

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Revisión taxonómica morfológica y análisis
biogeográfico de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)

Trabajo de graduación presentado
por Luisa Fernanda Valdés Calderón de Gordillo
para optar al grado académico de Licenciada en Biología.

Guatemala

2018

Revisión taxonómica morfológica y análisis
biogeográfico de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

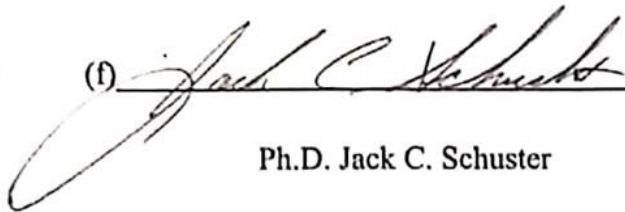
Facultad de Ciencias y Humanidades

Revisión taxonómica morfológica y análisis
biogeográfico de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)

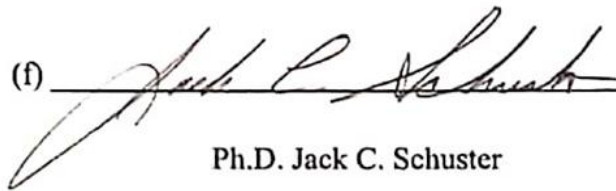
Trabajo de graduación presentado
por Luisa Fernanda Valdés Calderón de Gordillo
para optar al grado académico de Licenciada en Biología.

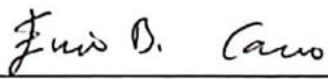
Guatemala

2018

Vo. Bo.: (f) 
Ph.D. Jack C. Schuster

Tribunal Examinador:

(f) 
Ph.D. Jack C. Schuster

(f) 
Ph.D. Enio B. Cano

(f) 
MsC. Gabriela Alfaro

Fecha de aprobación: Guatemala, 6 de diciembre de 2018

PREFACIO Y AGRADECIMIENTOS

Al entrar a la universidad sabía que quería ser bióloga y estudiar reptiles o ecosistemas marinos, pero nada me preparó para mi primera clase de Ciencias de la Vida, cuando escuché al Doctor Schuster hablar con tanta pasión de los insectos que tanto le gustan, fue ese día que conocí a los pasálidos. Me di cuenta de que yo también quería pasar estudiando algo que me apasionara. Para el segundo año de estudios, sabía que quería ser entomóloga y se terminó de potenciar mi pasión cuando a finales del tercer año, el Doctor me propuso el presente tema para mi trabajo de graduación. A partir de ese momento, el trabajo de graduación estuvo siempre presente en mi mente y en la de muchas otras personas, por lo que el presente trabajo es el resultado de un esfuerzo conjunto, con el que culmina la primera etapa de mi formación profesional.

Primeramente, agradezco a Dios, por ser mi apoyo y consuelo; a mis padres por formarme en la persona que soy hoy, escucharme hablar por horas de insectos (aunque no entendieran que estaba diciendo), por darme la oportunidad y el apoyo económico para ir a la universidad y demostrarme cada día que todo es posible con Dios a mi lado. A mi asesor y profesor *Ph.D.* Jack C. Schuster, quien me enseñó lo lindos que pueden ser los insectos y los pasálidos, quien me motivó a analizar, cuestionar y buscar respuestas por mí misma y quien me presiono a ser mejor estudiante, profesional y persona. Además, me dio la idea del proyecto y también estuvo constantemente apoyándome con revisiones de metodología, clases de pasalidología, correcciones, dudas, correcciones y más correcciones.

Agradezco a la Universidad del Valle de Guatemala por permitirme utilizar las instalaciones y brindarme lineamientos y guía para elaborar el trabajo de graduación, y a la Colección de Artrópodos de la Universidad del Valle de Guatemala por brindarme acceso a los especímenes necesarios para este trabajo. Agradezco, también, a mi profesor el *Ph.D.* Enio Cano, quien estuvo constantemente resolviendo mis dudas, aclarando términos y apoyándome con los análisis filogenéticos, biogeográficos y con el manejo de los programas utilizados. Al profesor Jiichiro Yoshimoto por su compañía y el café y

galletitas cuando me quedaba tarde trabajando en la colección y a la *M.Sc.* Gabriela Alfaro, por su apoyo en la organización de mi horario y en la entrega de todos los requisitos para este trabajo de graduación.

Agradezco a mi familia, mi esposo Sebastian Gordillo y mi hija Evangelina, quienes me motivan diariamente a seguir adelante y sin quienes hubiera muerto del estrés entre la universidad, el trabajo, la tesis y la casa; ustedes son mi inspiración. Finalmente, agradezco a mi suegra Claudia Samayoa y a mis cuñados Marcos y Carmen María Gordillo, quienes cuidaron a mi nena durante las noches dedicadas a este trabajo de graduación.

ÍNDICE

PREFACIO Y AGRADECIMIENTOS	iv
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
I. INTRODUCCIÓN	1
A. Antecedentes	1
B. Justificación	9
C. Objetivos	10
D. Hipótesis	11
II. METODOLOGÍA	12
A. Material revisado	12
B. Análisis filogenético morfológico	12
C. Listado de caracteres seleccionados.	12
D. Análisis biogeográfico	18
III. RESULTADOS	19
A. Análisis filogenético	19
B. Análisis biogeográfico	21
C. Redescrición del género <i>Xylopassaloides</i>	22
D. Cambios nomenclaturales	23
E. Clave de identificación de adultos de <i>Xylopassaloides</i>	23
IV. DISCUSIÓN	26

A.	Análisis filogenético	26
B.	Análisis biogeográfico	27
V.	CONCLUSIONES	29
VI.	RECOMENDACIONES	30
VII.	LITERATURA CITADA	31
VIII.	ANEXOS	39

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1.	Características morfológicas usadas en la identificación de especies de pasálidos. Vista dorsal: AMF, área medio frontal; BASPr, borde anterior del surco pronotal; CC, cuerno central; Cl, clípeo; COc, canthus ocular; DAm, dientes apicales mandibulares; superior de los DSim, dientes suprainternos mandibulares; EMF, estructura medial frontal; FF, fosas frontales; LA, lamelas antenales; Lbr, labro; QF, quilla frontal; QL, quilla lateral; QSOc, quilla supraocular; SFCl, sutura frontoclípeal; SPOc, surco postocular; SSOc, surco supraocular; TI, tubérculos internos; TE, tubérculos externos.	5
2.	A. <i>Vindex sculptilis</i> borde anterior de élitros recto, alas sin reducción. B. <i>Xylopassaloides moxi</i> borde anterior de élitros redondeados, alas con reducción.	8
3.	Metaesternón lateral de A) <i>X. schusteri</i> B) <i>X. chortii</i> . Imagen reproducida con permiso del autor.	17
4.	Cabeza de <i>Vindex sculptilis</i> . Imagen reproducida con permiso de los autores.	18
5.	Cladograma de <i>Xylopassaloides</i> obtenido con concavidad $K = 3$; caracteres y estados de carácter indicados. Caracteres numerados del 0-52. El cuadro anaranjado señala el grupo de especies que forman <i>Xylopassaloides</i> .	20
6.	Mapa de distribución de las especies de <i>Xylopassaloides</i> en Centroamérica Nuclear.	21

RESUMEN

Xylopassaloides Reyes-Castillo, Fonseca y Castillo 1987 (Coleoptera: Passalidae) pertenece a la subfamilia Passalinae y tribu Proculini. Este género cuenta con cinco especies descritas y se diferencia de los demás géneros por las puntuaciones marcadas y rectangulares que presenta en las estrías de los élitros. Fue revisado por última vez por Schuster en 1993 en donde ya se mencionaba que era muy similar a *Vindex*, lo cual fue comprobado por análisis morfológico y molecular posterior. Las relaciones entre ambos géneros no son claras y se ha considerado que conforman grupos parafiléticos. En este trabajo realicé un análisis filogenético de ocho especies de *Xylopassaloides*: *X. moxi*, *X. pereira*, *X. pterocavis*, *X. schusteri*, *X. chortii* y tres posibles nuevas especies, incluyendo 11 especies de los géneros *Vindex*, *Proculejus*, *Ogyges*, *Pseudacanthus* y *Oileus* utilizados como grupos externos. Evalué 53 caracteres morfológicos externos y de genitalia tanto femenina como masculina. El análisis comprueba la monofilia de *Xylopassaloides*, apoyada por cuatro sinapomorfías. La cantidad de especies del género la amplió de 5 a 12, incluyendo cuatro especies previamente agrupadas en *Vindex*. La distribución de las especies, junto con un análisis biogeográfico, apoya la monofilia del género. También, incluyo una revisión y redescrición del género junto con una clave dicotómica para las 12 especies.

ABSTRACT

Xylopassaloides Reyes-Castillo, Fonseca y Castillo 1987 (Coleoptera: Passalidae) belongs to the sub-family Passalinae tribe Proculini. This genus includes five species and can be differentiated by the strong rectangular punctations on elytra. It was revised by Schuster in 1993, when he mentioned that it is quite similar to *Vindex*. This suspicion was confirmed with posterior morphological and molecular analysis. The relationships between both genera are unclear and it has been considered that they are paraphyletic groups. In this work I made a phylogenetic analysis of eight species of *Xylopassaloides*: *X. moxi*, *X. pereira*, *X. pterocavis*, *X. schusteri*, *X. chortii*, and three new species; including 11 species of the genera *Vindex*, *Proculejus*, *Ogyges*, *Pseudacanthus* y *Oileus* used as outgroups. I evaluate 53 characters of external morphology as well as male and female genitalia. This analysis confirms that *Xylopassaloides* is a monophyletic group and expand the number of species from 5 to 12, including species previously treated as *Vindex*. The distribution of the species with a biogeographical analysis supports the monophyly of the genus. I also include a revision and a new description of the genus with a dichotomous key for the 12 species.

I. INTRODUCCIÓN

Passalidae es una familia de escarabajos saproxilofagos que contiene cerca de 1000 especies, pero solo unas 700 están descritas en la literatura. Esta familia es sumamente homogénea con base en su morfología y posee poco polimorfismo y dimorfismo sexual (Boucher 2005; MacVean y Schuster 1981). La familia incluye a *Xylopassaloides* Reyes-Castillo, Fonseca y Castillo, 1987, un género con cinco especies endémicas del sureste de México (Chiapas), Guatemala y Honduras. Es un género braquíptero y estrictamente montañoso que se caracteriza por tener estrías en los élitros con puntuaciones profundas y rectangulares (Boucher 2005). Originalmente se agrupó en la línea de *Ogyges-Pseudacanthus* (Reyes-Castillo *et al.* 1987); sin embargo, Schuster (1993) demostró que el género se encontraba más emparentado con *Vindex* Kaup, 1871, y que las diferencias entre ambos no eran claras, ya que comparten muchas características morfológicas y poseen el mismo tipo de larva. Esta sospecha fue confirmada por el análisis de Boucher (2005) y Ariza-Marín (2018). Las diferencias entre ambos géneros no son claras, por lo que, mediante una redescrición del género y un análisis filogenético y biogeográfico comprobaré la monofilia de *Xylopassaloides* y su relación con *Vindex*.

A. Antecedentes

1. Biogeografía

La biogeografía combina la biología y la geografía para explicar y analizar la distribución de los organismos. Requiere conocimiento de la geología, ecología e historia porque busca las razones por las cuales las especies habitan únicamente en ciertas áreas. Generalmente se le suele dividir en biogeografía ecológica y biogeografía histórica (Cox y Moore 2010). La biogeografía ecológica tiene un enfoque biológico en el cual se utilizan factores del comportamiento y las interacciones de las especies con factores bióticos y abióticos para identificar sitios en los cuales una especie puede habitar. Por otro lado, la biogeografía histórica se enfoca en la historia de cada grupo a estudiar,

analizando su lugar de origen y cómo, a partir de este, pudo haberse desplazado o dispersado para colonizar nuevas áreas (Huggett 2004).

a. Importancia.

La biogeografía permite entender la distribución de las especies, por lo cual resulta una herramienta útil a la hora de predecir sus distribuciones. (Gutiérrez-Velázquez *et al.* 2013). Generalmente, se enfoca primero en entender la distribución de la vegetación, ya que de esta dependen las especies allí encontradas (Edwards 1964). Este análisis es especialmente importante para comprender la composición del hábitat y poder identificar áreas de endemismo y que, por lo tanto son puntos importantes para la conservación (Huggett 2004, Schuster y Cano 2006).

b. Biogeografía de Mesoamérica Nuclear.

