

La ecología de la degradación de la madera por escarabajos Passalidae (Coleoptera): simbiosis y efectos sobre el comportamiento

Enio B. Cano & Jack C. Schuster,

Laboratorio de Entomología Sistemática, Instituto de Investigaciones, Universidad del Valle de Guatemala
ecano@uvg.edu.gt

Introducción

Los pasálidos (Coleoptera: Passalidae) son escarabajos negros (los adultos inmaduros (tenerales) son rojizos y unas pocas especies presentan áreas rojizas cuando son maduros), relativamente grandes (13-80mm), que viven en grupos familiares con traslape de generaciones en sistemas de túneles dentro de troncos en proceso de descomposición. Una especie, *Ptichopus angulatus* Perch., vive exclusivamente en las cámaras de desperdicios de las hormigas o zompopos del género *Atta* (Hendrichs y Reyes-Castillo 1963, Schuster 1984). Otras especies han sido encontradas ocasionalmente en otros tipos de hábitats.

Unas pocas especies viven entre los detritos de los rizomas de helechos epifíticos (e.g. *Ceracupes arrowi* Heller; Johki y Kon 1986, 1989), en detritos de madera producidos por otros organismos (*Ceracupes fronticornis* Westwood; Araya et al. 1997), o en la interfase entre el tronco podrido y el suelo (e.g. *Taeniocerus* spp., Kon y Johki 1987, Kon y Araya 1992; *Ophrygonius uedai* Kon & Johki, Kon et al. 2002). Otras se han encontrado ocasionalmente en bromelias epifíticas (e.g. *Passalus dubitans* (Kuwert), Luederwaldt 1931; *Popilius lenzi* Kuwert, Gómez 1977), en cormos de bambú (*Leptaulax bicolor* F., Kon y Araya 1991), en materia orgánica en descomposición (e.g. *Passalus punctatissimus* Esch., en calabazas, *Passalus punctiger* Lep. & Serv., en heces secas de ganado vacuno (Luederwaldt 1931) y *Veturius paraensis* Lued., en hojas descompuestas de *Mauritia* sp. (Ribeiro y Fonseca 1991)), en nidos de termitas (e.g. *Veturius transversus* (Dalman) con *Anoplotermes* sp., Costa y Vanin 2010), y restos de pasálidos se han encontrado hasta en cuevas con colonias de los "pájaros aceitosos" o "guácharos", *Steatornis caripensis* Humbolt (Schuster 1978).

Se conocen unas 930 especies (Boucher 2005) distribuidas en los trópicos del mundo, con algunas especies que llegan al norte hasta Estados Unidos, Canadá y Japón y otras muy al sur en Uruguay, Argentina y Tasmania (Schuster 1978). Los fósiles son muy escasos, con solo dos especies conocidas: *Passalus indormitus* Cockerell, del Oligoceno (23-34 millones de años) de Oregon (Reyes-Castillo 1977) y *Macrolinus sinicus* (Hong) del Mioceno (6-23 millones de años) de Shanwang al este de China (Zhang 1989).

Casi todas las especies de pasálidos completan su ciclo biológico y se alimentan de madera en varios grados de descomposición (saproxilofagia), contribuyendo con ello al

reciclaje de nutrientes (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Junto con otros coleópteros saproxilófagos son los responsables primarios del rompimiento mecánico del material leñoso y secundariamente del rompimiento de las moléculas de celulosa, hemicelulosa y probablemente de lignina, a través de las relaciones simbióticas con una pléyade de microorganismos, entre hongos, bacterias y protozoos, contribuyendo así a la formación y humificación del suelo.

En este trabajo revisamos algunos factores conductuales, microbiológicos y anatómicos de los Passalidae, que inciden en el proceso de transformación de la madera en descomposición para ser finalmente incorporada al suelo del bosque.

El comportamiento de los pasálidos

Los pasálidos parecen ser monógamos. La pareja de adultos reproductivos construye, mantiene y defiende el sistema de túneles donde depositan sus huevos y mantienen a la progenie (Figura 1). De acuerdo a Schuster y Schuster (1997) la dependencia de los inmaduros permite el traslape de generaciones en un sistema de galerías del grupo familiar, debido a que los adultos tenerales necesitan de ocho a 10 semanas para llegar a estar completamente esclerotizados, aunque no sean completamente reproductivos. El cortejo se ha descrito para *Odontotaenius disjunctus* (Ill.), *O. striatopunctatus* (Perch.), *O. zodiacus* (Truqui), *Passalus punctiger* Lep. & Serv., *P. affinis* (Perch.) (Schuster 1975) y *H. topicus* (Perch.) (Valenzuela y Castillo 1984) y la cópula ocurre generalmente dentro del tronco donde posteriormente en nidos especiales construidos por la pareja y aprovisionados con madera fina masticada, se depositan de dos a cuatro (a veces seis) huevos al día (Schuster y Schuster 1997). El proceso de oviposición puede extenderse hasta durante 10 semanas, con lo que el total de huevos en un nido puede ser de 20-35 (Schuster y Schuster 1997), excepcionalmente 542 como en *Passalus interstitialis* Esch. (Morón et al. 1988). Sin embargo, el número de larvas, pupas y adultos tenerales presentes en un sistema de túneles es usualmente bajo, se presume que se deba a las tendencias canibalísticas de la larva (Schuster y Schuster 1997). El ciclo de vida desde la eclosión hasta el adulto teneral, toma de dos meses y medio hasta tres meses (Schuster y Schuster 1997). En un sistema de túneles de un grupo familiar se puede encontrar todos los estados, huevos, larvas, prepupas, pupas, los padres adultos y los adultos tenerales. Los adultos tenerales colaboran con sus padres y hermanos, asistiendo a

las prepupas en la construcción de la cámara pupal y cooperando con los adultos en la reparación de las cámaras pupales (Schuster y Schuster 1997, Valenzuela 1993, Reyes-Castillo y Halffter 1984).

Los tres estados larvales se alimentan de madera previamente masticada por los adultos y de las deyecciones de los adultos (Schuster y Schuster 1997, Valenzuela 1992). La mezcla de detritos y material fecal es reingerido tanto por las larvas como por los adultos. Mason y Odum (1969) demostraron que larvas y adultos son altamente dependientes de la reingestión de material fecal, enriquecido por la actividad degradadora de los microorganismos simbioses, por lo cual Matson y Odum (1969) lo consideraron como un "rumen externo". De acuerdo a Gray (1946) los pasálidos producen dos tamaños de pulpa de madera, grandes (a veces del tamaño de un "centavo") cuando comienzan una nueva galería o cuando necesitan agrandar el túnel rápidamente y finas que se usan en la alimentación de los juveniles.

Reyes-Castillo y Jarman (1981) determinaron la fuerza mandibular de 11 especies de Passalidae, incluyendo especies africanas y neotropicales. Ellos encontraron que la fuerza ejercida por las mandíbulas de los adultos es directamente proporcional

a la masa del individuo y que, comparado con las larvas, los adultos ejercen una fuerza mandibular casi 10 veces mayor que la de la larva del tercer estadio. Posteriormente, Jarman y Reyes-Castillo (1985) encontraron que no existe diferencia en la fuerza mandibular entre machos y hembras del mismo grupo familiar, que la fuerza ejercida por los adultos tenerales es intermedia entre la larva y el adulto reproductivo y que la fuerza de las larvas de Passalidae es mucho menor que la fuerza mandibular de las larvas solitarias de Scarabaeidae ("gallinas ciegas"). Las larvas de Passalidae son incapaces de destruir la madera y se alimentan de las partículas y heces dejadas por los padres (Valenzuela 1992, Schuster y Schuster 1997, Gray 1946, Mason y Odum 1969). Así, la escasa fuerza mandibular de las larvas de Passalidae estaría facilitando el comportamiento subsocial, ya que no pueden proveerse de alimento por sí mismas a partir de la madera, lo que las hace depender de los adultos (Jarman y Reyes-Castillo 1985).

