y lo comparé con el holotipo de *P. (Pertinax) clypeoneleus* (Kuwert), depositado en el MNHN-Paris y etiquetado: //clypeoneleus Kuw.//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//. Descubrí que ambos holotipos pertenecen a la misma especie.

La descripción original de estos dos taxones se publicaron en la página 180 del trabajo de Kuwert (1891), sin embargo, debe ser revalido *Rh. formosiceps* por qué su descripción ocupó las primeras cinco líneas, mientras la de *Rh. clypeoneleus* apareció hasta las líneas 20-21 y aunque Hincks (1934) la considera especie válida con un solo sinónimo (*Rh. spineus* Kuwert 1898, de Costa Rica), debe pasar a la sinonimia de *Rh. formosiceps*, por lo que propongo su rehabilitación y sinónimos siguientes:

Passalus (Pertinax) formosiceps (Kuwert 1891), rehabilitación

Rhodocanthopus formosiceps Kuwert: 1891: 180, Centralamerika.

Rhodocanthopus clypeoneleus Kuwert 1891: 180, sin localidad, **nuevo**

sinónimo.

Rhodocanthopus spineus Kuwert: 1898: 142, Costa Rica.

Passalus (Pertinax) clypeoneleus (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 43, catálogo,

Costa Rica, Panama, N. Brazil.

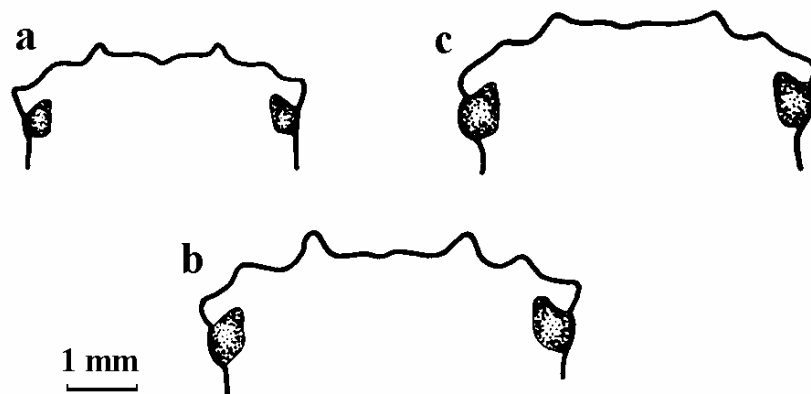


Figura 4. Cabeza, diagrama perimetral en vista dorsal. (a) *Passalus (Pertinax) caelatus* Erichson. (b) *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui. (c) *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron.

***Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui, 1857 (Fig. 4b, 5)**

Passalus cognatus Truqui 1857: 261, 309-310, Mexique (Cordova).

Passalus cognatus Truqui: Reyes-Castillo 2002: 477, distribución geográfica, México (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Veracruz).

Passalus (Pertinax) cognatus Truqui: Reyes-Castillo y Castillo 1994: 75-76, revalidación, diagnóstico, hábitat, distribución geográfica, México (Oaxaca, Puebla, Veracruz).

Passalus (Pertinax) cognatus Truqui: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 294, 295, 298, hábitat, historia natural, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus (Pertinax) cognatus Truqui: Reyes-Castillo 2000: distribución geográfica, 175, 178, 179, México (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Veracruz).

Passalus (Pertinax) cognatus Truqui: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 246, 250, 261-262 apéndice, hábitat, historia natural, México (Veracruz).

Passalus (Pertinax) cognatus Truqui: Reyes-Castillo 2003: 140 tab. 7.3, 141 tab. 7.4, 143-144, diagnóstico, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas, Veracruz).

Passalus (Pertinax) cognatus Truqui: Reyes-Castillo 2004: 285 cuadro 1, 286 cuadro 3, 288 diagnóstico, México (Sierra Madre Oriental).

Phoroneus maillei (nec Percheron) sensu Kaup (in part.) 1869: 16-17, Mexico, Peru.

Rhodocanthopus maillei (nec Percheron) sensu Kaup (in part.) 1871: 90, Mexico, Columbien, Nicaragua.

Rhodocanthopus maillei (nec Percheron) sensu Kaup (in part.): Bates 1886: 15, nota, Mexico (Cordova, Orizaba), Nicaragua, Panama, Colombia, Ecuador.

Largo total: 21-26 mm. Borde anterior del labro cóncavo. Borde frontal anterior con angosta escotadura central, con o sin incipientes tubérculos secundarios. Tubérculo externo saliente. Tubérculo interno situado a dos tercios de la distancia entre el ápice de la quilla central de la estructura media frontal y la base del tubérculo externo. Entre tubérculo externo y tubérculo interno una quilla con tuberculito. Quilla central de la estructura media frontal con ápice no libre y donde se originan las quillas frontales. Ojos muy reducidos, su borde externo no sobresale del ápice del *canthus*

ocular. Los tres artejos de la maza antenal cortos. Prosternelo romboidal, truncado en su ápice posterior y convexo en vista lateral. Disco metasternal liso, sin puntos. Foseta lateral del metasternón tan ancha como la epipleura elitral y glabra. Elitros presentan los humeri, epipleura, parte vertical anterior y última interestría glabros. Profémur angosto. Mesotibias y metatibias armadas con tres a cuatro notables espinas agudas sobre su borde externo. Último esternito abdominal rugoso y brillante a los lados.

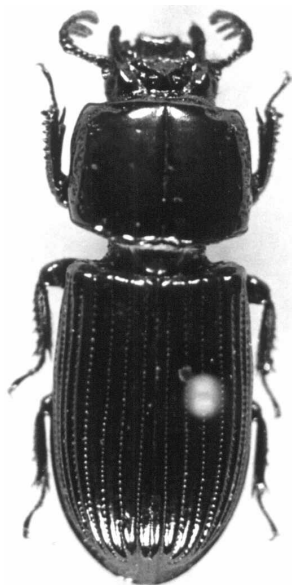


Figura 5. *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui, adulto en vista dorsal. (Fotografía tomada por María Luisa Castillo).

Habita en los bosques tropicales perennifolio y subcaducifolio, el mesófilo de montaña y en formaciones secundarias (acahuales y cafetales) situados de los 100 a los 2000 m de altitud. Pasálido de hábitos subcortícolas y albuduramícolas, frecuente desde la primera etapa y las intermedias de descomposición de los troncos de 40 especies de las dicotiledóneas arbóreas: jobo-*Spondias radlkoferi*, súchil-*Cordia alliodora*, nopo-*Cordia stillifera*, zapotillo-*Cynometra retusa*, chancarro-*Cecropia obtusifolia*, hoja ancha-*Alchornea latifolia*, sangregado-*Pterocarpus rohrii*, picho-*Vatairea lundelli*, encino-*Quercus skinneri*, liquidambar-*Liquidambar styraciflua*, laurel-*Licaria velutina*, laurel chipalillo-*Nectandra ambingns*, laurel-*Nectandra coriacea*, *N. globosa*, *N. hihua* y *N. salicifolia*, laurel-*Ocotea rubiflora*, algondocillo-*Robinsonella mirandae*, sabino-*Guarea grandifolia*, vaina-*Inga acrocephala*, *I. paterno*, *I. pavoniana*,

I. punctata y *I. semialata*, ojoche-*Brosimum alicastrum*, matapalo-*Ficus colubrinae*, *F. lundellii*, *F. pardifolia*, *F. perforata*, *F. pertusa*, *F. tecolutensis* y *F. cf. trigonata*, amate matapalo-*Ficus eugeniaefolia*, amate-*Ficus insipida*, *F. maxima*, *F. petenensis* y *F. yaponensis*, tomatillo-*Pseuldomea oxyphyllaria*, zarzafrán-*Turpinia occidentalis*, y guapetate-*Trichospermum galeottii* (Castillo y Reyes-Castillo 2003).

Especie muy común de amplia distribución submontana y montana por el este, sureste y sur del país (Cuadro 3), muy rara en el noreste (Tamaulipas). Revisé 496 ejemplares depositados en la colección IEXA, registrados de los seis estados siguientes: **Chiapas**: Berriozabal, Chilón, Ixhuatán, Ixtacomitán, La Trinitaria, Ocosingo, Ocozocuahtla de Espinosa, Palenque, Villa Flores. **Hidalgo**: San Carlos. **Oaxaca**: Matías Romero, San Carlos Yautepec, San José Chiltepec, San Juan Bautista Valle Nacional, Santiago Choapan, Santiago Comaltepec. **Puebla**: Huauchinango, Pantepec, Venustiano Carranza, Xicotepec de Juárez. **Tamaulipas**: Gómez Farías. **Veracruz**: Acultzingo, Angel R. Cabada, Catemaco, Fortín, Huayacocotla, Ixtaczoquitlán, Juchique de Ferrer, Minatitlán, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Tezonapa, Zongolica. Extiende su distribución a Guatemala y Nicaragua.

Comentarios

Especie originalmente descrita de Córdoba por Truqui (1857) y señalada de Oaxaca, Puebla y Veracruz al ser rehabilitada por Reyes-Castillo y Castillo (1994). La distribución de esta especie alcanza en el suroeste de Tamaulipas (Gómez Farías), donde es muy escaso, su límite de distribución septentrional. Extiende su distribución hacia el sur por Chiapas y Guatemala, recientemente Maes y Reyes-Castillo (2002) la citan de Nicaragua.

A propuesta de Kaup (1869), *P. cognatus* se consideró sinónimo de *P. maillei* Percheron (Hincks y Dibb 1935) hasta su rehabilitación realizada, con base a la descripción original, por Reyes-Castillo y Castillo (1994). La sinonimia propuesta por Kaup está fundamentada con ejemplares de México y Perú, no revisó ejemplares de

Colombia, país del que Percheron (1841) describe *P. maillei*. El criterio establecido por Kaup (1869) lo sigue Bates (1886), quien citó *Rhodocanthopus maillei* (Percheron) de México “Cordova, Orizaba (*Sallé*, exempl. typic.)”, entre otros países, mientras Arrow (1907) anotó que entre los ejemplares de Bates considerados en esta especie “I can only recognise those from Cordova, Orizaba and Jalapa as really belonging to it. Other Mexican examples belong to *Neleides punctatostriatus* Perch.”. Los ejemplares de México citados por Kaup (1869) y los de Bates (1886) a los que se refiere Arrow (1907) pertenecen, en mi opinión, a *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui y no a *P. (Pertinax) maillei* Percheron.

En septiembre de 1996 descubrí en la colección del MNHN-Paris el tipo de *Passalus cognatus*, etiquetado: //Type//Truqui Mexico//Fry. Coll. 1905.100//*cognatus* Truqui Type//syn. safie Kuwert de *Polyacanthopus maillei* ex enose!//Type//. La revisión del tipo de *P. cognatus* me permitió corroborar su rehabilitación publicada dos años antes y ratificar sus diferencias con *P. maillei* Percheron, al compararlo con el lectotipo de esta última, depositado en la colección Dejean del MNHN-Paris, que porta las etiquetas: //Passalus maillei mihi Percher h. in Colombia D. Lebas//Lectotype designe// delor Dejean qui a ajoute impite “Percher”//.

***Passalus (Pertinax) inops* Truqui, 1857 (Figs. 6)**

Passalus inops Truqui 1857: 260, 268-269, Mexique (Cordova).

Passalus inops Truqui: Reyes-Castillo 1970b: 204, 205, 211, lista, distribución geográfica, hábitat, México (Jalisco, Morelos, Nayarit (*sic!*), Veracruz).

Passalus inops Truqui): Rojas 1989: 25, nota.

Passalus inops Truqui: Deloya 1992: 20, lista, México (Veracruz).

Passalus inops Truqui: Schuster 1992: 286 table 1, 287, zoogeografía, Mexico, Guatemala.

Passalus inops Truqui: Lobo y Castillo 1997: 149 tab. 1, morfometría, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus inops Truqui: Reyes-Castillo 2002: 477 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Jalisco?, Morelos?).

Passalus inops Truqui: Castillo y Lobo 2004: 1260 tab. 1, 1262 fig. 1, 1266 fig. 4, abundancia, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Hincks 1949: 62, rehabilitación, Mexico, Guatemala (*ex syn. Passalus morio* Percheron 1835).

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Hincks y Dibb 1958: 16, catálogo, sinónimos, Mexico, Guatemala.

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Morón 1979: 382, 440, 443, lista, clave, hábitat, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Schuster 1984: 176, nota.

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, zoogeografía, México.

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Morón, Villalobos y Deloya 1985: 65, 101, 104, lista, hábitat, clave, México (Chiapas).

Passalus (Pertinax) inops Truqui: Castillo y Reyes-Castillo 1989: 163 tab. 1, cópula, México.

- Passalus (Pertinax) inops* Truqui: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 295, 298, hábitat, historia natural, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Pertinax) inops* Truqui: Reyes-Castillo 2000: 175, 179, distribución geográfica, México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Jalisco?, Morelos?).
- Passalus (Pertinax) inops* Truqui: Navarrete-Heredia, Delgado y Fierros-López 2001: 82, nota.
- Passalus (Pertinax) inops* Truqui: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 246, 250, 261-262, hábitat, historia natural, México (Veracruz).
- Rhodocanthopus inops* (Truqui): Bates 1886: 16, nota, Mexico (Cordova, Orizaba).
- Pertinax considerabilis* Kuwert 1891: 178, Mexico.
- Morosophus considerabilis* (Kuwert): Kuwert 1898: 158, Mexico.
- Passalus (Pertinax) considerabilis* (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 43, catálogo, Mexico.
- Passalus (Pertinax) considerabilis* (Kuwert): Dibb 1949: 62, transfiere como sinónimo.

Largo total: 27-32 mm. Borde anterior del labro cóncavo. Borde frontal anterior con angosta muesca central y sin tubérculos secundarios. Tubérculo externo saliente. Tubérculo interno situado a más de la mitad de la distancia entre el ápice de la quilla central de la estructura media frontal y la base del tubérculo externo. Entre tubérculo externo y tubérculo interno una quilla sin tuberculito. Quilla central de la estructura media frontal con ápice no libre y donde se originan las quillas frontales. Ojos grandes, sobresalen del ápice del *canthus* ocular. Los tres artejos de la maza antenal anchos. Prosternelo romboidal, truncado en su ápice posterior y cóncavo en vista lateral. Disco metasternal liso, sin puntos. Foseta lateral del metasternón tan ancha como la epipleura elitral y glabra. Elitros presentan los humeri, epipleura, parte vertical anterior y última interestría glabros. Profémur ligeramente ensanchado. Mesotibias y metatibias armadas con una pequeña espina sobre su borde externo. Último esternito abdominal liso y brillante a los lados.

Habita en el bosque tropical perennifolio situado desde el nivel del mar a los 1300 m de altitud. Se distribuye por las partes húmedas del sur y sureste del país, presenta típica distribución continental (Reyes-Castillo 1985) y en Los Tuxtlas, Veracruz, alcanza el límite septentrional de su distribución mesoamericana. Pasálido albiduramícola y subcortícola ocasional, es frecuente en las etapas intermedias de descomposición de los troncos de 11 especies de las dicotiledóneas arbóreas: jobo-*Spondias radlkoferi*, laurel chipalillo-*Nectandra ambingens*, laurel- *Nectandra coriacea*, *N. globosa*, *N. hihua* y *N. salicifolia*, laurel-*Ocotea rubiflora*, uvero-*Coccoloba hondurensis*, *C. matudae* y *C. montana*, y corpo-*Vochysia guatemalensis* (Lobo y

Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003). Se observó un adulto volando de noche atrapado en una red de niebla utilizada para coleccionar murciélagos.

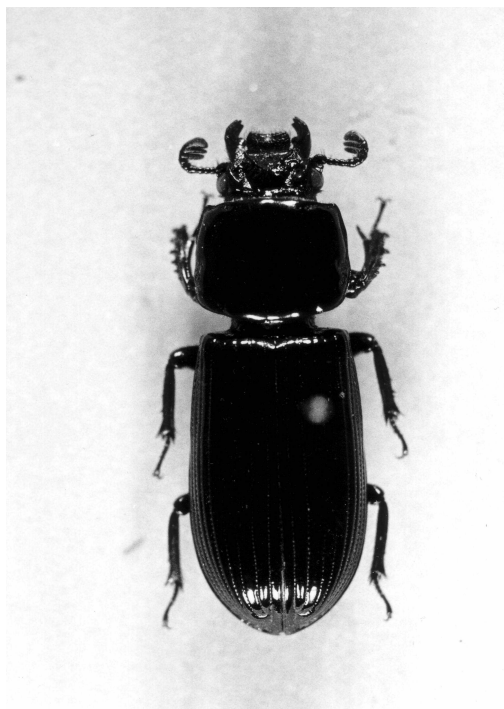


Figura 6. *Passalus (Pertinax) inops* Truqui, adulto en vista dorsal. (Fotografía tomada por María Luisa Castillo).

Es una especie común de amplia distribución por las partes bajas del sur y sureste del país (Cuadro 3). Revisé 104 ejemplares depositados en la colección IEXA, registrado en los tres estados siguientes: **Chiapas:** Chilón, Ixtacomitán, Ocosingo, Ocozocuahtla de Espinosa, Simojovel, Villa Flores. **Oaxaca:** San José Chiltepec. **Veracruz:** Catemaco, Córdoba, Fortín, San Andrés Tuxtla. Su presencia en Jalisco (Ajijic, Mpio. Chapala) y Morelos (Tepoztlán), donde se ha recolectado sólo un ejemplar en cada localidad, es muy dudosa. Extiende su distribución a Guatemala.

Comentarios

Especie descrita de Córdoba (Truqui 1857) y señalada por Bates (1886) de Córdoba y Orizaba, estado de Veracruz. La distribución de esta especie en México ocupa las tierras bajas tropicales húmedas del sureste y sur. Los registros de Reyes-

Castillo (1970b) de Jalisco (Ajijic) en detritos de hormiguero de *Atta mexicana* como un hábitat ocasional y de Morelos (Tepoztlán) deben confirmarse (Navarrete-Heredia *et al.* 2001). Por otra parte, es erróneo el registro de Nayarit (San Blas) en detritos de hormiguero de *Atta mexicana* (Reyes-Castillo 1970b), este ejemplar, depositado en la colección IEXA lo redeterminé como *P. (Pertinax) punctatostriatus* Percheron. Es posible que la cita de Casey (1897) de Guerrero “on the Pacific side”, también se refiera a *P. (Pertinax) punctatostriatus* (Reyes-Castillo y Castillo 1993: 292).

A partir de Kaup (1871: 91) y hasta Hincks y Dibb (1935), *Passalus inops* Truqui fue sinónimo de *P. morio* Percheron, especie común en el sur de Brasil, Paraguay y Argentina. Sin embargo, Bates (1886) juzgó especie válida a *P. inops*, criterio con base al que Hincks (1949) la rehabilita y propone a *P. considerabilis* Kuwert su sinónimo, cuyo holotipo, depositado en el MNHN-Paris y etiquetado //considerabilis Kuw. Mexico//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype//, comparé con la descripción original de *P. inops* Truqui 1857, y los ejemplares mexicanos depositado en la colección IEXA, que me permitieron corroborar la sinonimia propuesta por Hincks.

Un delicado problema por resolver es la descripción de la larva de *Passalus inops*, que Schuster y Reyes-Castillo (1981: 96) basaron en ejemplares de tres estadios colectados en La Huacana, Ario de Rosales, Michoacán, donde esta especie no existe. Una serie numerosa de adultos colectados en esta localidad los determiné *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron. Se trata de una grave confusión y/o error de etiquetado, puesto que las larvas descritas por Schuster y Reyes-Castillo (1981: 96) como *Passalus inops* “are apparently indistinguishable from those of *Ptichopus angulatus*”.

***Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron, 1835** (Figs. 4c, 7)

Passalus Punctato-Striatus Percheron 1835: 78-79, pl. 6 fig. 1, Mexique.

Passalus punctato-striatus Percheron: Truqui 1857: 261, 269, 308-309, sinónimo, Mexique.

Passalus punctatostriatus Percheron: Barrera 1969: 7, lista, México (Veracruz).

Passalus punctatostriatus Percheron: Reyes-Castillo 1970b: 204, 205, 214, lista, hábitat, México (Chiapas, Puebla, Veracruz), Costa Rica, El Salvador.

- Passalus punctatostriatu*s Percheron: Virkki y Reyes-Castillo 1972: 52, 55, 79 fig. 35, 81 fig. 39, cariotipo, México (Oaxaca).
- Passalus punctatostriatu*s Percheron: Deloya 1992: 20, México (Veracruz).
- Passalus punctatostriatu*s Percheron: Lobo y Castillo 1997: 149 tab. 1, morfometría, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus punctatostriatu*s Percheron: Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 166, cariotipo.
- Passalus punctatostriatu*s Percheron: Jarman y Reyes-Castillo 1983: 6, 7, 9 fig. 2 a-f, 15, 16, 17, estridulación, sonidos de disturbio, Mexico (Chiapas).
- Passalus punctatostriatu*s Percheron: Castillo y Lobo 2004: 1260 tab. 1, 1262 fig. 1, 1266 fig. 4, ecología, abundancia, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Hincks 1934: 272, sinónimos, Mexico, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panama, Colombia, Brazil.
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Hincks y Dibb 1935: 46-47, catálogo, Mexico, Guatemala, Nicaragua, Honduras, Salvador, Costa Rica, Panama, Venezuela, Colombia, Surinam, Brazil.
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Reyes-Castillo y Ritcher 1973: 479 tab. 1, ovariolas.
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Morón 1979: 382, 440, 443, hábitos, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Morón, Villalobos y Deloya 1985: 65, 101, 104, México (Chiapas).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, distribución continental, México.
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Jarman y Reyes-Castillo 1988: 16, 18, fuerza mandíbula, México (Puebla).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Jarman 1988: 28, fuerza mandibular.
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Castillo y Reyes-Castillo 1989: 162, 163 fig. 1 y tab. 1, 164, cópula, hábitat, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Reyes-Castillo y Jarman 1989: 158, avivamiento larva.
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Palacios-Rios, Rico-Gray y Fuentes 1990: 60, lista, México (Chiapas: Yaxchilán).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Hunter y Rosario 1991: 212, ácaro asociado, México (Veracruz).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Castillo y Rivera-Cervantes 1992: 281-282, hábitat, México (Jalisco: Sierra de Manantlán).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Castillo y Reyes-Castillo 1993: 290, 292, 293, 294, 295, 296, 297 fig. 10.1, clave, hábitat, distribución geográfica, México (Guerrero).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 295, 298, historia natural, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Reyes-Castillo 2000: 175 tab. 2, 178, 179 tab. 7, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas, Chihuahua, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Navarrete-Heredia, Delgado y Fierros-López 2001: 46, lista, México (Jalisco).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Reyes-Castillo 2002: 470 fig. 26.1, 477 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Chiapas, Chihuahua, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Carrillo-Ruiz y Morón 2003: 97, 106 cuadro 6 (*punctatostriatu*! sic), 112 lista, 121 clave, México (Puebla: Cuetzalan).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 246, 250, 261-262, historia natural, México (Veracruz).
- Passalus (Pertinax) punctatostriatu*s Percheron: Reyes-Castillo 2003: 140 tab. 7.3, 141 tab. 7.4 y fig. 7.1, 144-145, diagnosis, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas, Chihuahua, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz).

- Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron: Reyes-Castillo 2004: 285 cuadro 1, 287 cuadro 4, 288, diagnosis, hábitat, distribución geográfica, México (Sierra Madre Oriental).
- Passalus contractus* Percheron 1841: 34-35, pl. 79 fig. 2, Mexique.
- Rhodocanthopus punctatostriatus* (Percheron): Bates 1886: 16-17, Mexico (Orizaba, Vera Cruz, Juquila, Chiquihuite, Jalapa), British Honduras, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panama.
- Aponelides praestans* Kuwert 1898: 153, Mexico?
- Phoroneus punctatostriatus* (Percheron): Villada 1901: 125, lista, Veracruz.
- Passalus mirabilis* (*nec* Kuwert) *sensu* Reyes-Castillo 1970b: 204, 205, 211, lista, distribución geográfica, México (Chiapas), **sinónimo nuevo**.
- Passalus mirabilis* (*nec* Kuwert) *sensu* Reyes-Castillo: Virkki y Reyes-Castillo 1972: 55, 79 fig. 33, cariotipo, México (Chiapas).
- Passalus mirabilis* (*nec* Kuwert) *sensu* Reyes-Castillo: Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, distribución insular, México.
- Passalus mirabilis* (*nec* Kuwert) *sensu* Reyes-Castillo: Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 166, cariotipo.

Largo total: 22-29 mm. Borde anterior del labro cóncavo. Borde frontal anterior con angosta escotadura central limitada a cada lado por incipiente tubérculo secundario o sin tubérculo secundario. Tubérculo externo saliente. Tubérculo interno situado en la base del tubérculo externo. Entre tubérculo externo y tubérculo interno la quilla frontal. Quilla central de la estructura media frontal con ápice no libre y donde se originan las quillas frontales. Ojos medianos, su borde externo al mismo nivel del ápice del *canthus* ocular. Los tres artejos de la maza antenal anchos. Prosternelo romboidal, truncado en su ápice posterior y convexo en vista lateral. Disco metasternal liso, sin puntos. Foseta lateral del metasternón tan ancha como la epipleura elitral y glabra. Elitros presentan los humeri, epipleura y última interestría glabros, parte vertical anterior con escasas sedas. Profémur angosto. Mesotibias y metatibias armadas con una o dos espinitas sobre su borde externo. Último esternito abdominal rugoso y opaco a los lados. Hembra con dos ovariolas en cada lado (Reyes-Castillo y Ritcher 1973). Cariotipo del macho: $2n = 24 + X$ (Virkki y Reyes-Castillo 1972). La larva de tercer estadio fue descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981).

Habita en los bosques tropicales perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, el bosque mesófilo de montaña y los mixtos de pino-encino, en acahuales y cafetales, situados del nivel del mar a los 2000 m de altitud. Exhibe distribución continental (Reyes-Castillo 1985) y en su amplia distribución comprende en el norte de México las Sierras Madre Oriental (Tamaulipas) y Occidental (Sonora y Chihuahua), presenta el límite septentrional de su extensa distribución neotropical en Arizona (Schuster 2002).

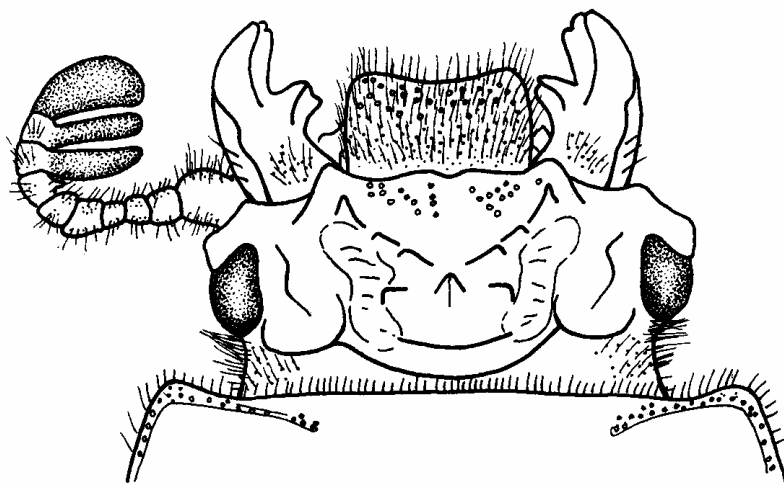


Figura 7. *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron, 1835: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.

Pasálido de hábitos albidurámícolas y subcortícolas, frecuente desde la primera etapa y las intermedias de descomposición de los troncos en 37 especies de dicotiledóneas arbóreas nativas: palo de tinta-*Iresine arbuscula*, jobo-*Spondias radlkoferi*, chirimoya-*Rollinia jimenezi*, nopo-*Cordia stellifera*, zapotillo-*Cynometra retusa*, chaca-*Bursera simaruba*, chancarro-*Cecropia obtusifolia*, palo de burra-*Dussia mexicana*, encino-*Quercus insignis*, laurel-*Licaria velutina*, laurel chilpatillo-*Nectandra ambinges*, laurel-*N. coriacea*, *N. globosa*, *N. hihua* y *N. salicifolia*, laurel pimienta-*Ocotea dendrodaphne*, laurel-*O. rubiflora*, chinine-*Persea schiedeana*, algodoncillo-*Robinsonella mirandae*, sabino-*Guarea grandifolia*, vaina-*Inga acrocephala*, *I. paterno*, *I. pavoniana*, *I. punctata*, e *I. semialata*, ojoche-*Brosimum alicastrum*, liquidambar-*Liquidambar* sp., amate-*Ficus insipida*, tomatillo-*Pseudolmedia oxyphyllaria*, uvero-*Coccoloba matudae*, *C. montana* y *C. hondurensis*, huele de noche-*Cestrum racemosum*, zarzafrán-*Turpinia occidentalis*, tronador-*Mortoni dendron guatemalense* y guapetate-*Trichospermum galeotti*; en la dicotiledónea introducida *Artocarpus altilis* y la parte enterrada de los troncos de los cercos que limitan los potreros, y en la monocotiledónea: palma-*Brahea dulcis* (Reyes-Castillo 1970, Castillo 1987, Lobo y Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003). Se han observado adultos volando de día

y de noche, es atraído a la luz. La cópula se realiza dentro del tronco podrido (Castillo y Reyes-Castillo 1989), en donde viven los adultos junto con sus huevos, larvas y pupas.

Es una especie muy común de amplia distribución por el país (Cuadro 3). Revisé 1,173 ejemplares depositados en la colección IEXA, registrados de los 16 estados siguientes: **Chiapas:** Angel Albino Corzo, Berriozabal, Cacahoatán, Chiapa de Corzo, Chilón, El Bosque, Escuintla, Huixtla, Ixtacomitán, Jiquipilas, Jitotol de Zaragoza, La Independencia, Las Margaritas, Motozintla, Ocosingo, Ocozocuautla de Espinosa, Palenque, San Cristóbal de las Casas, Simojovel, Tapachula, Tapalapa, Tecpatán, Tuxtla Chico, Trinitaria, Tuxtla Gutiérrez, Tuzantán, Unión Juárez, Villa Flores. **Chihuahua:** Guazapares, Temochochic. **Colima:** Coquimatlán. **Guerrero:** Atoyac de Alvarez, Mochitlán, Tetipac. **Hidalgo:** Molango de Escamilla, San Bartolo Tutotepec. **Jalisco:** La Huerta, Puerto Vallarta, Tequila, Tlajomulco de Zúñiga. **Michoacán:** Ario, Arteaga, La Huacana, Lázaro Cárdenas, Uruapan. **Nayarit:** San Blas, Tepic. **Oaxaca:** Candelaria Loxicha, Matías Romero, San José Chiltepec, San José Lachiguiri, San Juan Bautista Valle Nacional, San Juan Quiotepec, San Pedro Mixtepec, San Pedro Pochutla, San Pedro Tututepec, Santa María Chimalapa, Santa María Jacatepec, Santiago Choapan, Santiago Comaltepec, Santiago Jocotepec. **Puebla:** Atlixco, Chichiquila, Cuetzalan del Progreso, Huauchinango, Venustiano Carranza, Xicotepec de Juárez. **San Luis Potosí:** Ciudad Valles, Tamanzuchale. **Sinaloa:** El Rosario, La Concordia, Mazatlán. **Sonora:** Yécora. **Tabasco:** Tenosique. **Tamaulipas:** Gómez Farías, Llera, Ocampo. **Veracruz:** Acayucan, Actopan, Acultzingo, Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, Altotonga, Amatlán de los Reyes, Calcahualco, Catemaco, Coatepec, Córdoba, Emiliano Zapata, Fortín, Huatusco, Huayacocotla, Juchique de Ferrer, La Antigua, Las Choapas, Las Vigas de Ramírez, Minatitlán, Naolinco, Omealca, Orizaba, Pánuco, Papantla, Paso de Ovejas, Playa Vicente, Puente Nacional, Rafael Lucio, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Teocelo, Tezonapa, Tuxpan de Rodríguez Cano, Veracruz, Xalapa, Zongolica, Zontecomatlán. Extiende su distribución por América Central y América del Sur.

Comentarios

Especie descrita originalmente de México, Bates (1886, 1889) fue el primer autor en citar localidades mexicanas precisas de los estados de Oaxaca (Juquila) y Veracruz (Orizaba, Veracruz y Jalapa), “Omiteme and Amula in Guerrero, Teapa in Tabasco”, que pertenecen, sin duda, a esta especie, aunque fueron referidas a *Rhodocanthopus mallei* (Percheron) y que Arrow (1907) anotó que entre los ejemplares de Bates (1886) adscritos a *Rh. maillei* “Mexican examples belong to *Neleides punctatostratus* Perch”.

La cópula, descubierta en condiciones naturales por primera vez en Passalidae fue descrita en *P. (Pertinax) punctatostratus* (Castillo y Reyes-Castillo 1989).

Hunter y Rosario (1991) describieron *Euzercon dolichos*, especie nueva de ácaro mesostigmata (Euzerconidae), en hembras y machos de este pasálido colectado en varias localidades de Los Tuxtlas, Veracruz.

Entre los 13 sinónimos de esta especie, sólo se describieron de México los dos siguientes: *Passalus contractus* Percheron 1841, sobre el que Truqui (1857: 309) escribió: “j’ai vu le type dans la collection de M. de Mniszcek, n’est qu’une ces variétés” de *P. punctatostratus* Percheron y desde entonces fue considerada sinónimo de esta última; y *Aponelides praestans* Kuwert 1898, cuyo holotipo está depositado en la colección del MNHN-Paris que porta las etiquetas: //praestans Kuw. Mexico?//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur//holotype// y que comparé con ejemplares mexicanos de *P. (Pertinax) punctatostratus* depositados en la colección IEXA, que me permitieron corroborar la sinonimia propuesta por Hincks (1934).

La cita de *Passalus mirabilis* (Kuwert) para México es errónea (Reyes-Castillo 1970b), los dos ejemplares, mencionados, fueron colectados en Chiapas (Santa Rosa) y están depositados en la colección IEXA, los redetermine *P. (Pertinax) punctatostratus* Percheron, por lo que esta última tiene como sinónimo nuevo a *Passalus mirabilis*, *sensu* Reyes-Castillo (*nec* Kuwert 1891).

En el manuscrito inédito de E. Dugés, en una página y media, numerada 1631, se redescubre e ilustra en una tercera (habitus y parte apical de la maxila) a “*Phoroneus punctatostratus* Perch.” y, agrega la localidad y donador: “Vera Cruz A. Sallé *dadit*”. Especie que Villada (1901) menciona en su catálogo de los coleópteros clasificados por Dugés.

***Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 1829 (Fig. 8)**

- Passalus interstitialis* Eschscholtz 1829: 18, Rio Janeiro.
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Truqui 1857: 260, 265, Mexique.
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Barrera 1969: 6, lista, México (Veracruz).
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 1970b: 204, 205, 214, lista, distribución geográfica, hábitat, México (Chiapas, Veracruz), Honduras, El Salvador.
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: R. Schuster y Lavoipierre 1970: 4, 24-25, lista, ácaro asociado, México (Nayarit), El Salvador, Panama, Peru, Trinidad, Venezuela.
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: R. Schuster y Summers 1978: 289, 381 tab. 2, 383 tab. 3, ácaro asociado, México (Chiapas, Puebla, Nayarit, Veracruz).
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Morón 1984: 92, hábitat, México.
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Lobo y Castillo 1997: 149 tab. 1, morfometría, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 159, 160 tab. 1, 161 fig. 1a, 162 fig. 2a-c, 166 tab. 2, cariotipo, México (Chiapas).
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 2002: 477, distribución geográfica, México (Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Passalus (interstitialis)* Eschscholtz: Palestirini, Pensati, Barbero, Reyes-Castillo y Zunino 2003: 45, 46, 47, 48 tab. 1, 49 figs. 2a y 3, 50 tab. 2 y fig. 4, 51, análisis señales sonoras de disturbio, Mexico (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus interstitialis* Eschscholtz: Castillo y Lobo 2004: 1260 tab. 1, 1262 fig. 1, 1266 fig. 4, abundancia, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Hincks 1934: 274, sinónimos.
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Hincks y Dibb 1935: 58-59, catálogo, Mexico to Argentine.
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Morón 1979: 382, 441, 442, lista, clave, hábitat, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Schuster y Reyes-Castillo 1981: 85, 98, lista, larva, México (Nayarit, Oaxaca, Veracruz), Perú.
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Morón, Villalobos y Deloya 1985: 65, 101, 104, lista, clave, nota, México (Chiapas).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, zoogeografía, México.
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Castillo, Rivera-Cervantes y Reyes-Castillo 1988: 1, 2, 4, 6 fig. 1b, 7, 16, clave, zoogeografía, México (Jalisco: Sierra de Manantlán).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 1988: 517, clave, hábitat, México (Jalisco).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Morón, Valenzuela y Terrón 1988: 148, 150 fig. 1, 154, 156, hábitos, hábitat, México (Chiapas).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Palacios-Rios, Rico-Gray y Fuentes 1990: 60, lista, México (Chiapas: Yaxchilán).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Castillo y Morón 1992: 37, 39 cuadro 1, 40 fig. 1, 41 cuadro 2, degradación madera, México.
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Deloya y Morón 1994: 33, 42, hábitat, clave, México (Morelos: Distrito de Jojutla).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Hunter y Rosario 1991: 208, 212, ácaros asociados, México (Veracruz).

- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Deloya 1992: 20, lista, México (Veracruz).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Castillo y Reyes-Castillo 1993: 290, 293, 294, 295, 296, 297-298 fig. 10.2, lista, clave, hábitat, distribución geográfica, México (Guerrero).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Deloya, Morón y Lobo 1995: 13, 25 apén. 1, 42 apén. 2, nota, lista, clave, México (Morelos).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 295, 298, historia natural, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 2000: 175, 178, 179, historia natural, México (Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Navarrete-Heredia, Delgado y Fierros-López 2001: 46, México (Jalisco).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Carrillo-Ruiz y Morón 2003: 97, 106 cuadro 6, 112, 121, lista, clave, México (Puebla: Cuetzalan).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 246, 249, 250 cuadro 2, 251, 254, 261-262, historia natural, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 2003: 140, 141 tab. 7.4, 145-146, diagnosis, hábitat, distribución geográfica, México (Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz: Reyes-Castillo 2004: 285 cuadro 1, 287 cuadro 4, 288 diagnosis, México (Sierra Madre Oriental).
- Neleus interstitialis* (Eschscholtz): Bates 1886: 15, Mexico (Ventanas, Tuxtla, Teapa, Santa Cruz, Jalapa), British Honduras, Guatemala, Nicaragua, Panama, Ecuador, Peru, Soth Brazil, Antillas (Cuba).
- Ninus interstitialis* (Eschscholtz) var. *hondurae* Kuwert 1891: 187, Honduras, Mexico, Jamaica.
- Ninus mazatlanicus* Kuwert 1898: 261, Durango, Cordillera Mazatlan.
- Ninus signisternus* Kuwert 1898: 262, Yucatan.
- Ninus subsimilatus* Kuwert 1898: 263, Durango.

Largo total: 23-32 mm. Borde anterior del labro cóncavo. Borde frontal anterior con angosta escotadura central entre dos notables tubérculos secundarios. Tubérculo externo dirigido hacia abajo, de largo igual y ancho que el tubérculo secundario. Tubérculo interno situado en la base del tubérculo externo y más largo que el tubérculo externo. Quilla central de la estructura media frontal con ápice no libre, donde se originan las quillas frontales. Ojos grandes. Tres artejos de la maza antenal muy anchos y con un incipiente cuarto artejo. Prosternelo romboidal con tendencia a pentagonal, truncado anchamente en su parte posterior y convexo en vista lateral. Disco metasternal liso. Foseta lateral del metasternón más ancha que la epipleura elitral y pubescente. Elitro con parte vertical anterior glabra, humerus pubescente, la pubescencia de la epipleura alcanza el segundo esternito abdominal y décima interestría pubescente, la que llega al borde posterior del mesosternón. Profémur angosto. Mesotibias y metatibias armadas con una o dos espinitas sobre su borde externo. Cariotipo del macho: $2n = 24 + X$ (Serrano et al. 1998). La larva de tercer estadio fue descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981).

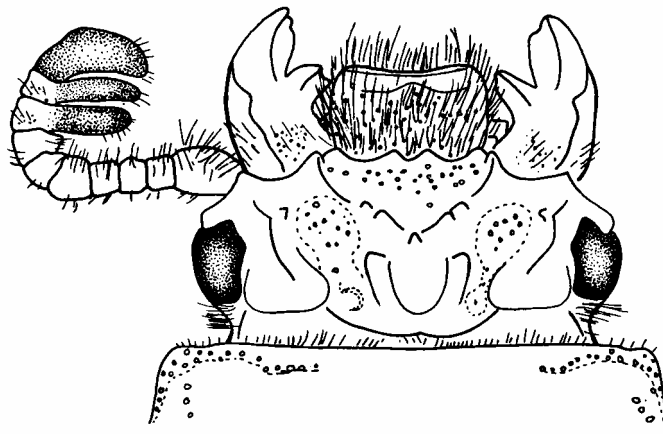


Figura 8. *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 1829: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.

Habita en los bosques tropicales perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, en los acahuales, cafetales y cacaotales, situados del nivel del mar a los 1200 m de altitud. Exhibe distribución continental (Reyes-Castillo 1985) y presenta el límite septentrional de su extensa distribución neotropical en Sinaloa y Tamaulipas, por el occidente y el oriente de México. Pasárido de hábitos subcortícolas estrictos, frecuente en la primera etapa de descomposición de los troncos de nueve especies de las dicotiledóneas arbóreas nativas: jobo-*Spondias radlkoferi*, palo de agua-*Dendropanax arboreus*, palo de tortilla-*Bernoullia flammea*, palo de burra-*Dussia mexicana*, sabino-*Guarea grandifolia*, amate-*Ficus tecolultensis*, casahuate-*Ipomea* sp., chancarro-*Cecropia obtusifolia* y palo mulato-*Bursera simaruba* (Reyes-Castillo 1970, Deloya *et al.* 1995, Castillo y Reyes-Castillo 2003) amplía su espectro de saprófilo a la explotación de una palma, monocotiledonea. Los adultos son buenos voladores que con frecuencia son atraídos a la luz fluorescente y viven en grupo junto con sus distintos estados de desarrollo, los adultos agrupan, a veces, gran cantidad de huevos en la misma galería comunal (Morón *et al.* 1988). La larva de tercer estadio fue descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981).

Es una especie muy común de amplia distribución por la península de Yucatán, las planicies costeras del Golfo de México y del Pacífico (Cuadro 3). Revisé 478

ejemplares depositados en la colección IEXA y registrados de los 15 estados siguientes: **Campeche**: Calakmul. **Chiapas**: Arriaga, Cacahoatán, Chilón, El Bosque, Huitiupán, Huixtla, Ixhuatán, Motozintla, Ocosingo, Ocozocuaula de Espinosa, Palenque, Pichucalco, Simojovel, Tecpatán, Tuxtla Gutiérrez, Tuzantán, Unión Juárez, Villa Flores. **Guerrero**: Acapulco de Juárez, Chilpancingo de los Bravo, Cocula, Huitzucu de los Figueroa, José Azueta, Mochitlán, Tixtla de Guerrero. **Jalisco**: Autlán de Navarro, Cihuatlán, La Huerta, Tomatlán. **Michoacán**: La Huacana, Uruapan. **Morelos**: Ayala, Xochitepec. **Nayarit**: El Nayar, San Blas, Tepic. **Oaxaca**: Candelaria Loxicha, Matías Romero, Pluma Hidalgo, San Agustín Amatengo, San Agustín Chayuco, San José Chiltepec, San Juan Bautista Valle Nacional, San Juan Quitepec, San Pedro Pochutla. **Puebla**: Cuetzalan del Progreso, Teziutlán, Xicotepec de Juárez. **Quintana Roo**: Cozumel, Felipe Carrillo Puerto. **San Luis Potosí**: Huehuetlán, Tamazunchale. **Sinaloa**: Concordia, La Concordia, Mazatlán. **Tamaulipas**: Aldama, Gómez Farías. **Veracruz**: Actopan, Altotonga, Angel R. Cabada, Catemaco, Fortín, Gutiérrez Zamora, Jesús Carranza, Minatitlán, Papantla, Paso de Ovejas, Playa Vicente, Puente Nacional, San Andrés Tuxtla, Teocelo, Tihuatlán, Xalapa, Zongolica. **Yucatán**: Izamal, Mérida. Extiende su distribución por toda América Central, gran parte de América del Sur y Cuba en las Grandes Antillas.

Comentarios

Especie descrita de Rio de Janeiro, Brasil. El primer autor en citar localidades mexicanas precisas en Durango (Ventanas), Tabasco (Teapa) y Veracruz (Tuxtla, Jalapa) fue Bates (1886). Determiné un ejemplar de *Passalus* (*Passalus*) *interstitialis* Eschscholtz de la Baja California, sin datos precisos de localidad y fecha de colecta, depositado en el Museum of Comparative Zoology y con las etiquetas siguientes: //Lower Calif.//Determined by J. W. Angell//*Neleus tlascala* Perch.//A. Frost Collection 1962//MZC//.

Debe reconfirmarse la presencia de esta especie en la Baja California y los estados de Durango y Tabasco, donde no se han recolectado ejemplares

recientemente, así como de las Islas Marías, de donde R. Schuster y Lavoipierre (1970) recolectaron una nueva especie de ácaro sobre ejemplares adultos de este pasárido.

Esta especie de pasárido llega a acumular, bajo la corteza de un tronco podrido, 430 huevos, 49 pupas y 11 adultos por metro cuadrado, según una observación de Morón *et al.* (1988) en el Soconusco, Chiapas.

En asociación con adultos de este pasárido fueron descritas las especies nuevas de ácaros Mesostigmata, siguientes: *Heterocheylus keiferi* Schuster y Lavoipierre 1970, Heterocheylidae colectado en las Islas Marías; *Tenuiplanta polypora* Schuster y Summers 1978, Diarthrophallidae colectado en localidades de los estados de Chiapas, Puebla, Nayarit y Veracruz; *Euzercon anatonon* y *E. dolichos* Hunter y Rosario 1991, Euzerconidae colectados en localidades del estado de Veracruz.

Hincks y Dibb (1935) consideran sinónimo de *Passalus interstitialis* Eschscholtz a *P. sobrinus* Dejean 1837 y *P. carbonarius* Sturm 1826, que estimo deben ser *nomina nuda* (Código Internacional de Nomenclatura Zoológica 2000), ya que sólo fueron citados en una lista de especies sin haberse descrito.

En el MNHN-Paris revisé el tipo de las especies descritas por Kuwert, siguientes: *Ninus hondurae* Kuwert 1891, Honduras, Mexico y Jamaica; *Ninus mazatlanicus* Kuwert 1898, Durango, Cordillera Mazatlán; *Ninus signisternus* Kuwert 1898, Yucatán; y *Ninus subsimilatus* Kuwert 1898, Durango; y confirmé que son sinónimos de *Passalus interstitialis* Eschscholtz.

***Passalus (Passalus) orientalis* sp. nov.** (Fig. 9)

Descripción. Habitus deprimido y alargado. Coloración negra brillante.

Cabeza. Borde anterior del labro ligeramente cóncavo. Borde frontal anterior con marcada y ancha escotadura central entre dos notables tubérculos secundarios. Tubérculo externo casi dirigido hacia adelante, de igual largo y ancho que el tubérculo secundario. Tubérculo interno situado en la base del tubérculo externo y más corto que

el tubérculo externo. Quilla central de la estructura media frontal con base posterior ancha y redondeada, ápice no libre y donde se originan las quillas frontales; a cada lado de esta quilla central un pequeño tubérculo lateral alargado hacia atrás. Quillas frontales rectas hasta alcanzar los tubérculos internos y dorso crenulado. Área frontal anterior con puntos umbilicales. Fosas frontales punteadas. Ojos grandes, su borde lateral sobresale del ápice del canthus ocular. Maza antenal con tres artejos muy anchos y sin un incipiente cuarto artejo. Mentón con fosetas basales longitudinales y ovaes.

Tórax. Prosternelo romboidal, truncado en su parte posterior y algo cóncavo en vista lateral. Mesosternón ópaco en su parte postero lateral, foseta lateral marcada, oval y brillante. Metasternón con disco liso y limitado en los lados por puntos, foseta lateral más ancha que la epipleura elitral y pubescente. Elitro con parte vertical anterior glabra, los humerus, epipleura y décima interestría pubescentes, la pubescencia de esta última no sobrepasa el borde posterior del mesosternón. Profémur angosto. Mesotibias y metatibias armadas con una o dos espinitas sobre su borde externo.

Edeago. Lóbulo medio casi plano en vista lateral, y en vista ventral sin marcada protuberancia convexa a los lados.

Dimensiones. Largo total 28-34 mm; largo elitral 16-19 mm, largo pronotal 6-8 mm, ancho pronotal 8-10 mm y ancho elitral 8-10 mm.

Material revisado: 32 ejemplares depositados en Colección P. Reyes, IEXA. Holotipo ♂: //México: Oaxaca: A ½ Km de San Mateo Yetla, Mpio. Valle Nacional, 15-V-1980, alt. 220 m, C. Castillo, M. L. Castillo, G. Quintero, E. Rivera, col.//selva mediana perturbada//tronco XLV b// (IEXA). Paratipos: **México: Oaxaca:** //ibidem holotipo// (6, IEXA); //Monte Flor, 29-III-1956, L. Vázquez//ex Colección Instituto de Biología UNAM, México, D. F.// (6, IEXA); //La Nueva Esperanza, a 8.3 km de Chiltepec, 14-V-1980, alt. 140 m, C. Castillo, M. L. Castillo, G. Quintero, E. Rivera, col.//selva mediana perturbada//tronco XXVI f// (9, IEXA); //San Cristóbal de la Vega, 19-V-1980, alt. 150 m

aprox., G. Quintero, C. y M. L. Castillo, col.//bosque tropical perennifolio perturbado (plantación del árbol de hule)// (2, IEXA); //San Cristóbal de la Vega, Mpio. Valle Nacional, 14-V-1980, C. Castillo, M. L. Castillo, G. Quintero, E. Rivera, col.//cafetal, tronco XXVII h// (1, IEXA); //San Cristóbal, a 9 km de Zuzul, 14-V-1980, alt. 150 m, C. Castillo, M. L. Castillo, G. Quintero, E. Rivera, col.//cafetal, tronco XXVII h// (3, IEXA); //Chiltepec, 3-IX-1980, alt. 120m, G. Quintero, col.//acahual// (4, IEXA).

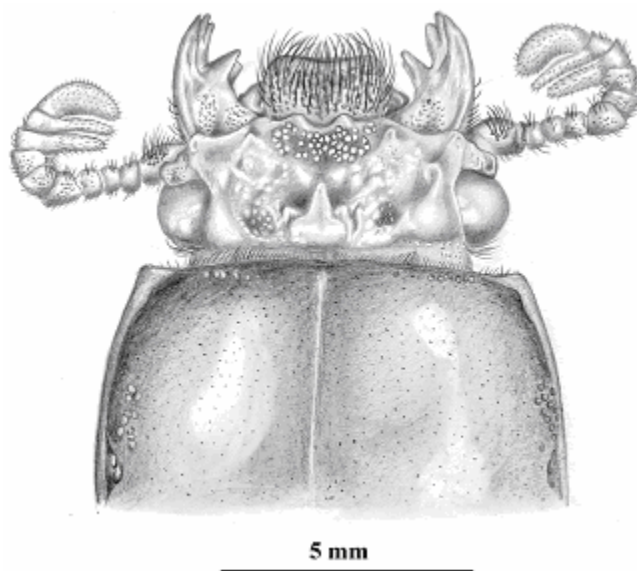


Figura 9. *Passalus (Passalus) orientalis* sp. nov.: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto. (Dibujo de Sergio Ibañez).

Etimología. Del latín *orientis*, en referencia al área de su distribución geográfica en el oriente de la Sierra de Juárez, Oaxaca.

Afinidades. *Passalus orientalis* muestra afinidad con las especies agrupadas en la sección “Neleus”, en especial con *Passalus punctiger*, del cual se distingue porque del ápice de la quilla central de la estructura media frontal se originan las quillas frontales y por el lóbulo medio del edeago casi plano en vista lateral. El primer carácter lo presenta en común con *P. interstitialis*, del que se diferencia por la pubescencia de la décima interestría que nunca sobrepasa el borde posterior del mesosternón y el tubérculo interno es más pequeño que el tubérculo externo. En general, *P. interstitialis* es más

plano, subcortícola estricto, que *P. orientalis* y *P. punctiger*, ambos de hábito mixto, subcortícola o albuduramícola indistintamente.

Distribución geográfica y ecológica. Endémica de México (Cuadro 3), su distribución geográfica está limitada a las estribaciones de la Sierra de Juárez en Oaxaca, donde habita dentro de troncos podridos del bosque tropical perennifolio, los acahuales, las plantaciones de hule y los cafetales, situados entre 120-220 m de altitud.

***Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville, 1825 (Figs. 1a, 1d, 1f, 10)**

Passalus punctiger Lepeletier et Serville 1825: 20-21, Cayenne.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Truqui 1857: 260, 264-265, clave, sinónimos, hábitat, Mexique (Jicotepec, Atliuayan), Colombie, Bolivie, Brésil.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Pereira y Halffter 1961: 55, hábitat, México (Oaxaca).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Hendrichs y Reyes 1963: 101, nota, México (estado de México).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Halffter 1964: 87, microhábitat, México.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Barrera 1969: 7, lista, México (Oaxaca).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 1970b: 204, 205, 212, 213, lista, distribución geográfica, hábitat, México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz), Guatemala, El Salvador, Honduras, Brasil, Paraguay, Uruguay, Argentina.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: R. Schuster y Lavoipierre 1970: 24-25, ácaro asociado, Mexico (Nayarit), Guatemala, Honduras, El Salvador, Panama, Colombia, Peru, Bolivia, Argentina, Trinidad, Venezuela, Brazil.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Virkki y Reyes-Castillo 1972: 52, 55, 77 fig. 31, 79 figs. 36 y 37, lista, cariotipo, México (Oaxaca, Veracruz).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo y Hendrichs 1975: 129, 131 tabla 1, pseudoscorpión asociado, México (Guerrero).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Schuster 1978: 22 fig. 2, 23, edeago, distribución geográfica, México (Tamaulipas), Guatemala, Belice, Costa Rica, Panama, Colombia, Ecuador, Grenada.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: R. Schuster y Summers 1978: 283, ácaro asociado, México, Guatemala, El Salvador.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Schuster 1983: 302, 303, nota.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Morón, Valenzuela y Terrón 1988: 148, 134, hábitat, México (Chiapas).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Rojas 1989: 25, 43 cuadro 2, nota, lista.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Deloya 1992: 20, lista, México (Veracruz).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Lobo y Castillo 1997: 149 tab. 1, morfometría, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Serrano, Galián y Reyes-Castillo 1998: 159, 160 tab. 1, 161 fig. 1b, 162 fig. 2d, 166 tab. 2, cariotipo, Mexico.

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 2002: 477 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Aguascalientes, Baja California Sur (*sic*), Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).

Passalus punctiger Lepeletier et Serville: Castillo y Lobo 2004: 1260 table 1, 1262 fig. 1, 1266 fig. 4, abundancia, México (Veracruz: Los Tuxtlas).

Passalus (Passalus) punctiger Lepeletier et Serville: Hincks 1934: 274, sinónimos.

Passalus (Passalus) punctiger Lepeletier et Serville: Hincks y Dibb 1935: 66-62, catálogo, Texas to Argentine.

Passalus (Passalus) punctiger Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo y Ritcher 1973: 479 tab. 1, ovariolas.

- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Schuster 1975: 78, 80, cópula, México (Tamaulipas), Costa Rica.
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Schuster 1978: 23, límite de distribución, México (Tamaulipas).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Morón 1979: 382, 440, 442, lista, clave, hábitat, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Schuster y Reyes-Castillo 1981: 98-99, larva, Mexico (Oaxaca, Tamaulipas, Veracruz), Guatemala, Costa Rica, Peru.
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Morón, Villalobos y Deloya 1985: 58, 65, 101, 103-104, lista, clave, hábitat, México (Chiapas).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, zoogeografía, México.
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Castillo, Rivera-Cervantes y Reyes-Castillo 1988: 1, 2, 5, 6 fig. 1a, 7-8, clave, hábitat, México (Jalisco: Sierra de Manantlán).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Luna-Zendejas, Pérez-Silva y Reyes-Castillo 1988: 310, parásito Laboulbeniales, México (Chiapas).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 1988: 517, clave, hábitat, México (Jalisco).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Castillo y Reyes-Castillo 1989: 163 tab. 1, 164, nota.
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo y Jarman 1989: 158, avivamiento larva, Mexico.
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Palacios-Rios, Rico-Gray y Fuentes 1990: 60, lista, México (Chiapas: Yaxchilán).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Hunter y Rosario 1991: 213-215, ácaros asociados, México (Veracruz).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Castillo y Morón 1992: 37, 39 cuadro 1, 40 fig. 1, 41 cuadro 2, degradación madera, México.
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Deloya, Burgos, Blackaller y Lobo 1993: 22, 46, lista, nota, México (Morelos).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Hunter 1993b: 92, ácaro asociado, Costa Rica, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo y Castillo 1993: 290, 293, 294, 295, 296, 298 fig. 10.3, clave, hábitat, distribución geográfica, lista, México (Guerrero).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Deloya y Morón 1994: 33, 42, hábitat, clave, México (Morelos: Distrito de Jojutla).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Deloya, Morón y Lobo 1995: 25 ápendice 1, 42 ápendice 2, lista, clave, México (Morelos).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Castillo y Reyes-Castillo 1997: 293, 295, historia natural, México (Veracruz: Los Tuxtlas).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 2000: 175 tab. 3, 179 tab. 6, hábitat, distribución geográfica, México (Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Navarrete-Heredia, Delgado y Fierros-López 2001: 46, hábitat, México (Jalisco).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Carrillo-Ruiz y Morón 2003: 97, 106 cuadro 6, 112, 121, lista, clave, México (Puebla: Cuetzalan).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Castillo y Reyes-Castillo 2003: 244, 246, 250 cuadro 2, 261-262 apéndice, historia natural, México (Veracruz).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 2003: 140 tab. 7.3, 141 tab. 7.4, 146, diagnosis, hábitat, distribución geográfica, México (Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán).
- Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier et Serville: Reyes-Castillo 2004: 285 cuadro 1, 287 cuadro 4, 289, diagnosis, distribución geográfica, México (Sierra Madre Oriental).

- Passalus tlascala* Percheron 1835: 45-47, pl. 3 fig.5, Mexique. (Ex syn. *Passalus interruptus* (Lin.), syn. *P. punctiger* Lep. y Serv.).
- Neleus tlascala* Percheron: Bates 1886: 14, tab. 1 figs. 15 y 15a, sinónimos, distribución geográfica, México (Tres Marias Islands, Cordova, Chiapas, Jalapa), Guatemala, Nicaragua, Panama, South America to South Brazil and Paraguay.
- Neleus tlascala* Percheron: Villada 1901: 125, lista, México (Veracruz).
- Neleus pauxillus* Kuwert 1891: 185, sin localidad, **sinónimo nuevo**.
- Oeneus pauxillus* Kuwert 1898: 259, Mexico (?).
- Passalus (Passalus) pauxillus* (Kuwert): Hincks y Dibb 1935: 60, México (?).
- Passalus (Passalus) pauxillus* (Kuwert): Reyes-Castillo 1985: 299 cuadro 2, lista, México.
- Neleus distinguendus* Kuwert 1891: 186, Mexico.
- Neleus distinctus* Kuwert 1898: 264-265, Cuba; Mexico.
- Neleus durangi* Kuwert 1898: 267, Cordilleren von Durango; Coban.

Largo total: 29-42 mm. Borde anterior del labro cóncavo. Borde frontal anterior con marcada y ancha escotadura central entre dos notables tubérculos secundarios. Tubérculo externo dirigido hacia abajo, más largo y más ancho que el tubérculo secundario. Tubérculo interno situado en la base del tubérculo externo y más corto que el tubérculo externo. Quilla central (cuerno) de la estructura media frontal con ápice libre, las quillas frontales se originan en la base anterior del cuerno. Ojos grandes. Los tres artejos de la maza antenal muy anchos. Prosternelo romboidal, truncado anchamente en su parte posterior y convexo en vista lateral. Disco metasternal liso. Foseta lateral del metasternón más ancha que la epipleura elitral y pubescente. Elitro con parte vertical anterior glabra, los humerus, epipleura y décima interestría pubescentes, la pubescencia de esta última no sobrepasa el borde posterior del mesosternón. Profémur angosto. Mesotibias y metatibias armadas, con una o dos espinitas sobre su borde externo. Cariotipo del macho $2n = 24 + X$ (Virkki y Reyes-Castillo 1972). Hembra con dos ovariolas en cada lado (Reyes-Castillo y Ritcher 1973). La larva de tercer estadio fue descrita por Schuster y Reyes-Castillo (1981)..0

Habita en los bosques tropicales perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, mesófilo de montaña y mixtos de pino-encino, los acahuales, cacaotales y cafetales situados del nivel del mar a 1900 m de altitud. Exhibe distribución continental (Reyes-Castillo 1985) y presenta el límite septentrional de su extensa distribución neotropical en Tamaulipas, por el oriente de México (Schuster 1978) y por el occidente en Sinaloa. Pasálido de hábitos subcortícolas y albuduramícolas, frecuente desde la primera a la última etapa de descomposición en los troncos de 22 especies de las dicotiledóneas

nativas: jobo-*Spondias radlkoferi*, palo de tortilla-*Bernoullia flammea*, nopo-*Cordia stillifera*, chaca-*Bursera simaruba*, chancarro-*Cecropia obtusifolia*, palo de burra-*Dussia mexicana*, algodoncillo-*Robinsonella mirandae*, amate-*Ficus insipida*, abasbabi-*Poulsenia armata*, tronador-*Mortoniendron guatemalense*, corpo-*Vochysia guatemalensis*, chalum-*Inga micheliana*, tzalam-*Lysiloma bahamensis*, ceiba-*Bombax* sp., encino-*Quercus* spp., canelo-*Calycophyllum candidissimum*, volador-*Aspidosperma megalocarpum*, guapaque-*Dialium guianense*, palo blanco-*Bravaisia integerrima*, huje-*Brosimum alicastrum*, liquidámbar-*Liquidambar styraciflua*, mezquite-*Prosopis* sp., y amplía su espectro de saprófilo a la explotación del árbol introducido *Artocarpus altilis*, la palma-*Sabal* sp., el cocotero y la conífera *Pinus* sp. (Reyes-Castillo 1970b, Morón *et al.* 1985, Castillo 1987, Castillo y Morón 1992, Lobo y Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003). En los pastizales vive en la parte enterrada de los troncos de los cercos que limitan los potreros y es muy ocasional en los detritos del hormiguero de *Atta*. Los adultos son buenos voladores y frecuentemente atraídos a la luz, viven en pareja o grupos comunales con sus larvas, pupas y huevos.

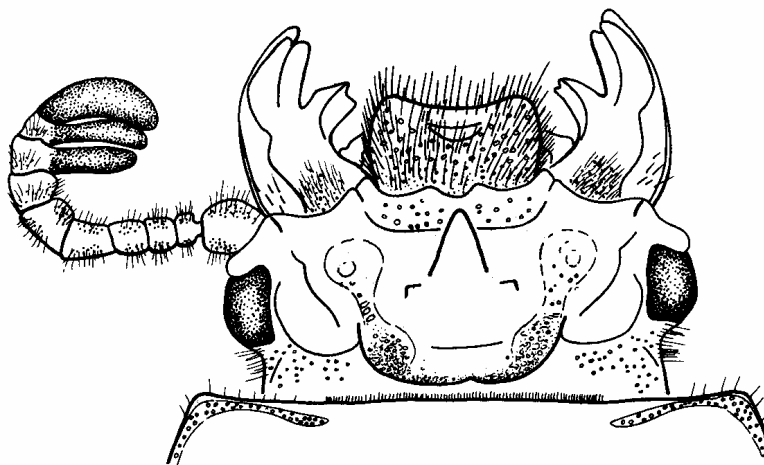


Figura 10. *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier y Serville, 1825: vista dorsal de la cabeza y parte anterior del pronoto.

Es una especie muy común y la de más amplia distribución (Cuadro 4), tanto geográfica como ecológica, en América tropical y subtropical. Revisé 1149 ejemplares depositados en la colección IEXA, registrados de los 20 estados siguientes:

Aguascalientes: Aguascalientes. **Campeche:** Carmen, Calakmul. **Chiapas:** Altamirano, Angel Albino Corzo, Cacahoatán, Chilón, Escuintla, Huitiupan, Huixtla, Jiquipilas, La Trinitaria, Las Margaritas, Mapastepec, Motozintla, Ocosingo, Ocozocuahtla de Espinosa, Palenque, Pichucalco, Siltepec, Simojovel, Tapachula, Tecpatan, Tuxtla Chico, Tuxtla Gutiérrez, Tuzantán, Unión Juárez, Venustiano Carranza, Villa Flores. **Colima:** Tecoman. **Guerrero:** Acapulco de Juárez, Mochitlán, Petatlán, Tetipac. **Hidalgo:** San Carlos. **Jalisco:** Autlán de Navarro, Casimiro Castillo, Cihuatlán. **México:** Malinalco, Tejupilco, Temascaltepec. **Michoacán:** Ario, Jungapeo, Uruapan. **Morelos:** Cuernavaca, Tepoztlán. **Nayarit:** San Blas. **Oaxaca:** Candelaria Loxicha, Matías Romero, Pluma Hidalgo, San Antonio Nanahuatipam, San José Chiltepec, San José Lachiguiri, San Juan Bautista Valle Nacional, San Pedro Pochutla, Santa María Chimalapa, Santiago Jocotepec. **Puebla:** Chietla, Cuéztalan del Progreso, Ixtacamaxtitlán, Pantepec, Teziutlán, Venustiano Carranza, Xicotepec de Juárez. **Quintana Roo:** Cozumel, Lázaro Cárdenas. **San Luis Potosí:** Tamazunchale. **Sinaloa:** Potrerillos. **Tabasco:** Centla, Centro, Huimanguillo, Teapa. **Tamaulipas:** Aldama, Altamira, Gómez Farías, Victoria. **Veracruz:** Acayucan, Alto Lucero de Gutiérrez Barrios, Altotonga, Angel R. Cabada, Catemaco, Cerro Azul, Chacaltianguis, Coatepec, Coatzacoalcos, Emiliano Zapata, Gutiérrez Zamora, Juchique de Ferrer, La Antigua, Las Choapas, Minatitlán, Omealca, Papantla, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Tezonapa, Tihuatlán, Tuxpan de Rodríguez Cano, Ursulo Galván, Veracruz, Xalapa. **Yucatán:** Chankom, Chemax, Kanasin. Extiende su distribución por toda América Central, gran parte de América del Sur y las Antillas Menores (St. Vincent, Chalumeau 1980).

Comentarios

Especie originalmente descrita de Cayena en la Guayana Francesa. Percheron (1835) la citó de México por primera vez. Los primeros autores en citar localidades mexicanas precisas fueron: Truqui (1857) de Veracruz “à la Junta del Rio de San Marco, au-dessous de Jicotepec (...) dans différentes localités du côté du golfe mexicaine” y de Guerrero “un exemplaire pris à Atliuayan, sur la versant occidental.” y, Bates (1886) de las Islas Marías, del estado de Chiapas y, de Córdoba y Jalapa, estado

de Veracruz. Debe reconfirmarse la presencia de esta especie en las Islas Marías (Nayarit), localidad donde R. Schuster y Lavoipierre (1970) recolectaron adultos con una nueva especie de ácaro, en Durango (Kuwert 1898) y en Baja California Sur (Reyes-Castillo 2003), estados de los que no se tienen ejemplares colectados en las últimas décadas.

En dos parejas de este pasálido, colectadas en Gómez Farías, Tamaulipas, fue observada la cópula, bajo condiciones de laboratorio, el macho y la hembra vientre a vientre se tocan el extremo con sus aberturas genitales yuxtapuestas (Schuster 1975).

Rickia bifida Thaxer, hongo parásito Laboulbeniales, fue citado en adultos de este pasálido colectado en localidades del estado de Chiapas por Luna-Zendejas *et al.* (1988). Bajo los élitros de un adulto de pasálido se encontró al pseudoescorpión *Lustrochernes crassimanus* Beier (Reyes-Castillo y Hendrichs 1975). Asociadas con adultos fueron descritas las especies nuevas de ácaros Mesostigmata siguientes: *Heterocheylus keiferi* R. Schuster y Lavoipierre 1970, Heterocheylidae colectado en las Islas Tres Marías (Isla Maria Madre: Arroyo Hondo); *Klinckowstroemia tapachulensis* Chernoff y Pope 1970 sobre un adulto de *Passalus interruptus* Linnaeus, especie confundida con *P. punctiger*, Klinckowstroemiidae colectado en Tapachula, Chiapas; *Tenuiplanta polypora* Schuster y Summers 1978, Diarthrophallidae colectado en localidades de los estados de Chiapas, Puebla, Nayarit y Veracruz; *Euzercon brachys* Hunter y Rosario 1991, Euzerconidae colectados en localidades del estado de Veracruz; y *Crassoseta starri* Hunter 1993b, Diplogyniidae colectado en una localidad del estado de Veracruz.

Passalus tlascala Percheron fue considerado sinónimo de *P. punctiger* Lepeletier y Serville a propuesta de Truqui (1857), aunque Bates (1886) considera “*the two forms seem to be sufficiently distinct to be treated as separate species.*” Sin embargo, Luederwaldt (1931) propuso que “*P. tlascala* Perch., a meu ver, não é synonymo de *punctiger*, (...) mas é sinónimo de *interruptus*”. La revisión de ejemplares de *P. tlascala*, determinados por Percheron y depositados en el MNHN-Paris, permitieron

confirmar su sinonimia con *P. punctiger*, aunque prefiero proponer esta acción nomenclatural en forma provisional, hasta tener evidencias más sólidas y evistar acrecentar la de por si complicada nomenclatura de esta especie (ver comentarios sobre *Passalus (Passalus) interruptus* en el capítulo anterior).

En esta especie, Luederwaldt (1931) describió dos subespecies del Brasil, que Hincks (1934) invalidó. Por su parte, Chalumeau (1978) describió otra más de la isla antillana de St. Vincent. La especie contiene 52 sinónimos (Hincks y Dibb 1935, 1958) a los que habrá que adicionar a *Passalus (Passalus) pauxillus* (Kuwert, 1891), sinónimo nuevo, cuyo holotipo, depositado en el MNHN-Paris, porta las etiquetas: //pauxillus Kuw (intermedius Kuw olim)//Ex Musaeo A. Kuwert 1894//Musèum Paris ex Coll. Oberthur //holotype//. El ejemplar es mixto: la cabeza-protórax pertenece a *Passalus punctiger* y está pegado al mesotórax-metatórax-abdomen de una especie indeterminada del subgénero *Pertinax*. En el holotipo y la descripción original de Kuwert (1891) no se indicó localidad y es más tarde que Kuwert (1898: 259) la señala de México con duda.