El concepto geográfico de Mesoamérica Nuclear comprende desde el istmo de Tehuantepec, pasando por la península de Yucatán, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras y llegando hasta la depresión de Nicaragua (Schuster *et al.* 2000). Esta área está conformada por la unión de los bloques tectónicos Maya y Chortís. Incluye estructuras como valles, montañas y volcanes, los cuales contribuyen a la diversidad de climas y hábitats (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez 2013). Estas características han permitido que el área posea altos niveles de especiación y endemismo en distintos taxa como salamandras (Campbell *et al.* 2010, Townsend 2014, Rovito *et al.* 2015), anuros *Craugastor* (Crawford y Smith 2005) ratones (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez 2013, Pérez-Consuegra y Vázquez-Domínguez 2015), escumatos (Campbell y Frost 1993, Campbell y Brodie 1999, Castoe *et al.*, 2009, Hasbún *et al.* 2005) proteáceas (Chacón *et al.* 2012) y escarabajos (Schuster 1993, Micó *et al.* 2006, Cano 2014, Cano *et al.* 2018, Sokolov y Kavanaugh 2014).

2. Passalidae

Es una familia de escarabajos saproxilofagos relativamente pequeña y de morfología homogénea (la mayoría son negros), posee poco polimorfismo y muy raramente,

dimorfismo sexual. Passalidae está compuesta principalmente por escarabajos subsociales con distribución mayormente gondwaniana tropical (Boucher 2005, MacVean y Schuster 1981).

a. Comportamiento y ecología.

Las especies de Passalidae habitan en bosques tropicales húmedos asociadas con troncos muertos de plantas leñosas, especialmente angiospermas (Cano y Schuster 2009). Se alimentan de madera en distintos grados de descomposición y son homogéneos en su comportamiento y ecología (Boucher 2005). Generalmente viven dentro del tronco en el cual crean un sistema de túneles que habitan en grupos familiares donde habitan juntos huevos, larvas, pupas, adultos y adultos teneales (Reyes-Castillo y Fonseca 2004). Presentan un comportamiento subsocial, sumamente raro en escarabajos, en el cual los adultos y adultos teneales cooperan para el cuidado y protección de las larvas. Este comportamiento incluye la elaboración de un capullo protector alrededor de las pupas y la preparación del “frass” (Schuster y Schuster 1997).

El frass es una mezcla de madera triturada con excrementos de adultos de la cual se alimentan las larvas (Schuster 1983). La elaboración y consumo del “frass” es indispensable, ya que permite el intercambio de flora intestinal entre adultos, teneales y larvas para la adquisición de protozoarios y hongos necesarios en el procesamiento y absorción de celulosa y otras sustancias. Al mismo tiempo, los excrementos de los adultos son ricos en proteínas, por lo que funcionan como un rumen externo completando su alimentación (Boucher 2005, Schuster 1983).

El comportamiento subsocial está acompañado de una comunicación quimiosensorial y la producción de señales auditivas. Existen señales específicas para agresión, cortejo, cópula, molestia y defensa (Reyes-Castillo y Jarman 1983). Al mismo tiempo las larvas producen señales, tal vez para fomentar la producción de frass y la fabricación del capullo protector (Schuster y Schuster 1997).

b. Características.

Estos escarabajos se caracterizan por ser relativamente grandes, con un tamaño que va desde los 14-80 mm teniendo un promedio entre 25 y 40mm de largo (Reyes-Castillo 1970). La mayoría poseen cuerpo alargado y aplanado, negro brillante con pubescencias naranjas o amarillentas, aunque existen algunas especies negro mate o con manchas rojizas (Boucher 2005, Reyes-Castillo 1970). Muchas veces se observan especímenes rojizos, lo que indica un adulto recién eclosionado con poca esclerotización y deposición de pigmento negro del exoesqueleto (Reyes-Castillo y Jarman 1983).

Los adultos poseen la cabeza visible dorsalmente y más angosta que el tórax, con antenas de diez segmentos de los cuales usualmente los últimos tres forman lamelas que no se superponen. El protórax es cuadrado y está separado del resto del cuerpo por un pedúnculo mesotorácico (Boucher 2005). A este le sigue el abdomen, el cual se encuentra cubierto totalmente por élitros con estrías longitudinales (Gravely 1918). Las larvas de esta familia son del tipo escarabeiforme, con cuerpo subcilíndrico alargado y curvado en la parte posterior. Poseen patas pequeñas con el tercer par reducido y formando un aparato estridulador (Reyes-Castillo 1970, Schuster 1992).

c. Taxonomía.

Los pasálidos fueron originalmente descritos como un género dentro de Lucanidae y fue hasta 1815 que Leach denomina al grupo como Passalida, dando origen al concepto actual de la familia Passalidae (Boucher 2005). Estos escarabajos pertenecen al suborden Polyphaga y la serie Scarabaeiformia, y también forman parte del grupo Lamellicornia o súper familia Scarabaeoidea, que se caracteriza principalmente por la presencia de antenas lameladas (Reyes-Castillo y Fonseca 2004). La taxonomía de la familia está basada, principalmente, en las características morfológicas externas, teniendo mayor valor taxonómico las que se encuentran en la superficie dorsal de la cabeza (*Fig. 1*) (Reyes-Castillo 1970). Además, suelen utilizarse la longitud y complejidad de los divertículos intestinales y la genitalia como características morfológicas internas con importancia en la diferenciación de especies y géneros (Reyes-Castillo y Fonseca 2004).

Estas características permiten realizar una división en dos subfamilias, Aulacocyclinae y Passalinae; la segunda es la única presente en América. La subfamilia Passalinae

cuenta con cinco tribus según Boucher (2005), de las cuales únicamente Passalini y Proculini se encuentran en América. La tribu Proculini se caracteriza por poseer el clípeo expuesto y visible dorsalmente, además de presentar una tendencia mayor hacia la reducción de alas que la tribu Pasalini, aumentando la cantidad de especies endémicas en esta tribu (Boucher 2005). Dentro de Proculini se encuentra el género *Xylopassaloides*.

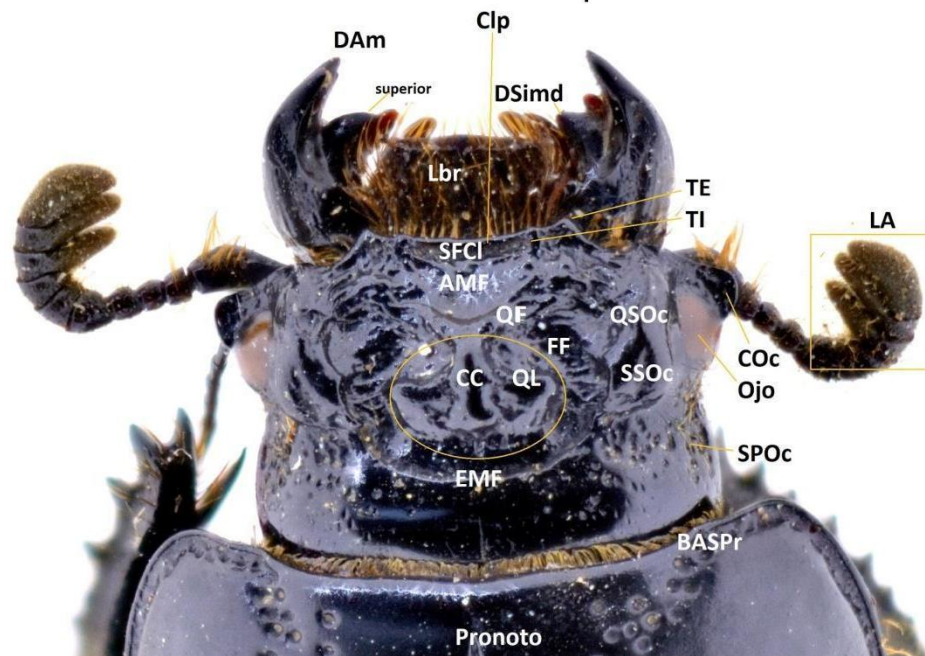


Figura 1: Características morfológicas usadas en la identificación de especies de pasálidos. Vista dorsal: AMF, área medio frontal; BASPr, borde anterior del surco pronotal; CC, cuerno central; Cl, clípeo; COc, canthus ocular; DAm, dientes apicales mandibulares; superior de los DSimd, dientes suprainternos mandibulares; EMF, estructura medial frontal; FF, fosas frontales; LA, lamelas antenales; Lbr, labro; QF, quilla frontal; QL, quilla lateral; QSoc, quilla supraocular; SFCl, sutura frontoclipeal; SPOc, surco postocular; SSOc, surco supraocular; TI, tubérculos internos; TE, tubérculos externos.

d. Estudios modernos Mesoamericanos.

Los estudios de pasálidos en Mesoamérica Nuclear se remontan a la publicación de las monografías de la familia Passalidae del alemán Johann Kaup en 1868, 1869 y 1871, seguidos por las publicaciones de Kuwert en 1891, 1896 y 1898. El primer estudio enfocado únicamente en Passalidae de esta zona fue, sin embargo, el Volumen de Lamellicornia en la *Biología Centrali-Americana* por Bates en 1886.

El estudio en la familia continuó posteriormente por Gravely (1918) con la revisión de las especies mundiales de la familia. Sin embargo, el estudio moderno de esta familia en la región empezó con Reyes-Castillo (1970). A partir de entonces ha habido un estudio continuo con publicaciones de Reyes-Castillo, Castillo, Fonseca, Quintero, MacVean, Boucher, Kon, Jiménez, Amat, Schuster y Cano. De estos investigadores, Reyes-Castillo, Schuster y Cano son los que más se han enfocado en estudios de pasálidos en Centroamérica. Este amplio estudio ha contribuido a que sea uno de los grupos mejor conocidos en cuanto a su taxonomía y distribución en la región (Monzón *et al.* 2000, Schuster *et al.* 2000).

Los estudios publicados abarcan revisiones (Cano 2016; Cano *et al.* 2018; Schuster y Reyes-Castillo 1981, 1990; Schuster, Cano y Reyes-Castillo 2003), descripciones de nuevas especies o géneros, análisis biogeográficos (Cano 2014; Cano y Schuster 2009; Gutiérrez-Velázquez *et al.* 2013; MacVean y Schuster 1981; Monzon *et al.* 2000; Reyes-Castillo y Castillo 1993; Schuster 1992, 1998; Schuster y Cano 2005, 2006) y descripciones de patrones de comportamiento (Reyes-Castillo y Jarman 1983; Schuster 1975, 1983; Schuster y Schuster 1997).

e. Utilidad.

Passalidae ha sido estudiada constantemente desde 1970 en el área de Centroamérica Nuclear, lo que ha llevado a que sea un grupo del cual se conoce bastante de su taxonomía y distribución (Schuster *et al.* 2000). Además, contiene varios grupos con características morfológicas, como alas reducidas, que aumentan su endemismo (Cano y Schuster 2009; Schuster *et al.* 2000; Schuster y Cano 2005), lo cual permite que sea un grupo adecuado como indicador de áreas de endemismo, un factor importante en considerar para el establecimiento de reservas. Esto es por lo cual fué utilizado como uno de los grupos que justificaban la formación de la Reserva de la Sierra de las Minas en 1990 (Cano y Schuster 2009).

3. *Xylopassaloides*

El género *Xylopassaloides* incluye cinco especies que habitan bosques de montaña a alturas mayores de 1500 msnm, viven dentro de los troncos podridos y ocupan un área

desde el sur de México hasta Guatemala. Estas especies fueron descritas por Reyes-Castillo *et al.* (1987) y Schuster (1993). Es un género endémico y estrictamente montañoso que se caracteriza por la autapomorfía de poseer estrías en los élitros con puntuaciones profundas y cuadrangulares (Boucher 2005). Durante su descripción, Reyes-Castillo *et al.* (1987) agruparon al género con la línea de *Ogyges-Pseudacanthus*; sin embargo, en 1993 Schuster propuso que el género se encontraba más emparentado con *Vindex* y que las diferencias entre ambos no eran claras, ya que comparten muchas características morfológicas y poseen el mismo tipo de larva. Esta sospecha fue comprobada por el análisis de Boucher en 2005.

El análisis de Boucher no incluyó a todas las especies conocidas de *Vindex*, por lo que análisis posteriores han demostrado que las autapomorfías de ambos géneros propuestas por Boucher no se encuentran en todas las especies de los géneros y estos podrían conformar un grupo polifilético (Ariza-Marín 2018).

a. Grupos relacionados.