De acuerdo a Park (1937), los adultos, bajo condiciones estables, pueden estar activos indistintamente a través de las 24 horas del día y según Schuster y Schuster (1997) pueden vivir unos dos años en la naturaleza y hasta cinco años en cautiverio.

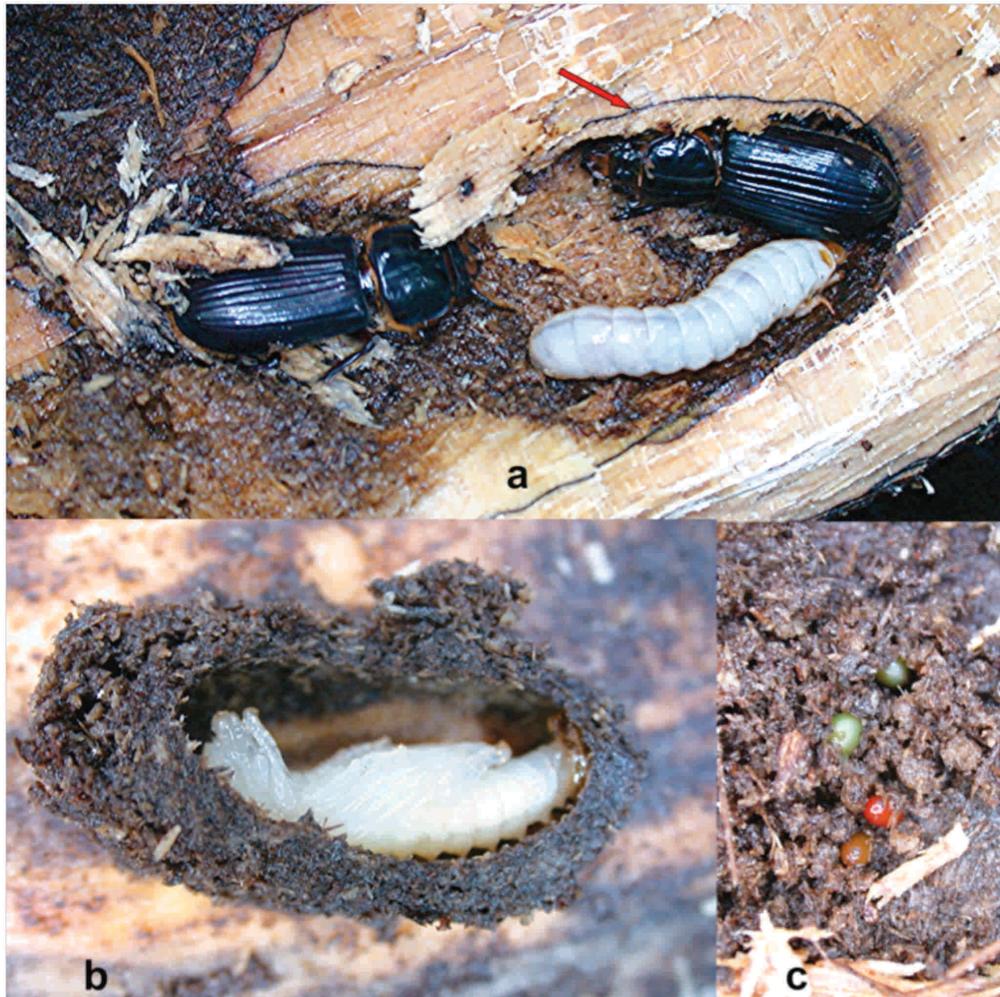


Figura 1. Colonia de escarabajos Passalidae. La línea roja señala el límite de digestión de la madera por una especie de hongo. Note la forma que sigue la galería excavada por los escarabajos. **a.** Pareja de adultos maduros y una larva del tercer estadio **b.** Pupa en su cámara pupal formada de "frass" **c.** Huevos entre "frass". Cuando están recién puestos son rojos, los intermedios son anaranjados y los más desarrollados son verdes.

Dispersión y colonización de troncos

Las especies cuyo hábitat es de larga duración o abundante, usualmente no son buenos dispersándose, comparados con las especies cuyo hábitat es más escaso o efímero (Grove 2002). Pocos estudios se han enfocado en la habilidad de dispersión de los escarabajos Passalidae, cuyo hábitat se considera estable (larga duración y relativamente abundante). Schuster y Schuster (1997) señalan un período de migración al inicio de la temporada de lluvias en el Neotrópico (abril-mayo), aunque individuos caminando o volando pueden encontrarse a lo largo de todo el año. Bührnheim y Aguiar (1995) en Manaus, Brasil, recolectaron pasálidos en trampas de luz de mercurio durante dos años, y encontraron que las especies volaron durante todo el año, con un ligero aumento en la abundancia de algunas especies entre los meses de abril a mayo y de septiembre a diciembre. El Passalini *Spasalus crenatus* MacLeay, de la isla de Puerto Rico, presenta una tendencia muy fuerte a colonizar troncos localizados a solo 6 m del punto de liberación (Galindo-Cardona et al. 2007). En un experimento entre bosques y áreas abiertas Jackson et al. (2009) encontraron que la tasa de desplazamiento cursorial, la velocidad y la linealidad de *O. disjunctus* fueron mayores en el bosque, con una mayor tendencia a desplazarse durante el día. Jackson et al. (2009) encontraron una distancia promedio de 11.6 m para la colonización de nuevos troncos, con un pico de dispersión en primavera y otro en otoño. Así, parece que los pasálidos presentan poca vagilidad por locomoción.

¿Qué tan disponibles y abundantes son los troncos podridos en los bosques? ¿Es la tasa de caída de árboles diferente entre diferentes ambientes? A este respecto, los estudios son muy escasos cuando están enfocados en Passalidae.

El arbolado muerto

La madera muerta es uno de los componentes más importantes del bosque, representando hasta el 22% del carbono forestal (Delaney et al. 1998, Eaton y Lawrence 2006, Chao et al. 2009). En el mundo, la mortalidad del arbolado (no debida a catástrofes) está correlacionada con la productividad forestal: los bosques más productivos (i.e. los trópicos) presentan una tasa promedio de mortalidad de tres a cuatro veces más grande que la de los bosques menos productivos (Stephenson y Mantgem 2005).

En general, las causas de la variación geográfica en las tasas de mortalidad del arbolado permanecen relativamente inexploradas (Stephenson et al. 2011). Pero las explicaciones son necesarias debido a que los escarabajos Passalidae dependen para su existencia de la continua disponibilidad de madera muerta en los bosques húmedos. Los pocos estudios que proveen información relevante provienen de programas de "parcelas permanentes". Por ejemplo, Chao et al. (2009) encontraron que la necromasa (como ellos llaman a la madera muerta) está relacionada tanto a la estructura del bosque (biomasa) como a la dinámica forestal (tasa de mortalidad y el potencial de descomposición), aunque está mejor explicada por la última. Chao et al. (2009) también encontraron que la relación de necromasa a biomasa es diferente entre tipos de bosque, lo cual sugiere que el tipo de bosque puede influenciar la cantidad de residuos leñosos (CWD por sus siglas en inglés "coarse woody debris"). Las tasas de mortalidad también difieren entre las especies de árboles (e.g. Lines et al. 2010). Para los bosques del Este de los Estados Unidos, Lines et al. (2010) encontraron

que el tamaño (diámetro a la altura del pecho) es la variable que mejor explica la tasa de mortalidad arbórea, con la tasa más baja para los árboles de tamaños medianos y la más alta para los árboles pequeños o de diámetros muy grandes. Ese modelo parabólico entre tamaño y mortalidad también se ha demostrado para bosques de *Nothofagus* en Nueva Zelanda (e.g. Coomes 2007) y bosques tropicales del Amazonas de Perú y Venezuela (Chao et al. 2008). Esta condición se explica por competencia en el caso de los individuos pequeños y por senescencia y exposición a vientos y a otros disturbios en el caso de los árboles más grandes (Coomes 2007, Lines et al. 2010). Por otro lado, Ferry et al. (2009) han sugerido que la pendiente y el anegamiento pueden ser factores primarios en la dinámica forestal, como encontraron en la Guyana Francesa, donde la tasa de caída de árboles fue el doble en las planicies que en las cumbres.