En el MNHN-Paris revisé el tipo de las especies descritas por Kuwert siguientes: *Neleus distinctus* Kuwert 1898, Mexico; *Neleus durangi* Kuwert 1898, Cordilleren von Durango; y *Neleus distinguendus* Kuwert 1891, Mexico. Confirmé que estas especies descritas por Kuwert son sinónimos de *Passalus interstitialis* Eschscholtz.

En el manuscrito inédito de E. Dugés, en la página numerada 1438, redescrbe e ilustra por aparte (*habitus* y parte apical de la maxila) a “*Neleus tlascala* Perch.” y en las línea final cita: “Vera Cruz y regalado por el Sr. A. Sallé”, que Villada (1901) incluyó en el catálogo de los coleópteros clasificados por Dugés.

DESCRIPCIÓN DE UN NUEVO GÉNERO MESOAMERICANO DE PASSALINI

En la monografía de los Passalidae del Mundo, Gravely (1918: 57) anotó al referirse a *Passalus guatemalensis* (Kaup, 1869) que es una especie que “It should perhaps be regarded as the type of a distinct genus”. Comentario que resume la sucesión de cambios ocurrida en la historia de esta especie descrita originalmente en *Oileus* y más tarde agrupada en los géneros *Rhodocanthopus* (Kaup 1871) y *Neleides* (Kuwert 1898), estos últimos, Gravely (1918) los propone como sinónimos de *Passalus*.

Luederwaldt (1931b) determina que *P. guatemalensis* es un *Passalus (Pertinax)*, criterio que prevalece hasta el presente y del cual partimos para la creación del género nuevo. La proposición de un género nuevo la justifico por el estudio comparado de la morfología del adulto de las especies tipo de los otros cinco géneros americanos de Passalini (*sensu*: Hincks y Dibb 1935, Fonseca y Reyes-Castillo 1993).

La combinación de caracteres genéricos, que distingue a *P. guatemalensis* y las tres especies nuevas del resto de géneros americanos, es: clípeo vertical expuesto y en vista dorsal apenas visible; ángulos anteriores del clípeo situados debajo del borde cefálico anterior y no visibles en vista dorsal; mandíbulas con dos dientes apicales; diente interno igual en ambas mandíbulas; surco marginal del pronoto muy corto sobre el margen latero/anterior; tibia anterior con cara ventral muy angosta; y cuerpo marcadamente aplanado.

Entre las características propias de los Passalini americanos, este nuevo género presenta el intestino posterior del adulto con 12 largos divertículos en el tercio proximal y la luz intestinal es oval en corte transversal (Pereira y Kloss 1966, Reyes-Castillo 1970b); la larva presenta lacinia maxilar con uncus entero (Schuster y Reyes-Castillo 1981).

Material y Métodos. Revisé 253 adultos: 233 montados en seco con alfileres y 20 conservados en alcohol etílico al 70 %, depositados en las colecciones P. Reyes del

Instituto de Ecología-Xalapa (IEXA) y J. C. Schuster de la Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala (UVGC). Más de la mitad del total de ejemplares fueron colectados directamente en troncos podridos por el autor y/o sus colaboradores. La terminología utilizada en la descripción del adulto y de la larva son las propuestas por Reyes-Castillo (1970b) y Schuster y Reyes-Castillo (1983), respectivamente. Los dibujos se realizaron a la cámara clara y las dimensiones se expresan en milímetros.

Ameripassalus gen. nov.

Especie tipo: *Oileus guatemalensis* Kaup 1869, presente designación.

Descripción del adulto. Passalini de tamaño pequeño o medio, no sobrepasan los 30 mm de largo total, cuerpo deprimido y ojos pequeños que no sobresalen del ápice del *canthus* ocular. Clípeo vertical expuesto y en vista dorsal apenas visible; ángulos anteriores situados debajo de los tubérculos externos y no visibles en vista dorsal. Área frontal y fosas frontales glabras y con escasos puntos circulares simples. Borde anterior del área frontal con ligera muesca central, tubérculos externos sobresalientes y dirigidos hacia adelante. Estructura media frontal de tipo “marginatus”. Con quillas frontales. Tubérculos internos pequeños. Quillas supraorbitales bituberculadas. Surco postocular apenas marcado. Lígula tridentada sobre el borde anterior, dientes de igual tamaño. Lóbulos del mentón anchos y con sedas escasas, cicatriz basal oval y bien marcada. Artejo distal del palpo labial de igual longitud al medio. Proceso hipostomal alargado y poco separado del labio. Mandíbulas con ápice bidentado, diente inferior más ancho que el superior; diente inferior interno igual en ambas mandíbulas. Maxila con el tercio distal de la lacinia bidentado. Maza de la antena de tres artejos, rara vez un cuarto muy reducido. Pronoto con surco marginal muy corto sobre el margen latero/anterior, cicatriz lateral marcada y punteada. Prosternelo romboidal y ápice distal truncado. Mesosternón con cicatriz lateral alargada. Mesoepímeros glabros. Disco del metasternón delimitado por grupo de puntos en su parte postero-lateral. Húmeros glabros y epipleuras pubescentes en su base. Élitro con estrías siempre marcadas, las laterales con puntos más fuertes que las dorsales. Alas completas o a veces reducidas. Fémur anterior con surco marginal anterior marcado sobre la cara ventral. Tibia anterior con cara ventral excavada muy angosta y espolón con ápice ensanchado. Tibia media

armada con pequeña espina externa sobre el borde lateral; quilla longitudinal baja y pubescente. Tibia posterior desarmada.

Diagnosia de la larva. Sólo se ha descrito la larva de *A. guatemalensis*, con base a ejemplares colectados en Guatemala, que presenta el patrón setal típico de *Pertinax*, excepto por la falta de sedas tergaes en el octavo y noveno segmentos; los pelos post antenales miden menos de 0.2 mm de largo (Schuster y Reyes-Castillo 1981); pata metatorácica con cinco protuberancias distales sobre el borde ventral. Caracteres comprobados en larvas de tercer estadio de *A. guatemalensis* y *A. tamaulipensis* sp. nov., colectadas en Chiapas y Tamaulipas, respectivamente.

Especies incluidas: *Ameripassalus guatemalensis* (Kaup 1869), *A. difficilis* sp. nov., *A. nigrilus* sp. nov. y *A. tamaulipensis* sp. nov.

Distribución. Género peculiar de los sistemas montañosos mesoamericanos, se distribuye en los bosques: mesófilo de montaña, húmedos de pino-encino y húmedos de encino desde el noreste de México en la Sierra Madre Oriental hasta el norte de Nicaragua, principalmente diversificado en las montañas del Macizo Central de Chiapas en el sur de México y las sierras de Guatemala.

Afinidades. La conformación de la protibia distingue *Ameripassalus* del resto de los Passalini del Nuevo Mundo. Se integra al grupo formado por *Ptichopus* y *Passalus*, dentro de este último género, tiene afinidades con el subgénero *Pertinax* por la conformación de la estructura media frontal y la del borde cefálico anterior del adulto, así como por el patrón setal de la larva. El intestino posterior de *Ameripassalus guatemalensis* y *A. tamaulipensis* presentan 12 largos divertículos, muy parecido al de *Ptichopus*, *Spasalus* y *Paxillus*, separándose claramente de *Passalus* y *Passipassalus* que presentan un número mayor de divertículos considerado como el más derivado entre los Passalini americanos (Fonseca y Reyes-Castillo 1993).

Ameripassalus converge, por el clípeo expuesto y vertical, con los Proculini *Vindex* y *Xylopassaloides*, de los cuales se separa claramente por la sutura fronto-clipeal ausente y lo reducido de los tubérculos internos situados detrás de los tubérculos externos.

Etimología. El nombre del género nuevo es una palabra compuesta, formada por la raíz de América, relativo al Nuevo Mundo, y del griego *passalos* = clavija.

Clave para identificar los adultos de las especies de *Ameripassalus* gen. nov.

1. Borde anterior del labro cóncavo. Tubérculos interno y externo separados. Mamelón del área frontal entero. Quilla del diente dorsal convexa. Surco medio pronotal marcado. Cicatriz basal del mentón abierta. **2**
 Borde anterior del labro marcadamente cóncavo. Tubérculos interno y externo unidos por una quilla. Mamelón del área frontal dividido longitudinalmente. Quilla del diente dorsal biconvexa. Surco medio pronotal casi borrado. Cicatriz basal del mentón cerrada. (México: Tamaulipas)..... **tamaulipensis** Reyes-Castillo
- 2(1). Talla corporal pequeña, menores de 20 mm de largo total. Tubérculo externo largo. Quilla central de la estructura media frontal entera en su parte posterior. Borde externo mandibular arqueado. Cicatriz pronotal con puntos a su alrededor. **3**
 Talla corporal mediana, entre 25 a 34 de largo total. Quilla central de la estructura media frontal dividida en su parte posterior. Borde externo mandibular angular. Cicatriz pronotal sin puntos a su alrededor. (Guatemala)..... **nigritus** Reyes-Castillo
- 3(2). Maza de la antena trilamelada. Lamela distal de la maza antenal arqueada en su borde externo. Cicatriz mesosternal angosta. (México, Guatemala, Honduras, Nicaragua). **guatemalensis** (Kaup 1869).
 Maza de la antena tetralamelada. Lamela distal de la maza antenal angular en su borde externo. Cicatriz mesosternal ancha. (México: Chiapas). **difficilis** Reyes-Castillo

***Ameripassalus guatemalensis* (Kaup, 1869) (Fig. 11)**

Oileus guatemalensis Kaup 1869: 6, Guatemala: lectotipo en Colección Darmstädter y paralectotipo en Colección Mniszech, depositado en el MNHN-Paris.

Rhodocanthopus guatemalensis Kaup: Kaup 1871: 92, redescrpción.

Rhodocanthopus guatemalensis Kaup: Bates 1886: 16, hábitat, distribución geográfica, Guatemala (Tactic, San Gerónimo).

Rhodocanthopus Guatemalensis Kaup: Kuwert 1891: 180, clave.

Neleides guatemalensis Kaup: Kuwert 1898: 149, Guatemala, Columbien.

Neleides guatemalensis Kaup: Arrow 1907: 452, nota.

- Passalus guatemalensis* Kaup: Gravely 1918: 53 fig. VII-12, 57, 66, clave, diagnosis, distribución geográfica, Nicaragua.
- Passalus guatemalensis* Kaup: Blackwelder 1944: 193, lista, distribución geográfica, Guatemala, Nicaragua, Colombia, Brazil.
- Passalus guatemalensis* Kaup: Reyes-Castillo 1970b: 204, 205, 213-214, lista, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas).
- Passalus guatemalensis* Kaup: R. Schuster y Summers 1978: 287, 381, 383, lista, ácaro asociado (citan *guatemalae* Gravely sic!), Mexico (Chiapas).
- Passalus guatemalensis* Kaup: Schuster 1992b: 288 table 4, 290, distribución geográfica, México (Chiapas), Guatemala, Honduras.
- Passalus guatemalensis* Kaup: Reyes-Castillo 2002: 474, 477 cuadro 26.4, distribución geográfica, México (Chiapas).
- Passalus guatemalensis* Kaup: Reyes-Castillo 2003: 140 tabla 7.3, 141 tabla 7.4, 144, diagnosis, hábitat, distribución geográfica, México (Chiapas), Guatemala.
- Passalus (Pertinax) guatemalensis* Kaup: Luederwaldt 1931b: 85-86, 108-110, 234, distribución, nota.
- Passalus (Pertinax) guatemalensis* Kaup: Hincks y Dibb 1935: 44, catálogo, Guatemala, Nicaragua, Colombia, Brazil.
- Passalus (Pertinax) guatemalensis* Kaup: Schuster y Reyes-Castillo 1981: 96, larva, Guatemala.
- Passalus (Pertinax) guatemalensis* Kaup: Reyes-Castillo 1985: 297 cuadro 1, distribución continental, México.
- Passalus (Pertinax) guatemalensis* Kaup: Reyes-Castillo y Amat-García 1991: 504, lista, Colombia.
- Passalus (Pertinax) guatemalensis* Kaup: Reyes-Castillo 2000: 175 tabla 3, distribución geográfica, México (Chiapas).

Redescripción del adulto. Passalini pequeño, entre 15.5 a 21 mm de largo total. Borde anterior del labro cóncavo. Ángulo cefálico anterior saliente. Tubérculos externos de largo mayor a su ancho basal a nivel del borde cefálico anterior. Tubérculo interno al final de la quilla frontal de donde se une por medio de una quilla al tubérculo externo. Área frontal con mamelón central entero entre las quillas frontales. Quilla central de la estructura media frontal entera en la parte posterior. Mandíbulas curvadas en su borde externo y diente dorsal superior se prolonga por medio de una quilla convexa al diente distal superior. Maza de la antena compuesta por tres lamelas y lamela distal arqueada en su borde externo. Pronoto con surco medio bien marcado, parte lateral y cicatriz con puntos. Lóbulo lateral del mentón redondeado distalmente y foseta basal lateral abierta en su parte externa. Cicatriz mesosternal alargada, angosta, lisa y opaca. Disco metasternal con algunos puntos. Pieza basal del edeago, en vista ventral, separada por una sutura de los parámetros.

Dimensiones: Largo total 15.5-21 mm; longitud pronotal 4-6 mm; longitud elitral 9.5-12 mm; anchura pronotal 5-7 mm; anchura elitral 5-7 mm.

Variación: El desgaste natural afecta el largo de los tubérculos externos que llegan a ser de menor largo a su ancho basal, y de los dientes apicales y dorsal de la mandíbula, en este último afecta la quilla convexa que lo une al diente distal superior. El número de puntos varía en la parte lateral del pronoto por arriba de la cicatriz y en escasos ejemplares sólo están restringidos en esta última. Los puntos del disco metasternal varían de uno hasta más de una docena y en escasos ejemplares desaparecen por completo.

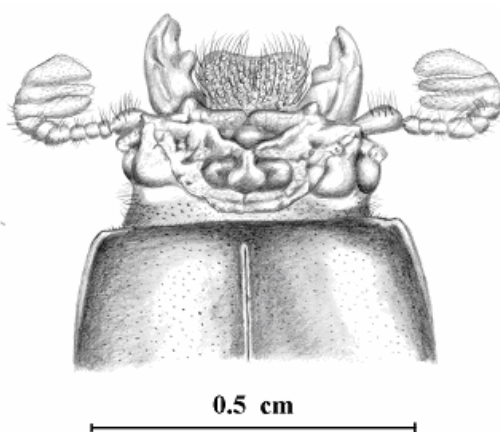


Figura 11. *Ameripassalus guatemalensis* (Kaup, 1869). Habitus: cabeza y pronoto. (Dibujo de Sergio Ibañez).

Material estudiado. 207 ejemplares depositados en las colecciones IEXA y UVGC. **México: Chiapas:** San Cristobal, 50 mi E., 22-VII-57, *Quercus*, J. A. Chemsak, B. J. Rannells, collectors [*Passalus (Pertinax) guatemalensis* (Kaup), Reyes-Castillo, det. 1988] (8 IEXA); *ibidem*, 23-VII-57 (5 IEXA); *ibidem*, 26-VII-57 (1 IEXA); 9 mi S, San Cristobal, 5-VIII-1968, elev. 8000' (3 IEXA); 11 mi S, San Cristobal, 5-VIII-1968, elev. 7800' (7 IEXA); *ibidem*, 6-VIII-1968 (2 IEXA); 10 mi S, San Cristobal Las Casas, 6-VIII-1968, elev. 7800' (2 IEXA); 10 mi nw Comitán, 9-VII-1963/ F. D. Parker, L. A. Sange, collectors [*Passalus (Pertinax) guatemalensis* (Kaup), Reyes-Castillo, det. 1967]; 9.5 mi N Comitán, 5-VIII-1968, elev. 6700', Pope, col. (2 IEXA); *ibidem*, 6-VIII-1968 (1 IEXA); 22 km SE San Cristóbal, 19V-1975, V. Sánchez, col., Altiplano: bosque pino-encino, tronco podrido, 2200m (4 IEXA); Mpio. Comitán, 3 Km S Laguna Chamula, 14-IX-94, R. Jones (1 IEXA); 8.8 mi N, Las Rosas, 6-VIII-1968, elev. 5800', R. Pope, col. (2 IEXA); *ibidem*, 10.1 mi, elev. 5900' (1 IEXA); *ibidem*, 9.6 mi N, 8-VIII-1968 (5 IEXA); 10 mi SE

Teopisca, 11V-1969, H. J. Teskey (2 IEXA); *ibidem*, Hwy 24, 9 mi SE (1 IEXA); Mpio: Teopisca, 2 km W Tulancá, 22-X-92, B. Gómez (2 IEXA); *ibidem*, 3 km NO, 27-I-93 (1 IEXA); *ibidem*, 2 km E, 29-I-93 (1 IEXA); 10 kms N Jitotol, 7-XI-1975, V. Sánchez, col./Montañas norte: boque pino encino, bajo corteza tronco podrido encino, 1650m [*Passalus guatemalensis* (Kaup), V. Sánchez, det. 1975] (7 IEXA); 4 km Caté-Jitotol, 26-XI-1975, V. Sánchez, col. Montañas norte: pino-encino-liquidambar, bajo corteza tronco podrido encino, 1700 m (5 IEXA); 3.7 km NE La Soledad, 27-IV-86, alt. 1550 m, bosque pino-encino, Castillo y P. Reyes, col. (26♀♀, 18♂♂ IEXA); *ibidem*, 7.9 km NE, alt. 1840 m (en alcohol: 7♀♀, 8♂♂, larvas, huevos IEXA); *ibidem*, 11.4 km NE, alt. 1870 m (8♀♀, 2♂♂ IEXA); Chiapas, 20 miles north of Las Margaritas, 28 VI 1986, 1565m, J.C. Schuster, en cópula, pine-oak forest (2 UVGC); A. Corzo, Finca Prusia, 1300 m, 29-VI-98, O. Gómez y M. Girón (1 IEXA). **Guatemala:** //S. Geronimo, Guatemala, Champion//*guatemalensis* Kaup//H. W. Bates, Biol Cent Amer// Museum Paris//Comparé au type, S. Boucher 1990// (1 IEXA); //Museum Paris//H. W. Bates, Biol Cent Amer//*Rhodocanthopus guatemalensis* Kaup//Comparé au type, S. Boucher 1990// (1 IEXA). Zacapa, N. of San Lorenzo, 1525 m, 18 IV 1981, J.C. Schuster; Zacapa, San Lorenzo, VII-1986, D. Hernández [*Passalus (Pertinax) guatemalensis*, det: J. C. S., 1990] (1 IEXA); Zacapa, San Lorenzo, 13-18 VII 1986, D. Hernández (6 UVGC); mismos datos pero VII 1986 (6 UVGC); mismos datos pero XI 1986 (3 UVGC), mismos datos pero 18 VII 1986 (3 UVGC), mismos datos pero 8 XI1986, 1700m (1 UVGC), mismos datos pero sin fecha ni altura (7 UVGC); Zacapa, near San Lorenzo, 18 IX 1981, 1710m, J.C. Schuster (4 UVGC); Zacapa, arriba de Río Hondo, cerca de San Lorenzo, 7 XI 1986 (1 UVGC); Zacapa, above Jones, Sierra de las Minas, 16-18 IV 1992, J.C. Schuster (1 UVGC); Zacapa, camino a Santa Rosalía, Sierra de las Minas, 3950 pies snm, 9 III 1996 (4 UVGC); Zacapa, La Unión, 1500m, 1 V 1992, J. Monzón (1 UVGC); Zacapa, La Unión Zacapa, X-1972, alt. >850 m, E. C. Welling, col. (1 IEXA). Izabal, Cerro El Burro, E. of Gualán, 13 V 1984, S. Roesch, 1100m. Jalapa, Volcán Jumay, 15 IX 1980, J.Mazard (1 UVGC). Jutiapa, Volcán Suchitán, 30 I 1984, sin colector (1 UVGC). Santa Rosa, Municipio Pueblo Nuevo Viñas, Cerro Miramundo, finca Miramundo, 27-28 V 1999, E. Cano, bosque encino casi nuboso (1 UVGC). Baja Verapaz, Salamá, Cumbre de Santa Elena, 11 XI 1977, M. Dix (2 UVGC); Baja

Verapaz, Las Limas, Mpio. Salamá, VII-1977, alt. >1123 m, E. C. Welling, col. (1 IEXA); Baja Verapaz, Chilascó, finca Pastores, 18 IV 1993, A. Molina (3 UVGC); Baja Verapaz, Chilascó, 18 IV 1993, G. Gularte (1 UVGC); Baja Verapaz, Matanzas (km 142, road to Cobán), 1530m, 26 X 1985, Mayors (1 UVGC); Baja Verapaz, nr. Matanzas, 8-V-1976, J. Schuster, col., Pine-oak-liquidambar [*Passalus (Pertinax) guatemalensis* (Kaup), Reyes-Castillo, det. 1978] (1 IEXA); Baja Verapaz, Purulhá, km 168, 21 III 1993, 1737m, A. Morán (1 UVGC); Baja Verapaz, Purulhá, finca Llano Largo, 13-16 VI 2001, J.C. Schuster (2 UVGC); Baja Verapaz, E. of Purulhá, 5-6 IX 1992, J.C. Schuster (1 UVGC). Alta Verapaz, Cobán, San José Icbolay, finca Entre Ríos, 20 VI 1990, E. Ortega (1 UVGC); Alta Verapaz, 46.4 km N. El Rancho on new Coban Highway, 10 May 1973, Erwin & Havel Central American Expedition, 1973 [*Passalus (Pertinax) guatemalensis* (Kaup), Reyes-Castillo, det. 1993] (6 IEXA). El Progreso, San Agustín Acasaguastlán, Los Albores, Sierra de las Minas, 1350m, 30 VI 1989, J.C. Schuster (2 UVGC), mismos datos pero 2510m, cloud forest (1 UVGC). Chiquimula, cerca de San José las Minas y El Socorro, 23-24 VI 1998, 1500m, bosque liquidámbur, E. Cano (2 UVGC); Chiquimula, Esquipulas, aldea El Duraznal, bosque liquidámbur, 20 VIII 1998, E. Cano (1 UVGC). **Honduras:** Ocotepeque, El Portillo Mtn., VI 1982, 1500m, J.C. Schuster (4 UVGC); mismos datos pero 17 V 1986, 1400m (1 UVGC), mismos datos pero 9 IV 1982, 1773m, oak log (1 UVGC); Ocotepeque, El Portillo Mtn., 2 VII 1985, 1900m, J.C. Schuster (2 UVGC). Finca Morazán, Santa Lucía, 17 V 1986, 1400m, J.C. Schuster (1 UVGC). Olancho, Calacama, 10 X 1980, Lesbia V (1 UVGC). La Paz, km 2 rd. to Santiago Puringla 13 IX 1987, 1530m, J.C. Schuster (3 UVGC).

Etimología. El nombre de esta especie se origina de Guatemala, nombre del país de la América Central del que provienen los ejemplares descritos por Kaup (1869).

Afinidades. *Ameripassalus guatemalensis* está muy relacionado con *A. difficilis*, ambos taxa forman el clado hermano de *A. nigrinus* (Figs. 17-18).

Distribución geográfica y ecológica. Endémica del Núcleo Centroamericano, área que abarca desde Chiapas, México, hasta Nicaragua. En Chiapas, *A. guatemalensis*

habita, principalmente en las montañas de Macizo Central, en el bosque mesófilo de montaña y los bosques húmedos de pino-encino, ubicados de los 1300 a 2700 m snm. En Guatemala se reparte, entre los 900 a 2500 m snm, en los bosques de encino, pino y liquidámbar; en Honduras entre 1400 a 1900 m (Schuster 1992b); y de Nicaragua Gravelly (1918) estudió tres ejemplares, únicos conocidos a la fecha.

En Guatemala, Bates (1886) anotó colectas “in decaying liquidambar an other trees at Tactic; and in the forest on the summit of the Chuacus range of mountains, above San Gerónimo; in both places at an elevation of about 5000 feet”, en Alta y Baja Verapaz (Selander y Vaurie (1962), respectivamente. Además, se ha encontrado dentro o bajo la corteza de troncos podridos de *Quercus spp.* (encino) en varias localidades de México, Guatemala y Honduras. En bosques húmedos de pino-encino del Macizo Central de Chiapas, entre 1550 a 1870 m snm, colectamos parejas de adultos y grupos familiares con huevos y larvas, bajo la corteza de largos (6-8 m) troncos podridos de encino (*Quercus sp.*).

Comentarios. En ejemplares colectados en Chiapas (México), se encontró el ácaro Mesostigmata Diarthrophallidae, *Teniuplanta crossi* (Hunter y Glover) asociado con adultos de *A. guatemalensis* (R. Schuster y Summers 1978) y en un bosque de pino-encino situado a 1550 m de altitud cercano a La Soledad, dentro de un tronco podrido encontré galerías con numerosas ninfas del blátido *Panchlora* en contacto con un grupo familiar de este pasálido.

Luederwaldt (1931b) cita esta especie en “*Rhodocanthopoides*” Kuwert 1891 (*sic!*), nombre que corresponde a una especie de *Passalus* denominada por Kuwert, sin duda se trata de un claro error tipográfico por *Rhodocanthopus* Kaup 1871.

En el catálogo de Hincks y Dibb (1935: 44) se cita a esta especie de Guatemala, Nicaragua, Colombia y Brasil; la registrarón por primera vez de México Reyes-Castillo (1970b) y de Honduras Schuster (1992b). En la descripción original, Kaup (1869: 6) señaló con claridad a Guatemala como la única localidad, aunque en una lista previa,

Kaup (1868: 19) apuntó “Columb” [= Columbien], localidad que además de Guatemala reconoció Kuwert (1898). Ejemplares de Colombia no son conocidos a la fecha. Sin embargo, entre el material estudiado por Luederwaldt (1931b) se incluyó un ejemplar de Brasil, que estamos seguros se trata de una especie distinta, por la serie de caracteres señalados que lo separan de ejemplares provenientes de Guatemala. Brasil y Colombia son sumados a los países donde se distribuye esta especie por Luederwaldt (1931b), Hincks y Dibb (1935), Blackwelder (1944), Reyes-Castillo (1970b) y, Reyes-Castillo y Amat-García (1991). Considero erróneos los registros publicados para Colombia y Brasil de *A. guatemalensis*, su distribución está restringida al Núcleo Ceantroamericano, del sur de México (Chiapas), Guatemala y Honduras hasta el norte de Nicaragua.

***Ameripassalus difficilis* sp. nov.** (Fig. 12)

Descripción del adulto. Holotipo hembra: Passalini de tamaño pequeño, 21 mm de largo total. Borde anterior del labro cóncavo. Ángulo cefálico anterior poco saliente. Tubérculo externo de largo menor a su ancho basal a nivel del borde cefálico anterior. Tubérculo interno al final de la quilla frontal de donde se une por medio de una quilla al tubérculo externo. Área frontal con mamelón central dividido entre las quillas frontales. Quilla central de la estructura media frontal entera en la parte posterior. Mandíbula curvada en su borde externo y diente dorsal superior se prolonga por medio de una quilla convexa al diente distal superior. Antena con maza compuesta por cuatro lamelas, lamela proximal menos de la mitad de corta que las distales, y lamela distal angular en su borde externo. Pronoto con surco medio bien marcado, parte lateral y cicatriz con puntos. Lóbulo lateral del mentón redondeado distalmente y foseta basal lateral abiertas en su parte externa. Cicatriz mesosternal alargada, ancha, rugosa y opaca. Disco metasternal sin puntos.

Dimensiones: Largo total 21 mm; longitud pronotal 5 mm; longitud elitral 12 mm; anchura pronotal 8 mm; anchura elitral 8.5 mm.

Material estudiado. Holotipo hembra: **México:** //Chiapas: 10 mi S San Cristóbal las Casas, 6-VIII-1968, R. Pope, col., alt 2600 m//*Passalus (Pertinax) n. sp.*, Reyes-Castillo, det. 1998// IEXA.

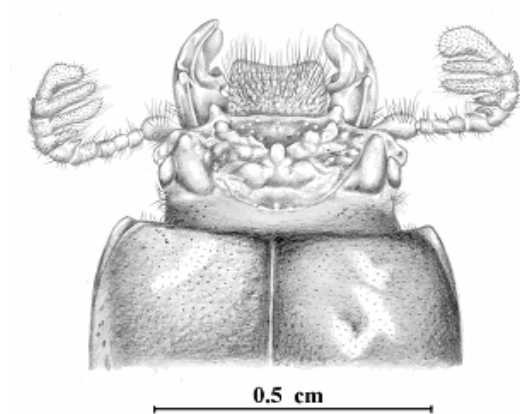


Figura 12. *Ameripassalus difficilis* sp. nov. Habitus: cabeza y pronoto. (Dibujo de Sergio Ibañez).

Etimología. Del latín clásico *difficilis*, difícil, por la dificultad que mostró en su determinación taxonómica.

Afinidades. *Ameripassalus difficilis* está muy relacionado con *A. guatemalensis*, ambos taxa forman el clado hermano de *A. difficilis* (Figs. 17-18).

Distribución geográfica y ecológica. Endémica del Macizo Central del estado de Chiapas, en donde habita los bosques de pino-encino situados a 2600 m de altitud.

***Ameripassalus nigrinus* sp. nov.** (Fig. 13)

Descripción del adulto. Passalini de tamaño medio, entre 27 a 28 mm de largo total. Borde anterior del labro cóncavo. Ángulo cefálico anterior poco saliente. Tubérculo externo de largo mayor a su ancho basal a nivel del borde cefálico anterior. Tubérculo interno al final de la quilla frontal de donde se une por medio de una quilla al tubérculo externo. Área frontal con mamelón central entero entre las quillas frontales. Quilla central de la estructura media frontal dividida en la parte posterior. Mandíbula muy

curvada en su borde externo y diente dorsal superior se prolonga por medio de una quilla convexa al diente apical superior. Antena con maza compuesta por tres lamelas y lamela distal arqueada en su borde externo. Pronoto con surco medio bien marcado, parte lateral sin puntos y cicatriz con puntos. Lóbulo lateral del mentón redondeado distalmente y foseta basal lateral abierta en su parte externa. Cicatriz mesosternal alargada, angosta, rugosa y opaca. Disco metasternal sin puntos. Pieza basal del edeago, en vista ventral, separada por una sutura de los parámetros.

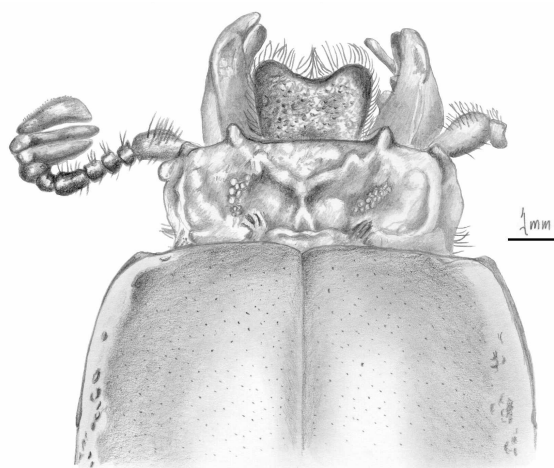


Figura 13. *Ameripassalus nigrinus* Reyes-Castillo, *sp. nov.* Habitus: cabeza y pronoto. (Dibujo de Sergio Ibañez).

Etimología. Del latín moderno *nigrinus*, de color negro, en referencia al color de su cuerpo, como la mayoría de los pasálidos.

Afinidades. *Ameripassalus nigrinus* es el clado hermano al de *A. difficilis* y *A. guatemalensis* (Figs. 17-18).

Dimensiones: Largo total 27-28 mm; longitud pronotal 6-7 mm; longitud elitral 15-16 mm; anchura pronotal 9-10 mm; anchura elitral 7.5-8.5 mm.

Variación: Los ejemplares de Zacapa presentan denso mechón de sedas en la parte inferior del *humerus* elitral.

Material estudiado: 23 ejemplares depositados en las colecciones IEXA y UVGC. Holotipo ♂: **Guatemala:** //La Unión Zacapa., X-1972, alt. >800m snm, E. C. Welling, col.//*Passalus (Pertinax) n. sp.*, Reyes-Castillo, det. 1988// (IEXA). Paratipos: //ibidem// (1 IEXA); //Baja Verapaz, 5 mi E Purulha, 11 VII 1991, upper tropical//*Passalus (Pertinax) n. sp.*, det: J. C. S., 1992// (2♀♀, 1♂). //Baja Verapaz, 5 mi E Purulhá, upper tropical, 11 VII 1991// (14 UVGC, 2 IEXA); //Izabal, Los Amates, Cerro Nylon, above San Antonio, No. WI 8, 11 IV 1990, J.C. Schuster//under bark// (1 UVGC); //ibidem, 8-11 IV 1990, 1200m// (1♂ UVGC).

Distribución geográfica y ecológica. Endémica del Núcleo Centroamericano, propia de las montañas del noreste y el extremo sureste de Guatemala, habita los bosques mesófilo de montaña y húmedos de pino-encino ubicados de >800 a 1200 m snm.

***Ameripassalus tamaulipensis* sp. nov.** (Fig. 14)

Descripción del adulto. Passalini de tamaño medio, entre 24 a 26.5 mm de largo total. Borde anterior del labro marcadamente cóncavo. Ángulo cefálico anterior poco saliente. Tubérculo externo de largo menor a su ancho basal a nivel del borde cefálico anterior. Tubérculo interno al final de la quilla frontal y no se unen al tubérculo externo por medio de una quilla. Área frontal con mamelón central dividido entre las quillas frontales. Quilla central de la estructura media frontal dividida en la parte posterior. Mandíbula muy curvada en su borde externo y diente dorsal se prolonga por medio de una quilla biconvexa hacia la base del diente apical superior. Antena con maza compuesta por tres lamelas y lamela distal arqueada en su borde externo. Pronoto con surco medio mal marcado, parte lateral sin puntos y cicatriz con puntos. Lóbulo lateral del mentón anchamente redondeado en su parte distal y foseta basal lateral cerrada en su parte externa. Cicatriz mesosternal alargada, angosta, rugosa y opaca. Disco metasternal sin puntos. Pieza basal del edeago, en vista ventral, sin sutura, soldada a los parámetros.

Dimensiones: Longitud total 24-26.5 mm; longitud pronotal 5-7 mm; longitud elitral 13-15 mm; anchura pronotal 8-9 mm; anchura elitral 6.5-8 mm.

Variación: El surco medio del pronoto a veces está casi borrado en el 30 por ciento de los ejemplares.

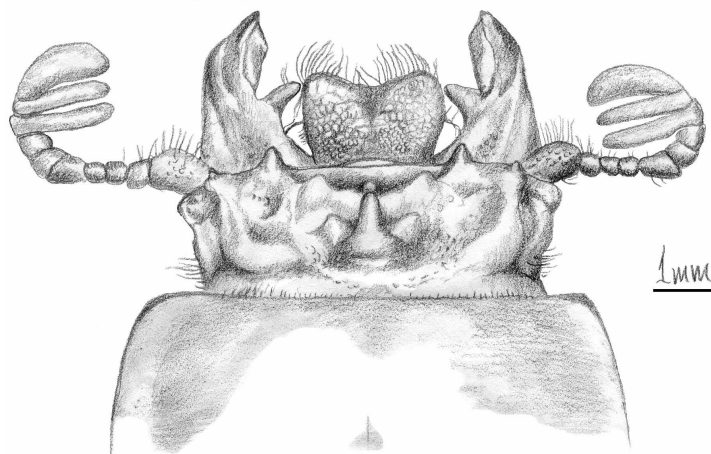


Figura 14. *Ameripassalus tamaulipensis* Reyes-Castillo, *sp. nov.* Habitus: cabeza y pronoto. (Dibujo de Sergio Ibañez).