Xylopassaloides presenta relación con los géneros *Vindex*, *Undulifer*, *Pseudocanthus*, *Oileus*, *Proculejus*, *Proculus* y *Ogyges* grupos con los cuales comparte las siguientes características: dientes basales mandibulares bien desarrollados, espina anterior apical de la lígula corta, espolones apicales de meso y metatibia más largos que los primeros dos tarsómeros y pubescencia del borde superior de meso y metatibia con setas cortas (Boucher 2005). *Vindex* es el género más cercano, el cual parece diferenciarse de *Xylopassaloides* por el clípeo que posee borde grueso en *Xylopassaloides* y delgado en *Vindex* y los tubérculos internos, que están mucho más desarrollados en *Vindex* y llegan a sobrepasar la sutura fronto clipeal (Schuster 1993). Además, Boucher (2005) menciona que *Vindex* posee como autapomorfías en su genitalia femenina al lóbulo vaginal proximal ventral bilobado y esclerotizado y el lóbulo vaginal medio distal dividido transversalmente y globoso, características que no se han encontrado en otras especies no revisadas por Boucher (Ariza-Marín 2018), mientras que, para *Xylopassaloides* menciona como autapomorfía la presencia de puntuaciones fuertes cuadrangulares, característica que se ha observado en especies de *Vindex*. El desarrollo de los tubérculos internos en

Vindex parece ser una característica que diferencia a ambos géneros, ya que en *Xylopassaloides* estos rara vez llegan a alcanzar la sutura frontoclipeal. Además las especies de *Xylopassaloides* poseen alas reducidas casi al máximo mientras que en *Vindex* hay especies con alas funcionales y especies con alas reducidas.

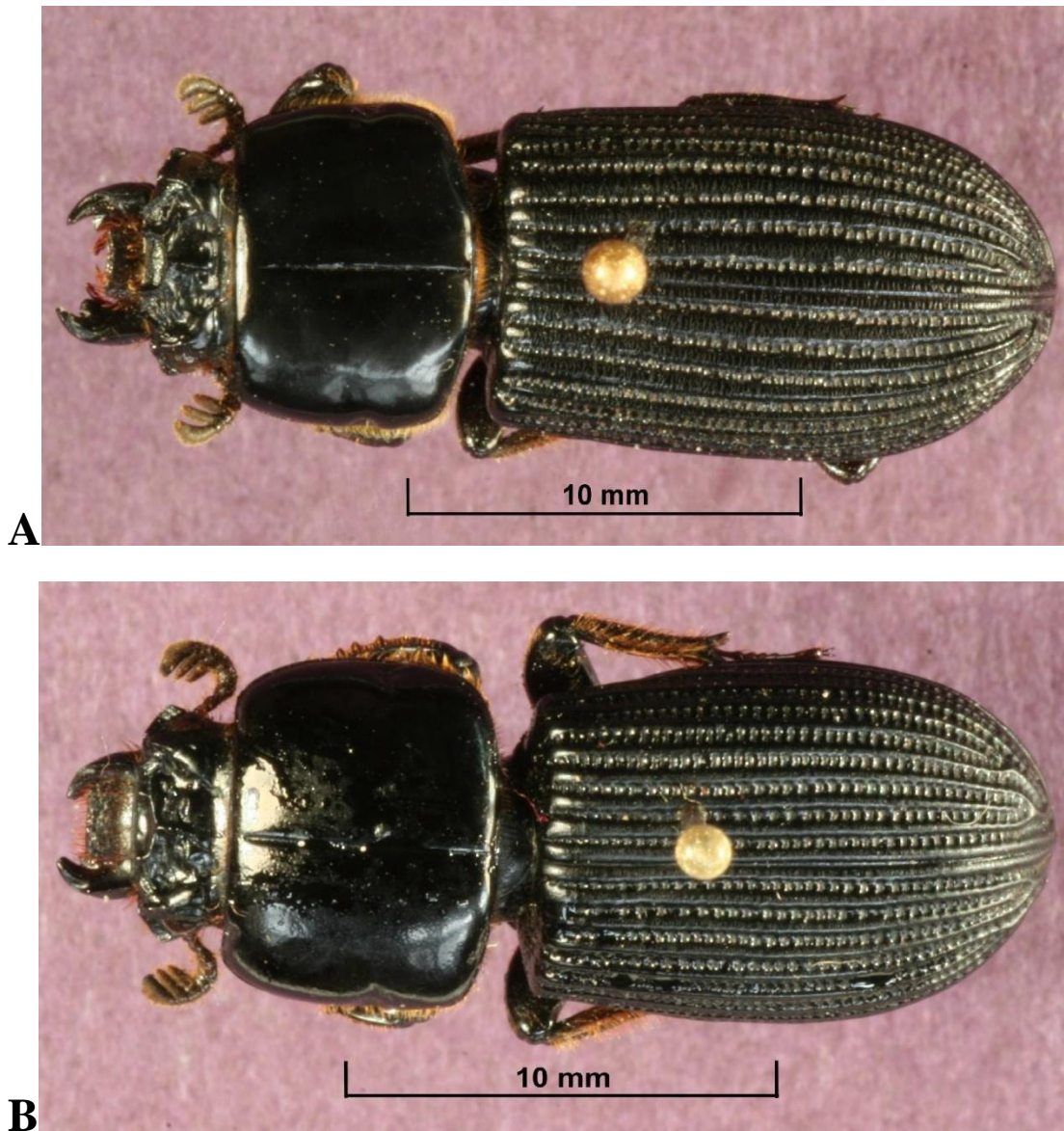


Figura 2: A. *Vindex sculptilis* borde anterior de élitros recto, alas sin reducción. B. *Xylopassaloides moxi* borde anterior de élitros redondeados, alas con reducción.

B. Justificación

La taxonomía es la herramienta fundamental de la Biología. Brinda estándares para el manejo de la información que permite la identificación adecuada de los diferentes organismos y permite comprender parámetros como relaciones, evolución y amenazas. Además, permite determinar patrones que apoyan la toma de decisiones para la gestión de recursos motivados para su preservación (Schuster *et al.* 2000). La aplicación de taxonomía en países desarrollados y áreas templadas permite un mayor conocimiento de las especies que allí habitan (Butchart *et al.* 2010). En áreas tropicales como Centroamérica, que generalmente poseen mayor diversidad, la cantidad de estudios taxonómicos es muy reducida (Rodríguez y Asquith 2005). Aún se desconoce la diversidad específica de numerosas locaciones, lo que dificulta los esfuerzos de conservación y mantenimiento de la diversidad (Brooks *et al.* 2006; Cano y Schuster 2009).

Debido a la falta de conocimiento detallado de la taxonomía y biogeografía de la mayoría de organismos tropicales, se recomienda la utilización de grupos indicadores de diversidad para el establecimiento de reservas y áreas protegidas (Schuster *et al.* 2000). Estos grupos deben caracterizarse por ser ampliamente estudiados y tener patrones de endemismo y distribución que sean comparables con los de otros taxa (Cano y Schuster 2009; Schuster y Cano 2006). Uno de estos grupos es la familia Passalidae, compuesta por escarabajos subsociales con distribución mayormente gondwaniana, tropical (Boucher 2005; MacVean y Schuster 1981). Es una familia pequeña en la cual se estiman cerca de 1000 especies a nivel mundial (Boucher 2005) y con al menos 90 de estas presentes en Guatemala (Schuster, J. 2017, com. pers.).

El estudio moderno de esta familia en Mesoamérica Nuclear empezó con Reyes-Castillo en 1970. A partir de esta fecha se ha realizado un estudio continuo y sistemático en Mesoamérica Nuclear estando principalmente a cargo de Reyes-Castillo, Schuster y Cano. Este amplio estudio ha contribuido a que sea uno de los grupos mejor conocidos en cuanto a su taxonomía y distribución en la región (Schuster *et al.* 2000). Esto es razón por la cual pudiera ser utilizado como uno de los grupos que justificaban la formación de la Reserva de la Sierra de las Minas en 1990 (Cano y Schuster 2009). Sin embargo, su

conocimiento sigue siendo limitado y faltan aún muchas especies por describir (Schuster, com. pers. 2017).

La familia Passalidae contiene varios grupos con características morfológicas, como alas y ojos reducidos o élitros fusionados que les incapacita volar y por lo tanto aumentan su endemismo (Cano y Schuster 2009; Schuster *et al.* 2000; Schuster y Cano 2005). Entre estos grupos se encuentra el género *Xylopassaloides* Reyes-Castillo, Fonseca y Castillo 1987, el cual, desde su descripción, ha sido muy poco estudiado, siendo el trabajo más reciente el de Schuster en 1993. Cuenta con únicamente cinco especies descritas cuyas características se asemejan a especies de *Vindex* Kaup 1871, género con el cual se ha emparentado en diversas ocasiones (Schuster 1992 y 1993; Boucher 2006; Cano 2016). Sin embargo, existen especies no descritas de *Vindex* que presentan características tradicionalmente consideradas autapomorfias de *Xylopassaloides* por lo que las diferencias entre ambos no están claras, haciendo necesaria una revisión completa del género.

C. Objetivos

a. Objetivo general

Revisión taxonómica del género *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)

b. Objetivos específicos

- a. Una clave dicotómica para *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)
- b. Análisis biogeográfico de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)
- c. Mapa de distribución de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)
- d. Análisis filogenético morfológico de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)
- e. Propuesta de cambios nomenclaturales de *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae)

D. Hipótesis

1. Principal

La descripción actual del género *Xylopassaloides* contiene las autapomorfías y sinapomorfias y permite identificar a cualquier especie como perteneciente a este género.

2. Secundarias

- a. *Xylopassaloides* es un grupo monofilético.
- b. Los patrones de distribución de las especies de *Xylopassaloides* apoyan su monofilia.

II. METODOLOGÍA

A. Material revisado

Analicé un total de 204 especímenes pertenecientes a 19 especies (ver Anexo), todas las cuales habían sido previamente colectadas y preservadas en la Colección de Artrópodos de la Universidad del Valle de Guatemala (UVGC). Se tomaron las cinco especies descritas para *Xylopassaloides*: *X. moxi*, *X. pereira*, *X. pterocavis*, *X. schusteri* y *X. chortii* y tres posibles nuevas especies. Para probar la monofilia del género, también incluí siete especies de *Vindex*, el grupo más emparentado según Boucher (2006). Cinco especies nativas del sur del istmo de Tehuantepec: *V. sculptilis*, *V. synelitris*, *V. sp. 6*, *V. sp. 3* (Ariza-Marín 2018), una posible nueva especie y dos especies nativas del norte del istmo de Tehuantepec, *V. agnoscendus* y *V. gonzaloi*. Como grupo externo y para enraizar el árbol filogenético utilice cuatro especies de tres géneros de la tribu Proculini, *Proculejus brevis*, *Ogyges cackchiqueli*, *Pseudacanthus violetae* y *Oileus sargi*.

B. Análisis filogenético morfológico

Realicé la evaluación de 53 caracteres morfológicos en adultos, tomando 45 caracteres externos y tres de genitalia femenina y cinco de masculina. Para la terminología seguí Boucher (2006) con algunas modificaciones aplicadas en este trabajo. Para la construcción de la matriz utilicé corchetes “[]” para los caracteres polimórficos, guiones “-” para los caracteres no aplicables y signo de interrogación “?” para los caracteres que no se pudieron evaluar. Las observaciones las realice en un estereomicroscopio Wild Heerbrugg M3B con un micrómetro ocular adaptado para mediciones. Las observaciones fueron principalmente sobre el lado izquierdo de los especímenes y las puntuaciones elitrales las comparé a la altura de la segunda cuarta parte de los élitros. Todos los caracteres multiestado los tomé como no aditivos.

C. Listado de caracteres seleccionados.

*Caracteres empleados por Boucher (2006) en la filogenia de los géneros de la tribu Proculini.

-Caracteres propuestos por Reyes-Castillo (2003) para diferenciar especies dentro del género.

‡Caracteres empleados tradicionalmente para diferenciar *Vindex* de géneros cercanos (Reyes-Castillo, 2003; Reyes-Castillo *et al.*, 1987).