Así, estos escenarios nos muestran que la disponibilidad de madera muerta es variable entre los diferentes tipos de bosques, por lo general siendo más baja en los bosques secos (Delaney et al. 1998, Harmon et al. 1995) y templados (Harmon et al. 1986) con un pico en los bosques tropicales húmedos (Delaney et al. 1998). Delaney et al. (1998) encontraron que el total de madera muerta de un bosque en Venezuela es de aproximadamente un 10% de la biomasa que está sobre el suelo y señalaron que el porcentaje de madera muerta en pie, en contraposición con la madera caída varía entre localidades.

La descomposición de la madera es un proceso complejo, que implica influencias bióticas y abióticas, así como propiedades mecánicas y químicas de la madera misma (Freschet et al. 2012). Estudios de Mackensen et al. (2003) indican que la tasa de descomposición de la madera muerta sin la participación de la fauna es muy variada. Para ellos, el 44% de la variación se explica por la temperatura, el diámetro del tronco y principalmente la densidad inicial de la madera: especies con madera de baja densidad, se descomponen considerablemente más rápido que la madera de especies de alta densidad. Sin la intervención de artrópodos, especies como *Beucarnea pliabilis* (Baker) Rose y *Bursera simaruba* (L.) Sarg., con una densidad de aproximadamente 0.25 y 0.33 g cm⁻³, respectivamente, tienen un tiempo de existencia de 6 a 8 años (Mackensen et al. 2003).

Las especies de alta densidad como *Manilkara zapota* (L.) van Royer, *Blomia cupanoides* Mir. y *Talisia olivaeformis* (HBK) Radlk, con una densidad de madera de aproximadamente 0.8 g cm⁻³, tienen una duración de entre 100 a 375 años (Mackensen et al. 2003). De 184 especies a las que se les estudió los valores de tiempo de descomposición, 57% fueron mayores de 40 años, con una mediana para esos datos de 49 años, hasta que la descomposición fue completa (Mackensen et al. 2003), **sin la intervención de la macrofauna.**

¿Qué ocurre cuando intervienen los pasálidos? ¿Aceleran por mucho ese proceso?

• **La participación de los pasálidos en la descomposición de la madera del bosque.** Los pasálidos nunca inician el proceso de descomposición de un árbol. La degradación de la madera del bosque que terminará siendo constituyente del suelo comienza desde que los árboles se encuentran de pie, vivos, a través de infecciones bacterianas, colonización por hongos y la actividad de insectos como coleópteros, lepidópteros e himenópteros (Kärrik 1974).

El grado de descomposición juega un papel importante en determinar cuando los pasálidos comienzan a colonizar los troncos podridos (Hernández-Martínez y Castillo 2003). Para fines prácticos, Castillo y Reyes-Castillo (2003) dividieron el proceso de descomposición de la madera en cuatro etapas: I, donde el tronco conserva la corteza, la madera es sólida y solo se puede cortar con la ayuda de un hacha; II, la corteza se desprende con relativa facilidad, la madera es sólida y solo penetrable con un hacha; III, la corteza ha desaparecido o está suelta, la madera es blanda y el hacha penetra fácilmente; IV, no hay corteza y la madera esponjosa y blanda se puede desprender manualmente. Hernández-Martínez y Castillo (2003) observaron que *Odontotaenius striatopunctatus* requirió mucho tiempo (mes y medio) para colonizar troncos previamente algo descompuestos, mientras que en los troncos en avanzado estado de descomposición, el proceso duró unas pocas horas. En los Estados Unidos, *O. disjunctus* se encontró colonizando troncos de pino hasta después de 3-4 años de muertos y troncos de *Quercus*, después de dos años (Savely 1939). Otros datos, resumidos por Castillo y Reyes-Castillo (2003), indican que la colonización ocurre en estados intermedios de descomposición, aunque los escasos estudios publicados muestran que hay variación en la etapa sucesional en la que se encuentran colonizando (etapas I-III) y que colonias de Passalidae se pueden encontrar en las cuatro etapas sucesionales.

Los estudios sobre el desmenuzamiento de los troncos podridos son muy raros para la familia Passalidae y en ocasiones no comparables. En general, parece que la reducción de la madera varía con la especie de pasálido (e.g. forma, tamaño, fuerza mandibular), el número de individuos por colonia (reproducción diferencial), la especie de árbol, la tasa de caída de árboles y probablemente también de la humedad y densidad de la madera. Morón (1985b) encontró que en los bosques de pinos de México los Passalidae desmenuzan mensualmente un 33% de la madera caída, mientras que en el bosque mixto los pasálidos procesan un 42% de la madera, con un predominio en el número de individuos de Passalidae en ambos tipos de bosque. Además, señaló que en muchas ocasiones es más importante la cantidad de madera que desmenuzan durante la construcción de las galerías, que la cantidad de madera que ingieren como alimento. Morón y Terrón (1986) en la Sierra de Hidalgo, México, encontraron que en un m³ de madera húmeda en proceso de descomposición, los Passalidae representaron el 0.44% de los organismos presentes en *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. y el 38.28% en *Liquidambar styraciflua* L. Datos experimentales de Castillo y Morón (1992) para 10 especies mexicanas, indican que la tasa relativa de degradación de madera de *L. styraciflua* fue de 12.3 a 960 mg/ind/día, con una relación expresada por la función potencia ($Y=ax^b$), que explica una mayor tasa de consumo para las especies más pequeñas (además, subcorticólicas), con las especies de mayor tamaño presentando la menor tasa de consumo. Una especie de la corteza, *P. interstitialis*, presentó la tasa de consumo más alta de acuerdo a su peso (unos 107 mg/g/día). En Cuba, Rodríguez y Zorrilla (1986) encontraron que, en promedio, un individuo de *P. interstitialis* produce 1.24 g de detritos por día.

En Norteamérica Preiss y Catts (1968) calcularon que un individuo de *O. disjunctus* reintegra hasta 325 g de materia orgánica al suelo, durante un año. Basado en datos de campo, Morón (1985a) encontró un promedio de 0.32g de madera procesados por día/ind, una cantidad mucho menor al ser comparada con la actividad de las larvas ("gallinas ciegas") de

escarabajos rutelinos (1.8 g/ind/día) y de las larvas de Cerambycidae (1.5g/ind/día).

¿Cuán enriquecidos llegan estos detritos al comenzar a incorporarse al suelo para la humificación y mineralización? Los datos para Passalidae son muy raros. Larroche y Grimaud (1988) demostraron que los adultos de los pasálidos africanos *Didimus africanus* (Perch.), *Pentalobus barbatus* (F.), *P. palinii* Perch. y *Erionomus platypleura* Arrow, de Camerún, y *D. parastictus* (Imhoff) de Costa de Marfil enriquecen los detritos de madera a partir de ingestión reiterativa, de tal manera que incrementan hasta siete veces el valor inicial de fosfato orgánico. En una tesis aparentemente no publicada, Lavín (1966) encontró que las heces de *Oileus rimator* (Truqui) de México están enriquecidas (en relación al sustrato original sin procesar) con N₂ total en un 0.77% para la madera de *Quercus* sp. y en un 0.39% para la madera de *Abies* sp.; además, encontró que la proteína total fue diferente de la original en 5.11% y 2.48% para la madera de las mismas especies. Por su parte, Rodríguez (1985) encontró que *Passalus interstitialis* de Cuba incrementó el contenido de nitrógeno, sodio y potasio en las heces.