Material estudiado: 22 ejemplares depositados en las colecciones IEXA y UVGC. Holotipo ♂: //México: Tamaulipas: Carretera Ocampo-Tula, km 25, 18-IX-1994, M. Lara y P. Reyes, col., 1050 m snm// bosque de encino, bajo corteza de tronco podrido de encino (*Quercus* sp.)//*Passalus* (*Pertinax*) n. sp., Reyes-Castillo, det. 1994// (IEXA). Paratipos: //ibidem// (2♀♀, 3♂♂ IEXA); //ibidem//; (2♀♀ y 3♂♂ tenerales, pupas y larvas en alcohol 70°, IEXA); //Ocampo, km 32 Carretera Ocampo-Tula, 24-I-1995, M. Lara y P. Reyes, col., 1100 m snm//bosque mesófilo con dominio de encino, bajo corteza de tronco podrido de encino (*Quercus* sp.)// (4♀♀, 5♂♂, huevos, larvas y pupas en alcohol 70°, IEXA; 1♀, 1♂, UVGC).

Etimología. El nombre de esta especie proviene de Tamaulipas, estado mexicano de donde es endémico.

Afinidades. *Ameripassalus tamaulipensis* constituye el clado hermano de las otras tres especies del género (Figs. 17-18).

Distribución geográfica y ecológica. Endémica del bosque mesófilo de montaña, con dominio de encinos, ubicado entre 1050 a 1100 m snm de la Sierra Madre Oriental en Tamaulipas, habita bajo la corteza de grandes troncos podridos de *Quercus* sp.

Filogenia y biogeografía de *Ameripassalus* gen. nov.

Filogenia. Las relaciones filogenéticas de las especies de *Ameripassalus* se analizaron utilizando el programa PAUP versión 4.Ob.10 (Swofford 2002). El análisis fue basado en caracteres externos del adulto (Cuadro 4). Para la polarización de los caracteres seleccione como grupo externo a *Passalus* (*Pertinax*) *convexus* Dalman, especie tipo de *Pertinax* que considero la más relacionada con el género nuevos.

Cuadro 5. Caracteres de las especies de *Ameripassalus* género nuevo

Característica	Plesiomórfico (0)	Apomórfico (1, 2)
1 Talla corporal, longitud total	pequeña, < 22 mm	mediana, 24-26.5 mm (= 1) grande, >27 mm (= 2)
2 Borde anterior del labro	cóncavo	marcadamente cóncavo
3 Ángulo cefálico anterior	no saliente	saliente
4 Tubérculo externo	corto	largo
5 Tubérculo interno y externo	separados, sin quilla	unidos por una quilla
6 Mamelón del área frontal	entero	dividido longitudinalmente
7 Quilla central de estructura media frontal	entera en parte posterior	dividida en parte posterior
8 Borde externo mandíbular	arqueado	angular
9 Quilla del diente dorsal	convexa	biconvexa
10 Maza de la antena	trilamelada	tetralamelada
11 Última lamela antenal	arqueada en borde externo	angular en borde externo
12 Surco medio pronal	bien marcado	marcado levemente
13 Cicatriz pronotal	sin puntos a su alrededor	con puntos a su alrededor
14 Lóbulos laterales del mentón	redondeados distalmente	no redondeados
15 Cicatriz basal del mentón	abierta	cerrada
16 Cicatriz mesosternal	ausente	presente y angosta (= 1) presente y ancha (= 2)
17 Disco metasternal	sin puntos	con puntos
18 Pieza basal y parámetros	con sutura entre ellos	sin sutura entre ellos

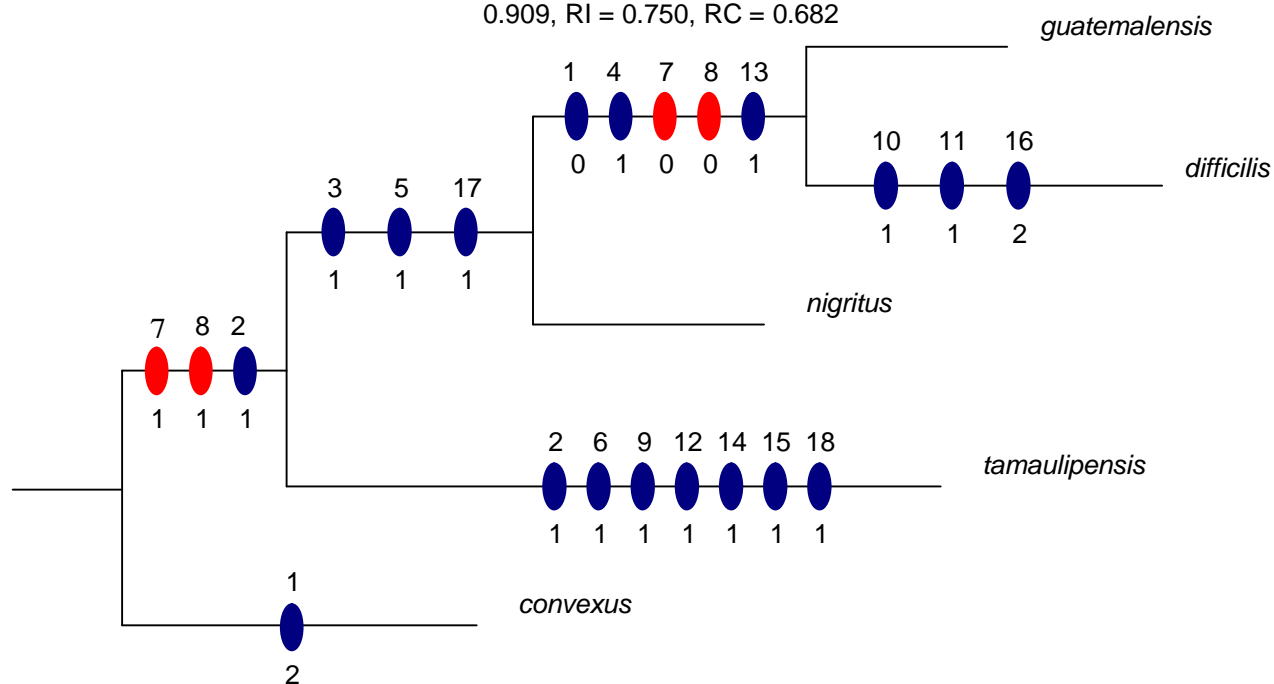
La matriz incluyó 18 caracteres de la morfología externa del adulto, de los cuales 10 son informativos y ocho son autoapomorfias (Cuadro 5).

Cuadro 6. Estados de caracteres en especies de *Ameripassalus* Reyes-Castillo, *gen. nov.* y de *Passalus* (*Pertinax*) *convexus*, grupo externo (? = carácter desconocido).

caracter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
convexus-ext	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
guatemalensis	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
difficilis	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	?
nigritus	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
tamaulipensis	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1

El árbol más parsimonioso lo obtuve utilizando métodos de búsqueda heurísticos y además, utilicé las optimizaciones Acctran y Deltran. Los caracteres 2 y 16 son multiestado y están ordenados linealmente (012), todos los otros son caracteres uniordenados. Los 18 caracteres seleccionados son estables y fueron examinados en todos los ejemplares incluidos en el material estudiado de cada especie y una serie significativa de ejemplares de distintas localidades de la especie del grupo externo.

Figura 15. Criterio: Parsimonia (Actran), 1 árbol más parsimonioso con 22 pasos, $g1 = -0.659$, $CI = 0.909$, $RI = 0.750$, $RC = 0.682$

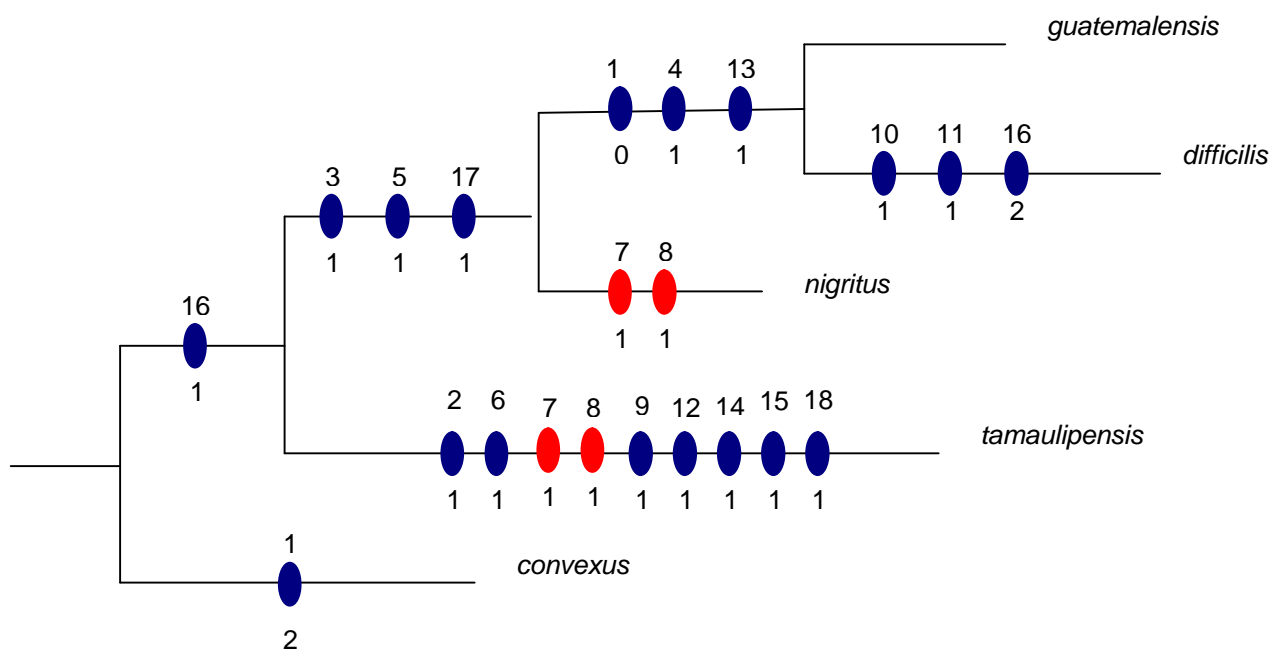


El resultado del análisis filogenético bajo el supuesto de máxima parsimonia produjo un sólo árbol con una longitud de 22 pasos, estadístico $g1 = -0.659$, un índice de consistencia $CI = 0.909$, un índice de retención $RI = 0.750$ y un índice de consistencia reescalado $RC = 0.682$.

Bajo la optimización ACCTRAN (Fig. 15), la quilla central de la estructura media frontal dividida en su parte posterior y el borde externo mandíbular angular aparece en el ancestro de *A. guatemalensis*, *A. difficilis*, *A. nigrinus* y *A. tamaulipensis*, modificándose a una quilla central de la estructura media frontal entera en su parte posterior y un borde externo mandíbular arqueado en *A. guatemalensis* y *A. difficilis*, como está indicado por una reversión en los caracteres 7 y 8.

En la optimización DELTRAN (Fig. 16) la quilla central de la estructura media frontal dividida en su parte posterior y el borde externo mandíbular angular representan una convergencia entre *A. nigrinus* y *A. tamaulipensis*. Sin duda, comprender el significado adaptativo de la quilla central de la estructura media frontal y del borde externo mandíbular podría ayudarnos a diferenciar entre ambos escenarios evolutivos.

Figura 16. Criterio: Parsimonia (Deltran): 1 árbol más parsimonioso con 22 pasos, $g1 = -0.659$, $CI = 0.909$, $RI = 0.750$, $RC = 0.682$



La monofilia de las especies de *Ameripassalus* está definida por el carácter 16, multiestado, que corresponde a la sinapomorfía de la cicatriz mesosternal, presente y angosta.

La hipótesis filogenética muestra que *A. tamaulipensis* integra un clado que es hermano de todas las otras especies de *Ameripassalus*. Además, *A. guatemalensis* está más relacionado con *A. difficilis*, ambos taxa forman un clado hermano de *A. nigrinus*. Es probable que el uso de caracteres de la larva en el análisis daría como resultado una mejor resolución de las relaciones entre las especies de *Ameripassalus*, cuando se descubran las larvas de *A. nigrinus* y *A. difficilis*.

Biogeografía. De los Passalini que hoy se distribuyen en México, cerca de la mitad son especies continentales euritópicas de extensa distribución geográfica y amplio espectro ecológico, que alcanzan el sur de América Central (Costa Rica-Panamá) y gran parte de América del Sur, alguna se encuentra en las Antillas. Los endemismos, por su parte, pertenecen a *Passalus (Pertinax)* y *Ameripassalus*, han evolucionado en el Núcleo Centroamericano de ancestros de origen meridional.

De acuerdo con las unidades biogeográficas descritas por Morrone (2001), las especies de *Ameripassalus* se distribuyen en la subregión Caribeña de la región Neotropical, una especie (*A. tamaulipensis*) es exclusiva de la provincia Sierra Madre Oriental y tres especies (*A. guatemalensis*, *A. difficilis* y *A. nigrinus*), con áreas de distribución local aparentemente parapátricas, son propias de la provincia Chiapas. Entre los patrones de distribución establecidos por Halffter (1987, 2003) para la Zona de Transición Mexicana, *Ameripassalus* lo adscribo al clásico patrón mesoamericano de montaña, por su característica distribución en las montañas mesoamericanas del noreste y sur de México, las de Guatemala y Honduras, donde habita en los bosques mesófilo de montaña, húmedos de encino y de pino-encino, situados entre 900 a 2700 m snm.

Al considerar la distribución geográfica de las especies de *Ameripassalus* en relación con la hipótesis filogenética, dos grupos de especies, relacionados con la primera ramificación del cladograma, son evidentes, uno al noreste (*A. tamaulipensis*) y otro al sureste (*A. guatemalensis*, *A. difficilis*, *A. nigrinus*) del Istmo de Tehuantepec (Figs. 17 y 18). Además, el Istmo de Tehuantepec está correlacionado con la separación norte-sur de grupos de especies montanas de pasálidos que se distribuyen por arriba de los 1,000 m de altitud, lo que sugiere un evento vicariante a partir del origen de este accidente geográfico. Este tipo de distribución, según Reyes-Castillo (1985) y Schuster *et al.* (2003), es común en ciertos géneros de Proculini (*Vindex*, *Pseudacanthus* y *Oileus*, entre otros) y por primera vez la refiero a un género de Passalini.



Figura 17. Distribución de las especies de *Ameripassalus* Reyes-Castillo, *gen. nov.*, endémicas de México: *A. tamaulipensis* Reyes-Castillo, *sp. nov.*, del estado de Tamaulipas y *A. difficilis* Reyes-Castillo, *sp. nov.*, del estado de Chiapas.

Lo peculiar en el esquema de distribución de *Ameripassalus*, sin embargo, es la enorme distancia (cerca de 1400 km) que separa a *A. tamaulipensis*, que habita entre

1050 a 1100 m de altitud, de las especies con distribución en las montañas del Núcleo Centroamericano, desde Chiapas (México) hasta Honduras y donde viven entre 900 a 2700 m de altitud (Fig. 17). En los 1400 km que conectan el extremo suroeste de las montañas de Tamaulipas con el Núcleo Centroamericano, existe cierta continuidad actual de bosques húmedos de pino-encino, tropicales y/o mesófilo de montaña, en especial hacia la vertiente externa del Golfo de México, bosques que en conjunto exhiben alta riqueza de especies de Passalidae, principalmente de la tribu Proculini.

La discontinuidad que hoy existe entre la distribución de *A. tamaulipensis* con la distribución de las otras tres especies de *Ameripassalus*, parece representar un linaje antiguo de Passalini que evolucionó a partir de un ancestro de origen septentrional. Al menos dos tipos de evidencias fundamentan esta hipótesis:

(1) En las Grandes Antillas (Cuba, La Española y Jamaica) sólo existen especies de Passalini, seis son endémicas agrupadas en el género *Paxillus* y el subgénero *Pertinax* (Ivie y Gillogly 2001), ambos taxones con extraordinaria riqueza de especies en la América continental. Este grupo de especies antillanas endémicas son de antiguo origen sudamericano y su primera expansión hacia el norte se situaría en el Cenozoico inferior (Kohlmann y Halffter 1990) previa a la consolidación del puente centroamericano, por lo que se consideran paleoendemismos vicariantes y no el resultado de una invasión reciente (Reyes-Castillo y Fonseca 1992).

(2) La antigüedad de los Passalini en América del Norte se sitúa en el Oligoceno medio y está representada por el pasárido fósil descubierto en Oregon. De acuerdo con Reyes-Castillo (1977) este fósil tiene marcadas afinidades con especies agrupadas en la sección "Neleus" de *Passalus* (*Passalus*).

La antigüedad de *Ameripassalus*, en el Núcleo Centroamericano, la considero posterior a la penetración antillana de *Paxillus* y *Pertinax*, y de la misma época a la máxima expansión del fósil de *Passalus* por América del Norte.

La distribución de los *Ameripassalus* endémicos del Núcleo Centroamericano (Fig. 16), en forma general, puede correlacionarse al corredor subhúmedo descrito por Stuart (1954), que corre de la Depresión Central de Chiapas hasta los valles de Motagua y Comayagua en Guatemala y Honduras. El origen de este corredor, que separa ensambles de pasálidos en una distribución norte-sur, sugiere un evento vicariante (Schuster *et al.* 2003), representado por el clado que separa a *A. nigrinus* (al menos una de sus poblaciones) de *A. guatemalensis* y *A. difficilis*, relacionado a la formación de un valle seco que separó regiones húmedas de montaña y en periodos glaciales estaban probablemente conectados.

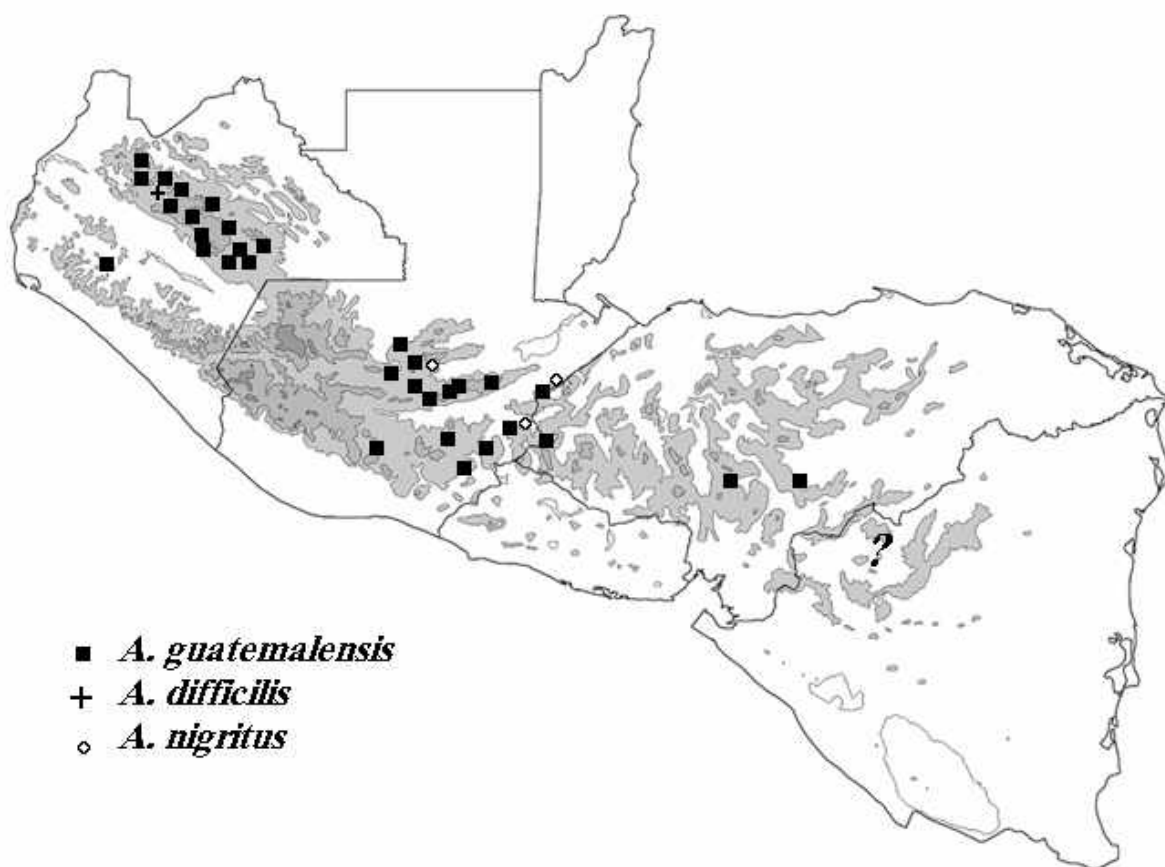


Fig 18. Distribución en el Núcleo Centroamericano de *Ameripassalus* Reyes-Castillo, *gen. nov.* Areas en blanco por debajo de los 900 m snm. ? = localidad imprecisa. (Mapa base cortesía de Jack C. Schuster y Enio B. Cano).

Por otra parte, la extensa distribución de *A. guatemalensis* desde Chiapas hasta Nicaragua, sobre ambas vertientes del profundo y seco valle del Motagua, implicó una

dispersión relativamente amplia durante los periodos glaciales cuando la altitud media de los bosques se situó en un cinturón inferior, con mayor continuidad al actual, en los que cubrió estos valles (MacVean y Schuster 1981), un fenómeno similar parece haber sucedido con la población de *A. guatemalensis* hoy aislada en la vertiente interna de la Sierra Madre de Chiapas.

Aunque a veces la aridez en las tierras bajas de América Central está asociada con las últimas glaciaciones del Pleistoceno, Leyden (1984) y Bush *et al.* (1992) mencionan tierras bajas (650 m) de Panamá con abundantes elementos de bosques de montaña (*Quercus* y *Magnolia*) en este periodo. La presencia de especies de *Ameripassalus* desde Chiapas hasta Nicaragua, implica la contiguidad de bosques húmedos subtropicales y mesófilos, o al menos su sobreposición a través del tiempo, conectando estas áreas.

Por otra parte, la discontinuidad, entre México y Guatemala, que presenta la distribución de *A. guatemalensis* es artificial, los departamentos de Huehuetenango y el Quiché han sido poco explorados para pasálidos, ya que fueron la zona de intensa acción de la guerrilla guatemalteca durante muchos años.

LITERATURA CITADA

- Amat-García, G. y C. R. V. Fonseca. 1998. Escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. III: una nueva especie de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Caldasia* 20 (2): 203-206.
- Aguiar, N. O. y P. F. Bührnheim. 1992. Pseudoscorpiones (Arachnida) em associação forética com Passalidae (Insecta, Coleoptera) no Amazonas, Brasil. *Amazoniana* 12 (2): 187-205.
- Arnett, R. H. 1960-1962. *The beetles of the United States. A manual for identification.* The Catholic University of America Press. XII + 837 pp.
- Arrow, G. J. 1907. A contribution to the classification of the coleopterous family Passalidae. *Transactions of the Entomological Society of London* 1906 (1907): 441-469.
- Arrow, G.J. 1910. *The fauna of British India, including Ceylan and Burma. Coleoptera, Lamellicornia. Part I Cetoninae and Dynastinae.* Taylor y Francis, Ltd., Londres. XIV+322pp, 2 pl.
- Barrera, A. 1969. Coleoptera Lamellicornia en la Colección Nacional. *Acta Zoológica Mexicana* 9 (6): 1-93.
- Bates, H. W. 1886. *Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera, Pectinicornia and Lamellicornia* 2 (2): 2-24, pl. 1 [family Passalidae].
- Bates, H. W. 1889. *Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera, Pectinicornia and Lamellicornia* 2 (2): 382-285 [Supplement family Passalidae].
- Bechyné, J. 1942. De *Paxilli leachi* Mac Leay variationibus (Col.Passalidae). *Časopis Česke Společnosti Entomologické* 39: 120.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. *Bulletin. United States National Museum* 185 (2): 189-341.
- Boucher, S. 1986. Contribution a l'étude des Passalidae Guyano-Amazoniens (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 22 (4): 491-533.
- Boucher, S. 1987. Passalidae Guyano-Amazoniens: 2^e note. Description et biogéographie de trois espèces du genre *Veturius* Kaup (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 23 (4): 367-375.
- Boucher, S. 1988a. Passalidae Colombiens: description et biogéographie de deux espèces nouvelles du genre *Veturius* Kaup (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Revue Française d'Entomologie (N. S.)* 10 (1): 36-40.
- Boucher, S. 1988b. Revision des espèces mexicaines du genre *Veturius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 24 (3): 295-305.
- Boucher, S. 1989. Le genre neotropical *Stephanocephalus* Kaup: une aberrante confusion systématique et chorologique avec *Malagasalus* Gravely (malgache), *Didimus* Kaup (afrotropical) et *Leptaulax* Kaup (indo-malais). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 93 (7-8): 223-228.
- Boucher, S. 1990. Note systématique, chorologique et éco-altitudinale sur quelques *Pertinax* Kaup: *convexus* Dalman (*sulcifrons* Kuwert, reval.), *radiatus* Kuwert et *pasudoconvexus* n. sp. (Coleoptera, Passalidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N. S.)* 7 (4): 349-367.

- Boucher, S. 2000. Deux nouveaux *Pertinax* macroptères. *Revue Française d'Entomologie* (N. S.) 22 (4): 263-268.
- Boucher, S. 2004. Systématique et biogéographie sur des genre *Veturius* Kaup et *Publius* Kaup (Coleoptera: Passalidae: Passalinae. Proculini). Université de Paris VI. [Tesis de doctorado, no publicada].
- Boucher, S. y L. C. Pardo-Locarno. 1997. Sur la présence de trois *Verres* Kaup du groupe <<cavicolis>> Bates dans les Andes de Columbie-Equateur (Coleoptera, Passalidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N. S.) 14: 77-83.
- Boucher, S. y P. Reyes-Castillo. 1991. *Passalus barrus*, espèce nouvelle des Andes orientales (Coleoptera, Passalidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N. S.) 8 (4): 433-436.
- Bøving, A. G. y F. C. Craighead 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the Order Coleoptera. *Entomologia Americana* 11: 1-351.
- Browne, D. J. y C. H. Scholtz. 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulations, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology* 20: 145-173.
- Browne, D. J. y C. H. Scholtz. 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea. *Systematic Entomology* 24: 51-84.
- Burmeister, H. C. 1847. *Handbuch der Entomologie*. Vol.V, *Coleoptera Lamellicornia et Pectinicornia*. Eslim, Berlín. VIII + 584 pp.
- Bührnheim, P. F. 1962. Um novo *Popilius* Kaup, 1871, do leste meridional brasileiro (Coleoptera, Passalidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 60 (3): 303-309.
- Bührnheim, P. F. 1963. Redescricao dos tipos de *Passalus graveyi* Moreira, 1922 e *Passalus striatissimus* Luederwaldt, 1934 (Coleoptera, Passalidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 61 (2): 313-320.
- Bührnheim, P. F. 1978. O edeago na sistemática de passalídeos americanos (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica* 8 (1, suplemento 2): 1-60.
- Bush, M. B., D. R. Piperno, P. A. Colinvaux, P. E. de Oliveira, L. A. Krissek, M. C. Miller y W. E. Rowe. 1992. A 14300-year paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. *Ecological Monographs* 62 (2): 251-275.
- Cano, E. B. y J. C. Schuster. 1995. A new species of *Petrejoides* from Guatemala and comments on *Petrejoides michoacanae* (Coleoptera: Passalidae). *Florida Entomologist* 78 (2): 246-250.
- Carrillo-Ruiz, H. y M, A. Morón. 2003. Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 88: 87-121.
- Casey, T. L. 1897. Coleopterological notice VII. *Annals of the New York Academy of Sciences* 9 (6-12): 285-684. [Subfamily Passalinae: pp. 640-649].
- Castillo, C. y P. Reyes-Castillo. 1984. Biosistemática del género *Petrejoides* Kuwert (Coleoptera, Lamellicornia, Passalidae). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 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* (nueva serie) 30: 1-20.
- Castillo, M.L. 1987. *Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis,

- Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. [No publicada].
- 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. Observación 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. 1982. *Panchlora* blátido asociado con Passalidae neotropicales. *Folia Entomológica Mexicana* 54: 56-57.
- Castillo, M. L. y P. Reyes-Castillo. 1989. Copulation *in natura* of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *The Coleopterists' Bulletin* 43 (2): 162-164.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castillo, M. L. y P. Reyes-Castillo. 2003. *Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos*. Pp. 237-262. En: F.J. Alvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (Editores), Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM, Xalapa, México. 316 pp.
- Castillo, M. L. y L. E. Rivera-Cervantes. 1992. *Passalus* (Pertinax) *punctatostriatus* Percheron (Coleoptera: Passalidae) in the Sierra de Manantlan, Jalisco, Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist* 68 (4): 281-282.
- Chalumeau, F. 1980. Désignation de types de Scarabaeoidea (Coleoptera) néotropicaux et observations diverses. *Nouvelle Revue d'Entomologie* 10: 79-96.
- Chalumeau, F. 1978. Contribution a l'étude des Scarabaeoidea des Antilles (II. Remarques et observations, descriptions de nouveaux taxa), *Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse*: 41-56.
- Chernoff, N. y R. Pope. 1970. Two new mites of the genus *Klinckowstroemia* from Mexico (Acarina: Klinckowstroemiidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 83 (12): 145-154.
- Cassis, G. y T. A. Weir. 1992. *Passalidae*. Pp. 20-29. In: W. W. K. Houston (ed.), Zoological Catalogue of Australia. Coleoptera: Scarabaeoidea. Canberra: AGPS Vol. 9. XI + 543 pp.
- Cockerell, T. D. A. 1927. Tertiary fossil insects from Eastern Oregon. Pp. 64-65. (In: R. W. Chaney: Geology and palaeontology of the crooked river basin, with special reference to the Bridge Creek flora). *Publication. Carnegie Institution of Washington* 346: 45-138.
- Costa Lima, A. da. 1953. *Insetos do Brasil. 8o. Tomo, Coleopteros, 2a. Parte*. Escola Nacional de Agronomia, Serie Didatica No. 10, 324 pp.
- Crowson, R. A. 1967. *The natural classification of the families of Coleoptera*. E. W. Classey Ltd. Hampton. 187 pp.
- Crowson, R. A. 1981. *The biology of Coleoptera*. Academic Press. Nueva York. 802 pp.

- Delgado, L. 1989. *Fauna de coleópteros lamellicornios de Acahuizotla, Guerrero, México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. [No publicada].
- Delgado, L., A. Pérez y J. Blackaller. 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomológica Mexicana* 110: 33-87.
- Deloya, C. 1988. Coleópteros lamellicornios asociados a depósitos de detritos de *Atta mexicana* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en el sur del estado de Morelos. *Folia Entomológica Mexicana* 75: 77-91.
- Deloya, C. 1992. Lista de las especies de Coleoptera Lamellicornia del estado de Veracruz, México (Passalidae, Trogidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología* 2 (2): 19-32.
- Deloya, C. y M. A. Morón. 1994. *Coleópteros lamellicornios del distrito de Jojutla, Morelos, México (Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae y Passalidae)*. Listados Faunísticos de México V. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 49pp.
- Deloya, C., M.A. Morón y J. M. Lobo. 1995. Coleoptera Lamellicornia (MacLeay, 1819) del sur del estado de Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 65: 1-42.
- Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller y J. M. Lobo. 1993. Los coleópteros lamellicornios de Cuernavaca, Morelos, México. (Passalidae, Trogidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología* 3 (1): 15-55.
- Dejean, P. F. M. A. 1837. *Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean, Troisième édition, revue, corrigée et augmentée*. Chez Méquignon-Marvis Père et Fils, Paris. XIV + 503 pp.
- Dibb, J. R. 1936. A new species of Passalidae (Col.) from Mexico. *The Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series B. Taxonomy*, 5: 129-130.
- Doesburg, P. H. van, Jr. 1974. Sexual dimorphism in *Paxillus* MacLeay (Coleoptera, Passalidae) (Preliminary note). *Entomologische Berichten* 34: 61.
- Dugés, E. (manuscrito inédito, 1869-1881). *Coleopterografía mexicana. Tomo IV: Pectinicornios-Lamellicornios*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. [Manuel Villada, compilador del manuscrito, 1912].
- Endrödi, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera, Lamellicornia) I teil. *Entomologische Abhandlungen Museum Tierkunde. Dresden* 33: 1-46.
- Erichson, W. F. 1847. Conspectus insectorum coleopterorum quae in Republica Peruana observata sunt. *Archiv für Naturgeschichte* 13: 67-185.
- Eschscholtz, J. F. 1829. Dissertatio de coleopterorum genere *Passalus*. *Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 7: 13-28.
- Fabricius, J. C. 1792. *Entomologia systematica*, 1. Hafnie, 330+538pp.
- Fonseca, C. R. V. 1987. *Sistemática filogenética e biogeografía dos Passalidae (Coleoptera) do Mundo*. Teses, Depto. Zool., Inst. Biociencias, Universidade de São Paulo. 158 pp. [No publicada].
- Fonseca, C. R. V. 1988. Contribuição ao conhecimento da bionomia de *Passalus convexus* Dalman 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica* 18 (1-2): 197-222.
- Fonseca, C. R. V. 1989. Uma nova espécie de *Passalus* Fabricius, 1792 (Coleoptera, Passalidae) do suldo Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 33 (2): 341-344.

- Fonseca, C. R. V. 1990. Nova espécie de *Spasalus* (Coleoptera: Passalidae) da Amazonia Central brasileira. *Boletín do Museu Paraense Emilio Goeldi, serie Zoologia* 6 (1): 69-63.
- Fonseca, C. R. V. 1992. Uma nova espécie de *Spasalus* (Coleoptera: Passalidae) do alto rio Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 22 (1): 173-176.
- Fonseca, C. R. V. 1998. Uma nova espécie de *Passalus* (Coleoptera, Passalidae) do Estado de Roraima, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 42 (1/2): 35-37.
- Fonseca, C. R. V. 1999. Duas novas espécies de *Veturius* (Coleoptera: Passalidae) da Amazonas brasileira. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 77: 151-156.
- Fonseca, C. R. V. y P. Reyes-Castillo. 1993. Novo gênero amazônico de Passalini (Coleoptera, Passalidae, Passalinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 37 (4): 673-681.
- Fonseca, C. R. V. y P. Reyes-Castillo. 1994. Nueva especie amazónica de *Ptichopus* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 63: 1-6.
- Gemminger, M. y E. von Harold. 1868. *Catalogus coleopterorum descriptorum synonymicus et systematicus*, 3: 753-978. Monnachii.
- Gillogly, A. 2004. *The taxonomy, phylogeny and biogeography of the Neotropical genus Popilius Kaup (Coleoptera: Passalidae, Proculini)*. Texas A & M University, Texas. [Ph. D. dissertation thesis, no publicada].
- Gravely, F. H. 1914. The evolution and distribution of certain Indo-Australian passalid Coleoptera. *Journal of Asiatic Society of Bengal* 10 (6): 201-210, pl. 24.
- Gravely, F. H. 1918. A contribution towards the revision of the Passalidae of the World. *Memoirs of the Indian Museum* 7 (1): 1-143, 16 figs.
- Halffter, G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6: 1-108, 7 mapas.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40: 219-222.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halffter, G. 2003. *Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y America Central*. Pp. 87-97. En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (editores), Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Hendrichs, J. y P. Reyes. 1963. Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. *Ciencia, México* 22 (4): 101-104.
- Halffter, G. y A. Martinez. 1966. Revisión monográfica de los Canthonina americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (1a. Parte). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 27: 89-177.
- Hincks, W. D. 1934. Notes on the Passalidae (Coleoptera). No. 5. Synonymic notes, with the descriptions of a new genus and new species. *The Entomologist's Monthly Magazine* 70: 270-274.
- Hincks, W. D. 1935. Notes on the Passalidae (Coleoptera). No. 5. Synonymic notes, with the descriptions of a new genus and new species. *The Entomologist's Monthly Magazine* 71: 50-54.
- Hincks, W. D. 1949. Systematic and synonymic notes on Passalidae (Coleoptera). *The Annals and Magazine of Natural History, Ser. 12*, 2 (13): 56-64.