Cabeza

- 0. Ojos, forma:** (0) globulares, el canthus ocupa menos de la mitad del ojo, vista lateral; (1) reducidos, el canthus ocupa al menos la mitad del ojo, vista lateral.
- 1. Tubérculos internos, nivel de desarrollo:** (0) ausentes; (1) reducidos; (2) desarrollados.‡
- 2. Tubérculos internos, posición respecto a la sutura frontoclipeal:** (0) alcanzan la sutura más no la pasan; (1) no llegan a la sutura; (2) la sobrepasan ampliamente (Fig 4).‡
- 3. Tubérculos internos, separación:** (0) 0-0.26 (1) 0.26-0.56 (2) más de 0.56. Medi la razón de separación entre tubérculo externo e interno y entre tubérculos internos. Todas las mediciones se hicieron del centro de un tubérculo al centro del otro.
- 4. Crestas frontales, presencia:** (0) ausentes; (1) presentes.
- 5. Crestas Frontales, forma:** (0) angulares con formando una “V” (Fig 4); (1) curvadas formando una “U”.
- 6. Área de la sutura frontoclipeal entre tubérculos internos, textura:** (0) lisa o con pocas granulaciones; (1) densamente granulosa.
- 7. Fosetas frontales, puntuaciones o granulaciones:** (0) ausentes o escasas, casi liso; (1) densas y uniformes.
- 8. Frente, posición:** (0) no sobrepasa el clípeo; (1) sobrepasa el clípeo.
- 9. Clípeo:** (0) inclinado 45°; (1) inclinado menos de 45° (2) vertical.
- 10. Tubérculos internos:** (0) no fusionados con la sutura frontoclipeal; (1) fusionados con sutura frontoclipeal; (2) fusionados en la base mas no en la punta (Fig 4).
- 11. Ápice del cuerno central, forma:** (0) libre; (1) no libre.‡

- 12. Foseta supra-ocular:** (0) ausente; (1) presente, superficial; (2) presente, profunda
- 13. Surco postocular, forma:** (0) ancho con puntuaciones; (1) angosto, sin puntuaciones accesorias; (2) ancho con puntuaciones accesorias
- 14. Surco postocular, profundidad:** (0) profundo, embebido en una foseta; (1) superficial.
- 15. Parte posterior del área supra-ocular, textura:** (0) sin puntuaciones; (1) con puntuaciones.

Aparato bucal

- 16. Ápice mandibular, número de dientes:** (0) tres del mismo tamaño; (1) tres, dos del mismo tamaño y uno accesorio; (2) dos del mismo tamaño.-
- 17. Dientes internos mandibulares, separación:** (0) separados; (1) juntos.*
- 18. Diente interno mandibular superior:** (0) bifurcado; (1) no bifurcado.
- 19. Diente interno mandibular inferior:** (0) no dividido en dos dientes; (1) dividido en dos dientes.
- 20. Lígula, carina anterior ventral:** (0) ausente, el área central con una tumosidad; (1) presente, formando una placa.

Protórax

- 21. Borde anterior de surco lateral pronotal, forma:** (0) oblicuo; (1) recto.
- 22. Puntuaciones fuertes en el pronoto fuera de las fosetas y surco lateral:** (0) ausentes; (1) presentes.
- 23. Foseta lateral pronotal, textura:** (0) lisa; (1) pubescente; (2) puntuada .
- 24. Surco lateral del pronoto, puntuaciones:** (0) presentes; (1) ausentes.

Alas

Élitros

- 25. Base de las estrías dorsales, pubescencia:** (0) pubescentes; (1) glabras.
- 26. Puntuaciones de estrías 5 a 10, forma:** (0) redondas; (1) cuadradas; (2) rectangulares. -

- 27. Estrías 1 a 4, ancho respecto a interestrías:** (0) menores que las interestrías dorsales (1) mayores o iguales que las interestrías dorsales.
- 28. Puntuaciones de las estrías 1 a 4, forma:** (0) redondeadas; (1) cuadradas; (2) rectangulares.
- 29. Puntuaciones en las estrías 1 y 8:** (0) iguales; (1) diferentes.
- 30. Húmero, pubescencia:** (0) pubescente; (1) glabro.
- 31. Borde lateral elitral, pubescencia:** (0) ausente; (1) presente.
- 32. Borde anterolateral vertical del élitro, pubescencia:** (0) glabra; (1) pubescente.

Alas membranosas

- 33. Ala, tamaño:** (0) macroptera, alas con un largo que es igual a tres o cuatro veces que la medida de la parte más ancha; (1) braquíptera, alas con un largo de aproximadamente cinco veces la medida de la parte más ancha.
- 34. Ala, nervaduras:** (0) nueve nervaduras principales; (1) cuatro nervaduras principales bien marcadas; (2) cuatro nervaduras principales dos bien marcadas y dos borrosas.

Patas

- 35. Surco anterior del profemur:** (0) completo; (1) punteado; (2) ausente.
- 36. Espinas laterales en mesotibia, presencia:** (0) ausentes; (1) presentes.†
- 37. Espolones apicales dorsales metatibiales, longitud:** (0) cortos, no sobrepasan la mitad del segundo tarsomeros; (1) largos, longitud igual o superior a los dos primeros tarsomeros.

Esternos mesotorácicos y metatorácicos

- 38. Cicatriz mesosternal, pubescencia:** (0) glabra; (1) pubescente.
- 39. Mesepímero, pubescencia:** (0) glabro; (1) pubescente.
- 40. Esquinas anteriores del metaesternón, pubescencia:** (0) abundantes, abarcan desde la mesocoxa hasta más de la mitad de la foseta lateral (*Fig. 3b*); (1) escasas, abarcan desde la mesocoxa hasta no más de la mitad del surco lateral (*Fig. 3a*); (2) glabro.

- 41. Foseta lateral metasternal, ancho respecto a mesotibia:** (0) ancha, mayor al ancho de la mesotibia; (1) angosta, del mismo ancho de la mesotibia o menos.
- 42. Pubescencia en la foseta metasternal:** (0) ausente; (1) presente.
- 43. Borde posterior del disco metasternal, textura:** (0) sin puntuaciones; (1) con puntuaciones.†

Abdomen

- 44. Surco en el último esternito abdominal, completitud:** (0) completo; (1) incompleto. -

Genitalia femenina

- 45. Lóbulo posterior ventral (lbpv), textura:** (0) ausentes; (1) membranosos; (2) esclerotizados.*
- 46. Lóbulo medio dorsal (lbmd), desarrollo:** (0) simple; (1) bilobado.
- 47. Lóbulo medio dorsal (lbmd), forma:** (0) aplanados; (1) globosos*

Genitalia masculina

- 48. Parámetros, forma en vista lateral:** (0) ápice redondeado; (1) ápice agudo.
- 49. Lóbulo medio, forma dorsal:** (0) alargado; (1) redondeado.
- 50. Lóbulo medio, ventral:** (0) con membrana longitudinal; (1) esclerotizado.
- 51. Lóbulo medio, tamaño respecto a tegmen (parámetros + pieza basal) en vista dorsal:** (0) lóbulo medio de tamaño similar al tegmen; (1) lóbulo medio de tamaño mayor que el tegmen.
- 52. Edeago:** (0) simétrico; (1) asimétrico.

Los cladogramas los construí con el software TNT (Goloboff *et al.* 2008) y siguiendo la metodología propuesta por Cano *et al.* (2018). Tomé los caracteres analizados como no aditivos, con un mismo peso y además incluí un análisis donde evalué el efecto de las homoplasias utilizando análisis de pesos implicados con valores de concavidad (k) de 3 a 12 (Goloboff 1993). El análisis lo realice el algoritmo heurístico “traditional search” de TNT con 1000 réplicas y con el algoritmo de intercambio de

ramas “tree-bisection-reconnection” o TBR, reteniendo 1000 árboles durante cada réplica.

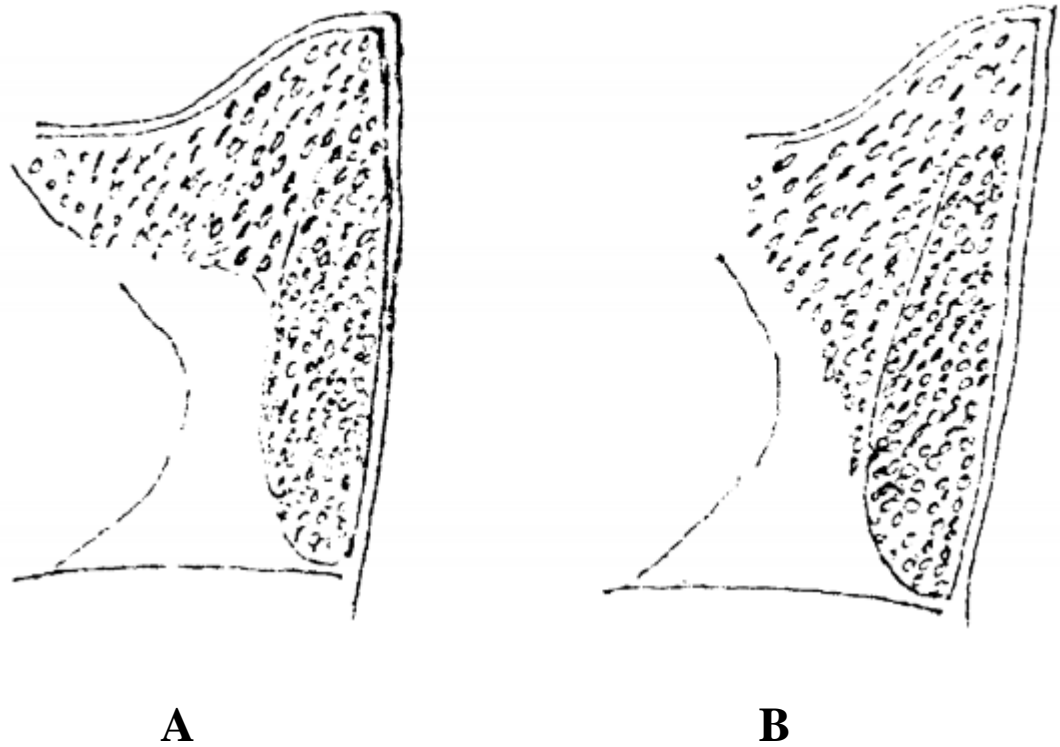


Figura 3: metaesternón lateral de A) *X. schusteri* B) *X. chortii* (Schuster, 1993) Imagen reproducida con permiso del autor.

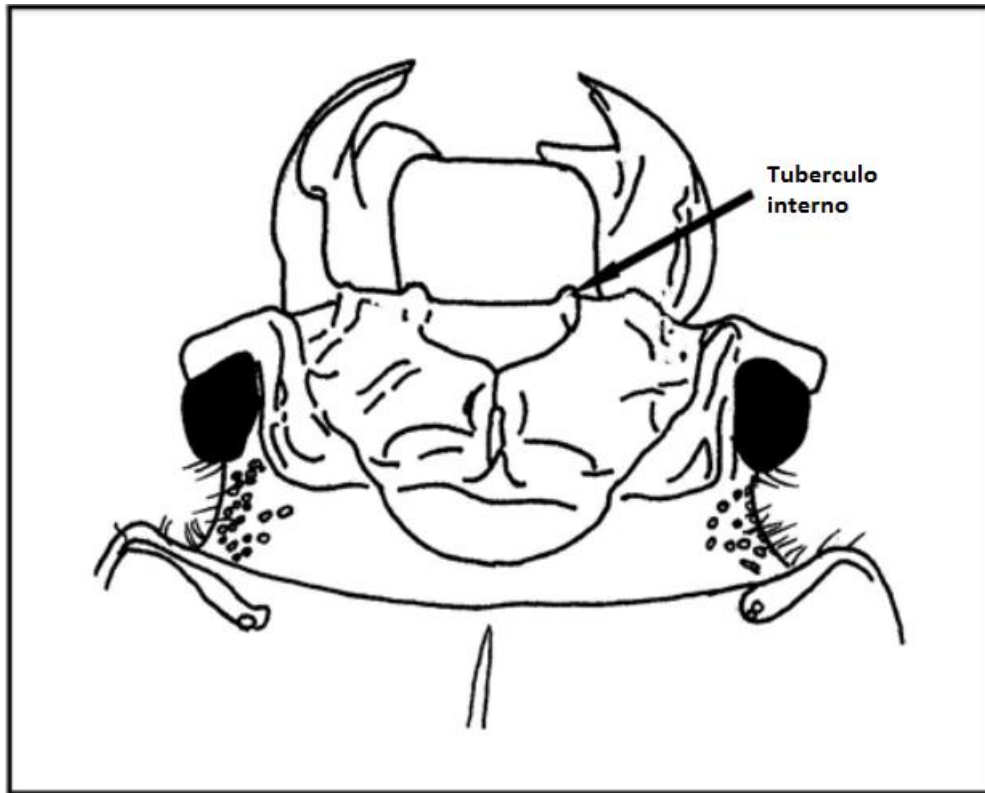


Figura 4: cabeza de *Vindex sculptilis* (Schuster y Cano 2008). Imagen reproducida con permiso de los autores.

D. Análisis biogeográfico

Tracé las ubicaciones de todos los especímenes de las especies de *Xylopassaloides* en un mapa utilizando QGis 2.5. Después del análisis filogenético incluí las especies nuevas para el género e identifique con distintos colores las distintas especies del cladograma. Posteriormente marque las principales barreras biogeográficas que podrían haber influido en la distribución actual de las especies, tomando en cuenta las fallas y valles que separan las montañas con ecosistemas húmedos y altitudes superiores a 1500msnm.