El panorama general sugiere que la disponibilidad de madera en descomposición es muy grande y que los pasálidos procesan cantidades considerables de esa madera, a veces más o menos, comparada con otros grupos taxonómicos (e.g. termitas, Cerambycidae, Scarabaeidae, Diplopoda, Tenebrionidae, Elateridae y macroartrópodos de la madera en general), aunque probablemente existan variables relacionadas a los ecosistemas que influyan sobre el grado de participación como degradadores. Los datos a este respecto son escasos; sin embargo, Castillo y Reyes-Castillo (2003) calcularon que en el bosque tropical de la Estación Biológica "Los Tuxtlas", en Veracruz, "los pasálidos" en su conjunto podrían aportar al suelo unos 2,653.55 g de detritos al año. Para los bosques templados de los Estados Unidos, basados en los datos de Preist y Catts (1968), Castillo y Reyes-Castillo (2003) calcularon que "los pasálidos" (= *O. disjunctus*) podrían estar aportando al suelo unos 1,907.50 g de detritos al año.

• **Preferencia de troncos y microhabitats.** Alrededor del mundo, la mayoría de especies de Passalidae tiene preferencia por los troncos de angiospermas dicotiledóneas (s. lato), aunque es posible encontrarlos en troncos de coníferas (*Gymnospermae* s. stricto) y de angiospermas monocotiledóneas. Castillo y Reyes-Castillo (2003) sintetizaron el conocimiento actual sobre estas preferencias y comentaron sobre la dificultad que representa identificar las especies de árboles cuando se encuentran en descomposición. Para todo el mundo ellos contabilizaron 66 especies de Passalidae asociadas a 299 especies de dicotiledóneas de 213 géneros y 61 familias, con la mayor parte de la información proveniente de África ecuatorial, México y Brasil. Al menos 23 especies de Passalidae se encuentran asociados con al menos nueve especies de coníferas de 4 géneros y, unas 10 especies de Passalidae están asociadas a palmeras. En general, los pasálidos son capaces de colonizar muchas especies diferentes de dicotiledóneas. Por ejemplo, en África ecuatorial *Pentalobus barbatus* apareció en 147 especies, *P. palinii* en 77, *P. savagei* (Hope) en 68, *Didimus haroldi* Kuwert en 38, *D. africanus* en 35 y *Erionomus pilosus* Aur. en 32 (c.f. Castillo y Reyes-Castillo 2003). En Veracruz, México, *Verrus corticola* (Truqui) se recolectó en 44 especies, *Passalus cognatus* Truqui en 36, *P. punctatostratus* Perch. en 31 y *P. caelatus* Erich. en 22 especies de dicotiledóneas (Castillo y Reyes-Castillo 2003).

En el Amazonas de Brasil, Fonseca (1988) encontró que *Passalus convexus* Dalm. y *Passalus latifrons* Perch. colonizan entre ambos, unas 15 especies (= géneros) de troncos de 11 familias de dicotiledóneas.

Los pasálidos en general presentan dos estrategias de colonización de los troncos: debajo de la corteza y en la albura/duramen. Estudiando los pasálidos de Borneo, Johki y Kon (1987) demostraron que existe una relación entre la forma del cuerpo y el hábitat de los pasálidos adultos (Figuras 2a, 2b): las especies planas viven bajo la corteza, las especies más convexas viven en galerías excavadas más profundamente entre la albura y el duramen y las especies que presentan las protibias muy expandidas (Figuras 2c, 2d), con algunas excepciones, viven en detritos. Lobo y Castillo (1997) consideraron que la ocupación de esos dos nichos (corteza y albura/duramen) estructural y materialmente diferentes, en el mismo huésped, puede constituir la segregación ecológica más importante para los Passalidae e hipotizaron que pudo aparecer muy temprano en la historia evolutiva del grupo. Los datos provenientes de la Estación Biológica "Los Tuxtlas", en Veracruz, México por Lobo y Castillo (1997) sugieren que las especies que explotan la corteza de los troncos son más generalistas, colonizando un gran número de especies y con poblaciones altas, colonizando los troncos desde las primeras etapas de la descomposición,

hasta que desaparezca la corteza, un microhábitat efímero. El hábitat del interior del tronco es mucho más estable.

Por otro lado, Castillo y Reyes-Castillo (2003) hipotizaron que el amplio espectro de huéspedes arbóreos que tienen los pasálidos se explica por la participación exclusiva de los microorganismos simbiotes del tracto digestivo en la degradación de los compuestos celulósicos y hemicelulósicos de la madera podrida.

• **El canal alimenticio y los microorganismos simbiotes.** El canal alimenticio de los pasálidos adultos (Figura 3) ha sido descrito para varias especies por Lewis (1926), Patterson (1937), Baker (1968), Umeya (1960) y Pereira y Kloss (1966). Recientemente Fonseca et al. (2010) sintetizaron el conocimiento sobre la morfología gruesa del canal alimenticio en los grupos mayores de Passalidae en el mundo. Ellos demostraron que, como lo había dicho previamente Umeya (1960), la subfamilia Aulacocyclusinae o no presenta cámaras de fermentación o tiene muy pocos y grandes divertículos, colocados en la región proximal del proctodeo. Fonseca et al. (2010) también encontraron que los taxones Indo-Australiano y Neotropical presentan la más alta densidad de cámaras de fermentación, mientras que los taxones africanos tienen cámaras o divertículos que solo ocurren en la parte distal del ileum y son pocos o pequeños cuando se comparan con los taxones del Neotrópico.