- Hincks, W. D. y J. R. Dibb. 1935. *Coleopterorum Catalogus. Pars 142: Passalidae*. W. Junk, 's-Gravenhage. 118 pp.
- Hincks, W. D. y J. R. Dibb. 1958. *Coleopterorum Catalogus. Supplementa. Pars 142: Passalidae*. Uitgeverij Dr. W. Junk's-Gravenhage. 32 pp.
- Hong, Y. 1983. Fossil insects in the diatoms of Shanwang. *Bulletin of the Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources* 8: 1-15. [En Chino]
- Howden, H. F. 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* 60 (11): 2713-1724.
- Hunter, P. E. 1993a. Two new genera, *Crassoseta* and *Brachysternopsis*, of the family Diplogyniidae (Acari, Mesostigmata, Trigynaspida). *Zoologica Scripta* 22 (1): 91-99.
- Hunter, P. E. 1993b. Mites associated with New World passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 58: 1-37.
- Hunter, P. E. y R. M. T. Rosario. 1991. New species of *Euzercon* Berlese from Mexico with a key to the New World species (Acarina: Mesostigmata: Euzerconidae). *Acarologia* 32 (3): 205-216.
- Ivie, M. A. y A. R. Gillogly. 2001. Passalidae of the West Indies. [http:// virgin.msu.montana.edu/WestIndies/Polyphaga/Scarabaeoidea/WIPassalidae.html](http://virgin.msu.montana.edu/WestIndies/Polyphaga/Scarabaeoidea/WIPassalidae.html). 8 pp.
- Janssens, A. 1949. Contribution a l'étude des coleópteres lamellicornes, XIII. Table synoptique et essai de clasification pratique des coleópteres Scarabaeidae. *Institute Recherches Scientifiques et Naturelles de Belgique, Bulletin* 25 (15): 1-30.
- Jarman, M. y P. Reyes-Castillo. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 12: 13-22.
- Jeannel, R. y R. Paulian. 1944. Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. *Revue Française d'Entomologie* 11 (2): 65-110.
- Kaup, J. J. 1868. Podromus zu einer Monographie der Passaliden. *Coleopterologische Hefte* 4: 1-31.
- Kaup, J. J. 1869. Podromus zu einer Monographie der Passaliden. *Coleopterologische Hefte* 5: 1-40.
- Kaup, J. J. 1871. Monographie der Passaliden. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 15: 1-126, 5pl.
- Kohlmann, B. y G. Halffter. 1990. Cladistic analysis of *Canthon* and related genera (Coleoptera: Scarabaeidae) in North America: reconstruction of insect invasion waves from south America. *Quaestiones Entomologicae* 26 (1): 1-28.
- Kuwert, A. F. 1891. Systematische Uebersicht der Passaliden-arten und Gattungen. *Deutsche Entomologische Zeitschrift r.* 1: 161-192.
- Kuwert, A. F. 1897. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. 2 ter. Theil-Die Arten. *Novitates Zoologicae* 4: 274-306.
- Kuwert, A. F. 1898. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. 2 ter. Theil-Die Arten. *Novitates Zoologicae* 5: 137-205, 259-349.
- Labandeira, C. C. 1994. A compedium of fossil insect families. *Milwaukee Public Museum. Contributions in Biology and Geology* 88: 1-71
- Lacordaire, J. T. 1856. *Histoire naturelle des insectes. Genera des coleopteres. Vol. 3*. Libraire Encyclopedique de Poset, París. 594 pp.
- Latreille, P. A. 1817. *Insectos*. In: Cuvier, Règne Animal. Vol. 3. París. 653 pp.

- Lawrence, J. F. y A. F. Newton, Jr. 1995. *Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names)*. pp 779-1006. En: J. Pakaluk y Slipinski (Eds.), *Biology, phylogeny, and clasification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Varsovia.
- Lawrence, J. F., A. M. Hastings, M. J. Dallwitz y E. J. Zucher. 1999. *Beetles of the World: a key and information system for families and subfamilies, version 1.0 for MS-Windows*. Melboure, CSIRO Publishing, CD-ROM + user manual. IV + 20 pp.
- Leach, W. E. 1815. *In*: Brewster, Edimburgh encyclopaedie, vol. 9. Edimburgo.
- Leconte, J. L. y G. H. Horn. 1883. Classification of the Coleoptera of North America, prepared for the Smithsonian Institution. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 26, 4(507): 1-567.
- Lepelletier, A. L. M. y J. G. A. Serville. 1825. *Passale*. Pp. 19-21. En: M. Latreille, *Histoire naturelle. Entomologie, ou histoire naturelle des Crustaces, des Arachnides et des Insectes*. Encyclopédie Méthodique, tome Dixieme, París. 344 pp.
- Leyden, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 81: 4856-4859.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae*. Ed. 10, vol. 1. Holmiae. 823 pp.
- Linnaeus, C. 1767. *Systema naturae*. Editio duodecima reformata, Holmiae. Pp 533-1327.
- Lobo, J. y M. L. Castillo. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a Neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterists' Bulletin* 51 (2): 147-153.
- Luederwaldt, H. 1931a. Notas sobre Passalideos americanos (Col. Lamell.). *Revista de Entomología* 1 (1): 62-65.
- Luederwaldt, H. 1931b. Monographia dos Passalideos do Brasil (Col.). *Revista do Museu Paulista* 17 (1): 1-262, 2 pl.
- Luederwaldt, H. 1941. Passalideos americanos (Coleoptera). *Arquivos de Zoología do Estado de São Paulo* 3: 75-91.
- Luna-Zendejas, H., E. Pérez-Silva y P. Reyes-Castillo. 1988. Los Laboulbeniales de México y estudio sobre tres nuevos registros de *Rickia* parásitas de escarabajos (Passalidae). *Revista Mexicana de Micología* 4: 303-316.
- MacLeay, W. J. 1819. *Horae Entomologicae: or essays on the annulose animals*. Vol. 1, part 1. Richard and Arthur Taylor, Londres. XXX+160pp.
- MacVean, C. y J. C. Schuster 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of Northern Central America. *Biotropica* 13 (1): 29-38.
- Maes, J. M. y P. Reyes-Castillo 2002. CD ROM Passalidae de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología* 59/62: 1-4.
- Marshall, C. J. 2000. The taxonomy, phylogeny and biogeography of the Neotropical genus *Verres* Kaup (Coleoptera: Passalidae, Proculini). Cornell University [Ph. D. thesis dissertation, no publicada].
- Martín-Piera, F. 2000. *Superfamilia Scarabaeoidea. Introducción general*. Pp 15-41. En: *Coleoptera Scarabaeoidea I*. F. Martín-Piera y J.I. López-Colón, 2000. Fauna Ibérica, vol. 14. M.A. Ramos et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid, España.

- Mesa, A. y V.G. Martins. 1986. Karyological diversity among Brazilian species of the genus *Passalus* (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae). *Revista Brasileira de Genética* 9: 735-740.
- Mesa, A., A. Ferreira y V.G. Martins. 1978. The chromosomes of an Australian passalid, *Aulacocyclus edentulus* Macl. (Coleoptera, Passalidae, Aulacocyclinae). *Journal of Australian Entomological Society* 17: 385-388.
- Molino-Olmedo, F. 1999. Importancia del ámbar en el registro fósil de coleópteros saproxílicos. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14 (número especial 2): 211-215.
- Moreira, C. 1922. Coléoptères passalides du Brésil. *Annales de la Société Entomologique de France* 90: 255-294.
- Morón, M. A. 1979. Fauna de Coleópteros Lamelicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM (serie Zoología)* 50 (1): 375-454.
- Morón, M. A. 1984. *Escarabajos: 200 millones de años de evolución*. Publicación 20. Instituto de Ecología. México. 342 pp.
- Morón, M. A. 1993. *Los lamelicornios (Insecta: Coleoptera) de las sierras húmedas del estado de Hidalgo, México. Una síntesis taxonómica y ecológica*. En: M.A. Villavicencio, Y. Marmolejo y B.E. Pérez. (ed.), *Investigaciones recientes sobre flora y fauna de Hidalgo, México*. Universidad Autónoma de Hidalgo. 515 pp.
- Morón, M. A. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noroeste de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 63: 7-59.
- Morón, M. A. (Editor). 2003. *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania editio, S. C. P. Barcelona (España). 227 pp.
- Morón, M. A. y R. Terrón. 1981. Fauna de coleópteros lamelicornios de la cañada de Otongo, Hidalgo. *Folia Entomológica Mexicana* 48: 22-23.
- Morón, M. A. y R. Terrón. 1986. Coleópteros xilófilos asociados con *Liquidambar styraciflua* (L.) en la sierra de Hidalgo, México. *Folia Entomológica Mexicana* 67: 25-35.
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya. 1997. *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I familia Melolonthidae. Subfamilias Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae, Trichiinae, Valginae y Melolonthinae*. Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. México, XVI + 280 pp.
- Morón, M. A., J. Valenzuela y R. Terrón. 1988. La macro-coleopterofauna saproxilófila del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 74: 145-158.
- Morón, M.A., F.J. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 66: 57-118.
- Morón, M.A., C. Deloya, A. Ramírez-Campos y S. Hernández-Rodríguez. 1998. Fauna de Coleoptera lamellicornia de la región de Tepic, Nayarit, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 75: 73-116.
- Morrone, J.J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza, 148 pp.
- Navarrete-Heredia, J. L. 2001. Beetles associated with *Atta* and *Acromyrmex* ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Transactions of the American Entomological Society* 127 (3): 381-429.

- Navarrete-Heredia, J. L., L. Delgado y H. E. Fierros-López. 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana* 8 (1): 37-93.
- Pacheco-Flores, C., C. Deloya y P. Cortés-Genchi. 2003. Lista de nombres de insectos en lengua tlapaneca de la "Región de la Montaña", Guerrero, México (Arthropoda: Insecta). *Folia Entomológica Mexicana* 42 (3): 309-320.
- 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.
- Palestrini, C., F. Pensati, E. Barbero, P. Reyes-Castillo y M. Zunino. 2003. The differentiation of distress-signals in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Bollettino della Società Entomologica Italiana* 135 (1): 45-53.
- Paulian, R. 1988. *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier. París. 719 pp.
- Percheron, A. 1835. *Monographie des Passales*. Libr. J. Albert Mercklein, París. 108 pp., VII pl.
- Percheron, A. 1841. Révision critique et supplément á la monographie du genre passale. Première partie. *Magasin de Zoologie*, pls. 77-79 (48pp).
- Percheron, A. 1844. Monographie des Passales. *Magasin de Zoologie ser. 2*, 6: 1-13, pls. 134-135.
- Pereira, F. S. y G. Halffter. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofaía. *Revista Brasileira de Entomologia* 10: 53-66.
- Pereira, F. S. y G.R. Kloss. 1966. Observações sobre o intestino posterior de alguns Passalidae (Col.) americanos. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, São Paulo*, 19 (3): 43-52.
- Quintero, G. y P. Reyes-Castillo. 1983. Monografía del género *Oileus* Kaup (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 57: 1-50.
- Ratcliffe, B. C. 1991. The scarab beetles of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 12: 1-333.
- Reyes-Castillo, P. 1970a. A new species of Neotropical Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia). *Entomologische Arbeiten Museum Frey* 1970: 3-12.
- Reyes-Castillo, P. 1970b. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22: 1-217.
- Reyes-Castillo, P. 1973. Passalidae de la Guayana Francesa (Coleoptera, Lamellicornia). *Bulletin Muséum national d'Histoire naturelle. 3e. Serie, no. 197 Zoologie* 129: 1541-1587.
- Reyes-Castillo, P. 1974. *Prosoclitus* Bates a synonym of *Pseudacanthus* Kaup (Coleoptera, Passalidae). *The Coleopterist' Bulletin* 28 (4): 208.
- Reyes-Castillo, P. 1977. Systematic interpretation of the Oligocene fossil, *Passalus indormitus* (Coleoptera: Passalidae). *Annals of the Entomological Society of America* 70 (5): 652-654.
- Reyes-Castillo, P. 1978. Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera, Passalidae). *Studia Entomologica* 20 (1-4): 269-290.
- Reyes-Castillo, P. 1985. *Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México*. Memoria de los Simposia Nacionales de Entomología Forestal II y III, S.A.R.H., *Publicación Especial* 46, pp. 292-303.
- Reyes-Castillo, P. 1988. Coleoptera Passalidae de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 517-518.

- Reyes-Castillo, P. 2000. Coleoptera Passalidae de México. Pp 171-182. En: F. Martín-Piera, J.J. Morrone y A. Melic (eds.), Hacia un proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: Pribes 2000. *M3m: Monografías Tercer milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa* 1: 171-182.
- Reyes-Castillo, P. 2002. *Passalidae*. Pp. 467-483. En: J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Editores), Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen III. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Reyes-Castillo, P. 2003. *Familia Passalidae*. Pp. 135-168. En: Morón, M. A. (Editor). 2003. Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Argania editio, S. C. P. Barcelona (España).
- Reyes-Castillo, P. 2004. *Passalidae (Insecta: Coleoptera)*. Pp. 283-293. En: I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (Eds.), Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las Prensas de Ciencias, México, D. F.
- Reyes-Castillo, P. y G. Amat García. 1991. Notas sobre taxonomía y distribución de Passalidae (Insecta: Coleoptera) en Colombia y descripción de una nueva especie. *Caldasia* 16 (79): 501-508.
- Reyes-Castillo, P. y G. Amat-García. 2003. *Escarabajos-pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. V: lista comentada de especies*. En: G. Onore, P. Reyes-Castillo y M. Zunino (compiladores), Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento. *M3m: Monografías Tercer milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa* 3: 35-50.
- Reyes-Castillo, P. y Castillo. 1986. Nuevas especies de Coleoptera Passalidae de la Zona de Transición Mexicana. *Anales del Instituto de Biología, UNAM (serie Zoología)* 56 (1): 141-154.
- Reyes-Castillo, P. y Castillo. 1992. *Bess beetles of Panama (Coleoptera: Lamellicornia: Passalidae)*. Pp. 356-371, 651, 24. In: D. Quintero y A. Aiello (Eds.): *Insects of Panama and Mesoamerica, selected studies*. Oxford University Press.
- Reyes-Castillo, P. y Castillo. 1993. *Coleópteros pasálidos*. Pp 289-305. En: I. Luna Vega y J. Llorente Bousquets (Eds.): *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Reyes-Castillo, P. y M. L. Castillo. 1994. Revalidación de *Passalus (Pertinax) cognatus* Truqui (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 92: 75-76.
- Reyes-Castillo, P. y C. R. V. Fonseca. 1992. Contribución al conocimiento de *Paxillus* Mac Leay, con la descripción de una nueva especie amazónica (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 84: 15-33.
- Reyes-Castillo, P. y C.R.V. Fonseca. 1997. *Paxillus* MacLeay (Coleoptera, Passalidae): notas nomenclatoriales y descripción de una especie nueva. *Folia Entomológica Mexicana* 101: 73-78.
- Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1978. Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 39-40: 222-226.
- Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1983. La structure sociale chez les Passalidae (Col.). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 88: 619-635.
- Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 61: 49-72.

- Reyes-Castillo, P. y J. Hendrichs. 1975. Pseudoscorpiones asociados con pasálidos. *Acta Politécnica Mexicana* 16 (72): 129-133.
- Reyes-Castillo, P. y M. Jarman. 1980. Some notes on larval stridulation in Neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *The Coleopterist' Bulletin* 34 (3): 263-270.
- Reyes-Castillo, P. y M. Jarman. 1983. Disturbance sounds of adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): structural and functional aspects. *Annals of the Entomological Society of America* 76 (1): 6-22.
- Reyes-Castillo, P. y M. Jarman. 1989. Some aspects of egg eclosion in passalid beetles (Coleoptera, Lamellicornia, Passalidae). *Elytron* 3: 157-162.
- Reyes-Castillo, P. y L. C. Pardo Locarno. 1995. Hallazgo de una nueva especie de *Pseudoarrox* en Colombia (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae). *Cespedesia* 20 (66): 107-114.
- Reyes-Castillo, P. y L.C. Pardo Locarno. 1996. Una nueva especie de *Petrejoides* Kuwert (Coleoptera, Passalidae) del Chocó Biogeográfico e inquietudes sobre prioridades investigativas. *Cespedesia* 21 (68): 195-202.
- Reyes-Castillo, P. y P. O. Ritcher. 1973. Ovariole number in Passalidae (Coleoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 75 (4): 478-479.
- Reyes-Castillo, P. y J. C. Schuster. 1983. Notes on some mesoamerican Passalidae (Coleoptera): *Petrejoides* and *Pseudacanthus*. *The Coleopterist' Bulletin* 37 (1): 49-54.
- Reyes-Castillo, P., C. R. V. da Fonseca y Castillo. 1987. Descripción de un nuevo género Mesoamericano de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 73: 47-67.
- Reyes-Castillo, P., J-M. Maes y K. A. Guerrero. 1995. Los Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) de la Española, Grandes Antillas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 46: 29-34.
- Ritcher, P.O. 1966. *White grubs and their allies: a study of North American Scarabaeoid larvae*. Oregon State University. Corvallis. 219 pp.
- Rojas, P. 1989. Entomofauna asociada a los detritos de *Atta mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en una zona árida del centro de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 33: 1-51.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Santos-Silva, A. 2000. Nova espécie de *Spasalus* Kaup, 1869 (Coleoptera, Passalidae) do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Entomología* 44 (3/4): 111-113.
- Scholtz, C. H. 1990. Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Journal of Natural History* 24: 1027-1066.
- Scholtz, C. H. y C. L. Chown. 1995. *The evolution of habitat uses a diet in the Scarabaeoidea a phylogenetic approach*. pp 355-374. En: J. Pakaluk y Slipinski (Eds.), *Biology, phylogeny, and clasification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Varsovia.
- Schuster, J.C. 1975. A comparative study of copulation in Passalidae (Coleoptera): new positions for beetles. *The Coleopterists' Bulletin* 29: 75-81.
- Schuster, J. C. 1978. Biogeographical and ecological limits of New World Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterists' Bulletin* 32 (1): 21-28.

- Schuster, J. C. 1983. The Passalidae of the United States. *The Coleopterists' Bulletin* 37: 302-305.
- Schuster, J. C. 1984. Passalid beetle (Coleoptera: Passalidae) inhabitants of leaf-cutter ant (Hymenoptera: Formicidae) detritus. *Florida Entomologist* 67 (1): 175-176.
- Schuster, J. C. 1988. *Petrejoides reyesi* sp. nov. (Coleoptera: Passalidae) from Honduras. *The Coleopterists' Bulletin*. 42 (4): 305-309.
- Schuster, J. C. 1989. *Petrejoides salvadorae* sp. nov. (Coleoptera: Passalidae) from El Salvador. *Florida Entomologist* 72 (4): 693-696.
- Schuster, J. C. 1991. *Petrejoides* (Col: Passalidae): four new species from Mesoamerica and Mexico with a key to the genus *Florida Entomologist* 74 (3): 422-432.
- Schuster, J. C. 1992a. Passalidae: state of larval taxonomy with description of New World species. *Florida Entomologist* 75 (3): 357-369.
- Schuster, J. C. 1992b. Biotic areas and the distribution of passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America: post-Pleistocene montane refuges. *Tulane Studies in Zoology and Botany, Supplementary Publications* 1: 285-292.
- Schuster, J. C. 1993. *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae) in Mesoamerica: relations, distribution and new species. *Florida Entomologist* 76 (1): 114-119.
- Schuster, J. C. 1994. *Odontotaenius floridanus* new species (Coleoptera: Passalidae): a second U. S. passalid beetle. *Florida Entomologist* 77 (4): 474-479.
- Schuster, J. C. 2002. *Passalidae Leach 1815*. Pp 12-14. En: R. H. Arnett, Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelly y J. H. Frank (Eds.) American beetles, vol. 2: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press, Boca Raton. XVI + 861 pp.
- Schuster, J. C. y P. Reyes-Castillo. 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 25: 79-116.
- Schuster, J. C. y P. Reyes-Castillo. 1990. Coleoptera, Passalidae: *Ogyges* Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 40: 1-49.
- Schuster, J. C. y L. B. Schuster. 1997. *The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera)*. Pp. 260-269. En: J.C. Choe y B.J. Crespi (eds.), The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, Nueva York.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y C. Cardona. 2000. Un método para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 80: 197-209.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y P. Reyes-Castillo. 2003. *Proculus*, giant Latin-American passalids: revision, phylogeny and biogeography. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 90: 281-306.
- Schuster, R. O. y M. J. Lavoipierre. 1970. The mite family Heterocheylidae Trågårdh. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 85: 1-42.
- Schuster, R. O. y F. M. Summers. 1978. Mites of the family Diarthrophallidae (Acari: Mesostigmata). *International Journal of Acarology* 4 (4): 279-385.
- Selander, R. B. y P. Vaurie. 1962. A gazetteer to accompany the "Insecta" volumes of the "Biologia Centrali-Americana". *American Museum Novitates* 2099: 1-70.

- Serrano, J., J. Galián y P. Reyes-Castillo. 1998. Karyotypic evolution and phylogeny of Mexican Passalidae (Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea). *Journal of Zoology, Systematics and Evolution Research* 36 (4): 159-167.
- Sturm, J. 1826. *Catalog meiner Insecten-Sammlung, Erster Theil, Käfer*. Nuremberg. 207 pp., 4 pls.
- Smith, F. 1852. *Nomenclature of coleopterous insects in the collection of the British Museum. Part IV. Passalidae*. Londres. 24 pp., 1pl.
- Stuart, L. C. 1954. A description of a subhumid corridor across Northern Central America, with comments on its herpetofaunal indicators. *Contributions of the Laboratory of Vertebrate Zoology University of Michigan* 65 : 1-26 + plates.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP : phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Truqui, E. 1857. Enumeration des especes mexicaines du genre *Passalus*, avec un tableau synoptique de toutes les especes et la description de celles qui sont nouvelles. *Revue et Magazín de Zoologie Pure et Appliquée*, 2a. Ser. 9: 258-269, 308-317.
- Valenzuela-González, J. 1986a. Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in Sourthern Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 68: 41-51.
- Valenzuela-González, J. 1986b. Territorial behavior of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* under laboratory conditions (Coleoptera, Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 70: 53-63.
- Valenzuela-González, J. 1992. Adult-juvenile alimentary relationships in Passalidae (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana* 85: 25-38.
- Valenzuela-González, J. 1993. Pupal cell-building behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Insect Behavior* 6 (1): 33-41.
- Valenzuela-González, J. y M. L. Castillo 1983. Contribution a l'etude du comportement chez les Passalidae (Col.). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 88: 607-618.
- Valenzuela-González, J. y M. L. Castillo 1984. El comportamiento de cortejo y cópula en *Heliscus tropicus* (Coleoptera, Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 61: 73-92.
- Villada, 1901. *Catálogo de la colección de coleópteros mexicanos del Museo Nacional, formada y clasificada por el Sr. Eugenio Dugés*. Segunda Edición, México. 148 págs.
- Virkki, N. y P. Reyes-Castillo. 1972. Cytotaxonomy of Passalidae (Coleoptera). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 19: 49-83.
- Westwood, J.O. 1845. *A catalogue of the lucanoid Coleoptera in the collection of the Rev. F. W. Hope, president of the Entomological Society of London. Together with descriptions of new species therein contained*. London. 29 pp.
- Wytsman, P. 1884. Catalogue systématique des Passalides. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Geneva serie 2a*, 1: 1-27.
- Zang, R. 1905. Diagnosen neuer Passaliden. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1905: 315-316.
- Zhang, J. F. 1989. *Fossil insects from Shanwang, Shandong, China*. Sandong Science and Technology Publishing House, Jinan, China. [Passalidae: págs. 148-150 figs. 134-135, 448 pl. 40-1 (En Chino).

Zaragoza Caballero, S. 1999. Eugenio Dugès: un precursor de la Entomología en México. *Dugesiana* 6 (2): 1-26.

ANEXO 1

PUBLICACIONES RELACIONADAS CON LA TESIS

- Palestrini, C., F. Pensati, E. Barbero, **P. Reyes-Castillo** y M. Zunino. 2003. The differentiation of distress-signals in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). ***Bollettino della Società Entomologica Italiana* 135 (1): 45-53.**
- Schuster, J. C., E. B. Cano y **P. Reyes-Castillo**. 2003. *Proculus*, giant Latin-American passalids: revision, phylogeny and biogeography. ***Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 90: 281-306.**

Claudia PALESTRINI, Fabrizio PENSATI, Enrico BARBERO,
Pedro REYES-CASTILLO & Mario ZUNINO

Differences in distress signals of adult Passalid beetles (Coleoptera Passalidae)

Abstract - Characteristics of the distress signals produced through stridulation by adult passalid beetles *Verres cavicollis* Bates, 1886, *Oileus rimator* (Truqui, 1857), *Passalus interstitialis* Eschscholtz, 1829 and *Paxillus leachi* Macleay, 1819, were studied. Twelve temporal and frequency parameters and six morphoanatomical characters were evaluated. The distress signals of every species showed a significant species-specificity.

Riassunto - Vengono studiati i segnali di allarme prodotti per stridulazione dagli individui adulti dei Coleotteri Passalidi *Verres cavicollis* Bates, 1886, *Oileus rimator* (Truqui, 1857), *Passalus interstitialis* Eschscholtz, 1829 e *Paxillus leachi* Macleay, 1819. Sono valutati dodici parametri temporali e di frequenza e sei parametri morfoanatomici. I segnali di allarme prodotti da ciascuna specie mostrano caratteristiche peculiari significative.

Keywords: Passalidae, beetles, distress signals, species-specificity, Mexico.

INTRODUCTION

Passalids have a complex system of sound communication: in adult stages sounds are emitted utilizing an apparatus composed of a pars stridens on the 6th urotergite and a plectrum situated on the metathoracic wing (Babb, 1901; Reyes-Castillo & Jarman, 1983). This apparatus, activated by small antero-posterior movements of the abdominal segments, gives out a "chirp", that usually consists of several hundred individual impulses. Chirps are normally repeated in a series, termed "phrase".

Various authors (Mullen & Hunter, 1973; Schuster, 1975; Valenzuela-González, 1981; Valenzuela-González & Castillo, 1983) have emphasized the importance of diversification of various tactile and acoustic communications systems for groups showing various degrees of sociality, in order to regulate and maintain both the group cohesion (Pearse et al., 1936; Alexander et al., 1963) and the interspecific relations arising from the partitioning of the same microhabitat (Schuster & Schuster, 1971; Schuster, 1983; Castillo, 1987). These latter authors note that various species (4 in a passalid community of Los Tuxtlas, Veracruz) may live together in the same decaying tree trunk. Almost all passalid species colonize decaying tree trunks. This microhabitat is characterized by high stability of primary physical parameters, such as temperature, moisture, and lighting, and by a relatively high availability of spatial and food resources and of the different materials utilized by eggs, larvae and pupae (Reyes-Castillo & Halffter, 1983, 1984; Valenzuela-González, 1986, 1992). The stable microhabitat, together with the fast larval development and the longevity of adults, is assumed to have contributed to the evolution of a form of subsociality in passalids. Passalids live in groups which include a pair of reproductive adults and a number of eggs, larvae, pupae and young, sexually immature adults

(helpers). Passalids have a rich repertoire of acoustic signals, produced in a large number of behavioural contexts (Ewing, 1989). Both adults and larvae stridulate with an elaborate pattern [e.g., 17 different types of sound in *Odontotaenius disjunctus* (Illiger, 1800), cfr. Schuster, 1975]. There is no doubt that acoustic communication in Passalids plays an important part in the maintenance of the colony integrity (Pearse et al., 1936).

When passalids are subjected to various kinds of disturbance the sound emitted by the beetles is defined as a distress signal. Distress signals are uniformly present throughout the family and appear to be species-specific (Baker, 1971; Meyer-Rochow, 1971; Reyes-Castillo & Jarman, 1983). Recent studies (Buchler et al., 1981) demonstrated the role of the distress signals produced by the Passalidae in causing significant hesitation in the attack of a predator.

The purpose of this study was to describe the specificity of the distress sound emissions. If found to be species-specific, this fact would contribute considerable biological importance to these signals (as suggested by Reyes-Castillo & Jarman, 1983), allowing intraspecific recognition and territorial limitations of space utilization inside the decaying logs.

MATERIALS AND METHODS

BREEDING OF ANIMALS IN THE LAB. Adults of four species (N=31): *Verres cavicollis* (n=6) and *Oileus rimator* (n=7) both heartwood-tunneling species; and *Passalus interstitialis* (n=9) and *Paxillus leachi* (n=9), two underbark inhabitant species collected in the same trunk in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico, were bred separately on pieces of decaying wood, in climate controlled terraria (T 28-30° C, umidity 50%).

SOUND RECORDING. The insects were mechanically induced to emit distress signals by simply holding them at the thorax, without any other manipulation.

The sounds emitted by each individual were recorded in an anechoic chamber using a microphone with a prepolarized 1/2" condenser, model Brüel & Kjær 4155, connected to a Brüel & Kjær 2230 precision integrator phonometer. The microphone was calibrated with a 1000 Hz sound produced by a Brüel & Kjær 4230 acoustic calibrator. Ultrasound recordings were made utilizing an Ultrasound Advice Portable Ultrasound Processor and a solid dielectric microphone with a dynamic field extending to 180 KHz.

Recording were made using a digital DAT Casio DA-2, and holding the insect approximately 1 cm from the phonometer microphone.

The recordings were then tested with a sampling frequency equal to 44.1 KHz, and processed on an Apple Macintosh IIfx computer using Signalyze 3.0 1993 software (Infosgnal Inc. by E. Keller). The sample sounds were filed using 44 Mb removable fixed storage devices (PLI Pisoft Infinity Turbo). Systat 4.0 was used for statistical data processing.

SOUND ANALYSIS. The following parameters were measured from the oscillograms: duration of the chirp (CH), interval between the end of one chirp and the beginning of the next (INT), interval between the beginning of a chirp and the beginning of the next (CI), and the number of chirps emitted per second (CH/sec) (fig. 1).

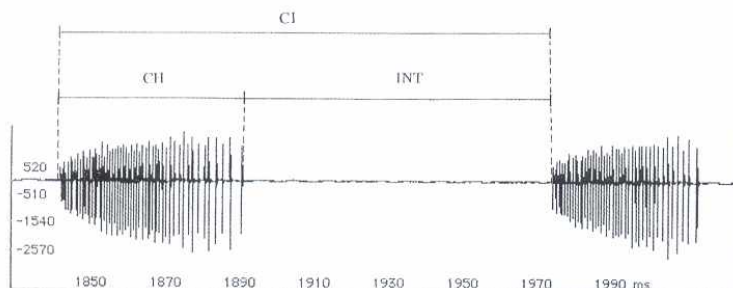


Fig. 1 - Definition of main temporal sound parameters measured in passalid beetles.

In order to analyze the single impulse a minimum number of 30 chirps per species were taken. For each chirp the number of impulses was counted within three millisecond windows at the beginning (IMP 1), in the middle (IMP 2) and at the end of each chirp (IMP 3). From these measures, the number of impulses per chirp (IMP/CH) was calculated by multiplying the average number of impulses in the three windows by the duration of the chirp in milliseconds. In addition the number of impulses per second (IMP/sec) was calculated as an indication of the speed of stridulation.

The frequencies (FR max) corresponding to the absolute maximum intensities of the signals (dB max) were used to measure the signal frequency and intensity.

After recording, six morphometrical parameters were measured with a digital gauge: elytral length (EL), elytral width (EW), abdominal height (AH), approximate abdominal volume, calculated from the three previous dimensions (AV), thoracic length (PL) and thoracic width (PW) (tab. 1).

RESULTS

FREQUENCIES AND DURATION OF THE EMISSIONS. The ultrasound recordings did not reveal any significant sound components beyond the audible field. As indicated in the sonograms (Figs. 2a,b,c,d) the maximum frequencies did not exceed 17 KHz.

P. interstitialis was the only species tested which produced two different kinds of chirp within a single phrase (fig. 2a).

The distress signal phrase normally begins with a succession of chirps of relatively long duration (normally over 100 ms); then it changes dramatically, and the emission is characterized by very short chirps (usually less than 50 ms), noticeably closer together. Within the distress signal phrase of short chirps, however, some longer ones can be suddenly emitted.

ANALYSIS OF THE CHIRPS. In *P. interstitialis* the means of the duration values for the long chirps (duration ≥ 50 ms) were 129.876 ms (SD = 36.521) and for the short chirps (duration < 50 ms) were 33.477 ms (SD = 3.614) (tab. 2). A limited number of chirps representing the mean of the two chirp types were analyzed.

Tab. 1. Summary of all sound parameters measured in four species, with analysis of variance.

	Verres cavicollis		Oileus rimator		Passalus interstitialis		Paxillus leachi		ANALYSIS OF VARIANCE		
	N	mean S.E.	N	mean S.E.	N	mean S.E.	N	mean S.E.	DF	F	F-RATIO
CH	110	236.4 ±3.99	264	137.5 ±1.78	675	78.1 ±2.07	548	52.8 ±1.27	F	3,1593	= 709.84 P<0.001
INT	110	390.9 ±11.11	264	221.1 ±3.03	675	109.4 ±2.05	548	112 ±3.78	F	3,1593	= 614.53 P<0.001
CH+Int	110	627.3 ±12.84	264	358.6 ±3.31	675	187.5 ±3.77	548	164.8 ±4.66	F	3,1593	= 851.01 P<0.001
CH/sec	14	1.6 ±0.07	12	2.8 ±0.10	15	5.2 ±0.41	38	5.7 ±0.32	F	3,75	= 29.767 P<0.001
IMP 1	30	12.6 ±0.65	30	10.3 ±0.98	60	8.1 ±0.71	30	16.6 ±1.34	F	3,146	= 19.889 P<0.001
IMP 2	30	9.5 ±0.64	30	12.6 ±1.20	60	6.3 ±0.39	30	13.6 ±0.94	F	3,146	= 21.189 P<0.001
IMP 3	30	7.8 ±0.59	30	14.8 ±0.70	60	4.7 ±0.12	30	9.2 ±0.69	F	3,146	= 74.962 P<0.001
IMP/CH	30	233 ±16.45	30	165.4 ±10.59	60	45 ±2.56	30	98.9 ±14.15	F	3,146	= 71.923 P<0.001
IMP/sec	30	995.5 ±43.59	30	1253.0 ±89.15	60	635 ±27.33	30	1312.0 ±92.15	F	3,20	= 28.063 P<0.001
EL	3	21.3 ±0.42	3	19.6 ±0.47	9	16.7 ±0.13	9	11.4 ±0.12	F	3,20	= 455.03 P<0.001
EW	3	13.5 ±0.31	3	11.61 ±0.28	9	9.8 ±0.07	9	6.6 ±0.06	F	3,20	= 544.47 P<0.001
AH	3	7.4 ±0.25	3	6.8 ±0.23	9	3.7 ±0.11	9	2.5 ±0.13	F	3,20	= 193.32 P<0.001
AV	3	2114.0 ±49.34	3	1549.0 ±103.16	9	609.6 ±23.09	9	185.9 ±12.29	F	3,20	= 550.36 P<0.001
PL	3	9.7 ±0.21	3	8 ±0.29	9	7.6 ±0.08	9	4.9 ±0.05	F	3,20	= 317.80 P<0.001
PW	3	12.7 ±0.31	3	10.7 ±0.32	9	8.9 ±0.11	9	0.3 ±0.09	F	3,20	= 308.08 P<0.001
FR max	30	5396.0 ±307.56	30	5886.0 ±352.46	30	5850.0 ±233.65	30	5644.0 ±153.92	F	3,146	= 0.62 P<0.603
DB max	30	30.1 ±0.46	30	30.1 ±0.45	30	31.6 ±0.46	30	35.5 ±0.68	F	3,146	= 19.237 P<0.001

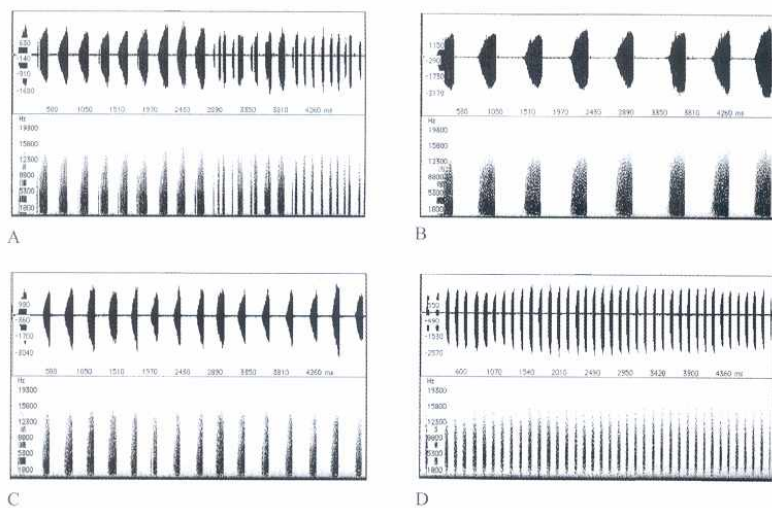


Fig. 2 - Oscillograms and sonograms of distress chirps of: *Passalus interstitialis* (a); *Verres cavicollis* (b); *Oileus rimator* (c); *Paxillus leachi* (d).