III. RESULTADOS

A. Análisis filogenético

El análisis de la matriz de datos (Anexo 1) utilizando el mismo peso para todos los caracteres dio como resultado 68 cladogramas distintos. Mientras que el análisis con pesos implicados con concavidad $K = 3$ resultó en un único cladograma con 175 pasos, un índice de consistencia $CI = 0.42$ y un índice de retención $RI = 0.53$ (Fig. 5). Este cladograma muestra que el grupo de *Xylopassaloides* es efectivamente monofilético y está compuesto por 12 especies. Dentro de él están las 5 especies previamente descritas, tres especies nuevas y además incluye 5 especies anteriormente clasificadas como *Vindex*.

La monofilia del género está apoyada por cuatro sinapomorfías que son: puntuaciones rectangulares en las estrías elitrales 5-10 (carácter 26[2]); estrías elitrales 1-4 iguales o más anchas que las inter-estrías (carácter 27[1]); cicatriz mesoesternal glabra (carácter 38[0]) y edeago asimétrico (carácter 52[1]).

El cladograma recupera a *Vindex* sensu Kaup, 1871, como un grupo monofilético, con las sinapomorfías de la genitalia femenina propuestas por Boucher (2006) (caracteres 45[2], 46[1] y 47[1]), únicamente para los taxones *V. agnoscendus* y *V. gonzaloi*, ambos nativos del norte del Istmo de Tehuantepec.

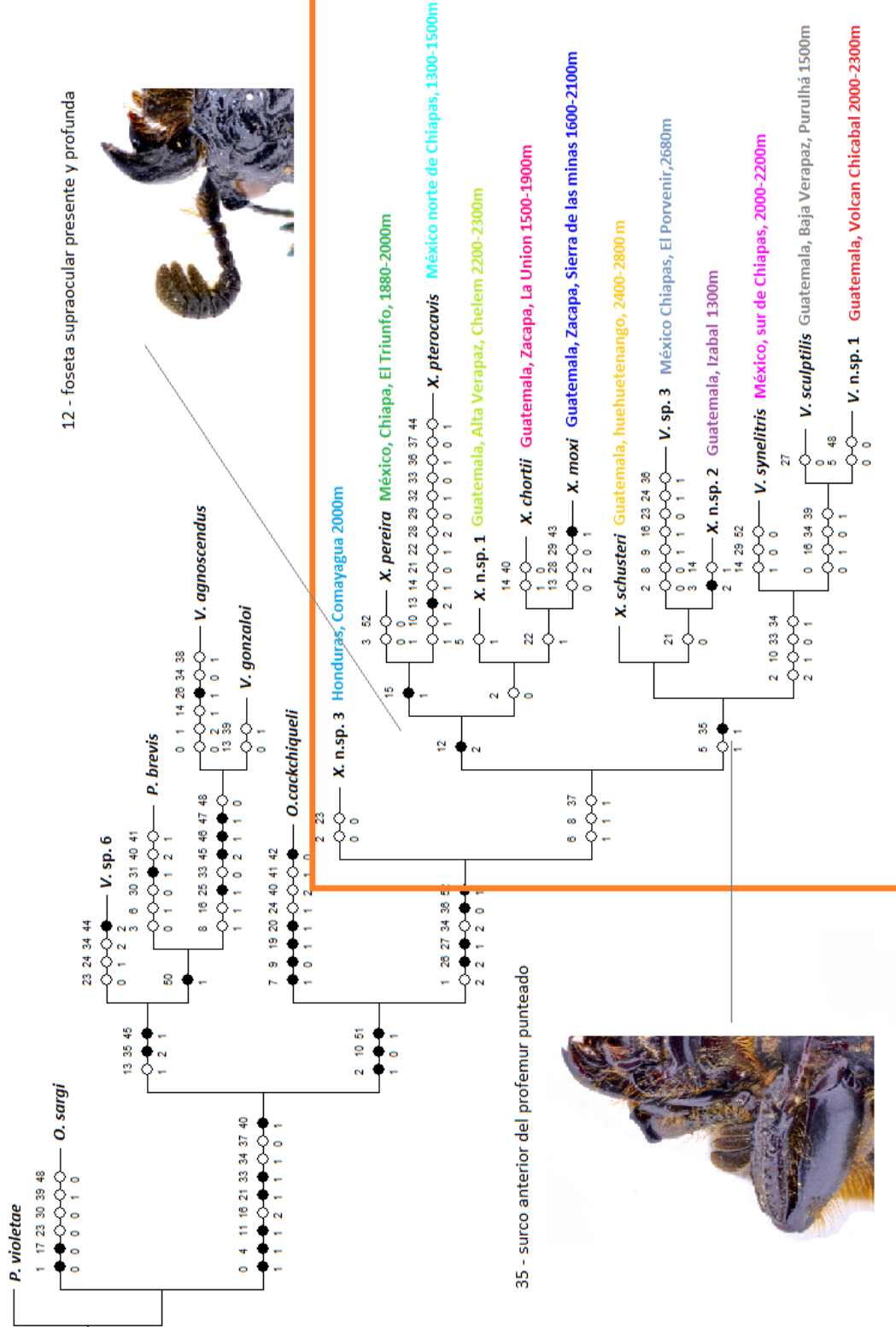


Figura 5: cladograma de *Xylopassaloides* obtenido con concavidad K = 3, caracteres y estados de carácter indicados. Caracteres numerados del 0-52. El cuadro anaranjado señala el grupo de especies que forman el género.

B. Análisis biogeográfico

Distribución *Xylopassaloides*

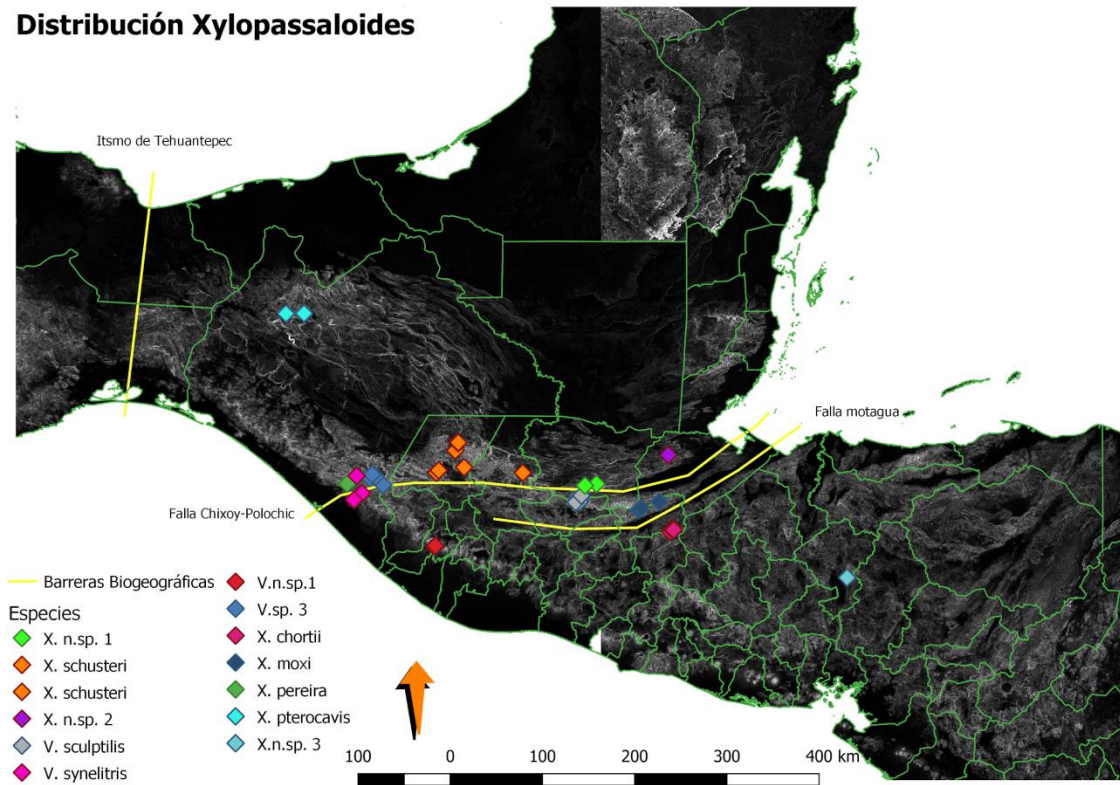


Figura 6: mapa de distribución de las especies de *Xylopassaloides* en Centroamérica Nuclear.

Xylopassaloides es un género endémico de las montañas mesoamericanas. La nueva definición del género tiene una distribución que abarca desde el sur del Istmo de Tehuantepec en México hasta Comayagua Honduras. Abarca alturas de 1300m a 2700m y habita principalmente en bosques nubosos.

Según el cladograma de la Figura 5, hay tres clados principales que representan eventos evolutivos independientes. La primera divergencia se observa en separación de la *X. n.sp.3*, proveniente de Honduras, aislada del resto de especies por las tierras bajas que se encuentran entre Comayagua y Guatemala.

El segundo clado está compuesto por las especies que originalmente formaban *Xylopassaloides*: *X. pterocavis*, *X. pereira*, ambas de Chiapas, y *X. n.sp.1*, *X. chortii* y *X. moxi* las cuales se encuentran en montañas del nororiente de Guatemala separadas entre sí por los valles del Motagua y Chixoy-Polochic.

El último grupo contiene dos clados principales, en donde *X. schusteri*, *X. sp. 3* y *X. n.sp.2* se encuentran al norte de la falla Chixoy-Polochic y *X. synelitris*, *V. n. sp. 1* y *X. sculptilis* se encuentran al sur de esta falla.

C. Redescripción del género *Xylopassaloides*

Proculini de no más de 30mm de longitud total con puntuaciones en los élitros muy marcadas.

Cabeza. Labro con borde anterior ligeramente convexo o recto. Clípeo angosto recto o casi recto, borde anterior con una muesca en el centro, irregular o recto. Sutura frontoclipeal ancha, rugosa o con puntuaciones y opaca. Fosas frontales glabras con puntuaciones irregulares y escasas. Quillas frontales bien o poco marcadas; tubérculos internos al final de las quillas frontales, pueden ser desarrollados o reducidos y poco notables, pueden o no alcanzar la sutura, estar fusionados con la sutura y sobrepasarla. Estructura mediofrontal tipo “marginatus” con ápice del cuerno fusionado. Foseta supraocular presente o ausente. Surco postocular profundo o superficial, angosto o ancho y con puntuaciones y/o pelos. Lígula con borde anterior tridentado y con una tumosidad en el diente central. Fosas laterales del mentum bien marcadas y con puntuaciones y pelos. Mandíbulas con dos dientes apicales del mismo tamaño o con dos dientes del mismo tamaño y un tercero reducido. Diente interno superior puede o no estar bifurcado. Lamelas antenales angostas.

Tórax. Pronoto con ángulos anteriores redondeados con foseta lateral con o sin puntuaciones. Proesternelo romboidal o pentagonal. Mesoesternón glabro con cicatriz mesoesternal marcada, opaca y glabra. Mesepímeron glabro o con pubescencia. metaesternón con pelos en la parte anterolateral, disco mal delimitado o delimitado con puntuaciones en el borde postero-lateral. Foseta metaesternal ancha con puntuaciones y pelos.

Patas. Profemur con surco marginal puntuado, poco marcado o ausente. Mesotibia con o sin espinas.

Elitros. Húmero y epipleura glabros. Estrias 1-4 más anchas que las interestrías; puntuaciones fuertes alargadas transversalmente, circulares o cuadrangulares. Estrias 1-5 con puntuaciones sumamente fuertes y alargadas trasnversalmente.

Alas. Reducidas, con 4 o menos nervaduras principales.

Genitalia masculina. Edeago asimétrico.