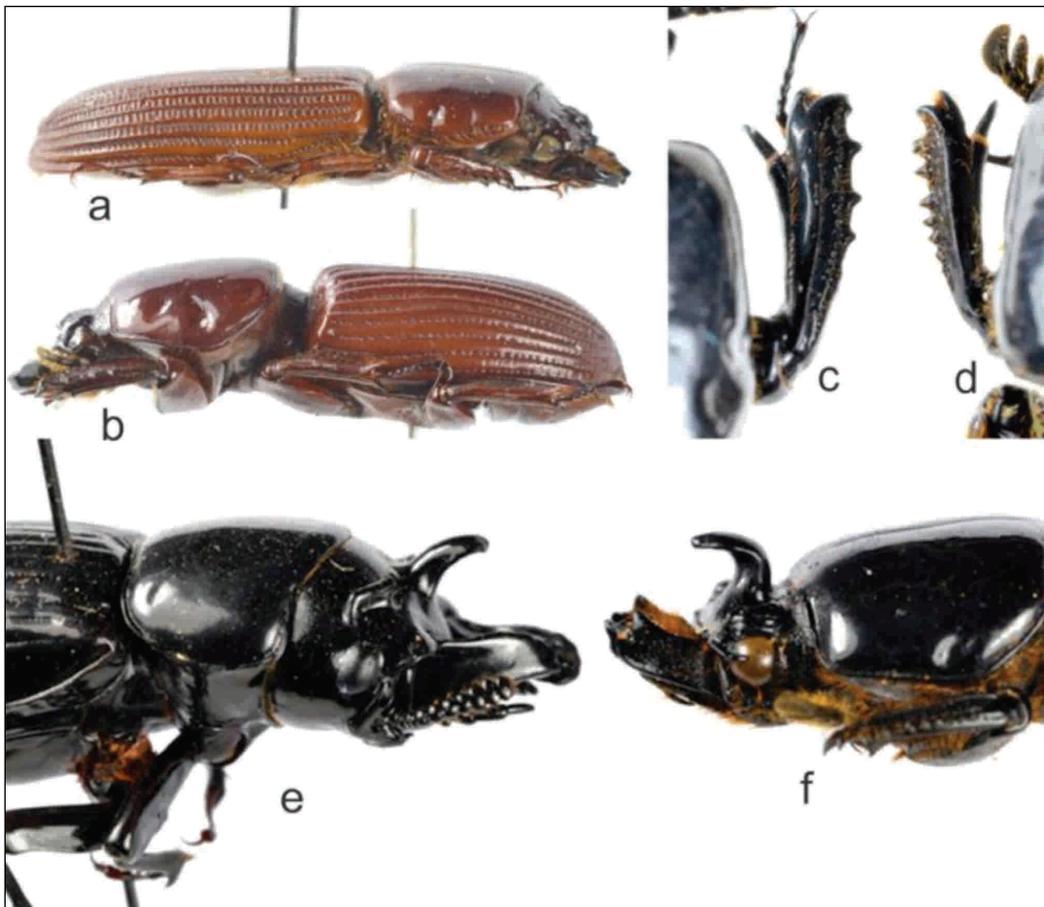


Figura 2. Adaptaciones morfológicas en especies de Passalidae y Tenebrionidae. a. Vista lateral de *Vindex sculptilis*, especie que habita debajo de la corteza b. Vista lateral de *Ogyges championi*, especie que habita la albura/duramen. c. Vista dorsal de la protibia ensanchada de *Odontotaenius floridanus* d. Vista dorsal de la protibia normal de *Odontotaenius disjunctus*. e. *Phrenapates bennetti* (Tenebrionidae) en vista lateral f. *Odontotaenius striatopunctatus* (Passalidae) en vista lateral.

Las diferencias anatómicas en el canal alimenticio ¿tienen relación con los hábitos alimenticios? Hasta el momento existe un acuerdo generalizado de que los pasálidos se alimentan exclusivamente de madera en proceso de descomposición, aunque Baker (1968) sugirió una alimentación alternativa canibalística, basado en las observaciones en laboratorio realizadas por Gray (1946). Recientemente Ento et al. (2008) describieron "huevos tróficos" producidos por *Cylindrocaulus patalis* (Lewis), algo no demostrado en ninguna otra especie de Passalidae. Para Fonseca et al. (2010), las diferencias anatómicas observadas pueden ser un reflejo de las relaciones filogenéticas y no necesariamente relacionadas a los hábitos alimenticios y consideran que el proctodeo simplificado de Aulacocyclinae es una plesiomorfía, debido al parecido con otros Scarabaeoidea.

Sin embargo, varios estudios han demostrado que a lo largo del tubo digestivo existe una distribución localizada de microorganismos asociados a la digestión de la madera: levaduras, bacterias y protozoos (Cuadro 1). La localización diferencial de los Trichomycetes en diferentes sitios a lo largo del proctodeo de *O. disjunctus* fue señalada por Lichtwardt et al. (1999), mientras que Suh et al. (2004) localizaron un área específica para la levadura *Enteroramus dimorphus*. En Africa, Baker (1968) demostró localización diferencial para las bacterias *Streptomyces* simbioses del pasálido *Pentalobus barbatus*. En *O. disjunctus*, Nardi et al. (2006) demostraron la distribución localizada de dos tipos de protistas y varias formas de bacterias.

Algunas bacterias resultaron ser espiroquetas similares a las encontradas en el proctodeo de termitas, que han sido asociadas a la fijación de nitrógeno (Nardi et al. 2006). Otras bacterias son filamentosas, similares a las encontradas en termitas y relacionadas a su nutrición (Nardi et al. 2006) y otras procariotas no fueron identificadas (Nardi et al. 2006). Lewis (1926) y Pearse et al. (1936), sospecharon de la presencia de protozoos celulosíticos en Passalidae, pero su búsqueda fue infructuosa.

La primera evidencia de la presencia de parabasálidos flagelados en proctodeo de los Passalidae, proviene de secuencias de ADNr a partir del tubo digestivo (Suh et al. 2003), pero no fueron obtenidas preparaciones microscópicas de los organismos.

Cuando seccionaron delicadamente el proctodeo de *O. disjunctus*, Nardi et al. (2006) encontraron parabasálidos en densidades, en localizaciones particulares: en una bolsa muy conspicua en la parte adyacente de la región más anterior del proctodeo. Los parabasálidos han sido encontrados en termitas consumidoras de madera y se supone que participan en la degradación de la celulosa (Nardi et al. 2006). Un segundo tipo de protozoo ameboide que ingiere bacterias, fue encontrado por Nardi et al. (2006) en la región posterior, muy esculpida, del ileum, antes del colon.

La gran diversidad de levaduras (al menos 13 especies conocidas), bacterias (cuatro especies conocidas), así como la presencia de protozoos (dos especies), en una distribución aproximadamente compartimentalizada (vea Lichtwardt et al. 1999 y Nardi et al. 2006), sugiere que hay una enorme actividad metabólica ocurriendo en el tubo digestivo de los Passalidae (Cuadro 1). Estos organismos están relacionados a la degradación de la celulosa, hemicelulosa y probablemente lignina, aunque también se encuentran especies de filiación patogénica y especies tan poco frecuentes que probablemente utilizan a los pasálidos para su dispersión o están presentes solo por casualidad. Por ejemplo, *Scheffersomyces (Pichia) stipitis* ha sido encontrada con mucha frecuencia en Passalidae (Houseknecht et al. 2011, Nguyen et al. 2006, Suh et al. 2003,

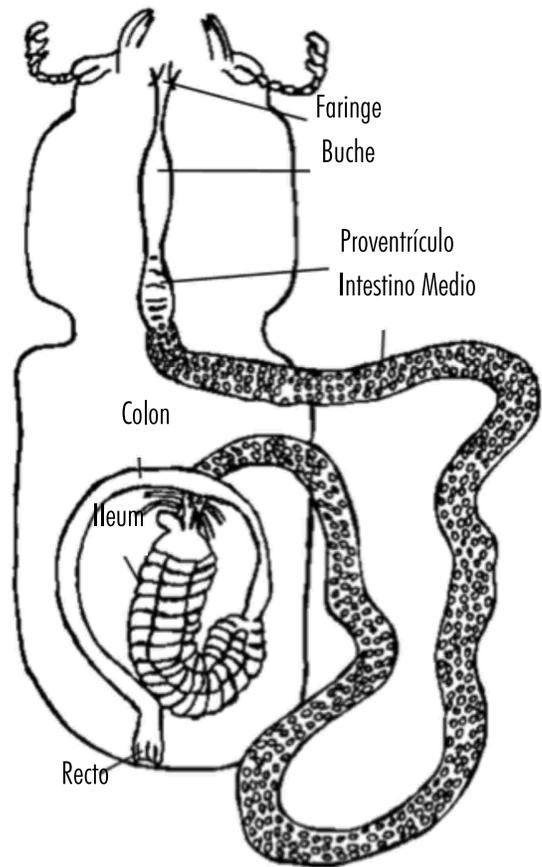


Figura 3. Esquema del sistema digestivo (canal alimenticio) de Passalidae. Redibujado de Patterson (1937)

Nardi et al. 2006), pero *Kazachstania intestinalis*, muy rara en Passalidae, ha sido encontrada con frecuencia en el suelo, agua, madera, mosto de uvas, maíz almacenado, muestras de suelo, y muestras de animales asociados (Suh y Zhou 2011). Otra especie, *Spathospora passalidarum*, se ha detectado con poca frecuencia en *O. disjunctus* (Nguyen et al. 2006). Otras especies del género *Trichosporon*, comunes en la madera podrida, y también encontrados en Passalidae (e.g. *T. insectorum* y *T. porosum*), están asociadas a procesos infecciosos generales en humanos y son frecuentes en personas inmunocomprometidas (Colombo et al. 2011).