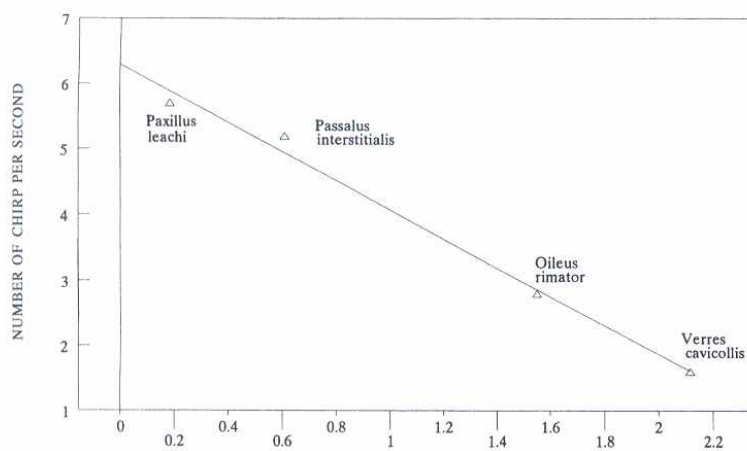


Fig. 3 - Correlation between abdominal volume and chirp duration in passalid beetles ($r = 0,967$; $P = 0,043$).

Tab. 2. Main temporal parameters of two kinds of sound emitted by *Passalus interstitialis*.

<i>Passalus interstitialis</i>	Chirp < 50 ms (N=30)		Chirp > 50 ms (N=30)	
	mean	S.D.	mean	S.D.
Chirp duration (ms)	33.477	3.614	129.87	36.52
Impulses/10 ms start	11.533	2.405	5.2	2.04
Impulses/10 ms middle	8.267	1.236	4.633	0.875
Impulses/10 ms end	5.2	1.194	4.3	0.862
N Impulses/Chirp	28.093	6.038	60.014	15.05

The durations of the chirps and the intervals are correlated in all the four investigated species ($r = 0.991$; $P < 0.015$) (tab. 1).

The duration of the single distress chirps emitted by the four species is proportional to the size of the species (fig. 3): the greater the size, the longer and more separated the chirps, and the fewer chirps emitted per sec.

From the data summarized in tab. 1, it can be observed that there are significant interspecific differences calculated using the log-normalized data from the seventeen parameters and tested with ANOVA, while only the datum concerning the FR Max is not significant ($F_{3,146}=0.62$; $P < 0.0603$). The 11 sound parameters (CH, INT, CH+INT, CH/sec, IMP1, IMP2, IMP3, IMP/CH, IMP/sec, Fr max, DB max), considered for 12

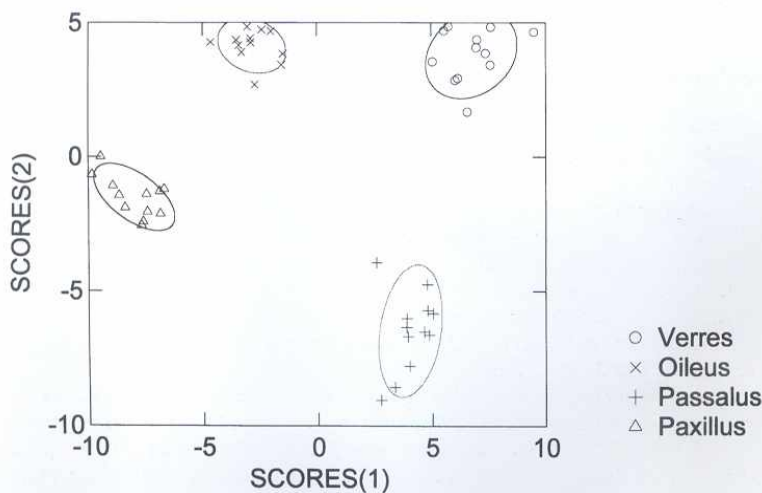


Fig. 4 - Discriminant analysis for the signals of 4 species (*Passalus interstitialis*, *Verres cavicollis*, *Oileus rimator*, *Paxillus leachi*)

samples for each species, have been summarized by four factors by means of a Principal Component Analysis with rotation of axes (varimax procedure). Standardised scores from the factors have been saved and used as input data of a discriminant analysis. In the classification matrix obtained from discriminant analysis all signals are correctly classified (tab. 3). The first canonical variable (36.5) account for 57% of the total dispersion of groups (species), whereas the second (20.6) account for 33%. In fig. 4 axes are the first two canonical variables and the points are the canonical variable scores. The confidence ellipses are centered on the centroid of each group. All species are well differentiated and, in fact, there is no overlap between ellipses.

Tab. 3. Classification matrix (species in row categories classified into columns).

species	1	2	3	4	%correct
1	12	0	0	0	100
2	0	12	0	0	100
3	0	0	12	0	100
4	0	0	0	12	100
Total	12	12	12	12	100

Wilk's lambda is 0.00, the relative F statistic is 236.4, with an associated probability that is less than 0.00005. This indicates a highly significant difference among species.

DISCUSSION

The analysis suggests that the distress signals are species-specific; this corroborates the hypothesis that Passalidae utilize them during their intra- and interspecific relationships.

Indeed, a number of studies (Baker, 1971; Meyer-Rochow, 1971; Buchler et al., 1981; Schuster, 1983; Reyes-Castillo & Jarman, 1983) have pointed out specific differences in many American, African and Australian species (representative of the main phyletic lines of the family: Aulacocyclinae, Passalinae: Passalini and Proculini), mostly sympatric and underbark inhabitants, as are *P. interstitialis* and *Pax. leachi*. In Los Tuxtlas and other wet tropical Mexican stations, these two species are frequently found under the bark of the same trunk.

Also, the afrotropical species *Pentalobus palinii* (Percheron, 1844), *P. barbatus* (F., 1801) and *P. savagei* (Percheron, 1844) share the same habitat under tree bark (Baker, 1971).

The sound differences among sympatric and sapwood/heartwood dwelling species are significant. Some examples of such a relation are reported between *Aulacocyclus edentulus* (McLeay, 1827) (Aulacocyclinae) and *Pharochilus dilatatus* (Dalman, 1817), as well as among *V. cavicollis* (Proculini) and the two species of underbark inhabitants Passalidae studied in the present paper.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by grants from the Italian Ministero dell'Università e della Ricerca Scientifica e Tecnologica, 40% and 60%.

REFERENCES

- ALEXANDER R.D., MOORE T.E. & WOODRUFF R.E., 1963 - The evolutionary differentiation of stridulatory signals in beetles. *Animal Behaviour*, 11:111-115.
- BABB G.F., 1901 - On the stridulation of *Passalus cornutus* Fabr. *Entomological News*, 12: 279-281.
- BAKER M.W., 1971 - Stridulation and behaviour in three species of *Pentalobus* (Coleoptera: Passalidae). *The Entomologist Monthly Magazine*, 107:53-51.
- BUCHLER R., WRIGHT T.B. & BROWN E.D., 1981 - On the function of stridulation by the Passalid beetle *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Animal Behaviour*, 29: 483-486.
- CASTILLO M.L., 1987 - Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis biólogo, Fac Ciencias Univ Nacional Autónoma de México.
- EWING A.W., 1989 - *Arthropod bioacoustics: Neurobiology and Behaviour*. Edinburgh Univ. Press, 260 pp.
- MEYER-ROCHOW V.B., 1971 - Beobachtungen an stridulieren den australischen Käfern (Hydrophilidae, Cerambycidae, Passalidae, Dynastidae) unter Verwendung rastelektro-nenmikroskopischer und elektrophysiologischer Techniken. *Forma et functio*, 4:326-339.
- MULLEN V.T. & HUNTER P.E., 1973 - Social behaviour in confined populations in the horned *Passalus* beetle (Coleoptera: Passalidae). *Journal of the Georgia Entomological Society*, 8(2):115-123.
- PEARSE A.S., PATTERSON M.J., RANKIN J.S. & WHARTON G.W., 1936 - The ecology of *Passalus cornutus* Fabricius, a beetle which lives in rotting logs. *Ecological Monographs*, 6:455-490.
- REYES-CASTILLO P. & JARMAN M., 1983 - Disturbance sound of adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): structural and functional aspects. *Annals of the Entomological Society of America*, 76:6-22.
- REYES-CASTILLO P. & HALFFTER G., 1983 - La structure sociale chez les Passalidae. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 88:619-635.
- REYES-CASTILLO P. & HALFFTER G., 1984 - La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomologica Mexicana*, 61:49-72
- SCHUSTER J.C., 1975 - Comparative behavior, acoustical signals and ecology of New World Passalidae (Coleoptera). PhD thesis University of Florida, 127 pp.
- SCHUSTER J.C., 1983 - Acoustical signals of passalid beetles: complex repertoires. *Fla Entom.*, 66(4):486-496.
- SCHUSTER J.C. & SCHUSTER L.B., 1971 - Un esbozo de señales auditivas y comportamiento de Passalidae (Coleoptera) del Nuevo Mundo. *Revista Per. Entomología*, 14:249-252.
- VALENZUELA-GONZÁLEZ J.E., 1981 - Observaciones preliminares sobre el comportamiento de *Heliscus tropicus* bajo condiciones de laboratorio (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomologica*

- VALENZUELA-GONZÁLEZ J.E., 1986 - Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* in a tropical locality in southern Mexico. *Folia Entomológica Mexicana*, 70:53-63.
- VALENZUELA-GONZÁLEZ J.E., 1992 - Adult-juvenile alimentary relationships in Passalidae (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana*, 85:25-37.
- VALENZUELA-GONZÁLEZ J.E. & CASTILLO M.L., 1983 - Contribution à l'étude du comportement chez les Passalidae (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88:607-618.

Authors' addresses:

- C. Palestini, Dipartimento di Scienze e Tecnologie Avanzate, Università del Piemonte Orientale "A. Avogadro", C.so T. Borsalino 54, I-15100 Alessandria, Italy.
- F. Pensati, Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Torino, Via Accademia Albertina 17, I-10123 Torino, Italy.
- E. Barbero, Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Torino, Via Accademia Albertina 17, I-10123 Torino, Italy.
- P. Reyes-Castillo, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Mexico.
- M. Zunino, Facoltà di Scienze Ambientali, Università di Urbino, Urbino, Italy.

ISSN 0065-1737

núm. 90

diciembre 2003

ACTA

ZOOLOGICA

MEXICANA
nueva serie

Instituto de Ecología A.C
MEXICO

PROCOLUS, GIANT LATIN-AMERICAN PASSALIDS: REVISION, PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHY

Jack C. SCHUSTER¹, Enio B. CANO¹ and Pedro REYES-CASTILLO²

¹ Laboratorio de Entomología Sistemática, Universidad del Valle de Guatemala,
Apdo. Postal 82, 01901 Guatemala, GUATEMALA

² Instituto de Ecología, A.C., Apdo. Postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz, MÉXICO

RESUMEN

El género *Proculus* y sus cinco especies conocidas son redescritas, además se describe *Proculus jicaquei* sp. nov. Son sinonimizados: *P. beckeri* Zang, 1905 (syn. nov.) y *P. densipennis* Casey, 1914 (syn. nov.) con *P. opacipennis* (Thompson, 1857); *P. mandibularis* Casey, 1914 (syn. nov.) con *P. burmeisteri* Kuwert, 1891; y *P. kraatzi* Kuwert, 1898 (syn. nov.) y *P. magister* Casey, 1897 (syn. nov.) con *P. mniszzechi* Kaup, 1868. Se incluyen claves de los adultos y las larvas, e información biogeográfica sobre cada especie. El género se distribuye desde México hasta Colombia. *Proculus mniszzechi* es parapatrica con *P. burmeisteri*, aunque son parcialmente simpátricas, en la Sierra de las Minas, Sierra de Santa Cruz y Sierra de los Cuchumatanes de Guatemala, *P. mniszzechi* se encuentra en un tipo de bosque mesófilo por arriba de los 1500 m y *P. opacipennis* se encuentra en otro tipo de bosque mesófilo por abajo de los 1500 m. *Proculus opacipennis* tiene una relación similar con *P. opacus* en la Sierra de los Cuchumatanes, donde *P. opacus* aparentemente reemplaza a *P. mniszzechi*. *Proculus goryi* (Melly, 1833) se encuentra en la cadena de volcanes de la costa pacífica de Guatemala y Chiapas, México. *Proculus jicaquei* sp. nov. unicamente es conocida de una localidad de las montañas al noroeste de Yoro, Honduras. La hipótesis filogenética muestra que *P. jicaquei* está más relacionada con *P. goryi*, estas dos especies forman el clado hermano de todas las otras especies de *Proculus*. En tanto que *P. mniszzechi* y *P. burmeisteri* son taxa hermanos, como por su parte lo son *P. opacus* y *P. opacipennis*.

Palabras clave: Taxonomía, Passalidae, *Proculus*, análisis filogenético.

ABSTRACT

The genus and its five known species are redescribed and *P. jicaquei* sp. nov. is described. Synonymies include *P. beckeri* Zang, 1905 with *P. opacipennis* (Thompson, 1857) (new synonymy), *P. mandibularis* Casey, 1914 with *P. burmeisteri* Kuwert, 1891 (new synonymy), *P. magister* Casey, 1897 with *P. mniszzechi* Kaup, 1868 (new synonymy), *P. densipennis* Casey, 1914 with *P. opacipennis* (Thompson, 1857) (new synonymy), and *P. kraatzi* Kuwert, 1898 with *P. mniszzechi* Kaup, 1868 (new synonymy). We include a phylogenetic analysis, keys for larvae and adults, and biogeographic information for each species. The genus occurs from Mexico to Colombia. *Proculus mniszzechi* is parapatric with *P. burmeisteri* and partially sympatric with *P. opacipennis* in Sierra de las Minas, Sierra de Santa Cruz and Cuchumatan Mountains; *P. mniszzechi* occurs in a type of cloud forest above 1500 m altitude, whereas *P. opacipennis* occurs in another cloud forest type below 1500 m. *Proculus opacipennis* has a similar relation with *P. opacus* Kuwert 1891 in the Cuchumatan Mountains, where *P. opacus* apparently replaces *P. mniszzechi*. *Proculus goryi* (Melly, 1833) occurs in the volcanic chain of the Pacific coast of Guatemala and Chiapas, Mexico. *Proculus jicaquei* sp. nov. is known only from the mountains northwest of Yoro, Honduras. Phylogenetic hypothesis shows that *P. jicaquei* is most closely to *P. goryi*, these two taxa form a sister clade to all other *Proculus* species. *Proculus mniszzechi* and *P. burmeisteri* are sister taxa, as are *P. opacus* and *P. opacipennis*.

Key words: Taxonomy, Passalidae, *Proculus*, phylogenetic analysis.

INTRODUCTION

Proculus Kaup, 1868, is a distinctive genus of Passalidae (Fig. 1). Its large size (31-80 mm length), wide antennal lamellae, ovate elytra and reduced eyes readily make distinguish it from all other passalids. It has been cited from Mexico (Veracruz) to northern South America (Colombia). Considering several synonymies and a new species, described herein, we include six species in the genus. We present a comparative description of each of these species, a key to their identification (adults and larvae), and discuss their phylogeny and biogeography.

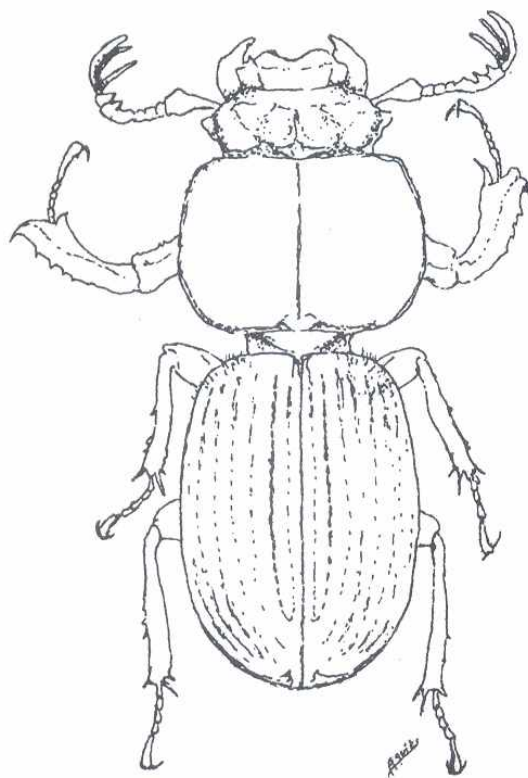


Figure 1
Dorsal habitus of *Proculus mniszewski* Kaup, 1868.

METHODS

We examined 584 adult specimens deposited in the Arthropod Collection at the Universidad del Valle de Guatemala (UVGC) and the Colección Entomológica at the Instituto de Ecología (IEXA) as well as from: Colecciones Zoológicas de Referencia, Universidad de San Carlos de Guatemala (USCG); Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN); Museo de Historia Natural de la Ciudad de México (MHNM); private collections of Jorge J. Hendrichs (JHSC), Benigno Gómez (BGGC) and Miguel Agel Morón (MAM), Mexico; Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brazil (MZSP); Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN), Paris, France; Muséum d'Histoire Naturelle Genève, Switzerland (MHNG); National Museum of Natural History, Leiden, Netherlands (NMNH); Deutsches Entomologisches Institut (DEI) of Eberswalde, Germany; and at the U.S.A: the Los Angeles County Museum of Natural History (LACM); United States National Museum (USNM), Washington, D.C., Carnegie Museum (ICCM), Pittsburg, and the American Museum of Natural History (AMNH), New York. Most of the specimens were collected by us or our students. Concerning the material examined for each species, we indicate in parentheses the number of individuals and the abbreviation for the collection to which it belongs (following those of Arnett and Samuelson [1969] where possible) except for those from UVGC.

Types associated with all names described under *Proculus* and *Cyphoproculus* were examined. Measurements were taken with a vernier. Measurements of the mandibular angle of *Proculus opacus* and *P. opacipennis* were taken with a protractor, aligning the vertical axis with the line of the mandible base to measure the curvature (Figs. 4c, d), in ventral side. Boxplot was obtained using SPSS 9.0 (1999).

Phylogenetic relationships among the six species of *Proculus* were analyzed using PAUP version 4.0b10 (Swofford 2002). Adult and larval external characters formed the basis of this analysis (Tables 1 and 2). In the absence of revisionary works, for character polarization we chose *Veturius platyrhinus* (Westwood) as the outgroup. We consider this species to be representative of primitive *Veturius* and to be a member of a genus closely related to *Proculus*. We obtained a single most parsimonious tree using heuristic search methods. Both ACCTRAN and DELTRAN optimizations were used. Characters 19 and 20 are multistate and linearly ordered (012), all others are unordered. Most characters we select are stable under examination of large series of specimens, nevertheless characters 2 and 3, present some variation in a few specimens.

PROCOLUS KAUP, 1868

Proculus Kaup 1868: 8-9. Type species *Passalus goryi* Melly 1833 (designated by Gravely 1918). Kaup 1871: 5, 9, 65, 118. Bates 1886: 3. Kuwert 1890: 1; 1891: 192; 1896: 210, 224, pl. 5 fig. 29; 1898: 177-178 (key to species). Arrow 1904: 733, 750 (stridulation). Sharp 1904: 274 (stridulation). Casey 1914: 374. Gravely 1918: 9, 10, 32, 33, 42, 125 (synonymy). Hincks: 1933: 10, 11 (flightlessness). Luederwaldt 1934: 4, 6. Hincks & Dibb 1935: 30-31.

Schuster *et al.*: The genus *Proculus*: Phylogeny and Biogeography

Blackwelder 1944: 191. Hincks & Dibb 1958: 12. Johnston 1959: 124. Reyes-Castillo 1970: 10, 19, 26, 52, 55, 57, 87, 98, 154-158, 222. Virkki & Reyes-Castillo 1972: 62 (phylogeny). Reyes-Castillo & Halffter 1978: 225-226 (biogeography). Schuster & Summers 1978: 299 (mites). Schuster & Reyes-Castillo 1981: 88, 108 (larvae). Reyes-Castillo 1982: 1389, 1390, 1396 (biogeography). Quintero & Reyes-Castillo 1983: 6 (larvae). Reyes-Castillo 1985: 295, 296, 300 (biogeography). Reyes-Castillo, Fonseca & Castillo 1987: 65 (biogeography). Schuster & Reyes-Castillo 1990: 6 (taxonomic affinities). Schuster 1992b: 361, 365, 367, 368 (larvae); 1993a: 119; 1993b: 55, 58-59. Padilla & Schuster 1994: 2, 4-5. Serrano, Galían & Reyes-Castillo 1998: 163 (karyotype). Delgado, Pérez & Blackaller 2000: 72.

Cyphoproculus Kuwert 1896: 224, pl. 5 fig. 30. Type species *Proculus mniszewski* Kaup, 1868. Kuwert 1898: 178-179 (key to species).

Etymology. *Proculus*, a noble Roman surname.

Description. Head: anterior border of labrum almost straight, slightly concave, or slightly bisinuate. Clypeus declivous, anterior border thin with anterior angles rounded and little developed. External tubercles lacking. Frontoclypeal suture between internal tubercles lacking (except partially present in *P. jicaquei* and some specimens of *P. mniszewski* from eastern Sierra de los Cuchumatanes). Frontal fossae glabrous, frontal ridges lightly present or absent, internal tubercles present and rounded. Median frontal structure (MFS) of "marginatus" type (Reyes-Castillo 1970). Supraorbital ridges swollen, eyes reduced. Ligula unidentate, often eroded in old specimens. Mentum lobes with lateral depressions poorly marked. Hypostomal process wide, separated from labium. Apex of mandibles bidentate, internal teeth of equal size on each mandible, with the basal teeth larger and bidentate. In mature specimens, the basal teeth often worn, appearing as tubercles at the base of anterior tooth. Antennal lamellae wide, width of segment more than 4 times length (see figure 22 in Reyes-Castillo 1970). Thorax: Pronotum large quadrate, more than 1/2 the length of the elytra; anterior corners right-angled; marginal groove narrow, impunctate; lateral fossae marked with few to no setae. Scutellum with small punctate setae. Prosternal process rhomboidal. Mesosternum without lateral depressions. Mesepimera pubescent. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctation; marginal groove weak, narrow, almost linear. Elytra: Humeri pubescent, epipleura glabrous or pubescent extremely anteriorly. Striae notable with fine to moderate punctation. Interstriae always wider than striae. Elytra oval, strongly interlocked along interfacing edge. Wings: Reduced and coriaceous. Legs: Tarsi short. Ventral face of profemur with marginal groove anteriorly. Apical spur of protibia with sharp point slightly directed down. Longitudinal dorsal ridge of mesotibia low and hair brush not dense. Mesotibiae and metatibiae with small spine or spines on external border. Abdomen: Marginal groove of last sternite complete.

Diagnosis Larvae. The larvae are easily separated from other passalid by their great size (head width of third instars: 8.0-11.6 mm) and the lack of tergal setae on, at least, tergites 1-6. Anal ring setae and raster setae are similar, but there are at least 19 and perhaps as many as 33. The raster has many stout setae 0.4-0.7 mm long. Sternite AV9 has 3-4 pair of setae. The abdominal sternites are covered with short (0.05-0.1 mm) stout setae (Schuster & Reyes-Castillo 1981).

Affinities. *Proculus*, together with *Verres*, *Veturius* and *Publius* is thought to represent a single phyletic lineage (Virkki & Reyes-Castillo 1972). On the basis of the aedeagus, *Proculus* appears most closely related to the *Publius-Veturius* complex (basal piece not fused to lateral lobes).

Species. We consider *Proculus* to include the next six species: *Proculus mniszewski* Kaup, 1868; *P. burmeisteri* Kuwert, 1891; *P. opacipennis* (Thompson, 1857); *P. opacus* Kuwert, 1891; *P. goryi* (Melly, 1833), and *P. jicaquei* Schuster, Cano y Reyes-Castillo, sp. nov.

The synonymies of *P. densipennis* with *P. opacipennis* and *P. magister* with *P. mniszewski* were formerly proposed by Johnston (1959, see article 15.1 ICZN 1999); nevertheless, they were

conditionally proposed, pending review of the holotypes. We reviewed Thompson's and Kaup's holotypes and are in agreement with Johnston.

KEY TO ADULTS OF SPECIES OF *PROCLUS*

- 1 Dorsal mandibular tooth large (Fig. 2a) 2
 1' Dorsal mandibular tooth small (Fig. 2b, 2c) or indistinct (Fig. 2d) 4
 2(1) Elytron matte, elytral hairs present from humeral angle to more than 1/2 distance to elytral apex; lateral lobe of mentum flat; anterior border of labrum slightly bisinuate or nearly straight 3
 2' Elytron shiny, elytral hairs present only on humeral angle; lateral lobe of mentum protruding ventrally forming a longitudinal ridge; anterior border of labrum slightly concave (East Guatemala; El Portillo, Santa Bárbara, Celaque, Honduras) . . . *P. burmeisteri* Kuwert, 1891
 3(2) Elytral hairs present slightly past midelytron; external edge of mandible angular (Fig. 3a, 4d); pronotum matte (Sierra del Norte de Chiapas, Mexico; Cuchumatan Mtns., Huehuetenango, Guatemala; Antioquia, Colombia) *P. opacus* Kuwert, 1891
 3' Elytral hairs extend almost to elytral apex; external edge of mandible rounded (Fig. 3b, 4c); pronotum shiny (Sierra del Norte de Chiapas, Mexico; Sierra Santa Cruz, Sierra de las Minas, Cerro San Gil, Guatemala; apparently Costa Rica) *P. opacipennis* (Thompson, 1857)
 4(1') Elytral hairs present only on humeral angle; lateral lobe of aedeagus 1/2 as long as basal piece; horn of median frontal structure small with tip not obviously free 5
 4' Elytral hairs present almost to elytral apex; lateral lobe of aedeagus expanded, same length as basal piece; horn of median frontal structure larger with tip obviously free [Veracruz (?), Sierra Madre de Chiapas (Soconusco), Mexico; coastal volcanic range, Guatemala] *P. goryi* (Melly, 1833)
 5(4) Lateral lobe of mentum flat; aedeagus small; internal frontal tubercles small, located 1/4 of distance from anterior clypeal border to horn of median frontal structure; dorsal mandibular tooth not distinct (Fig. 2d); lateral pronotal fossae with setae (mountains NW of Yoro, Honduras) *P. jicaquei* nov. sp.
 5' Lateral lobe of mentum protruding ventrally forming a longitudinal ridge; aedeagus large; internal frontal tubercles large, located 1/3 or more of distance from anterior clypeal border to horn of median frontal structure; dorsal mandibular tooth distinct (Fig. 2c); lateral pronotal fossae glabrous (Belize; Sierra Santa Cruz, Sierra de las Minas, Sierra de Merendón, eastern Sierra de los Cuchumatanes, Guatemala; San Pedro Sula, Honduras) *P. mniszewski* Kaup, 1868

KEY TO SPECIES OF KNOWN THIRD INSTAR LARVAE OF *PROCLUS*

- 1 Tergite 8 without many long setae, at most very short setae 2
 1' Tergite 8 with many long setae *P. opacipennis* & *P. opacus*
 2(1) Area below spiracle line bare or with short setae, no long setae present; center frons with any setae more than 0.6 mm long 3
 2' Area below spiracle line with many long setae; center frons with 3-5 setae 0.4-0.8 mm long *P. goryi*
 3(2) Tergite 9 with many long setae; metathoracic leg with 4-5 subapical teeth *P. mniszewski*
 3' Tergite 9 bare or with very short setae; metathoracic leg with 6 subapical teeth *P. burmeisteri*

Schuster *et al.*: The genus *Proculus*: Phylogeny and Biogeography

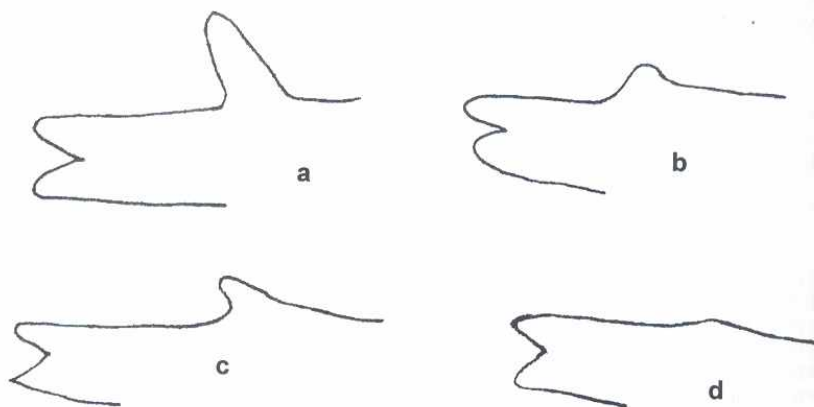


Figure 2

Lateral view of dorsal tooth of mandible of: a) *Proculus opacus* Kuwert, 1891; *P. opacipennis* (Thompson, 1857); and *P. burmeisteri* Kuwert, 1891; b) *Proculus goryi* (Melly, 1833); c) *Proculus mniszechi* Kaup, 1868; d) *Proculus jicaquei* n.sp.

***Proculus mniszechi* Kaup, 1868**

Figures 1, 2c, 4a, 5a, 6, 7

Proculus mniszechi Kaup 1868: 11-12. Holotype at MNHN, Paris. Type locality: Guatemala. Kaup 1871: 67-69, 118; Bates 1886: 3-4; Kuwert 1891: 192; Arrow 1907: 450; Heyne & Taschenberg 1908: 58; Sharp & Muir 1912 (aedeagus); Casey 1914: 374 (*mniszechi*, typographical error). Gravely 1918: 10, 43 (mislabelled specimen from Ecuador); Hincks & Dibb 1935: 31; Van Doesburg 1942: 330; Blackwelder 1944: 191; Johnston 1959: 124-126; Reyes-Castillo 1970: 156, 158; Schuster & Summers 1978: 301, 381, 384 (mites); Morón 1984: 46-47; Schuster 1985: 166; Rosario & Hunter 1988: 131 (mites); Schuster 1992a: 288, 289, 291; 1992b: 361; Cano 1994: 33 (aedeagus); Padilla & Schuster 1994: 1-5 (mites); Schuster & Schuster 1997: 264, 265; Schuster, Cano & Cardona 2000: 200.

Cyphoproculus mniszechi: Kuwert 1898: 179.

Cyphoproculus kraatzi Kuwert 1898: 178. Type at MNHN, Paris. Type locality: Colombia. (**New synonymy**).

Proculus kraatzi: Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191; Reyes-Castillo 1970: 156; Van Doesburg 1942:330.

Proculus magister Casey 1897: 641-642. Holotype at USNM. Type locality: San Pedro Sula, Honduras; Casey 1914: 374; Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191; Johnston 1959: 124-125 (conditionally proposed synonymy). (**New synonymy**).

Passalus goryi sensu Thompson 1857: 421, clarified by Kaup 1868:11-12.

Description. Head: anterior border of labrum concave, anterior angles rounded. Frontoclypeal suture generally lacking between internal tubercles but superficially completely marked in some specimens from the Sierra de los Cuchumatanes. Frontal ridges absent or present, internal tubercles present and distinct. Median frontal structure (MFS) with short center horn, apex not free; lacking setae on each side of horn. Ligula between insertions of labial palpi, wide, concave or flat, lacking medial setae, anteriorly triangular; surface shiny. Lateral lobes of mentum with longitudinal central tumosity or ridge; center of mentum anteriorly triangular and unilobate (some specimens with indentation). Last segment of labial palpus large, 1/2 or slightly more than 1/2 length of second segment. Dorsal mandibular tooth small to medium, with acute angle in lateral view (Fig 2c), aspect of mandibles in ventral view rounded, external part of mandible with ventral keel. Thorax: Pronotum shiny and smooth, lateral fossae lacking setae and punctation. Scutellum with small punctate setae. Mesosternum with setae on posterior sides, mesosternellum moderately setose posteriorly. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctation, marginal groove narrow. Elytra: Shiny and smooth; elytral striae marked with superficial and weak punctation. Setae presents only on humeri and anterior margin. Legs: Mesotibiae with two (sometimes three) spines on external border (one in some old specimens).

Dimensions: (mm) (n = 18). Total length 53.95-79.30, \bar{x} = 66.44; elytral length 28.75-39.20, \bar{x} = 34.07; pronotal length 13.00-22.35, \bar{x} = 17.71; pronotal width 19.00-29.10, \bar{x} = 23.83; elytral width 18.95-28.65, \bar{x} = 23.89; head width 16.00-23.00, \bar{x} = 19.54.

Material Examined. 146 specimens and 3 in pieces.

Holotype: *mniszehi* Kaup, *Passalus goryi* Th. nec Melly, Guatemala (sic), Ex Musaeo J. Thompson (MNHN). Holotype: *kraatzii* Kuw., Colombia, Ex Musaeo A. Kuwert 1894 (MNHN). Holotype: *Proculus magister* Casey 1897 (USNM).