D. Cambios nomenclaturales:

De acuerdo a la filogenia de la Figura 5, Vindex es un grupo parafilético. Al recuperar a Vindex synelitris y a Vindex sculptilis, del sur del Istmo de Tehuantepec, dentro de Xylopassaloides, se hace necesario realizar los siguientes cambios nomenclaturales:

Xylopassaloides synelitris Gravelly, **Comb. Nov.**

Xylopassaloides sculptilis Bates, **Comb. Nov.**

E. Clave de identificación de adultos de *Xylopassaloides*

1. Disco metaesternal delimitado por varias puntuaciones en el borde posterolateral.....*Xylopassaloides moxi* Schuster
- 1' Disco metaesternal mal delimitado, sin puntuaciones en el borde posterolateral....2
2. Mesotibia con espinas.....3
- 2' Mesotibia sin espinas.....4
3. Pronoto con muchas puntuaciones fuertes, puntuaciones en el surco supraocular puntuaciones accesorias al surco postocular.....*X. pterocavis* Reyes-Castillo *et al.*

3'	Pronoto sin puntuaciones, surco supraocular liso, puntuaciones accesorias al surco postocular ausentes.....	X. sp. 3 (V. sp. 3 en Ariza 2018)
4.	Tubérculos internos fusionados con la sutura frontoclipeal y sobrepasandola ampliamente.....	5
4'	Tubérculos internos no fusionados con la sutura frontoclipeal.....	7
5.	Mesepímeron glabro, ápice mandibular con dos dientes del mismo tamaño.....	X. synelitris Gravely
5'	Mesepímeron pubescente, ápice mandibular con dos dientes del mismo tamaño y uno accesorio.....	6
6.	Puntuaciones de las estrías elitrales 1-4 alargadas transversalmente	X. sculptilis Bates
6'	Puntuaciones de las estrías elitrales 1-4 cuadrangulares.....	X. n. sp. 4 (V. n. sp. 1)
7.	Tubérculos internos llegan a la sutura fronto clipeal.....	8
7'	Tubérculos internos no llegan a la sutura fronto clipeal.....	10
8.	Clípeo ligeramente inclinado, frente no sobrepasa el clípeo. Honduras	X. n. sp. 3
8'	Clípeo vertical, frente sobrepasa el clípeo.....	9
9.	Esquinas anteriores del metaesternón con pubescencia que abarcan desde la mesocoxa hasta más de la mitad de la foseta lateral.....	X. chortii Schuster
9'	Esquinas anteriores del metaesternón con pubescencia que abarcan desde la mesocoxa hasta no más de la mitad de la foseta lateral.....	X. n. sp. 1
10.	Surco supraocular con puntuaciones.....	X. pereira Reyes-Castillo et al.
10'	Surco supraocular liso.....	11

11. Tubérculos internos juntos. Razón entre separación del tubérculo externo vs. separación entre ambos tubérculos internos mayor a 0.56.....**X. n. sp. 2**
- 11' Tubérculos internos separados. Razón entre separación del tubérculo externo vs. separación entre ambos tubérculos internos menor a 0.56**X. schusteri Reyes-Castillo et al.**

IV. DISCUSIÓN

A. Análisis filogenético

Xylopassaloides ha sido considerado desde 1993 como un género relacionado con *Vindex* y, a pesar de que varios estudios (Boucher 2006, Cano 2016, Ariza-Marin 2018) han demostrado que efectivamente están relacionados, no se han podido definir claramente por falta de especies en los análisis. El análisis filogenético realizado por Ariza-Marín (2018) presenta a *Vindex* como un grupo parafilético, mezclado con *Xylopassaloides pterocavis* y *Proculejus nudicostis*. Este análisis carece de más especies de ambos géneros por lo que las relaciones entre los tres géneros no son claras. Al agregar más especies de *Xylopassaloides* pudimos confirmar que *Vindex* es un grupo parafilético y que varias de las especies ahí descritas pertenecen realmente a *Xylopassaloides*.

Tradicionalmente se puede identificar *Xylopassaloides* por sus puntuaciones elitrales fuertes y alargadas transversalmente, esta característica está presente para todas las especies en las estrías 5-10, mientras que no es constante en las estrías 1-4 en donde las puntuaciones fuertes varían de forma desde circulares hasta alargadas. Esta característica es la única sinapomorfía verdadera del género, ya que la falta de pelos en la cicatriz mesoesternal es una característica compartida con muchas especies de *Vindex*, el ancho de las estrías 1-4 presenta una reversión para *V. sculptilis* (= *X. sculptilis*) y la asimetría del edeago no está presente en *X. pereira*, *V. synelitris* (= *X. synelitris*) y *X. sp. 3*.

Con estas modificaciones *Vindex* estaría conformado por tres especies descritas: *V. agnoscendus*, *V. gonzaloi* y *V. chimalapas* todas nativas del norte del istmo de Tehuantepec. Hay un aproximado de siete especies nuevas consideradas como parte de *Vindex sensu* Kaup, pero similares morfológicamente a *V. synelitris* y *V. sculptilis* por lo que probablemente forman parte de *Xylopassaloides*. Además, se recuperó *Vindex* sp. 6, propuesta por Ariza-Marin (2018), como un clado independiente, más emparentado con el género *Proculejus* que con *Vindex* y *Xylopassaloides*, a pesar de tener una distribución

al sur del istmo de Tehuantepec. Esta especie presenta características conjuntas de *Vindex*, *Xylopassaloides* y *Proculejus*, por lo que no hay claridad sobre su clasificación. Se recomienda realizar un análisis con todas las especies de *Vindex* tomando en cuenta la nueva clasificación de *Xylopassaloides* y al mismo tiempo incluir más especies de *Proculejus* para observar adecuadamente la relación de la especie con los tres géneros y establecer de forma más clara sus diferencias.

B. Análisis biogeográfico

La Figura 6 muestra que *Xylopassaloides* presenta un patrón de distribución mesoamericano de montaña, el mismo que Reyes-Castillo *et al* (1987) identificaron durante su descripción. Este patrón es compartido por otros grupos endémicos del área de Mesoamérica Nuclear como son *Proculus*, *Chondrocephalus* y *Ogyges*.

El primer evento de divergencia en el género separa la especie de Honduras, agrupando a las especies de México y Guatemala en otro clado. *Ogyges* (Cano *et al.* 2018) y *Proculus* (Schuster *et al.* 2003) muestran un patrón de distribución similar, donde el grupo de especies *O. crassulus* contiene varias especies localizadas en el norte de Honduras y *Proculus jicaquei* es la única especie del área. Las especies hondureñas parecen estar más relacionadas entre sí, lo que lleva a pensar que hay más especies de *Xylopassaloides* y otros géneros montañosos que no se conocen de allá y es necesario realizar muestreos para poder aclarar las relaciones filogenéticas y establecer las áreas de endemismo del país.

La Figura 6 nos muestra la divergencia de dos clados principales, cada uno apoyado por una sinapomorfía. Un clado está formado por las especies tradicionalmente conocidas como *Xylopassaloides*, diferenciándose por poseer el surco supraocular presente y profundo, mientras que el otro clado contiene especies tradicionalmente consideradas como *Vindex* y se caracteriza por tener el surco marginal el en profemur punteado. Esto lleva a pensar que ambos clados evolucionaron de manera independiente colonizando el mismo sistema montañoso a distintas alturas.

Dentro del clado de *Xylopassaloides* tradicionales está el clado con especies mexicanas y guatemaltecas. Las especies mexicanas presentan vicarianza en las montañas

del macizo central y en la Sierra Madre, patrón que se observa en varios taxa, mientras que las especies guatemaltecas se concentran en el noreste del país, estando al norte y el sur de las fallas Chixoy-Polochic y Motagua, por lo que estas barreras parecen ser las que llevaron a la diferenciación de las especies dentro del clado.

El clado que contiene a las especies tradicionalmente clasificadas como *Vindex* contiene dos clados con líneas evolutivas distintas y distribuidos al norte y sur de la falla Chixoy-Polochic. Las especies que se encuentran al norte presentan reducción casi completa de las alas y tubérculos internos no fusionados con la sutura frontoclipeal; mientras que las especies del sur presentan alas funcionales o no tan reducidas y tubérculos fusionados con la sutura frontoclipeal. La distribución apartada y marginal de *V. sculptilis* (= *X. sculptilis*) puede explicarse por la falta de la inclusión de otras especies de *Vindex* (ahora, *Xylopassaloides*) que se conocen para la cadena volcánica, así como otras localidades de la misma especie que se hipotetiza son realmente nuevas especies.

La separación observada entre las especies de *Xylopassaloides*, al sur, y *Vindex*, al norte del istmo de Tehuantepec, podría indicar que esta barrera juega un papel importante en la definición de los géneros con algún evento de vicarianza. Este fenómeno se observa en varios otros taxa (Halffter 1987, Morrone 2015), como en el caso de *Proculejus* y *Ogyges* (Cano *et al.* 2018).

V. CONCLUSIONES

- *Xylopassaloides* es un grupo monofilético con cuatro sinapomorfías que lo distinguen de otros géneros: puntuaciones alargadas transversalmente en las estrias elitrales 5-10; estrias 1-4 más anchas que las interestrías; cicatriz mesoesternal glabra y edeago asimétrico.
- *Xylopassaloides* está formado por 12 especies, incluyendo cuatro especies previamente clasificadas dentro de *Vindex*.
- La distribución de *Xylopassaloides* apoya la monofilia del género y refleja tres eventos evolutivos principales.
- El istmo de Tehuantepec parece ser la barrera biogeográfica que separa *Vindex* de *Xylopassaloides*.

VI. RECOMENDACIONES

- Realizar el análisis incluyendo otras especies actualmente consideradas como *Vindex* para terminar de esclarecer las relaciones entre ambos géneros.
- Incluir otras especies de *Proculejus* para poder definir las relaciones de *Vindex* sp. 6 con *Vindex*, *Proculejus* y *Xylopassaloides*.
- Incluir en el análisis *Vindex chimalapas* para poder comprobar la hipótesis de que el istmo de Tehuantepec es la barrera que separa a *Xylopassaloides* de *Vindex*.
- Realizar muestreos exhaustivos en los bosques de Honduras, ya que los patrones de distribución indican la posibilidad de especies nuevas pertenecientes a *Xylopassaloides*.
- Realizar un análisis biogeográfico conjunto de los géneros *Xylopassaloides*, *Ogyges* y *Proculus*, ya que presentan patrones de distribución similares.

VII. LITERATURA CITADA

- Ariza-Marín, E. 2018. *Revisión taxonómica y análisis filogenético del género Vindex (Coleoptera, Passalidae)*. Tesis de MSc., Instituto Nacional de Ecología, Xalapa, México.
- Bates, H. 1886. *Insecta. Coleoptera. Pectinicornia and Lamellicornia*. En: Porter RH (ed.). *Biología Centrali-Americana*. Bernard Quaritch. London. Pp. 432.
- Blackwelder, R. 1945. *Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, part 2*. *Bulletin of the United States National Museum* 185: 189–341. En: <https://repository.si.edu/handle/10088/21280>.
- Boucher, S. 2005. *Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea)*. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 41(3–4): 239–604.
- Brooks, T.; R. Mittermeier; G. da Fonseca; J. Gerlach; M. Hoffmann; J. Lamoreux; C. Mittermeier, J. Pilgrim y A. Rodriguez. 2006. *Global biodiversity conservation priorities*. *Sciences* 313(2006): 58–61.
- Butchart, S. *et al.* 2010. *Global biodiversity: indicators of recent declines*. *Science* 328(5982): 1164–1168. En: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1187512>.
- Campbell, J. y E. Brodie. 1999. *A new species of Abronia (Squamata: Anguidae) from the southeastern highlands of Guatemala*. *Herpetologica* 55:161-174.
- Campbell, J. y D. Frost. 1993. *Anguid lizards of the genus Abronia: revisionary notes on the species of Nuclear Central America and adjacent Mexico, descriptions of four additional species, with a phylogenetic hypothesis for the genus and an identification key*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 216: 1–121.
- Campbell, J.; E. Smith; J. Streicher; M. Acevedo y E. Brodie, Jr. 2010. *New salamanders (Caudata: Plethodontidae) from Guatemala, with miscellaneous notes on known*

- species*. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor 200: 1-60.
- Cano, E.B. 2014. *Ogyges* Kaup, a flightless genus of Passalidae (Coleoptera) from Mesoamerica: nine new species, a key to identify species, and a novel character to support its monophyly. *Zootaxa* 3889 (4): 451–484.
- Cano, E. 2016. *Ogyges* (Coleoptera: Passalidae) un género de las montañas de Mesoamérica: revisión taxonómica, análisis filogenético molecular y biogeografía evolutiva. Tesis de Ph.D., Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cano, E. y J. Schuster. 2009. *Beetles as indicators for forest conservation in Central America*. En: Claro, K; P.S. Oliveira y V. Rico-Gray (eds). International commission on tropical biology and natural resources. UNESCO-Encyclopedia of life support system (EOLSS), VI: 99–124.
- Cano, E.B.; J.C. Schuster y J.J. Morrone. 2018. *Phylogenetics of Ogyges Kaup and the biogeography of Nuclear Central America (Coleoptera, Passalidae)*. *ZooKeys* 737: 81-111
- Castoe, T.; J. Daza; E. Smith; M. Sasa; U. Kuch; J. Campbell; P. Chippindale y C. Parkinson. 2009. *Comparative phylogeography of pitvipers suggests a consensus of ancient Middle American highland biogeography*. *Journal of Biogeography* 36(1): 88-103.
- Chacón, J.; M. de Assis; A. Meerow y S. Renner. 2012. *From east Gondwana to Central America: historical biogeography of the Alstroemeriaceae*. *Journal of Biogeography* 39(10):1806-1818.
- Crawford, A. y E. Smith. 2005. *Cenozoic biogeography and evolution in direct-developing frogs of Central America (Leptodactylidae: Eleutherodactylus) as inferred from a phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35(3): 536-555.
- Cox, B. y P. Moore. 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. 8