• **Simbioses degradadores de madera.** Los polímeros celulosa, hemicelulosa y lignina son los componentes principales de la madera. Son polisacáridos complejos, cuya degradación requiere de enzimas particulares, generalmente no presentes en insectos. La madera muerta y seca contiene un 45% de celulosa y, dependiendo de la especie, de 20-30% de hemicelulosas y de 20-40% de lignina, con algunos componentes accesorios como resinas y pectinas (Schmidt 2006). Las enzimas que degradan la celulosa y la hemicelulosa son predominantemente hidrolasas. La celulosa es hidrolizada en acción conjunta por la celulasas (1,4-β-D-glucan 4-glucanohidrolasa, 1,4-β-celobiosidasa y β-glucosidasa). Las hemicelulosas (formada por polímeros de xilosa, galactosa, manosa y glucosa, con grupos acetil y urosa en los lados) son degradadas por la endo-1,4-β-xilanasas y la endo-1,4-β-mannosidasas, incluyendo la

Cuadro 1. Listado de microorganismos aislados de escarabajos Passalidae.

MICROORGANISMO	ESPECIE DE PASSALIDAE	PAIS	AUTOR
LEVADURAS			
<i>Scheffersomyces (Pichia) stipitis</i> (Pignat)			
Kurtzman & Suzuki	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Suh et al. 2003
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nguyen et al. 2006
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nardi et al. 2006
	<i>Verrus sternbergianus</i>	Panamá	Suh et al. 2003
<i>Candida tenuochilae</i> Suh et al.	<i>Veturius platyrhinus</i>	Panamá	Fuentefría et al. 2008
<i>Trichosporon insectorum</i> Fuentefría et al.	<i>Paxillus leachi</i>	Panamá	Gujjari et al. 2011
<i>Trichosporon porosum</i> (Stautz) Middelhoven et al.	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Houseknecht et al. 2011
<i>Sugiyamaella americana</i> Kurtzman	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Houseknecht et al. 2011
<i>Candida bullrunensis</i> Suh et al.	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Houseknecht et al. 2011
<i>Kazachstania intestinalis</i> Suh & Zhou	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Zuh y Zhou 2011
<i>Spathaspora passalidarum</i> Nguyen et al.	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nguyen et al. 2006
<i>Enteroramus dimorphus</i> White et al.	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Suh et al. 2003, Suh et al. 2004
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Lichtwardt et al. 1999
<i>Leidyomyces attenuatus</i> (Leidy)			
Lichtwardt et al.	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Leidy 1849, 1853
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Lichtwardt 1957, Lichtwardt et al. 1999
<i>Passalomyces compressus</i> (Thaxter)			
Lichtwardt et al.	Pasálido amazónico	Brasil	Lichtwardt et al. 1999
" <i>Enterobryus</i> " sp.	<i>Passalus interstitialis</i>	Brasil	Heymons y Heymons 1934
" <i>Enterobryus</i> " spp.	Pasálidos tropicales	Brasil, Panamá	Lichtwardt et al. 1999
BACTERIAS			
"espiroquetas"	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nardi et al. 2006
"bacterias filamentosas"	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nardi et al. 2006
<i>Arthromitus cristatus</i> Leidy	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Leidy 1853
<i>Streptomyces</i> sp. ("espiroquetas")	<i>Pentalobus barbatus</i>	Ghana	Baker 1968
PROTOZOOS			
Parabasálidos flagelados			
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Suh et al. 2003
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nardi et al. 2006
Protistas ameboides			
	<i>O. disjunctus</i>	EEUU	Nardi et al. 2006

participación de otras enzimas para las cadenas laterales (Schmidt 2006). El xilano, constituido por cadenas de xilosa, es la hemicelulosa más abundante y en las maderas de angiospermas va de 15-35% (Schmidt 2006). La degradación de hemicelulosa es común en los hongos de la madera y muy raro en bacterias (Schmidt 2006). Aunque los carbohidratos celulosa y hemicelulosa son relativamente fáciles de degradar, la lignina (de estructura mucho más compleja) es altamente resistente. Para la degradación de la lignina, principalmente por oxidación, algunos hongos deben tener enzimas que degraden tanto los componentes fenólicos (como laccasa y manganeso peroxidasa) como los no fenólicos (como la lignina peroxidasa) (Schmidt 2006).

De acuerdo con Martin et al. (1991) la degradación de celulosa ha sido demostrada en 78 especies de insectos, pertenecientes a 20 familias y ocho ordenes, incluyendo los Scarabaeidae. La levadura *Trichosporon porosum*, obtenida de *O. disjunctus*, es capaz de degradar xilano y parece jugar un papel importante en la degradación de la madera (Gujjari et al. 2011). Especies del clado *Sugiyamaella*, como *S. americana*, encontrada en *O. disjunctus*, son capaces de asimilar celobiosa, salicin y D-xilosa (Gujjari et al. 2011). *Scheffersomyces (Pichia)*

stipitis y *Spathaspora passalidarum* son capaces de producir etanol a partir de la xilosa (Houseknecht et al. 2011). Urbina et al. (2012) indican que varias levaduras fermentadoras de xilosa están muy fuertemente asociadas con los escarabajos Passalidae en diferentes continentes: el clado *Scheffersomyces* es muy frecuente en Guatemala, mientras que *Spathaspora* es más frecuente en los pasálidos de Tailandia. De acuerdo a Suh et al. (2003) en las levaduras de pasálidos, la xilosa es convertida en xilitol y luego en xilulosa; la conversión de xilulosa a fructosa-6-fosfato ocurre por medio de la reacción de pentosa fosfato a fin de proveer un sustrato para la oxidación o fermentación. Como la xilosa no se encuentra soluble en la naturaleza, el intestino de los insectos provee de un lugar en el cual la hemicelulosa se puede romper y asimilar (Suh et al. 2003). La degradación de lignina ha sido demostrada recientemente (Geib et al. 2008) en dos especies de insectos, el Cerambycidae asiático *Anoplophora glabripennis* Motschulsky y la termita del Pacífico de Estados Unidos *Zootermopsis angusticollis* (Hagen); en ambos casos, la degradación está mediada por hongos.

Una curiosa especie de coleóptero subsocial que construye túneles en troncos podridos y que vive en colonias obteniendo

su alimento de la madera es el Tenebrionidae *Phrenapates bennetti* Kirby (Nguyen et al. 2006, Ohaus 1900). Esta especie a menudo es confundida con los pasálidos debido a su apariencia (Figuras 2e, 2f) obviamente por convergencia evolutiva. De acuerdo a Nguyen et al. (2006) especies de levaduras fermentadoras de xilosa encontradas en Passalidae (i.e. *Spathaspora passalidarum* en *O. disjunctus*) presentan al menos una especie relacionada (*Candida jeffriessi*) presente en *P. bennetti*, lo cual enfatiza la alta correlación de asociaciones entre microorganismos con los aparatos digestivos, la alimentación saproxilófaga y la subsocialidad, en un ambiente estable.