GUATEMALA: Izabal, Sierra de Caral, 18 VI 1991, E. Smith & J. Monzón, > 1300 m (1). Izabal, Los Amates, Cerro Nylon, above San Antonio, 8-11 IV 1990, J.C. Schuster, # Wlp-2, 1200 m (1). Alta Verapaz, Tukurú, Chelemhá, 25 III 1989, J. Monzón (7). Same data but 18 V 1994, J. Quiñonez, 2100 m (1). Same data but VI 1989, F. Herrera. Same data but Montaña Yalijux, 20 IV 1994, J. Quiñonez (1). Same data but Mt. Yalijux, 23 III 1989 G. Ibarra, 2000-2300 m (1). Alta Verapaz, Rocja-Nao Tactic, 15 II 1975, 1525 m (1). Alta Verapaz, Rocja, VI 1976, 1525 m, E. Welling, col. (4, MAM). Tactic, Alta Verapaz, IV 1976, > 1400 m, E.C. Welling, leg. (2, IEXA). Rocja, IV 1976, E. Welling, leg., *Proculus mniszehi* Kaup, Reyes-Castillo, det. 1984 (16, IEXA). Baja Verapaz, Purulhá, Biotopo del Quetzal, 28 VI 1993, M. Caal (1). Same data but 11 IV 1990, collector unknown (1). Same data but 29 IV 2001, S. Hidalgo (1). Baja Verapaz, Purulhá, 17 VI 1992, crossing the highway, R. Pérez (1). Baja Verapaz, S. of Purulhá, 9 V 1976, Km. 152 rd, J.C. Schuster, # DT 1,2, 1640 m (2). Baja Verapaz, nr. Purulhá, walking, # DZ-59, 27 IV 1986, E. Klanderud (1). Baja Verapaz, nr. Purulhá, 6 VIII 1984, # FSI-4, J.C.S. (4). Baja Verapaz, nr. Purulhá, km 150, 23-24 VI 1980, # MEa, J.C.S., 1570 m (1). Baja Verapaz, Purulhá, 23 V 1981, S. Durán (1). Baja Verapaz, 3 Km E. of Chilascó, 13 IX 1981, J.C. Schuster, # OKG-12, 1930 m (4). Baja Verapaz, La Unión Barrios, Cerro Verde, IX 2000, A. Higueros (1). Baja Verapaz, Purulhá, 28 III 1993, H. Castañeda, 1500 m (6). Purulhá, Baja Verapaz, V 1976, 1500 m, E.C. Welling, leg. (2, IEXA). Purulhá, 30 VIII 1956, R. Adlington, *Proculus mniszehi* Kaup, Reyes-Castillo, det. 1972 (1, IEXA). Baja Verapaz, Fca. Luisiana, 22 VI 1993, walking, J. Skinner, 2300 m (1). Baja Verapaz, Senahú, 25 VI 1985, P. Pérez, walking on ground 11:00 hrs. (1). Baja Verapaz, 8 VIII 1991, C. Mayorga, col. (1, CNIN). Baleu, Prov. Verapaz, 28 VI 1966, E. Welling, col. (2, IEXA). Same data but, 19 VIII 1966 (1, IEXA). Zacapa, above Jones, 16-18 IV 1992, J.C. Schuster, # W00, 1910 m (1). Zacapa, above La Unión, 14 VIII 1993, J. Monzón (6). Zacapa, La Unión, 10 V 1992, H. Castañeda, 1500 m (1). Zacapa, La Unión, 26 VI 1992, H. Castañeda (1). Same data but 26 VI 1993 (3). Same data but 22-23 VIII 1992, J. MacVean (1). Zacapa, La Unión, 28 III 1988, J.C.Schuster, # UX-7, 1475 m (1). Same data but # UZ-1,2, 1570 m (2).

Same data but # UX-5,6 (3). Quiché, Uspantán, montaña al norte de Laj Chimel, VII 1998, 2000 m, bosque nuboso, R. Pinula (3). Same data but, 2100 m, VII 1998, E. Cano & J. Monzón (3). Same data but 8-16 VIII 1996, J. Monzón (2). Same data but VII 1996 (1 in pieces). Same data but 1600-2100 m, 20 VII 1997, bosque nuboso, E.Cano & A. Villegas (2). Same data but Cuatro Chorrros, 1500 m, VIII 1998, J. Monzón (1). Quiché, Uspantán, Macalajau 14 XI 1996, 1530 m. M. Acevedo (1). Quiché, Uspantán, aldea Laguna Danta, 31 V 1998, ex bosque nuboso, E. Cano (2 elytra). Paris Museum, Guatemala, Dept. de Chiquimula, 600 a 1000 m alt., R. Guérin, 1900 (1, MNHN). *Passalus mniszzechi* Kaup, Guatemala, *Passalus goryi* Melly, ile de Carmen (1, MNHN). Guatemala, Sammlung G. Schneider, Museumsverein, *Proculus mniszzechi* Kaup, Reyes-Castillo, det. 1974, compare au type par Reyes-Castillo, I 1975 (1, IEXA). Museum Paris, Guatemala, env. Guatemala, R. Guérin 1908, *Proculus mniszzechi* Kaup, Reyes-Castillo, det. 1972 (1, IEXA). Coll. R.I.Sc.N.B. Guatemala, LeMoult vendit (1, IEXA). Guatemala Sallé, col. *Proculus mniszzechi* Kaup, apud Sallé, H.W. Bates, Biol. Cent Amer. (1) (MNHN). *mniszzechi*, Guatemala, *Proculus mniszzechi* Kaup, apud Sallé, H.W. Bates, Biol. Cent Amer. (1, MNHN). Guatemala (1, MNHN). *Proculus mniszzechi* K., Guatemala, Guatemala, *Proculus mniszzechi* Kaup (1) (MNHN). *Proculus mniszzechi*, Guatemala, Ex Musaeo Felder (3, MNHN). Paris Museum, Guatemala, R. Guérin, 1900 (2, MNHN). Guatemala (1). Guatemala, Collection d'Bonvouloir (1, MNHN). *mniszzechi*, Guatemala (1, MNHN). HONDURAS: San Pedro Sula, El Merendón Park, 1500 m, 8 VIII 1980, R. Lehman (1). "Nonfried Coll. Sammlung G. Schneider Museumsverein" (1). "Honduras, Coll. Nonfried" (1, IEXA). "Honduras", 1579 (1). "*Proculus mniszzechi* Kaup, Honduras" (1, MNHN). OTHERS: "Sr. Bocourt, 1865, Exp. Fr. Scient. de Mex." (2, MNHN). "Mexico", Chevrolat Coll. Bought may (1, MNHN) "*Proculus mniszzechi* Kaup, Nicaragua, 64/7661" (1, MNHN). "Central America" (1, MNHN). "Venezuela" (6, MNHN). Unknown locality: "Ex Musaeo J. Thompson" (2, MNHN). "*kraatzi* Kuw., Ex Musaeo A. Kuwert 1894" (1, MNHN). 190, 2412/65 (1, MNHN). Collection Mniszech (2, MNHN). Collection Mniszech, Ex Musaeo van Lansberge (7, MNHN). Ex Musaeo A. Kuwert 1894 (3, MNHN). (1, IEXA). Coll. Carl Schuchardt, Seckenberg Museum, *Proculus mniszzechi* Kaup, P. Pereira det. 1964 (1, MZSP).

Biogeography. This species occurs commonly in cloud forests between 1500 and 2300 m altitude from west of the Río Chixoy near Macalajau in Guatemala through the Sierra de Chamá and the Sierra de las Minas to the Sierra del Merendón (Espíritu Santo) in Guatemala and the Sierra del Gallinero of Honduras (Fig. 7). Isolated records cite the species from Belize (Bates 1888, cited as British Honduras), Costa Rica (Alfaro 1935, cited from "las montañas húmedas de Carrillo"), Colombia (Kuwert 1891), and Ecuador (Gravely 1918). The record of Colombia includes the type for *P. kraatzi* (Kuwert 1898). Kuwert (1891: 192) cites this species from Colombia and Guatemala; in Kuwert (1898: 179) he cites only Guatemala and describes the Colombian specimen as *kraatzi* 1898: 178. Ecuador is cited originally by Gravely (1918); and van Doesburg apparently copied this without reference to specimens, as did subsequent authors that we have mentioned. Specimens labeled "Nicaragua" and "Venezuela" in the Paris museum are probably errors in labeling (pers. comm., S. Boucher 1994). Interestingly, there are no *Proculus* among the thousands of passalid specimens in the collection of the Instituto Nacional de Biodiversidad in Costa Rica. Data of specimens labeled "Mexico" in the Leiden Museum and Exp. Fr. Scient. de Mex. in Paris Museum, must be confirmed.

Casey (1897: 640) claims that the specimens he studied were collected "in the vicinity of San Pedro Sula, Honduras, on the Atlantic slope", surely the place from which he described *Proculus magister* as confirmed by Johnston (1959: 125).

An interesting genetic study utilizing RAPD-PCR showed three populations of *P. mniszzechi* in the Sierra de las Minas to be essentially identical, but differing from a disjunct population near La Unión, Zacapa (Villatoro 1997). These differences may reflect recent isolation events as result of the dry and hot Motagua Valley, that has existed since the end of the Pleistocene.

Proculus burmeisteri Kuwert, 1891
 Figures 2a, 4b, 5b, 6, 7

Proculus burmeisteri Kuwert 1891: 192. Holotype at MNHN, París. Type locality: Guatemala? Casey 1914: 374; Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191; Reyes-Castillo 1970: 156; Schuster 1985: 165, 166; 1992a: 288, 289; Schuster 1992b: 361; Padilla & Schuster 1994: 1-5 (mites); Schuster & Schuster 1997: 264.

Cyphoproculus burmeisteri: Kuwert, 1898: 178.

Proculus mandibularis Casey 1914: 374. Holotype at USNM. Type locality: San Pedro Sula, Honduras. Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191; Johnston 1959: 124-126; Reyes-Castillo 1970: 156. (New synonymy)

Proculus mniszewski Kaup *sensu* Casey 1897: 641, 642.

Description. Head: anterior border of labrum concave, anterior angles rounded. Frontoclypeal suture lacking between internal tubercles. Frontal ridges absent, internal tubercles small, distinct. Median frontal structure (MFS) with short center horn with apex not free, lacking setae on each side of horn. Ligula between insertions of labial palpi, wide and concave, flat or divided by a keel or a moderately deeply longitudinal sulcus, with punctured setae at center; surface shiny, anteriorly trapezoidal, apex acute. Lateral lobe of mentum with longitudinal central tumosity or ridge, center of mentum anteriorly triangular with unilobate apex but with a little indentation. Last segment of labial palpi large, less than 1/2 of length of second segment. Dorsal mandibular tooth large, with acute angle in lateral view (Fig. 2a), external aspect of mandibles in ventral view rounded, external part of mandible with ventral keel. Thorax: Pronotum shiny and smooth, lateral fossae without setae and punctuation. Scutellum with abundant small punctate setae. Mesosternum with setae on posterior sides and mesosternellum. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctuation, marginal groove narrow. Elytra: Shiny and smooth; elytral striae marked with superficial and weakly punctuation. Setae present only on humeral and anterior margin. Legs: Mesotibiae with two (sometimes one) spines on external border.

Dimensions (mm) (n = 5). Total length 63.35-73.20, \bar{x} = 67.61; elytral length 31.45-38.00, \bar{x} = 34.58; pronotal length 15.80-20.90, \bar{x} = 17.88; pronotal width 22.00-27.50, \bar{x} = 24.03; elytral width 22.55-27.40, \bar{x} = 24.48; head width 18.20-21.65, \bar{x} = 19.52.

Material Examined. 24 specimens.

Holotype: *burmeisteri* Kuw. Guatem. Ex Musaeo A. Kuwert, 1894 (MNHN). Holotype: *Proculus mandibularis* Casey 1914 (US).

HONDURAS: Ocotepeque Dept., El Portillo Mtn., 14 IV 1981, J.C.Schuster, 1900 m. (7, one specimen lived five years in captivity). Same data but 31 III 1980, # LQ-1, J.C.S., 1810 m. (1). Same data but 2VII 1985, # TK-15, 1900 m. (1). Same data but 13-14 IV 1981, # NJ3, J.C. Schuster (1). Ocotepeque, montaña El Portillo, 13 IV 1981, 1900 m, cloud forest, J.C. Schuster, col. (2♂♂, IEXA). Ocotepeque, El Portillo, 13 IV 1981, 1800 m, bosque nebuloso, J.C. Schuster, col., XXII₂ (3, IEXA). Santa Bárbara, 1750 m, VIII 1995, Th. Porion (4). Lempira, Corquin, Cerros de Celaque, 1800, 17 VII 1999, J. Monzón (2). GUATEMALA: Chiquimula, Esquipulas, mountain east of El Pedregal and Chanmagua, near Honduran border on the Sierra del Gallinero, XII-1999, 1800 m, coffee plantations mixed with cloud forest, J. Monzón (2).

Biogeography. This species is definitely known from north of Nuevo Ocotepeque, between 1810 and 1900 m altitude, and from Santa Barbara Mtn. west of Lake Yojoa (Fig. 7). Although the type cites Guatemala with a question mark, we have seen two specimens collected near the Honduras border, from Chiquimula Dept. in Guatemala (Fig. 7). The type locality in the original description (Casey 1914) of *P. mandibularis*, though cited from San Pedro Sula, seems illogical to us, far to the north of other known specimens and in the range of *P. mniszewski*.

Proculus opacipennis (Thompson), 1857

Figures 2a, 3, 4d, 5d, 6, 7

Passalus opacipennis Thompson 1857: 420-421. Holotype at MNHN, Paris. Type locality: Guatemala.

Proculus opacipennis: Kaup 1868: 13; 1871: 68-69, 118; Bates 1886: 3-4; Kuwert 1891: 192; 1898: 177; Heyne & Taschenberg 1908: 58; Sharp & Muir 1912: 579; Casey 1914: 375; Gravely 1918: 43 (mis-labeled specimen from Ecuador); Hincks & Dibb 1935: 31; Van Doesburg 1942: 330; Blackwelder 1944: 191; Johnston 1959: 124; Reyes-Castillo 1970: 156-158; Schuster & Summers 1978: 341, 382, 384; Reyes-Castillo & Jarman 1980: 265; Schuster & Reyes-Castillo 1981: 108-109; Schuster 1985: 165, 166; 1992a: 288, 289, 290; Padilla & Schuster 1994: 1-5 (mites); Cano 1994: 33 (aedeagus); Schuster & Schuster 1997: 265; Schuster, Cano & Cardona 2000: 200.

Proculus beckeri Zang 1905: 315. Holotype with seven labels: Syntypus/ Mex/ Beckeri Zg, D.E.Z. 1905. p.315, Typus!! (hand written)/Mex/Zang det/Coll. Kraatz/Coll. DEI Eberswalde. This is the holotype and we have labeled it as such. Type locality: Mexico: Chiapas: Salto de Agua (locality data from Zang 1905, not on the holotype). Casey 1914: 375; Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191; Johnston 1959: 124; Reyes-Castillo 1970: 156-158; Schuster 1985: 166; 1992a: 289; Padilla & Schuster 1994: 4. (**New synonymy**).

Proculus densipennis Casey 1914: 374-375. Holotype at USNM. Type locality: Chiquimutilla (*sic*), Guatemala. Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191. Johnston 1959: 124 (conditionally proposed synonymy). (**New synonymy**).

Proculus opacus Kuwert *sensu* Schuster, 1992a: 288, 289.

Proculus opacipennis (in part): Schuster, 1992a: 287.

Description. Head: anterior border of labrum thin, slightly bisinuate to nearly straight, anterior angles rounded. Frontoclypeal suture between internal tubercles lacking. Frontal ridges poorly marked to almost absent, internal tubercles small to very small, distinct. Median frontal structure (MFS) with central horn, short, apically rounded and not free; lacking setae on each side of horn. Ligula between insertions of labial palpi narrow and deeply divided by longitudinal sulcus, anteriorly triangular, apex acute; surface shiny. Lateral lobes of mentum flat; center of mentum anteriorly bilobate with or without punctured setae. Last segment of labial palpus large, 1/2 or more than 1/2 length of second segment. Dorsal mandibular tooth large, with acute angle in lateral view (Fig. 2a); aspect of mandibles in ventral view rounded (Fig. 3b); external part of mandible lacking ventral keel. Thorax: Pronotum opalescent and smooth (some specimens with bluish cast), lateral fossae lacking setae and punctation. Scutellum with small punctate setae. Mesosternum with setae on posterior sides and mesosternellum. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctation, marginal groove narrow. Elytra: Opaque and strongly grooved; elytral striae marked with fine punctation; interstriae covered with annular closed (to reticulated) micropunctation, only visible at great magnification. Setae present in anterior margin of all interstriae, and abundant on humeri. Interstria VIII with setae from the humerus to the first 1/6 of the elytron to slightly past the middle; interstria IX with setae at or slightly past middle; interstria X with setae from humerus to posterior apex. Legs: Mesotibiae with two (occasionally one, three or four) spines on external border.

Dimensions (mm) (n = 18). Total length 52.25-68.95, \bar{x} = 60.86; elytral length 29.00-33.50, \bar{x} = 31.67; pronotal length 14.60-19.95, \bar{x} = 17.13; pronotal width 20.00-25.80, \bar{x} = 22.26; elytral width 19.50-25.70, \bar{x} = 22.63; head width 16.20-19.00, \bar{x} = 17.20.

Mandibular curvature for "opaque"
group of *Proculus*

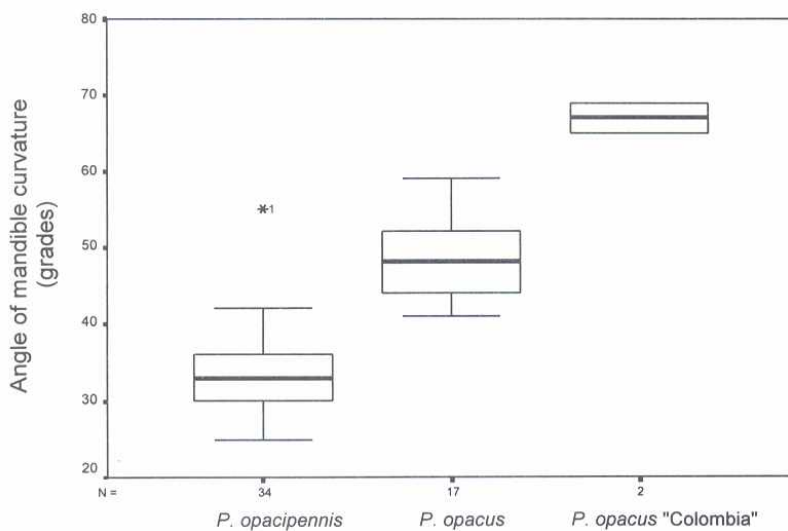


Figure 3
Boxplot of mandibular curvature of "opaque" group of *Proculus*.

Material Examined. 100 specimens.

Holotype: *P. opacipennis* Thomps, type, Guatemala, Ex Museo J. Thompson (MNHN). Holotype: *Proculus beckeri*, Zang (Syntypus), Typus!, Mex, Zang det., Coll. Kraatz. Coll. DEI in Eberswalde, Germany. Holotype: *Proculus densipennis* Casey 1914 (USNM).

GUATEMALA: Alta Verapaz, Sierra de Santa Cruz, Sexán, V 1989, J. Monzón (6). Alta Verapaz, 1976, G. Kramer (1 specimen lived 4 years in captivity). Alta Verapaz, Finca Seacté, Coban, II 1976, G. Kramer, col. (1♂, IEXA). Same data but Carchá, II 1976, Kramer (1♀, IEXA). Senahu, Vera Paz, Champion, H.W. Bates, Biol. Cent. Amer. (1, MNHN). Izabal, Cerro San Gil, VII 1993, J. Monzón (1♂, IEXA). Izabal, Puerto Barrios, Cerro San Gil, VII 1993, J. Monzón (11). Same data but 17 VII 1989, J. Bucklin, 600-700 m snm (1). Same data but 9 VII 1990, S. Marshall, 950 m. (1). Same data but H. Castañeda, no date, 990 m. (1). Same data but VI 1993, J. Monzón (2). Same data but 16 V 1993 (4). Sto. Tomas de Castilla, Cerro San Gil, 18 V 1993, H. Castañeda, col., 950 m (1♂, IEXA). Same data but XI 1993, *Proculus opacus*, det. J. Schuster (1♀, IEXA). Izabal, nr. Río Zarco Grande, above El Arenal, # EER-C, 11-20 V 1993, E. Cano, 1000-1500 m snm (18). Same data but #EER-C, 11-20 IV 1993, Col. Enio Cano (1♂, 1♀, IEXA). Izabal, El Estor, Fca. Semuc, II 1989, J. Monzón, 900 m. (1). Izabal, Cemococh, Semuc, 17 VI 1987, J. Monzón (1). Izabal, Las Escobas, 10 I 1991, J. Monzón (2). Zacapa, Gualán, above El

Arenal, Fca. La Providencia, 9-10 V 1993, 1495 m. (5). Zacapa, N. of Gualán, Fca. Valle Verde, 7 VI 1985, # TE 1,2, 920 m J.C.Schuster (2). Same date but, #TE-1, broad leaf wet forest (1, IEXA). ¿FGT, 4822 (1). Quiché, Uspantán, vertiente norte de la montaña al norte de Laj Chimel, 8-16 VIII 1996, J. Monzón, near 1500 m (2). "*opacipennis* Thoms Guatem., Ex Musaeo A. Kuwert", no other data (1, MNHN). "Guatemala, *Proculus opacipennis* Thoms. H.W. Bates, Biol. Cent. Amer." (1, MNHN). "Guatemala, Ex Musaeo Thorey" (1, MNHN). "Guatemala, *Proculus opacipennis*, Guatemala" (1, MNHN). "Guatemala, *Passalus opacipennis*" (1, IEXA). "*Proculus opacipennis*, Guatemala, Ex. Musaeo Felder" (1, MNHN). Same data but *Proculus opacipennis* (Thompson), Reyes-Castillo. Det. 1971 (1, IEXA). "Guatemala" (3, MNHN). Same data but *Proculus opacipennis* (Thompson), Reyes-Castillo, det. 1981 (1). Same data but *Proculus opacipennis* (Thompson), Reyes-Castillo, det. 1972 (1, IEXA). "Guatemala" (1, MNHN). "171, *Proculus opacipennis* Thoms., Guatemala" (1, MNHN). "Guatemala, Le Moults vendit, Coll. R.I.Sc.N.B., *Proculus opacipennis* Thoms" (1, IEXA). MEXICO: Chiapas, Tumbalá, 1700 m, VII 1946, M. del Toro, *P. beckeri*, det. P. Reyes-Castillo (2, IEXA). Same data but *P. opacipennis* Thoms., P. Pereira det. (2, MZSP). Chiapas, Tumbalá, 3 IV 1985, P. Reyes-Castillo, *P. beckeri*, det. P. Reyes-Castillo (1 adult with larvae). "Mexico" (1, MNHN). OTHERS: "Costa Rica, Carn. Mus. Acc. 2275" (1, ICCM). "Venezuela" (5, MNHN). "Sudamerica" (1, IEXA). Unknown locality: Ex Musaeo J. Thompson (1, MNHN). "*Proculus opacipennis*" (1, MNHN): "Collection Mniszech, Ex Musaeo van Lansberge" (4, MNHN). "122/72, *Proculus opacipennis*, 2 a 8 Frumen" (1, MNHN). "122/72" (1, MNHN).

Biogeography. This species occurs from Salto de Agua and Tumbalá, Chiapas, México 1700 m, to Guatemala in what appears to be disjunct populations between 600 and 1500 m in the Cuchumatán Mountains, Sierra de Santa Cruz, Sierra de las Minas, and Cerro San Gil (Fig. 7). The type of *P. densipennis* Casey is cited from Chiquimutilla (sic), which, if the same Chiquimulilla (Santa Rosa Dept.), is probably in the volcanic chain of the Guatemalan south coast, an unlikely site. One specimen was seen with a label of Costa Rica. In the Paris Museum there are five specimens from Venezuela, probably errors in labeling.

Commentary. Zang (1905: 315) based his description of *Proculus beckeri* on a single specimen in his collection, now deposited in the Deutsches Entomologisches Institut (DEI) in Eberswalde, Germany, and mentioned a specimen that he had seen from Tumbala in the collection of Mr R. Becker. The first label on the Zang's original specimen, written in Zang's handwriting, on the upper surface says "Beckeri Zg. D.E.Z. 1905.p.315" and, on the lower surface, says "Typus!!". This specimen is the holotype according to article 73.1.2 of the International Code of Zoological Nomenclature (1999).

***Proculus opacus* Kuwert, 1891**
 Figures 2a, 3, 4c, 5c, 6, 7

Proculus opacipennis Thompson var. *opacus* Kuwert 1891: 192. Holotype at MNHN, Paris. Type locality: Guatemala.

Proculus opacus Kuwert 1898: 177-178; Hincks & Dibb 1935: 31; Blackwelder 1944: 191; Reyes-Castillo 1970: 156; Schuster 1985: 165, 166; Schuster, Cano & Cardona 2000: 200 (ecological notes).

Proculus beckeri Zang *sensu*: Jarman & Reyes-Castillo 1985: 17 (mandibular force); Jarman 1985:28; Schuster 1985: 166; Reyes-Castillo, Fonseca & Castillo 1987: (nota); Castillo & Morón 1992:37, 39, 41-43; Serrano, Galián & Reyes-Castillo 1998: 160, 163-166 (karyotype).
Proculus opacipennis (in part) Schuster 1992a: 287.

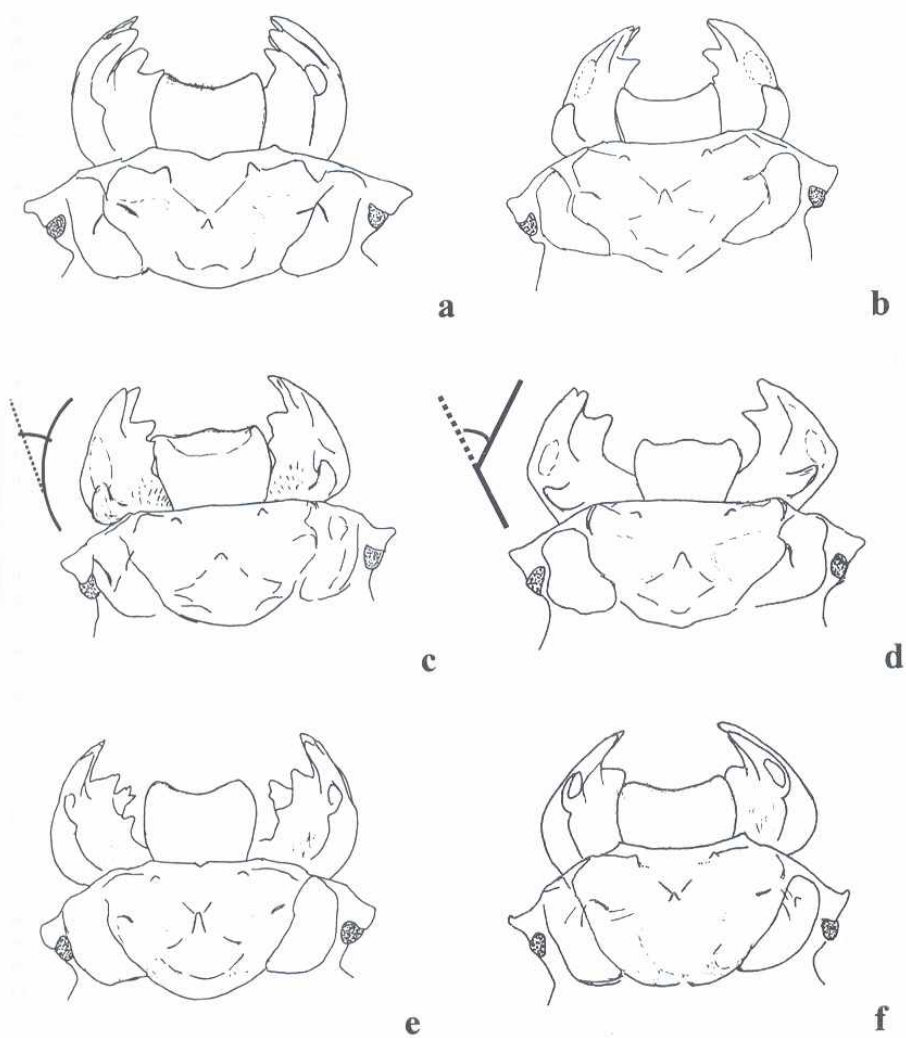


Figure 4

Heads of *Proculus* a) *Proculus mniszehi* Kaup, 1868; b) *Proculus burmeisteri* Kuwert, 1891; c) *Proculus opacus* Kuwert, 1891; d) *Proculus opacipennis* (Thompson, 1857); e) *Proculus goryi* (Melly, 1833); f) *Proculus jicaquei* n. sp.

Redescription. Head: anterior border of labrum bisinuate, thin; anterior angles rounded. Frontoclypeal suture between internal tubercles lacking, deeply marked on outer side of internal tubercles. Frontal ridges poorly marked, internal tubercles small to very small, distinct. Median frontal structure (MFS) with central horn short (size similar to inner tubercles), with apex rounded and not free; lacking setae on each side of horn. Ligula between insertions of labial palpi, narrow, and deeply divided by a longitudinal sulcus, with or without punctured setae at center, anteriorly triangular (acute); ligula matte. Lateral lobes of mentum flat; anterior border of mentum at center bidentate (rounded in old specimens). Last segment of labial palpus large, 1/2 or slightly greater than 1/2 length of second segment. Dorsal mandibular tooth large, with acute angle in lateral view (Fig. 2a); aspect of mandibles in ventral view angular (Figs. 3, 4d); external part of mandible without ventral keel. Two specimens from Colombia have extremely angular mandibles (Fig. 3). Thorax: Pronotum matte and somewhat smooth, lateral fossae lacking setae and punctuation. Scutellum with small setigerous punctuation. Mesosternum with many setae on posterior sides and mesosternellum. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctuation, marginal groove narrow. Elytra: Matte and strongly grooved; elytral striae marked with fine punctations. Setae present on anterior margin of all interstriae, apical margin glabrous. Interstriae VIII with setae on only anterior 1/6, interstriae IX with setae only in apical 1/3; interstriae X with setae covering 1/2 of anterior apex or extending slightly past middle, but never reaching the apex. Legs: Mesotibiae with two or three spines on external border.

Dimensions (mm) (n = 4). Total length 50.55-53.45, \bar{x} = 52.29; elytral length 27.15-28.60, \bar{x} = 28.07; pronotal length 14.50-14.85, \bar{x} = 14.62; pronotal width 18.90-19.90, \bar{x} = 19.56; elytral width 19.60-20.30, \bar{x} = 19.91; head width 15.45-16.10, \bar{x} = 15.76.

Material Examined. 40 specimens and three elytra.

Holotype: Guatemala, var. *opacus* Kuw., Ex Museo A. Kuwert 1894.

GUATEMALA: Huehuetenango, 14 mi. N. W. of Barillas, Fca. Chiblac, Buena Vista, 19-23 VII 1990, Brody & Campbell, 1150 m. (1). Same data but 10 VII 1997, M. Jolón (2). Same data but 27 V 1998, E. Cano, bosque nuboso (2). Huehuetenango, Fca. Chiblac, VIII-IX 1974, 1000 m (1). Huehuetenango, Barillas, camino entre Nuevo San Mateo y San Juan las Milpas, cerca de la Laguna Maxbal, 28-30 V 1998. E. Cano, bosque nuboso (4). Huehuetenango, Barillas, aldea Malpais, near Buena Vista Chiblac, aprox. 1200 m, VI-1998, E. Cano, C. Bailey & J. Monzón (6 whole specimens and 2 elytra). Huehuetenango, Barillas, Malpaís, 1200 m, VI 1998 E. B. Cano, C. Bailey, J. Monzón, *Proculus opacus* det J.C.S., 1988 (1, IEXA). Same data but 27 V 1998 (2). Huehuetenango, Fca. San Luis, 8 km N.E. de Santa Eulalia, VII 1994, J.C. Schuster, 2030 m (1); same data but, 2100 m (1 elytron). MEXICO: Chiapas: 8 mi N of Pueblo Nuevo de Solistahuacán, 31 VII 1956, Bell & Van Horn (1). La Yerbabuena, Pueblo Nuevo, 25 VII 1976, D. Ely, col., 1200 m, bajo tronco podrido, bosque niebla (1, IEXA). Selva Negra, 15 III 1989, 1800 m, J. de la Maza, col., bosque mesófilo (1, IEXA). Mpio. El Bosque, Fca. La Trinidad, 29 IV 1983, P. Reyes-Castillo, 1340 m. (1). km 1 desv. La Trinidad, El Bosque, 22 V 1983, 1300 m, M.A. Morón, col. (3, IEXA). Same data but, M.A. Morón, R. Terrón y J. Valenzuela, col., bosque mesófilo, tocón volteado con dos galerías, pupas y teneales, *Proculus beckeri*, M.A. Morón, det. (2, MAM). Same data but, alt. 1300 m, ex pupa, 22 V 82, adulto 30 V 82, muere 4 VII 82 (1, MAM). Same data but, 18 VI 1983, M.A. Morón and J. Valenzuela, col. (2, IEXA); Finca La Trinidad, Mpio. El Bosque, 4 IX 1981, 1450 m, P. Reyes, col. (2, IEXA). Same data but, 29 IV 1983, 1340 m, P. Reyes-Castillo, col. (4, IEXA); Mpio. Jitotol, 1 IV 94, A. Horwath (1, BGG). COLOMBIA: Columbia, 1968, Silverstone (2, LACM). Unknown locality: Carl F. Krueger Colln. Via Dr. John E.S. Dockweiler Collection, Acc. LACMNH Fdn., 1980 (1, LACM).

Biogeography. *Proculus opacus* is known between 1000 and 2100 m altitude from the Cuchumatán Mtns. of Guatemala and west into the northern range of Chiapas (Fig. 7). Two

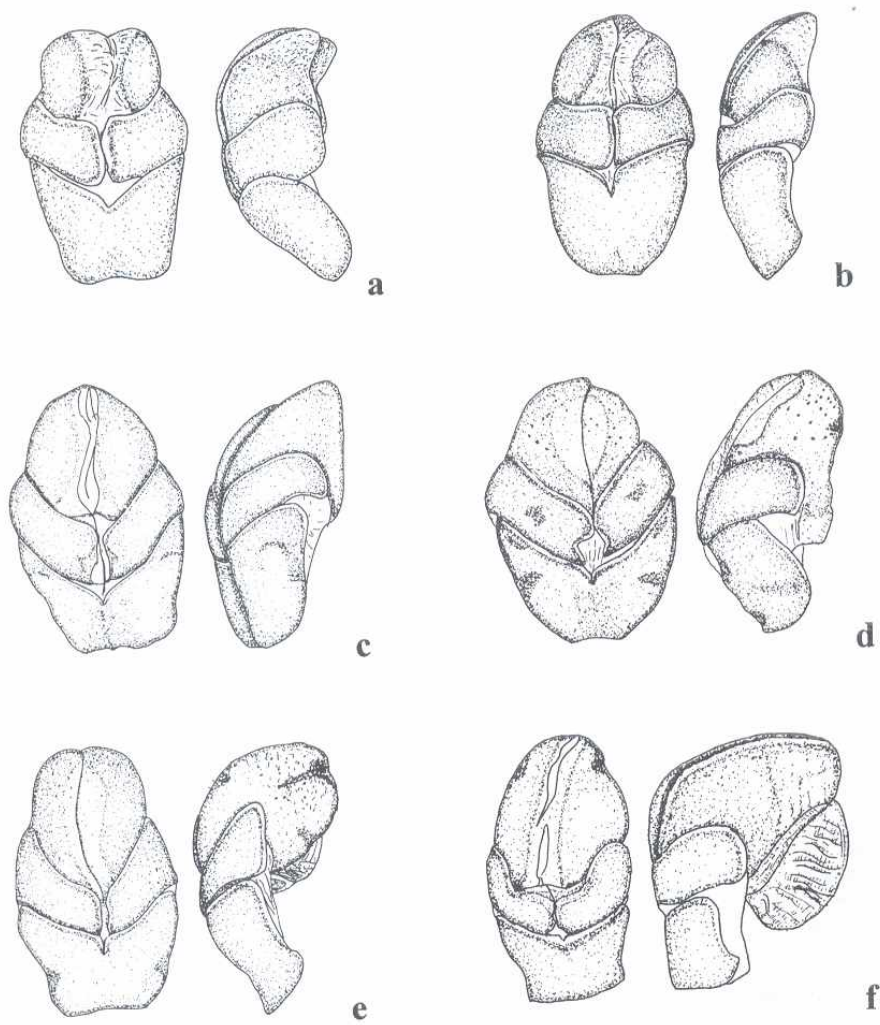


Figure 5

Ventral and lateral view of *Proculus* aedeagi a) *Proculus mnischezi* Kaup, 1868; b) *Proculus burmeisteri* Kuwert, 1891; c) *Proculus opacus* Kuwert, 1891; d) *Proculus opacipennis* (Thompson, 1857); e) *Proculus goryi* (Melly, 1833); f) *Proculus jicaquei* n. sp.

specimens that are apparently *P. opacus* (Fig. 3), deposited in the Los Angeles County Museum, were collected in Antioquia Dept., Colombia on the western slopes of the Cordillera Occidental between 100 and 200 m altitude (Schuster 1994). This record seems highly unlikely considering the flightlessness and lack of intermediate populations between Guatemala and Colombia, except those reported in Costa Rica. Nevertheless, one of us (Schuster) visited the collector in Colombia (now a botany professor at the Universidad del Valle in Cali) and presented various specimens of passalid genera to him. He recognized the *Proculus* specimen as similar to those he had collected many years before in Antioquia.