- ava. ed. John Wiley & Sons. Hoboken, New Jersey. 506 págs.
- Edwards, K. 1964. *The importance of biogeography*. *Geography* 49(2): 85–97. En: http://www.jstor.org.secure.scihub.cc/stable/40565787?seq=1#page_scan_tab_contents.
- Flores, O. y I. Goyenechea. 2001. *A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search of the lost pattern*. En: Johnson J.; R. Webb; O. Flores-Villela (eds), *Mesoamerican Herpetology: Systematic, Zoogeography and conservation*. The University of Texas, El Paso, Texas. Pp 171–181.
- Goloboff, P. 1993. *Estimating character weights during tree search*. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P.; J. Farris y K. Nixon. 2008. *TNT (Tree analysis using New Technology)*. Versión 1.5. Will Henning Society, New York. [Programa informático en línea] Disponible desde internet en: <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/> [acceso 3 de julio 2018] TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (2008): 774-786.
- Gravely, F. 1918. *A contribution towards the revision of the Passalidae of the World*. *Memoirs of the Indian Museum* VII(1):1–143.
- Gutierrez-Garcia, T. y E. Vazquez-Dominguez. 2013. *Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America*. *Quaternary Science Reviews* 79:311–324.
- Gutiérrez-Velázquez, A; O. Rojas-Soto; P. Reyes-Castillo y G. Halffter. 2013. *The classic theory of Mexican Transition Zone revisited: the distributional congruence patterns of Passalidae (Coleoptera)*. *Invertebrate Systematics* 27(3): 282–293.
- Halffter, G. 1987. *Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America*. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Hasbún, C.; A. Gómez; G. Köhler y D.H. Lunt. 2005. *Mitochondrial DNA phylogeography of the Mesoamerican spiny-tailed lizards (*Ctenosaura**

- quinquecarinata* complex): *historical biogeography, species status and conservation*.
Molecular Ecology 14: 3095-3107.
- Hincks, W. y Dibb, Jr. 1935. Coleopterorum catalogus. Pars 142: Passalidae, part 2. Junk:
The Hague.
- Hincks, W. y Dibb, Jr. 1958. Coleopterorum Catalogus Supplementa Pars 142:
Passalidae. Junk: The Hague.
- Huggett R. 2004. *Fundamentals of biogeography*, 2da ed. Routledge, New york. En:
<http://www.univpgri-palembang.ac.id/perpus-fkip/Perpustakaan/Geography/Biogeography/Biogeography.pdf>.
- Iturralde-Vinent, M. 2006. *El origen paleogeográfico de la biota de Guatemala*. En:
Cano EB (ed), Biodiversidad de Guatemala, Vol. I. Universidad del Valle de
Guatemala, Guatemala, Pp 1–6.
- Kaup, J. 1868a. *Prodromus zu einer Monographie der Passaliden*. Coleopterologische
Hefte 3: 4-32.
- Kaup, J. 1868b. *Prodromus zu einer Monographie der Passaliden*. Coleopterologische
Hefte 4: 1-31.
- Kaup, J. 1869. *Prodromus zu einer Monographie der Passaliden*. Coleopterologische
Hefte 5: 1-40.
- Kaup, J. 1871. *Monographie der Passaliden*. Berliner Entomologischen Zeitschrift
Jabrgang 15: 1–125. Available at:
[https://play.google.com/books/reader?id=79UgAQAAMAAJ&printsec=frontcover
&output=reader&hl=en&pg=GBS.PA78](https://play.google.com/books/reader?id=79UgAQAAMAAJ&printsec=frontcover&output=reader&hl=en&pg=GBS.PA78).
- Kuwert A. 1891. *Systematische uebersicht der passaliden-arten und gattungen*.
Deutsche Entomologische Zeitschrift 1: 161–192.
- Kuwert A. 1896. *Die Passaliden dichotomisch bearbeitet*. Novitates Zoologicae 3: 209–
235.

- Kuwert A. 1898. *Die Passaliden dichotomisch bearbeitet*. Novitates Zoologicae. London. 5: 1–730. Available at: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/22556>.
- Leach, W. 1815. *Bibliography of entomology*. En: *Edinburgh Encyclopedia*: 57–127.
- Macarthur, R. y E. Wilson. n.d. *The theory of island biogeography*. En: https://books.google.com.gt/books?hl=es&lr=&id=YBDWCgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR7&dq=biogeography&ots=czomj242MO&sig=J51BVwFK2A5XhVrpJlA461XhVqs&redir_esc=y#v=onepage&q=biogeography&f=false.
- MacVean, C. y J. Schuster. 1981. *Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and pleistocene dispersal on the volcanic chain of northern Central America*. Biotropica 13(1): 29–38.
- McNab, B. 1994. *Energy conservation and the evolution of flightlessness in birds*. The American Naturalist 144(4): 628–642.
- Micó, E.; B. Gómez y E. Galante. 2006. *The Mesoamerican genus Yaaxkumukia: biogeography and description of new species (Coleoptera: Rutelidae)*. Annals of the Entomological Society of America 99: 1-6.
- Monzón, J.; A. Bailey y J. Schuster. 2000. *Los escarabajos (Cerambycidae y Scarabaeoidea) como indicadores para establecer prioridades en la conservación de bosques nubosos de Guatemala*. Revista Universidad del Valle de Guatemala 10: 13–16.
- Morrone, J. 2015. *Halffter's Mexican Transition Zone (1962–2014), cenocrons and evolutionary biogeography*. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Reserch, 53: 249-257.
- Reyes-Castillo, P. 1970. *Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos: géneros americanos*. Folia entomológica mexicana 20–22: 1–240.
- Reyes-Castillo, P. y C. Castillo. 1993. *Coleópteros pasálidos*. En: Luna I, Llorente J (eds). Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México., Universidad Nacional Autónoma de México: México D.F.: 289–

305.

- Reyes-Castillo, P.; C. Fonseca y C. Castillo. 1987. *Descripción de un nuevo género mesoamericano de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia)*. Folia Entomológica Mexicana. 73: 47-67.
- Reyes-Castillo, P. y C. Fonseca. 2004. *Synopsis on Passalidae family (Coleoptera: Scarabaeoidea) of Brazil with description of a new species of Veturius Kaup, 1871*. Zootaxa 789: 1–26. En: http://s3.amazonaws.com/academia.edu.documents/40853224/Fonseca___Reyes-Castillo_2004_Synopsis_on_Passalidae_family_Coleoptera_Scarabaeoidea_of_Brazil.pdf?AWSAccessKeyId=AKIAIWOWYYGZ2Y53UL3A&Expires=1490924077&Signature=dHg%2FN8kxYcLHMJ8KADS6KTyF6Lg%3D&re.
- Reyes-Castillo, P. y M. Jarman. 1983. *Disturbance sounds of adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): structure and functional aspects*. Annals of the Entomological Society of America 76(1): 6–22.
- Rodríguez, C. y N. Asquith (eds). 2005. *Mesoamérica hotspot : Northern Mesoamerica briefing book*. Conservation International: Rio de Janeiro. Pp 87.
- Rovito, S.; C. Vázquez-Almazán; T. Papenfuss; G. Parra-Olea y D. Wake. 2015. *Biogeography and evolution of Central American cloud forest salamanders (Caudata: Plethodontidae: Cryptotriton), with the description of a new species*. Zoological Journal of the Linnean Society 175: 150–166.
- Schuster, J. 1975. *A comparative study of copulation in Passalidae (Coleoptera): new positions for beetles*. The Coleopterists' Bulletin 29(2): 75–81. En: <http://www.jstor.org/stable/10.2307/3999780>.
- Schuster, J. 1983. *Acoustical signals of Passalid beetles: complex repertoires*. Florida Entomologist 66(4): 486–496.
- Schuster, J. 1992. *Passalidae: state of larval taxonomy with description of new world species*. Florida Entomologist 75(3): 357–369.

- Schuster, J. 1993. *Xylopassaloides* (Coleoptera: Passalidae) in mesoamerica: relations, distribution and new species. Florida Entomologist 76(1): 114–119.
- Schuster, J. 1998. *Chemical prospecting: an evolutionary-biogeographical approach—Mesoamerican cloud forests as an example*. Pure and Applied Chemistry 70(11): 1–5.
- Schuster, J. y P. Reyes-Castillo. 1981. *New World genera of Passalidae (Coleoptera): a revision of larvae*. Annales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 25: 79–116.
- Schuster, J. y P. Reyes-Castillo. 1990. *Coleoptera, passalidae: Ogyges Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña*. Acta Zoológica Mexicana 40: 1–49. En: <http://digitalcommons.unl.edu/entomologyother>.
- Schuster, J. y L. Schuster. 1997. *Evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera)*. En: Jae CC, Bernard JC (eds). The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids. Cambridge University Press, Cambridge. 260–269.
- Schuster, J; E. Cano y C. Cardona. 2000. *Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores*. Acta Zoológica Mexicana 209: 197–209.
- Schuster, J.; E. Cano y P. Reyes-Castillo. 2003. *Proculus, giant Latin-American passalids: revision, phylogeny and biogeography*. Acta Zoológica Mexicana 90: 281–306.
- Schuster, J. y E. Cano. 2005. *La distribución mesoamericana de montaña: síntesis de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear*. En: Llorente J, Morrone J (eds). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y trópicos afines. Facultad de Ciencias, UNAM: México D.F.: 257–268.
- Schuster, J. y E. Cano. 2006. *What can Scarabaeoidea contribute to the knowledge of the biogeography of Guatemala?* The Coleopterist's Bulletin 5: 57–70.

Schuster, J. y E. Cano. 2008. *Key to american genera of Passalidae*. University of Nebraska State Museum. Disponible en: <http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Passalidae/Passalidae-Key/Passalidae-key.pdf>. [Consultado el 5/3/2018]

Sokolov, I. y D. Kavanaugh. 2014. *The integripennis species group of Geocharidius Jeannel, 1963 (Carabidae, Bembidiini, Anillina) from Nuclear Central America: a taxonomic review with notes about biogeography and speciation*. ZooKeys 443: 61–118.

GUATEMALA, Huehuetenango, Barillas, Laguna Maxbal, 27 julio 2000, bosque nuboso, 1300 m, E. Cano (6 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Barillas, Camino entre Nuevo San Mateo y San Juan Las Milpas, cerca de la Laguna Maxbal, 28-30 mayo 1998, bosque nuboso, E. Cano (2 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Mnt. S. de Yalombojoch, camino a Bulej. 1800 m, 5 abril 1996, bosque nuboso E. Cano (2 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Sna Francisco, Finca San Francisco, 21 septiembre 1998, C. Bailey y J. Mozon (2 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Nentón, Montaña al sur de Yalambojoch, 22 julio 1996, bosque nuboso, P. Lucas leg (2 UVGC)

Oileus sargi (Kaup) (34) MÉXICO, Chiapas, Motozintla, SNN, 1850m 29 junio 1986, R. Perez (3 UVGC); MÉXICO, Chiapas, Motozintla, entre B. Bonito y Benito Juárez, 18 octubre 1997, 15°18.05N 092°23.05W., Col. J. Schuster, C. Cardona, E. Cano y J. Mozon, 2200m. (8 UVGC); EL SALVADOR, Cerro Montecristo, Trifinio, Hda. Montecristo, 12-13 octubre 1996, 2100m, J.Schuster (2 UVGC); GUATEMALA, San Marcos, La Fraternidad, 1990m., agosto 1996, J.Monzón, cloud forest UV+Hg. (2 UVGC); GUATEMALA, San Marcos, La Reforma, Finca Dos Marías, 1800m., 27 marzo 1998, 15°04.57N 089°28.58W, J. Mozon y C. Bailey (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, above La Unión, 22 diciembre 1995, 1480m., J.C.Schuster, bosque nuboso (3 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, al este La Unión, 28 marzo 1988, 1475m., J.C.Schuster (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, above Jones, 16-18 abril 1992, J.C.Schuster (4 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, km. 156 toad to Coban, mayo 1991 (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulaha, Hotel PMQ, 19 julio 1988. R. Perez (2 UVGC), GUATEMALA, Huehuetenango, Cuilco, Arriba de Peña roja, 2300m 20 julio 1998, E. Cano y J. Mozon (1 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, 2 Km Norte de Bulej, 2000m, 25 julio 2000, j. Mozon (1 UVGC); GUATEMALA, Escuintla, Finca El Rosario, V.H. Volcán de Agua, 15-17 septiembre 1988, 1720m, J.C. Schuster (1 UVGC); GUATEMALA, Guatemala, Cerro Alux, agosto 1992, J. Mozon (1 UVGC); GUATEMALA, Guatemala, Jiladura, 10 marzo 1991, Maciala (1 UVGC); GUATEMALA, Quetzaltenango, 23 febrero 1977, C. MacVean (1 UVGC) GUATEMALA, 14 marzo 1984, A. Collado (1 UVGC);

***Ogyges cakchiqueli* Schuster y Reyes-Castillo** (14). GUATEMALA, Huehuetenango, Montaña Cuilco, 2000 m., Cloud Forest, 1996, M. Acevedo (4 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Montaña Cuilco, Arriba de El Paraíso, 2100 m., Cloud Forest, 9 marzo 1996, Enio B. Cano (6 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Cuilco, Arriba de Peña Roja, 2300 m., 20 julio 1998, Enio B. Cano y José Monzón (3 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Todos Santos Cuchumatán, Camino Max Río Ocho, 2850 m., 14 septiembre 2008, 15.505477 -91.643826, Col. Monzón y Anderson (1 UVGC).