Conclusiones

La participación de los pasálidos en la transformación de los troncos podridos para ser incorporada al suelo del bosque consiste en: 1) Aceleración del proceso de degradación de la madera en el que si solo participaran microorganismos y la intemperización, sería muy lento. 2) La reducción del tamaño de las partículas de madera, haciéndolas accesibles para la actividad química y microbiológica y provocando la aceleración del proceso por el efecto de la relación área/volumen. 3) El enriquecimiento químico de las partículas de madera que van a formar parte del suelo, al ser ingeridas, reingeridas y deyectadas 4) El enriquecimiento biológico de las partículas ingeridas, al excretarlas junto con los microorganismos simbiotes, generalistas o especialistas. 5) La propagación de microorganismos con reproducción sexual, que pasan solo una parte de su ciclo de vida en el tubo digestivo de los pasálidos.

¿Cómo incide ese hábito alimenticio en el comportamiento de los pasálidos? Varios comportamientos asociados al mantenimiento de la vida social están relacionados al consumo de madera. 1) Debido a que se conocen levaduras con reproducción sexual, vitales en la degradación de la xilosa al interior de los pasálidos, es necesario que los pasálidos estén reingiriendo los microorganismos del ambiente, y que estos sean transmitidos a la descendencia. Lo mismo probablemente aplica para los protozoos y bacterias simbiotes del intestino de Passalidae. 2) La escasa fuerza mandibular de las larvas y adultos inmaduros facilita el comportamiento subsocial, debido a que no pueden proveerse de alimento por sí mismos. 3) Los microorganismos y los tubos digestivos de los pasálidos han coevolucionado facilitando la mutua dependencia (Nardi et al. 2006). Así, las modificaciones al proctodeo entre las especies y los diferentes grupos taxonómicos podrían haber sido promovido por esa relación. Microorganismos particulares se localizan en estructuras particulares y en distribución diferencial.

Algunas preguntas aún esperan por ser respondidas ¿Es la morfología de Passalidae conservadora? Si es así ¿está asociada a los hábitos de vida en troncos en descomposición? ¿La elevada disponibilidad de arbolado muerto está relacionada a la escasa vagilidad a la hora de la dispersión? ¿La escasa vagilidad promueve la endogamia? ¿Las tasas diferenciales en la mortalidad del arbolado están relacionadas a la diversidad? ¿La escasa vagilidad promueve la especiación en Passalidae? ¿Cuál es la participación de los Passalidae, en el proceso de fijación del carbono? Y, en términos de suelo ¿Qué ocurre con los detritos enriquecidos llamados "frass"? ¿Cómo se integra el frass al suelo para ser nuevamente utilizado por las plantas?

La degradación de la madera y su final contribución en la

formación del suelo es un proceso muy complejo y la participación completa de los pasálidos en ese proceso no ha sido dilucidada.

Sin embargo, los pasálidos han venido participando en este proceso al menos desde el Oligoceno, y más probablemente desde el Cretácico, cuando inició la radiación adaptativa de las Angiospermas (Grimaldi y Engel 2005, Crane et al. 1995). Un fósil, *Prosinodendron krelli* Bai, Ren & Yang, de la formación Cretácica de Yixian en China, ha sido considerado el "eslabón perdido" entre Lucanidae, Diphylostomatidae y Passalidae (Bai et al. 2012), lo cual pondría el origen de los pasálidos en el Cretácico, como sugiere el análisis filogenético de Krell (2000) quien estableció la separación de los Passalidae del clado Lucanidae-Diphylostomatidae, en el Cretácico tardío. Actualmente, la desaparición de los bosques tropicales por el avance de la frontera agrícola constituye una real amenaza para la sobrevivencia de las comunidades de estos escarabajos, que participan activamente en los procesos ecológicos esenciales del bosque.

Agradecimientos

Al Dr. Santiago Zaragoza, del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM), por la idea original de escribir este ensayo. A los comentarios y el apoyo con literatura brindado por Pedro Reyes Castillo del Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México y a Héctor Urbina del Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana. E.B. Cano fue apoyado por el Programa en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos de Guatemala y la Universidad del Valle de Guatemala. Se desea agradecer también, especialmente, a los comentarios y observaciones de cuatro revisores anónimos que ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo.

Bibliografía

- Araya, K., S. Panha y M. Kon. 1997. On a colony of *Ceracupes fronticornis* (Coleoptera, Passalidae) observed in Northern Thailand, with reference to the known microhabitats of the genus *Ceracupes*. *Elytra*, Tokyo 25(2):425-428.
- Bai, M., D. Ren y X. Yang. 2012. *Prosinodendron krelli* from the Yixian formation, China: a missing link among Lucanidae, Diphylostomatidae and Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Cretaceous Research* 34:334-339.
- Baker, W.V. 1968. The gross structure and histology of the adult and larval gut of *Pentalobus barbatus* (Coleoptera: Passalidae). *The Canadian Entomologist* 100(10):1080-1090.
- Boucher, S. 2005. Évolution et phylogénie des coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). *Lex taxons du groupe famille. La tribu néotropical des Proculini et son complexe Veturius*. *Annales de la Société Entomologique de France* 41(3-4): 239-604.
- Buhrnheim, P.F. y N.O. Aguiar. 1995. Atividade de vôo de uma comunidade de passalídeos (Coleoptera: Passalidae) no alto rio Urubu, Amazonas, Brasil. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 55-73.
- Castillo, M. L. y J.M. Lobo. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:1257-1269.
- Castillo, M. L. y M.A. Morón. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de pasálidos (Coleoptera, Lamellicornia). *Folia Entomologica Mexicana* 84:35-44.
- Castillo, M.L. y P. Reyes-Castillo. 2003. Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos. Pp. 237-262. En: J. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. 316pp.