Proculus goryi (Melly, 1833)

Figures 2b, 4e, 5e, 6, 7

Passalus goryi Melly, 1833: 56 (*gorgyii*, typographic error). Holotype at Muséum d'Historie Naturelle Genève, Switzerland (MHNG). Type locality: "Guatemala". Percheron, 1841: 47; Burmeister, 1847: 480.

Proculus goryi: Kaup, 1868: 9-11; Kaup, 1871: 5, 9, 66-67, 118; Bates, 1886-1890: 3, 383; Kuwert, 1891: 192; 1898: 178; Heyne & Taschenberg, 1908: 58; Schulze, 1912: 209-213; Gravely, 1918: 43; Hincks & Dibb, 1935: 31; Blackwelder, 1944: 191; Trägårdh, 1946: 384 (mites); Barrera 1969: 6-7; Reyes-Castillo, 1970: 35, 54, 156-158; Schuster & Lavoipierre, 1970: 3 (associated mites); Schuster & Summers, 1978: 301 (mites); Hammond, 1979: 113-180; Reyes-Castillo & Jarman, 1980: 265; Schuster & Reyes-Castillo, 1981: 108 (larvae); Reyes-Castillo, 1985: 299; Schuster 1985: 165, 166; 1992a: 287, 289; 1992b: 361; Padilla & Schuster, 1994: 4; Castillo & Reyes-Castillo 1997: 298; Schuster & Schuster 1997: 261; Schuster, Cano & Cardona 2000: 200; Reyes-Castillo 2000: 176; Reyes-Castillo 2002: 479.

Redescription. Head: anterior border of labrum concave, anterior angles rounded. Frontoclypeal suture lacking between internal tubercles. Frontal ridges absent, internal tubercles absent or very small. Median frontal structure (MFS) with a notable central horn, relatively short and with apex free and rounded; with 0-4 setae on each side or 0-2 small punctations. Ligula between insertions of labial palpi, wide, concave or flat, without setae at center, anteriorly triangular (almost pentagonal with the base); ligula matte. Lateral lobes of mentum flat; center of mentum anteriorly bilobate. Last segment of labial palpi large, 1/2 or more than 1/2 of second segment. Dorsal tooth of mandible small, with obtuse angle in lateral view (Fig. 2b); aspect of mandibles in ventral view rounded; external part of mandible without a ventral keel. Thorax: Pronotum shiny and smooth, lateral fossae without setae and punctation. Scutellum with small punctate setae. Mesosternum with many long setae on posterior sides and similar abundant setae on mesosternellum. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctation, marginal groove very narrow. Elytra: Shiny and smooth (in some cases slightly grooved); elytral striae marked with strong punctation. Setae present in all interstriae of anterior margin and all of posterior except I, II and III; interstriae VIII, IX and X totally covered with setae; IX more densely setose in apical 1/3. In old specimens these setae appear only as punctures. Legs: Mesotibiae with two or three spines on external border (one in some old specimens).

Dimensions (mm) (n = 6). Total length 68.45-73.10, \bar{x} = 70.12; elytral length 34.80-38.60, \bar{x} = 36.54; pronotal length 18.35-20.50, \bar{x} = 19.45; pronotal width 23.30-25.95, \bar{x} = 24.81; elytral width 24.65-27.25, \bar{x} = 25.93; head width 18.95-21.40, \bar{x} = 20.17.

Material Examined. 65 specimens and two in pieces.

Holotype: *Passalus goryi* Melly, Guatemala (MHNG).

GUATEMALA: Quetzaltenango, El Palmar (Viejo), finca San Juan Patzulín, 1320 m, 21 III 1998, I. Chavez (1). Quetzaltenango, Colomba, Costa Cuca, 1987, O. Bonilla (2). Costa Cuca,

Guatemala, F. Sarg, H. W. Bates, Biol. Cent. Amer. (2, MNHN). Museum Paris, Guatemala, env. Du Quetzaltenango, 2000 m, R. Guérin 1905 (2, MNHN). Suchitepequez, Fca. La Pista, 23-25 IV 1991, S. Pérez (2). Suchitepequez, N. of Mazatenango, Fca. Asturias, collector unknown, 1400-1500 m. (3). San Marcos, La Fraternidad, I 1994, J. Monzón, 1900 m, cloud forest (7). Same data but, VIII 1997 (1). Same data but, VII 1998 (1). Same data but, VIII 1996, 1950 m (2). San Marcos, Esquipulas Palo Gordo, aldea Noche Buena, near La Fraternidad, 19 IX 1997, 5500 pies, A. Anzueto (8 whole, 2 in pieces). San Marcos, La Fraternidad, camino a El Bojonal, 1600 m, 28 VI 2000, J. Monzón (1). San Marcos, El Tumbador, finca Austria, 4 IV 1998, 1520 m, H. Liere (3). Cerro Zunil, 4-5000 ft, Champion, H.W. Bates, Biol. Cent. Amer. (4, MNHN). Cerro Zunil, 4-5000 ft, Champion, Museum Paris, Amerique Centrale Coll. Du Biol Central Amer., Godman 1906, *Proculus goryi* Gr. (1, MNHN). Cerro Zunil, 4-5000 ft. Champion (1, IEXA). "Guatemala", Coll. E. Witte, Senckenberg Museum, *P. goryi* Kaup, P. Pereira det, 1964 (1, MZSP). "Guatemala?", affazado Lc. Psencoh. Recibido do Dr. Bercal, 1931, Luederwaldt 1931, 06153 (1, MZSP). Guatim. *Proculus goryi* Melly, Ex. Musaeo J. Thompson (1, MNHN). *Goryi* Guér., Guatemala, Ex Musaeo A. Kuwert 1894 (1, MNHN). MEXICO: Chiapas, Finca las Nubes, 2 X 1946, 1200 m, C. Bolívar (1, MZSP). Same data but 1000 m (1, MZSP). Chiapas, volcán Tacaná, 1 X 1956, 1600 m C. Bolívar, col. (1, IEXA); Same data (2, CNIN). Chiapas, volcán Tacaná, V 1965, 1400 m, G. Halffter, col. (1, IEXA). Chiapas, Finca Guatimoc, 18 V, G. Halffter, col. (1, MHNH). Chiapas, Tapachula, Finca Irlanda, 18 IV 1950, J. Hendrichs, col. (1, JHSC). Chiapas, Mpio. Tapachula, Ejido Nueva Independencia, 15° 03' 34" N 92° 17' 06" W, 21 VI 1998, 1550 m J. Macías, col. (1, IEXA). Chiapas, San Luis Malacatán, IV 1958, on ground at light, G. Velásquez, col. (1, MAM). Chiapas, Mpio. Villa Corzo, Cerro Tres Picos, 28 V 1995, 1640 m, P. Hernández y D. Navarrete, col. (1, IEXA; 1, BGG). Chiapas, P. Pereira, det. 1962 (1, IEXA). Veracruz, San Andrés Tuxtla, XI 1942, P. Pereira, det. 1962 (1, IEXA). México (1, MNHN). OTHERS: Senckenberg Museum, Columb. 82, Lehmann 85, Veber Mujulya 19.6.82, *Pr. Goryi* Kaup, P. Pereira det 1964 (1, MZSP). Venezuela (1, MNHN). Collection Mnizech, Ex Musaeo van Lasberge (3, MNHN).

Biogeography. This species occurs between 800 m [though Bates (1886) mentions 350 m], and 1950 m altitude in the western portion of the chain of volcanoes of Guatemala and into Sierra Madre of Chiapas on Volcán Tacaná through Cerro Tres Picos (Fig. 7). One specimen is cited from San Andrés Tuxtla, Veracruz (Reyes-Castillo 1970), far from the known range.

***Proculus jicaquei* Schuster, Cano & Reyes-Castillo, new species**

Figures 2d, 4f, 5f, 6, 7

Description. Head: anterior border of labrum slightly concave, anterior angles rounded. Frontoclypeal suture partially present between internal tubercles. Frontal ridges absent, internal tubercles very small, distinct. Median frontal structure (MFS) with short center horn with apex not free; lacking setae on each side of horn. Ligula between insertions of labial palpi, posteriorly longitudinally divided with both sides protuberant, lacking setae at center; surface matte, anteriorly triangular. Lateral lobes of mentum flat; center of mentum anteriorly trapezoidal and with unilobate apex. Last segment of labial palpus short, 1/2 or less than 1/2 length of second segment. Dorsal mandibular tooth small (Fig. 2d), with obtuse angle in lateral view (Fig. 2d); aspect of mandibles in ventral view rounded; external part of mandible without ventral keel. Thorax: Pronotum shiny and smooth, lateral fossae with various setae and punctation. Scutellum with small abundant punctured setae. Mesosternum with many short setae on posterior sides and mesosternellum. Metasternal disk delimited partially or totally by setose punctation, marginal groove narrow. Elytra: Shiny and smooth, elytral striae marked with visible punctation. Setae

present only on humerus and anterior margin, interstriae X with setae extending 1/3 elytral length. Legs: Mesotibiae with one spine on external border.

Dimensions (mm): Total length 59.5 (♂), 67.0 (♀); elytral length 31.5 (♂), 33.35 (♀); pronotal length 17.05 (♂), 19.35 (♀); pronotal width 21.70 (♂), 24.0 (♀); elytral width 22.80 (♂), 25.75 (♀); head width 17.0 (♂), 18.75 (♀).

Material Examined. Two specimens.

Type Material: Holotype ♂: HONDURAS, Yoro, 10 km. NW of Morazán, 24 III 1991, J.C. Schuster & A. Pineda, # WJG. Paratype ♀: same location and collection data as holotype. Types deposited at the Universidad del Valle de Guatemala collection.

Etymology. Named in honor of the Jicaque, a tribe of people who lives in the area where the specimens were found.

Distribution and Ecology. Known only from the type locality at 575 m on the north side of the Valley of Yoro (Fig. 7). Rotten logs with evidence of this *Proculus*, in the form of characteristic tunnels and feces, were also seen at 800 m.

DISCUSSION

PHYLOGENY: The phylogenetic matrix includes 27 morphological characters, 21 of which are informative and six are autapomorphies. Phylogenetic analysis under assumptions of maximum parsimony results in only one most parsimonious tree (Fig. 6), with a consistency index of 0.72, a retention index of 0.67 and a longitude of 38 steps, excluding autapomorphic states of characters 2, 4, 5, 6, 14 and 23. Under DELTRAN optimization, character 10 (ligula) evolved independently from shiny to matte in the common ancestor of *P. goryi* and *P. jicaquei* and *P. opacus*. Character 13 (center of mentum) evolved independently from unidentate to bidentate in *P. goryi* and *P. opacipennis*. DELTRAN also assumes that the common ancestor of all *Proculus* had minimal setation on 10th elytral interval (state 0 of character 21), that increased in length (state 1) on elytral interval 10 independently in *P. goryi* and the ancestor of *P. opacus* and *P. opacipennis*. Under ACCTAN optimization, tergite 9 of larvae (character 25) presents long setae in the common ancestor of all *Proculus*, but represents a reversal (short setae) in *P. burmeisteri* (larvae of *P. jicaquei* is unknown). Also, character 26 (hairs below spiracle line in tergites 1-2 of larvae) represents a reversal (short hairs) in the ancestor of *P. burmeisteri* and *P. mniszehi* (larvae of *P. jicaquei* is unknown). Under ACCTAN optimization, the mandibular tooth was gained in the ancestor of *P. opacus*, *P. opacipennis*, *P. burmeisteri* and *P. mniszehi* and subsequently lost by *P. mniszehi* as indicated by a reversal in character 7. Under DELTRAN optimization the mandibular tooth represents a parallelism between *P. burmeisteri* and the ancestor of *P. opacus* and *P. opacipennis*. A better understanding of the adaptive significance of the dorsal mandibular tooth could help to differentiate between these two different evolutionary scenarios.

Another interesting character is the elytral setation. There are two equally parsimonious optimizations for this character. The first would assume the common ancestor of all *Proculus* had moderate setation (state 1). Under this assumption, the common ancestor of *P. burmeisteri* and *P. mniszehi* underwent a subsequent reduction

in setation (to state 0) as did *P. jicaquei*; and *P. goryi* underwent an opposite trajectory, increasing the amount of elytral setation (state 2). Under another equally parsimonious optimization, the common ancestor of all *Proculus* had minimal elytral setation (state 0), which was increased once in the lineage leading to *P. opacus* and *P. opacipennis* (state 1) and once independently in *P. goryi* to a highly setose condition (state 2). Again, understanding of adaptive significance of elytral setation might allow one of these two scenarios to be favored.

Table 1
Phylogenetic characters and character states for the species of *Proculus*.

Character	Plesiomorphic (0)	Apomorphic (1, 2)
HEAD		
1 Anterior border of labrum	concave	bisinate
2 Frontoclypeal suture	absent	slightly present
3 Frontal ridges	present	absent
4 Inner tubercles	distinct, present	indistinct, absent
5 Median Frontal Structure	apex of horn not free	apex of horn free
6 Setae each side of central horn	absent	present
7 Dorsal tooth of mandible	small	large
8 Dorsal mandibular tooth angle	acute	obtuse
9 Mandible in ventral view	plain	with a keel
10 Ligula	shiny	matte
11 Anterior part of ligula	acute	trapezoidal
12 Lateral lobes of mentum	flat, without ridge	with a ridge
13 Center of mentum	unidentate	bidentate
14 Ventral view of mandibles	rounded	angulate
THORAX		
15 Pronotum	shiny	matte
16 Lateral fossae of pronotum	without setae and punctation	with setae and punctation
17 Elytral surface	shiny	matte
18 Elytra	smooth	grooved
19 Setae on 8th elytral interval	< 1/2	1/2 (=1), > 1/2 (=2)
20 Setae on 9th elytral interval	< 1/2	1/2 (=1), > 1/2 (=2)
21 Setae on 10th elytral interval	< 1/2	> 1/2
22 Elytral striae	punctuation distinct	punctuation non distinct
LARVAE*		
23 Tergite 7 setation	absent	3 TM (median tergal) setae
24 Tergite 8 setation	absent	present
25 Tergite 9 setation	short setae	long setae
26 Hairs below spiracle line in tergites 1-2	absent	many long hairs
27 Many long hairs on center frons	3-5 hairs	10 to many hairs

*For details of larval morphology, see Schuster & Reyes-Castillo (1981)

Table 2
Scoring of character states of *Proculus* and *Veturius platyrhinus* (character state ? = unknown).

Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
<i>V. platyrhinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. opacus</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>P. opacipennis</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. burmeisteri</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>P. mniszehi</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>P. jicaquei</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>P. goryi</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	2	2	1	0	0	0	1	1	0

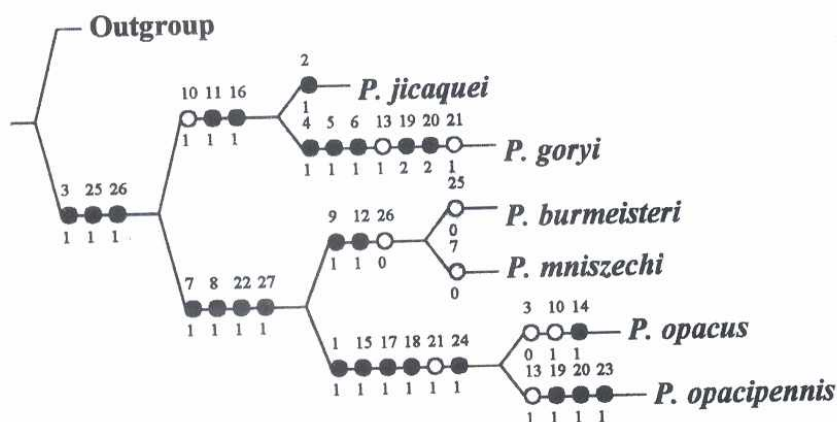


Figure 6
Phylogenetic hypothesis of *Proculus*.

Phylogenetic hypothesis shows that *P. jicaquei* is most closely related to *P. goryi*, these two taxa form a sister clade to all other *Proculus* species. *Proculus mniszehi* and *P. burmeisteri* are sister taxa, as are *P. opacus* and *P. opacipennis*. Due to the use of larval characters in the analysis, we presume that a better resolution of the relationship between *P. goryi* and *P. jicaquei* will result when larvae of *P. jicaquei* are discovered. Also, more state changes in *P. goryi* since separation from *P. jicaquei* suggest most rapid evolution, especially because *P. goryi* is distributed in more geologically recent terrain (Pliocene-Pleistocene).

BIOGEOGRAPHY: Considering the distribution of *Proculus* species in relation to the phylogenetic hypothesis, two groups of species become evident to the north and south of the line in figure 7 corresponding to the first branching of the cladogram. This correlates with the subhumid corridor described by Stuart (1954) that runs from Chiapas Central Depression to Motagua and Comayagua valleys in Guatemala and Honduras. A more detailed analysis of passalid ensemble distribution in Mesoamerica (see Schuster and Cano in press) also correlates with this north-south separation, suggesting that the origin of this corridor represents a vicariance event. A second possible vicariance event may have separated *P. mniszehi* from *P. burmeisteri*, as well as *P. goryi* from *P. jicaquei* in the area of the border between Honduras and Guatemala. A similar (same time?) event may have separated *P. opacus* from *P. opacipennis*. These events may be related to the formation of dry valleys separating montane wet regions as occur today in these areas. In glacial times they were probably connected. The cladogram suggests at least two wet-dry cycles, perhaps two glaciations.

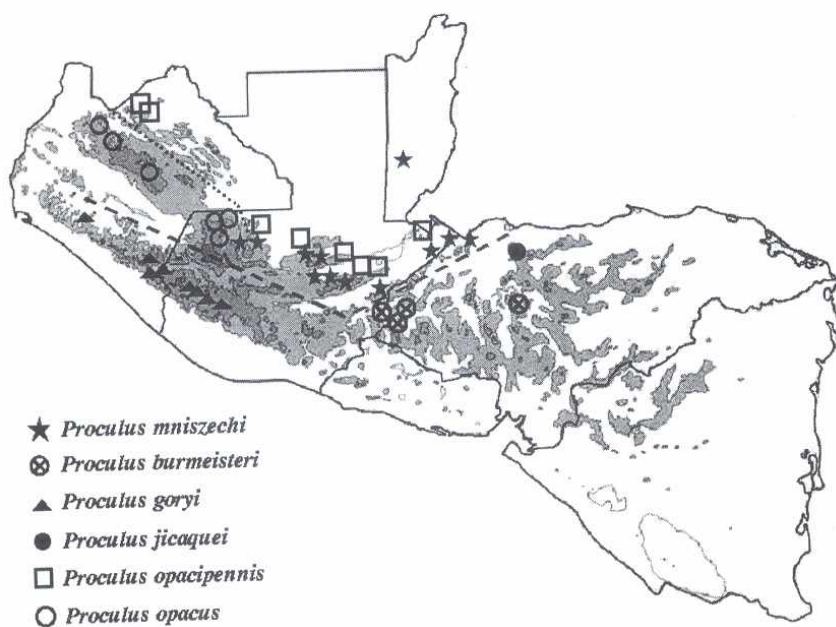


Figure 7
Map: distribution of *Proculus* in Mesoamerica. Area below 900 m in white.

Though *Proculus opacipennis* and *P. mniszehi* both occur in the Sierra de las Minas and the western Cuchumatán Mountains, they occur in different forest types at different elevations. The latter occurs in cloud forest above 1500 m, whereas the former occurs in a forest that is a mixture of cloud forest and lowland rain forest between 600 and 1500 m. A similar relationship occurs between *P. opacipennis* and *P. opacus* in the western Cuchumatán Mountains and, probably, in the northern mountain ranges of Chiapas. All of the Chiapas *P. opacipennis* were collected between Tumbalá and Salto de Agua in the northernmost mountains (Fig. 7). The *P. opacus* of Chiapas were all collected between La Yerbabuena, municipio El Bosque and Nuevo Solistahuacán in the higher range further south. The ranges of the species of *Proculus* in northern Mesoamerica are shown in figure 7. The drier altiplano to the north of the volcanic chain of Guatemala and Chiapas separates *P. goryi* from all others, a distribution that it shares with *Ogyges laevissimus* (Kaup). The dry Chiquimula Valley separates *P. burmeisteri* from *P. mniszehi* and *P. goryi*. The Copán Valley and the valley north of Santa Barbara Mountain separate *P. burmeisteri* from the other species.

One would expect a high degree of endemism in large, flightless beetles such as *Proculus*; nevertheless, being mid-elevation species (600-2300 m), some were able to disperse relatively widely during glacial periods when mid-elevation forests moved down the mountains and filled the valleys (MacVean & Schuster 1981). This probably explains the presence of *P. mniszehi* on both sides of the deep, dry Motagua Valley, as well as perhaps some of the isolated citations from countries to the south of Honduras (*e.g.*, Costa Rica, in Alfaro 1935). Interestingly, the mite *Klinckowstroemia multisetiflora* Rosario and Hunter, known only from *Proculus*, is found on *P. burmeisteri*, *P. mniszehi* and *P. opacipennis* in the Sierra de las Minas, Sierra del Merendón and El Portillo (Padilla & Schuster 1994), evidence of a possible union of these forests at one time.

Though sometimes aridness in the lowlands of Central America is associated with late Pleistocene glaciations (*e.g.*, Leyden 1984), Bush *et al.* (1992) mention lowland (650 m) of Panama with abundant montane forest elements (*Quercus* and *Magnolia*) at this time. Hooghiemstra *et al.* (1992) mention a drop of ca. 1400 m in the upper forest line in Costa Rica at the Pleistocene-Holocene transition. At any rate, the presence of flightless *Proculus* from Chiapas to at least Colombia implies the presence of contiguous wet subtropical or cloud forest, or at least overlapping forests through time, connecting these areas.

In general *Proculus*, as well as other montane species of passalids, is probably in danger of extinction throughout its range due to the elimination of most of the forest where it occurs.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the many people that have contributed specimens or helped us find *Proculus* specimens; Stéphane Boucher of the Paris Museum and Bob Gordon of the U.S. National Museum for facilitating our studies there; Lothar Zerche of the Deutsches Entomologisches Institut of

Eberswalde for allowing us to examine and borrow the type of *P. beckeri*, and Ivan Löbl, Muséum d'Historie Naturelle, Geneva, Switzerland, for loan of type of *Proculus goryi*; the Los Angeles County Museum of Natural History for the Colombian specimens and Philip A. Silverstone of the Universidad del Valle, Cali, Colombia, for providing data on the Colombian specimens; the Carnegie Museum of Natural History and Ross Bell of the University of Vermont for the loan of a Costa Rican specimen; Also we thank Gonzalo Halffter, Miguel Angel Morón, Jorge Valenzuela, María Luisa Castillo, Jorge Macías Sámano, Benigno Gómez y Gómez, José Monzón, Abel Anzueto, Erick Smith, Cristina Bailey, Catherine Cardona, Karla Villatoro, J.P. Beraud, Sergio Pérez, Mario Jolón and Armando Higueros for contributed and loaned specimens. John W. Grimes of Lafayette, Louisiana, who kindly donated camping equipment for use in our combined studies of biodiversity and ecotourism. Drawing of figure 1 was made by Claudio Aquiles Méndez. Christopher J. Marshall, Juan J. Morrone, Alan Gillogly and Claudio R. Vasconcelos da Fonseca provided cogent comments that allowed us to improve the manuscript.

LITERATURE CITED

- Alfaro, A.** 1935. *Investigaciones Científicas. Cap. XXIV-Los Pasálidos*. Edit. Trejos Hnos. San José. Pp. 287-308.
- Arnett, R. H. & G. A. Samuelson.** 1969. *Directory of Coleoptera Collectionn of North America (Canada through Panama)*. Purdue University, Indiana.
- Arrow, G. J.** 1904. Sound-production in the Lamellicorn beetles. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 4:709-750.
- _____. 1907. A contribution to the classification of the Coleopterous family Passalidae. *Trans. Ent. Soc. London, part IV*:441-469.
- Barrera, A.** 1969. Coleoptera Lamellicornia en la Colección Nacional. *Acta Zool. Mex.* 9(6): 1-93.
- Bates, H. W.** 1886-1890. *Pectinicornia and Lamellicornia*. Biología Centrali-Americana. Insecta Coleoptera, Vol II, Part. 2 F. D. Godman and O. Salvin (eds), London. 423 pp.
- Blackwelder, R. E.** 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 2, *Bull. U.S. Nat. Mus.* 185:189-341.
- Burmeister, H. C. C.** 1847. *Coleoptera Lamellicornia Xylophila et Pectinicornia*. Handbuch der entomologie. Vol. 5, Berlin. 584 pp.
- Bush, M. B., D. R. Piperno, P. A. Colinvaux, P. E. de Oliveira, L. A. Krissek, M. C. Miller & W. E. Rowe.** 1992. A 14300-year paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panamá. *Ecol. Monog.* 62(2): 251-275.
- Cano, E. B.** 1994. Estado actual sobre el conocimiento del eedeago en Passalidae (Coleoptera), con la descripción del eedeago en seis especies del Viejo Mundo. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 61: 21-34.
- Casey, T. L.** 1897. Coleopterological notices VII. Passalinae. *Ann. New York Acad. Sci.* 9(6-12): 640-649.
- _____. 1914. *Memoirs on the Coleoptera. Passalidae*. The New Era Printing Company, 374-375.
- Castillo, M. L. & M. A. Morón.** 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de pasálidos (Coleoptera, Lamellicornia). *Folia Entomol. Mex.* 84: 35-44.
- Castillo, M. L. & P. Reyes Castillo.** 1997. Passalidae. Pp. 293-298. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universiada Nacional Autónoma de México. Primera Ed. México D. F.
- Delgado, L., A. Pérez & J. Blackaller.** 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomol. Mex.* 110: 33-87.

Schuster et al.: The genus *Proculus*: Phylogeny and Biogeography

- Gravely, F. H. 1918. A contribution towards the revision of the Passalidae of the World. *Mem. Indian Mus.* 7(1): 1-143.
- Hammond, P. M. 1979. *Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of adepagan phylogeny*. In: T.L. Erwin, G.E. Ball and D.R. Whitehead (eds.). Carabid beetles, their evolution, natural history and classification. Junk, the Hague.
- Heyne, A. & O. Taschenberg, 1908. *Die exotischen Käfer in Wort und Bild*. Leipzig. 262 pp., 39 pls.
- Hincks, W. D. 1933. Notes on the Passalidae. No. 2. Flightless species. *Ent. Monthly Mag.* 69: 10-13.
- Hincks, W. D. & J. R. Dibb. 1935. *Passalidae*. Coleopterorum Catalogus, pars 142. W. Junk's-Gravenhage. 118 pp.
- _____. 1958. *Passalidae*. Coleopterorum Catalogus. Supplementa Pars 142. Uitgeverij W. Junk's-Gravenhage. 32 pp.
- Hooghiemstra, H., A. M. Cleef, G. W. Noldus & M. Kapelle. 1992. Upper Quaternary vegetation dynamics and paleoclimatology of the La Chonta bog area (Cordillera de Talamanca, Costa Rica). *J. Quater. Sci.* 7(3): 205-225.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. *International code of zoological nomenclature*, fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London. 306 pp.
- Jarman, M. 1985. Errors of measurement of maximum possible performance. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 12: 23-29.
- Jarman, M. & P. Reyes-Castillo. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 12: 13-22.
- Johnston, D. E. 1959. On the status of Casey's species of *Proculus* (Passalidae). *Coleopt. Bull.* 13: 124-126.
- Kaup, J. J. 1868. Prodomus zu einer Monographie der Passaliden. *Col. Hefte* 4: 1-31.
- _____. 1871. Monographie der Passaliden. *Berl. Entomol. Zeitschr.* 15: 1-126, 5 pl.
- Kuwert, A. F. 1890. Die Passaliden und ihre Monographie von Kaup. *Societas Entomologica* 5: 1, 9, 17.
- _____. 1891. Systematische uebersicht der Passaliden Arten und Gattungen. *Deut. Entomol. Zeits.* 1: 161-192.
- _____. 1896. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. *Nov. Zool.* 3: 209-235, plates V-VII.
- _____. 1898. Die Passaliden dichotomisch bearbeitet. 2 ter. Theil.-Die Arten. *Nov. Zool.* 5: 137-205.
- Leyden, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 4856-4859.
- Luederwaldt, H. 1934. O genero *Publius* com uma chave para a classificacao dos generos da subfamilia Proculinae (Col., Lam., Passalidae). *Rev. Mus. Paulista* 18: 1-15.
- MacVean, C. & J. C. Schuster. 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of Northern Central America. *Biotropica* 13(1): 29-38.
- Melly, A. 1833. (Descriptions). *Mag. Zool.*, 3, plates 56.
- Morón, M. A. 1984. *Escarabajos, 200 millones de años de evolución*. Publ. No. 14. Instituto de Ecología, México. 132 pp.
- Padilla, E. E. & J. C. Schuster. 1994. *Klinckowstroemia multisetilosa* Rosario & Hunter (Acarina: Trigynaspida: Klinckowstroemiidae) associated with three species of *Proculus* Kuwert (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 61: 1-5.
- Percheron, A. 1841. Révision critique et supplément á la monographie du genre *Passale*; premiere

- partie. *Mag. Zool. Insectes*. 48 pp. Plates LXVII-LXIX.
- Quintero, G. & P. Reyes-Castillo**. 1983. Monografía del género *Oileus* Kaup (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae). *Folia Entomol. Mex.* 57: 1-50.
- Reyes-Castillo, P.** 1970. Coleoptera, Passalidae: Morfología y división en grandes grupos: Géneros americanos. *Folia Entomol. Mex.* 20-22: 1-240.
- _____. 1982. Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en la Zona de Transición Mexicana. In: Actas VIII Congr. Latinoamericano Zool. 2:1387-1397.
- _____. 1985. Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México. *S.A.R.H., Publ. Esp.* 46: 292-303.
- _____. 2000. Coleoptera Passalidae de México. Pp. 171-182. In: F. Martín-Piera, J.J. Morrone, & A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CyTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000. m3-m-Monografías Tercer Milenio vol.1* Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España.
- _____. 2002. Passalidae. In: J. Llorente Bousquets & J.J. Morrone (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México. Primera Ed- México D. F.
- Reyes-Castillo, P., C. R. V. Fonseca & C. Castillo**. 1987. Descripción de un nuevo género mesoamericano de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomol. Mex.* 73:47-67.
- Reyes-Castillo, P. & G. Halffter**. 1978. Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera, Passalidae). *Folia Entomol. Mex.* 39-40: 222-226.
- Reyes-Castillo, P. & M. Jarman**. 1980. Some notes on larval stridulation in Neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Coleopt. Bull.* 34(3): 263-270.
- Rosario, R. M. & P. E. Hunter**. 1988. The genus *Klinckowstroemia* Trägårdh and descriptions of nine new species (Acarina: Trignyaspida: Klinckowstroemiidae). *Acarologia* 29(2): 119-136.
- Schulze, P.** 1912. Die lautapparate der Passaliden *Proculus* und *Pentalobus*. *Zool. Anz. Leipzig* XL(8-9): 209-216.
- Schuster, J. C.** 1985. Pasálidos como indicadores de áreas bióticas para el establecimiento de reservas biológicas. In: Mem. Primer Congr. Nac. Biol. Guatemala: 161-169.
- _____. 1992a. Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America: Post-Pleistocene montane refuges. Pp. 285-292. In: *Biogeography of Mesoamerica*. New Orleans, Tulane University.
- _____. 1992b. Passalidae: State of larval taxonomy with description of New World species. *Florida Entomol.* 75(3): 357-369.
- _____. 1993a. *Xylopassalooides* (Coleoptera: Passalidae) in Mesoamerica: Relations, distribution and new species. *Florida Entomologist*, 76(1): 114-119.
- _____. 1993b. Passalidae: Clave para géneros de Colombia. *Bol. Mus. Ent. Univ. Valle* 1(2): 55-61.
- Schuster, J. C. & E. B. Cano**. (In press). La distribución Mesoamericana de Montaña: síntesis de Passalidae (Col. Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear. Mem. V Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología, Quito, Ecuador, 2001.
- Schuster, J. C., E. B. Cano & C. Cardona**. 2000. Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 80: 197-209.
- Schuster, R. O & M. J. Lavoipierre**. 1970. The mite family Heterocheylidae Trägårdh. *Occ. Papers Calif. Acad. Sci.* 85: 1-42.
- Schuster, J. C. & P. Reyes-Castillo**. 1981. New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae. *An. Esc. Nac. Cien. Biol., Méx.* 25: 79-116.
- _____. 1990. Coleoptera, Passalidae: *Ogyges* Kaup, revisión de un género

Schuster et al.: The genus *Proculus*: Phylogeny and Biogeography

- mesoamericano de montaña. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 40: 1-49.
- Schuster, J. C. & L. B. Schuster. 1997. *The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera)*. Pp. 260-269. In: J.C. Choe & B.J. Crespi (Eds.) *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Schuster, R. O. & F. M. Summers. 1978. Mites of the family Diarthrophallidae (Acari: Mesostigmata). *Intl. J. Acar.* 4(4): 279-385.
- Serrano, J., J. Galian & P. Reyes-Castillo. 1998. Karyotypic evolution and phylogeny of Mexican Passalidae (Coleoptera: Polyphaga: Scarabaeoidea). *J. Zool. Syst. Evol. Research* 36: 159-167.
- Sharp, D. 1904. The stridulation of Passalidae. *Entom. Monthly Mag.* XL: 273-274.
- Sharp, D. & F. Muir. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Trans. Ent. Soc. London*. Part III: 477-642.
- SPSS. 1999. *SPSS Base, vers. 9.0*. Chicago, Illinois.
- Stuart, L. C. 1954. A description of a subhumid corridor across Northern Central America, with comments on its herpetofaunal indicators. *Contrib. Lab. Vert. Zool. Univ. Michigan*. 65:1-26 + plates.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thompson, M. J. 1857. Archives entomologiques ou recueil contenant des illustrations d'insectes nouveaux ou rares. *Soc. Entomol. France*. 419-423.
- Trägårdh, I. 1946. Diarthrophallina, a new group of Mesostigmata, found on passalid beetles. *Saertryk af Ent. Medd.* XXIV (6): 369-394.
- Van Doesburg, P. H. 1942. *Passalidae (Col.)*. Pp. 329-335. In: Beiträge zur Fauna Perus, Bd.
- Villatoro, K. 1997. *Evaluación del método PCR (reacción en cadena de la polimerasa) para el estudio taxonómico de Passalidae*. Tesis. Universidad del Valle de Guatemala.
- Virkki, N. & P. Reyes-Castillo. 1972. Citotaxonomy of Passalidae (Coleoptera). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx.* 19: 49-83.
- Zang, R. 1905. Diagnosen neuer Passaliden. *Deut. Entomol. Zeits.* 2: 315-316.

Recibido: 20 de agosto 2002
Aceptado: 18 de junio 2003