***Proculejus brevis* (Truqui)** (3) MÉXICO, Oaxaca, carretera Llano de las Flores, Cerro Pelón, km. 129, 17°26'38"N 96°31'11"W, 2855M. 20 septiembre 1998, E.N. Smith Conens, 9938 (1 UVGC); MÉXICO, 9 km. E. Cerro Pelón, Oaxaca, 26 febrero 1984, 2179m., Bosque Pino Encino P. Reyes ♂□ (1 UVGC); MÉXICO, 10km. NE. Cerro Peolón, Oaxaca, 20 febrero 1984, 1970m., Bosque Pino Encino, P. Reyes, ♀□ (1 UVGC).

***Vindex agnoscendus* Percheron** (16) MÉXICO, Oaxaca, Jaltianguis, 2700m, 31 julio 1977, madera de encino, J. Hendrichs (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, km 85 Hwy 175, al norte de Oaxaca, 4000m, 22 mayo 1969. J.E.H. Martin. (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, Tuxtepec km 91 hwy 175, 4000m, 3 diciembre 1968 (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, 10 min Este de Santos Reyes Papalo, 3-4 agosto 1975, T.W. Taylos y P.H. Sullivan (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, N de ciudad de Oaxaca Hwy 175, 75km S, Valle nacional, 2 mayo 85 (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, 15.9 km de Villa Capalalpan de Mendez, 2255m, 22 junio 1980, G. Quinteros (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, 1.8km N de llano de las flores, 2785m, 28 febrero 84, P. Reyes (1 UVGC); MÉXICO, Oaxaca, camino llano de las flores km 129, 17°26'38"N 96°31'11"W, 2855m, 20 septiembre 1998, E.N. Smith (8, UVGC)

***Vindex gonzaloi* Reyes-Castillo** (2) MÉXICO, Sierra Madre, Carretera Pto. Gallo, 2360m, 19 septiembre 1977, E.N. Smith (1 UVGC); MÉXICO, Omiltemi, Guerrero, 11 abril 1963, A. Barrera, A. Martinez, G. Halffter (1 UVGC).

***Vindex synelitris* Gravely** (11). MÉXICO, Chiapas, mun. Motozintla, entre B. Bonito y Bento Juárez 13 octubre 1997 15°18.05n 092°23.05w. Col. J. Schuster, C. Cardona,

E.Cano y J. Monzón, 2200m (7 UVGC); MÉXICO, Chiapas 30 min, N. of Huixtla #PS-1 17 mayo 1983 J.C. Schuster (1 UVGC); MÉXICO: Res. El Triunfo, Joltenango de Corzo. Edo. Chiapas. 8-9 marzo 1987 2000m A. Luis, Col. Bosq.mesof.mont (1 UVGC); MÉXICO, Chiapas, Municipio El Porvenir Between El Porvenir y Siltepeq N. slope Cerro Malé, 2134-2743 m. 19 septiembre 1976 D.E. & J.A. Breedlove Cal. Acad. Sci. Coll. (1 UVGC); MÉXICO. Chis. Margaritas Lucha Camp. 28 junio 1986 R. Pérez (1 UVGC).

***Vindex sculptilis* Bates** (28) GUATEMALA, Biotopo del Quetzal, 25 julio 1987 14:07 tronco podrido, E. Cano (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, 8km S Purulhá, 1660m, 21 mayo 1991, H&A Howden (1 UVGC); GUATEMALA, Alta Verapaz, Purulhá, Biotopo del Quetzal, Cerro Quisis, 16 septiembre 2001, Bosque nuboso, 1700-1900m. tronco podrido, Transecto #2, V. Ríos, R. Ávila & L. Benítez (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulhá, 9-15 marzo 1996, E. Kepfer (2 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Biotopo, 17 marzo 1990, J.E. Schuster (10 UVGC); GUATEMALA, B. Verapaz, Purulhá, Hotel MPQ, 19 diciembre 1988, R. Pérez (2 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulhá, Biotopin ±1500m. 15799002 E 1683858 N junio-julio 1998, Cristina Bailey, José Monzón (3 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulhá, marzo 1996, F. Rivera (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, 7 km NE Purulhá, 1500m. 1 junio 1991, H&A Howden (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulhá, 3 mayo 2001, Col. S. Hidalgo (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulhá, 9-10 marzo 1996, E. Kepfer (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, 17 abril 1993, J. Nunez (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Purulhá, Biotopo, 5 agosto 1988, J. Schuster #VL (3 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, 4 km SW Purulhá, 1600m., 29 noviembre 1991, leg R. Baranowski (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, nr. Purulhá, 12 noviembre 1977, M. Dix #IA-1 (1 UVGC); GUATEMALA, Baja Verapaz, Este de Purulhá, 5-6 abril 1992, #WOX, J.C. Schuster (1 UVGC)

***Vindex* sp. 3** (10) MÉXICO, Chiapas, El Porvenir, Las Salvias, 24 julio 2002, J. López (1 UVGC); MÉXICO, Chiapas, 1.5mi W de El Porvenir 2680m, 16 octubre 1997, A. Gillogly (7 UVGC), MÉXICO, Chiapas, El Porvenir, entre El Porvenir y Siltepec,

pendiente N cerro Malé, 2131-2743m, 19 septiembre 76, D.E. y J.A. Breedlove (1 UVGC); MÉXICO, Chiapas, Motozintla, Cambil, 13 octubre 2002, E. Chambé. (1 UVGC).

***Vindex* sp. 6** (12) GUATEMALA, Quetzaltenango, San Martín Sacatepequez, Vol Chicabal, 4 abril 2002, Col. M. Maldonado (4 UVGC); GUATEMALA, Quetzaltenango, Volcán Chicabal, 2800m., 20 abril 2002, E.Cano (1 UVGC); GUATEMALA, Volcán Santa María, abril 2003, Col Igor Pivotti (1 UVGC); GUATEMALA, Quetzaltenango, San Martin Sacatepequez, Volcán Chicabal, 2900m., bosque nuboso, 20 abril 2001, En tronco Podrido de aliso, M. Maldonado (1 UVGC); GUATEMALA, Quetzaltenango, Volcán Chicabal (4 UVGC); GUATEMALA, Quetzaltenango, Volcán Chicabal, 5 septiembre 2003, 2500-2800m. (1 UVGC).

***Vindex* n. sp. 1** (3) GUATEMALA, Quetzaltenango, volcán Chicabal 14.76956 N 91.66248 W 2000m 4 septiembre 2016 C. Rivera (2 UVGC); Guatemala, Quetzaltenango, volcán Chicabal 17.77600 N 91.65366 W 2359m 4 septiembre 2016 C. Rivera.

***Xylopassaloides pterocavis* Reyes-Castillo Fonseca y Castillo** (2) MÉXICO, Chiapas, El Bosque, Finca Trinidad, 1450m, 4 septiembre 1981 P. Reyes-Castillo. (1 Paratipo UVGC) México, Chiapas, Mirador el Caminero on hw 195, 27 junio 1990 R. Turnbow (1 UVGC).

***Xylopassaloides pereira* Reyes-Castillo Fonseca y Castillo** (1) MÉXICO, Chiapas, Reserva “El Triunfo”, 23 agosto 1996, E. Gómez y Gómez (1 UVGC).

***Xylopassaloides chortii* Schuster** (13) GUATEMALA, Zacapa 5km Norte La Unión 6 junio 1991 José Monzón. (1 Topotipo UVGC); GUATEMALA, Zacapa, above La Unión. 22 diciembre 1995, 1480m. E.B. Cano #2 Bosque nuboso (2 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, above La Unión. 22 diciembre 1995, 1480m. J.C. Schuster Palo#2 Bosque nuboso (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa Sierra del Merendón, lado norte, Cerro del Mico, Bosque nuboso 1500m 7 junio 1991 Colector Eric Smith Colección J. Monzón (3 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, above La Unión. 22 diciembre 1995, 1480m. E.B. Cano #9 Bosque nuboso (1 Topotipo UVGC); Guatemala,

Sacatepequez Finca Pastores 20 febrero 1992; talvez arriba de la Union Zacapa H. Macooh (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa La Unión 1500 m 14.945161N -89.27663W 18 abril 2009 E. Cano (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, above La Unión, 22 diciembre 1995, 1480M. Schuster, Bosque nuboso, Palo #4 (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, La Unión, 2 mayo 2009, 1450m., J. Monzón (1 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, La Unión, 2km Norte, 23-24 mayo 1993, J. Monzón, 1400m. (1 UVGC).

Xylopassaloides schusteri **Reyes-Castillo Fonseca y Castillo** (20) GUATEMALA, Huehuetenango 5.5km E. San Mateo, 8 noviembre 1991, Col. Thompson, 2440m., ♀□ (2 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Fca. San Luis, 8km. al NE de Sta. Eulalia, 2490m. julio 1944, J.C. Schuster (1 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Chiantla, Magdalena, 2600m. 26 abril 2011, Camposeco y Monzón (1 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Chiantla, Magdalena, Bosque Abies, 2768m., 25 abril 2011, 15.5588500 - 91.3662500, Camposeco y Monzón (2 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Todos Santos, Villa Alicia, 2450m., 9-10 mayo 2002, Col. A.C. Bailey (9 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Soloma, 6 julio 1977, J.S. Schuster, #HL, ♀□ (1 UVGC); GUATEMALA, Quiché, Uspantán, lado norte de la montaña de Laj CHimel, 1600-2100m., 20 julio 1997, Rufino Pinula, Bosque nuboso (2 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Fca. San Luis a 8km. NE de Sta. Eulalia, 2375m., julio 1994, J.C.Schuster (1 UVGC); GUATEMALA, Huehuetenango, Todos Santos Cuchumatanes, Camino Max. Río Ocho, 2850m., 15.505477 - 91.643826, Col Monzón y Anderson (1 UVGC).

Xylopassaloides moxi **Schuster** (9) GUATEMALA, Zcapa, above San Lorenzo, 1-16 abril 1993, #EER-B 59, E.Cano (7 UVGC); GUATEMALA, Zacapa, 8km. NE San Lorenzo, 2100m., Sierra de las Minas, 7 julio 1986, J.M. Campbell (1 UVGC); GUATEMALA, Izabal, near Río Zarco, above El Arenal #EER-C 11-20 abril 1993, Col. Enio Cano (1 UVGC)

Xylopassaloides n.sp. **1** (6) GUATEMALA, Alta Verapaz, Tukurú, Monte Yalijux, Monte Nebular, 2200-2300m., 22 marzo 1989, J.Monzón (2 UVGC); GUATEMALA, Alta Verapaz, Tucúm, Chelem Ha 2200-2300m., Mt. Yalijux, Bosque Nebular, 3 mayo 1989, G. Ibarra (2 UVGC); GUATEMALA, Alta Verapaz, Tucúm, Chelem Ha 2200-

2300m., Mt. Yalijux, Bosque Nebular, 22 marzo 1989, G. Ibarra (2 UVGC); GUATEMALA, Alta Verapaz, Municipio de San Juan Chamelco, Campamento El Quetzal, Aprox. 1 hora carro y 3 horas a pie de S.J. Chamelco, junio 1998, J.C. Schuster (1 UVGC).

Xylopassaloides n.sp. 2 (1) GUATEMALA, Izabal, Sexan, mayo 1989 (1 UVGC).

Xylopassaloides n.sp. 3 (1) HONDURAS, Comayagua, Cerro Copetón, 2000m., PN Montaña de Comayagua N14°27'30" w87°32'46", 26 abril 2000, RD Cave (1 UVGC).