- Chao, K.J., O.L. Phillips, E. Gloor, A. Monteagudo, A. Torres-Lezama y R. Vasquez-Martínez. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology* 96:281-292.
- Chao K.J., O.L. Phillips, T.R. Baker, J. Peacock, G. Lopez-Gonzalez, R. Vásquez-Martínez, A. Monteagudo y A. Torres-Lezama. 2009. After trees die: quantities and determinants of necromass across Amazonia. *Biogeoscience* 6:1615-1626
- Colombo, A.L., A.C. Padovan y G.M. Chaves. 2011. Current knowledge of *Trichosporon* spp. and Trichosporonosis. *Clinical Microbiology Reviews* 24(4):682-700.
- Crane, P.R., E.M. Friis y K.R. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374: 27-33.
- Coomes, D.A. y R.B. Allen. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed age forests. *Journal of Ecology* 95:27-40.
- Costa, C. y S.A. Vanin. 2010. Coleoptera larval fauna associated with termite nests (Isoptera) with emphasis on the "bioluminescent termite nests" from Central Brazil. *Psyche* 2010, ID 723947, 12pp. doi:10.1155/2010/723947.
- Delaney, M., S. Brown, A.E. Lugo, A. Torres-Lezama y N. Bello. 1998. The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six Life Zones of Venezuela. *Biotropica* 30(1):2-11.
- Eaton, J.M. y D. Lawrence. 2006. Woody debris stocks and fluxes during succession in a dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 232:46-55.
- Ento, K., K. Araya y M. Kon. 2003. The life history and colony composition of *Cylindrococcus patalis* (Coleoptera: Passalidae). *Sociobiology* 42(3): 795-806.
- Ferry, B., F. Morneau, J.D. Bontemps y L. Blanc. 2009. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98:106-116.
- 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., M.L.Leitão y M.F. Souza. A hypothetical evolutionary history of passalid beetles narrated by the comparative anatomy of the hindgut (Coleoptera: Passalidae). *Zootaxa* 3012:1-20.
- Freschet, G.T., J.T. Weedon, R. Aerts, J.R. van Hal y J.H.C. Cornelissen. 2012. Interspecific differences in wood decay rates: insights from a new short-term method to study long-term wood decomposition. *Journal of Ecology* 100:161-170.
- Fuentetaja, A.M., S.O. Suh, M.F. Landell, J. Faganella, A. Schrank, M.H. Vainstein, M. Blackwell y P. Valentine. 2008. *Trichosporon insectorum* sp. nov., a new anamorphic basidiomycetous killer yeast. *Mycological Research* 112:93-99.
- Galindo-Cardona, A., T. Giray, A.M. Sabat y P. Reyes-Castillo. 2007. Bess beetle (Coleoptera : Passalidae): substrate availability, dispersal, and distribution in a subtropical wet forest. *Annals of Entomological Society of America* 100:711-720.
- Geib, S.M., T.R. Filley, P.G. Hatcher, K. Hoover, J.E. Carlson, M. Jimenez-Gasco, A. Nakagawa-Izumi, R.L. Sleghter y M. Tien. 2008. Lignin degradation in wood-feeding insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(35):12932-12937.
- Gray, I.E. 1946. Observations on the life history of the horned *Passalus*. *American Midland Naturalist* 35:728-746.
- Grimaldi, D. y M.S. Engel. 2005. *Evolution of the Insects*. New York: Cambridge University Press.
- Gujjari, P., S. Sung-Oui, C-F. Lee y J.J. Zhou. 2011. *Trichosporon xylopinii* sp. nov., a hemicellulose degrading yeast isolated from the wood-inhabiting beetle *Xylopinus saperdoides*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61:2538-2542.
- Gómez, L.D. 1977. La biota bromelícola excepto anfibios y reptiles. *Historia natural de Costa Rica* 1:46-62.
- Grove, S.J. 2002. Saproxylid insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:1-23.
- Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, P. y S.V. Gregory. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15:133-302.
- Harmon, M.E., D.F. Whigham, J. Sexton, J. e I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan peninsula, Mexico. *Biotropica*, 27, 305-316.
- Hendrichs, J. y P. Reyes-Castillo. 1963. Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. *Ciencia (México)* 22(4):101-104.
- Hernández-Martínez, G. y M.L. Castillo. 2003. Modified logs as means for rearing and observing sapwood/heartwood dwelling passalids (Coleoptera: Passalidae) in the laboratory. *The Coleopterists Bulletin* 57(2):243-244.
- Heymons, R. y H. Heymons. 1934. *Passalus* und seine intestinale flora. *Biol. Zentralbl.* 54:40-51.
- Houšeknecht, J.L., E.L. Hart, S.O. Suh y J.J. Zhou. 2011. Yeasts in the *Sugiyamaella* clade associated with wood-ingesting beetles and the proposal of *Candida bullunensis* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61:1751-1756.
- Jackson, H.B., K.A. Baum, T. Robert y J.T. Cronin. 2009. Habitat-specific movement and edge-mediated behavior of the saproxylid Insect *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Environmental Entomology* 38(5):1411-1422.
- Jarman, M. y P. Reyes-Castillo. 1985. Mandibular force in adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 12:13-22.
- Johki, Y. y M. Kon. 1986. Passalid beetles in Taiwan. Paper read at 5th Annual Meeting of the Japan Ethological Society, Kyoto.
- Johki, Y. y M. Kon. 1987. Morpho-ecological analysis on the relationships between habitat and body shape in adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University (Series of Biology)* 12(2):119-128.
- Johki, Y. y M. Kon. 1989. Ecology of Passalidae in Taiwan. *Insects and Nature* 24(11):9-12. (En Japonés).
- Käärik, A.A. 1974. Decomposition of wood. Pp. 129-174. En: C.H. Dickinson y G.J.F. Pugh (eds.). *Biology of plant litter decomposition*. Volume I. Academic Press, London and New York. 146pp.
- Kon, M. y K. Araya. 1991. On a colony of the Bornean passalid beetle, *Leptaulex bicolor* (Coleoptera: Passalidae), collected from a fallen bamboo. *Japanese Journal of Entomology* 59(2):467-468.
- Kon, M. y K. Araya. 1992. On the microhabitat of the Bornean passalid beetle, *Taenioecerus platypus* (Coleoptera: Passalidae). *Elytra*, Tokyo 20(1):129-130.
- Kon, M. y Y. Johki. 1987. A new type of microhabitat, the interface between the log and the ground, observed in the passalid beetle of Borneo *Taenioecerus bicanthatus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Ethology* 5(2):197-198.
- Kon, M., K. Araya y Y. Johki. 2002. Relationship between microhabitat and relative body thickness in adult beetles of the Oriental passalid genera *Aceraius*, *Macrolinus* and *Ophrygonius* (Coleoptera: Passalidae). *Special Bulletin of the Japanese Society of Coleopterology* 5:297-304.
- Krell, F.T. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy* 14:871-905.
- Larroche, D. y M. Grimaud. 1988. Recherches sur les passalides africains. III. Evolution de la teneur en phosphore du bois en décomposition suite à son utilisation comme substrat alimentaire par des passalides. *Actes Colloque Insectes Sociaux* 4:103-110.
- Lavin, M.S. 1966. Metabolismo de materiales celulósicos por coleópteros de la familia Passalidae. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 48pp.
- Leidy, J. 1849. Descriptions (accompanied with by drawings) of new genera and species of Entophyta. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 4:225-233.
- Leidy, J. 1853. A flora fauna within living animal. *Smithsonian Contr. Knowledge* 5:1-67.
- Lichtwardt, R.W. 1957. *Enterobryus attenuatus* from the passalid beetle. *Mycologia* 49:463-474.
- Lewis, H.C. 1926. The alimentary canal of *Passalus*. *Ohio Journal of Science* 26:11-24.
- Lichtwardt, R.W., M.M. White y M.J. Cafaro. 1999. Fungi associated with passalid beetles and their mites. *Mycologia* 91(4):694-702.
- Lines, E.R., D.A. Coomes y D.W. Purves. 2010. Influences of forest structure, climate and species composition on tree mortality across the Eastern US. *PLOS One* 5(10):1-12.
- Lobo, J. y M.L. Castillo. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a Neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *Coleopterists Bulletin* 51(2):147-153.
- Luederwaldt, H. 1931. *Monografia dos Passalídeos do Brasil (Col.)*. *Revista do Museu Paulista* 27(1):1-262.
- Mackensen, J., J. Bauhus y E. Webber. 2003. Decomposition rates of coarse woody debris—a review with particular emphasis on Australian tree species. *Australian Journal of Botany* 51:27-37.
- Mason, W.H. y E.P. Odum. 1969. The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionucleotides by detritus-feeding animals. *Radioecology*. *Proceedings of the Second National Symposium of Radioecology*. 721-724.
- Martin, M.M., C.G. Jonens y E.A. Bernay. 1991. The evolution of cellulose digestion in insects. *Philos. Trans. R. Soc. London B*. 333:281-288.
- Morán, M.A. 1985a. Observaciones sobre la biología de dos especies de rutelinos saproxilófagos en la Sierra de Hidalgo, México (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomológica Mexicana* 64:41-53.
- Morán, M.A. 1985b. Los insectos degradadores, un factor poco estudiado en los bosques de México. *Folia Entomológica Mexicana* 65:131-137.
- Morán, M.A. y R.A. Terrón. 1986. Coleópteros xilófilos asociados con *Liquidambar styraciflua* (L.) en la Sierra de Hidalgo, México. *Folia Entomológica Mexicana* 67:25-35.
- Morán, M.A., J. Valenzuela y R.A. Terrón. 1988. La macro-coleoptero fauna saproxilófila del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 74:145-158.
- Nardi, J.B., C.M. Bee, L.A. Miller, N.H. Nguyen, S-O. Suh y M. Blackwell. 2006. Communities of microbes that inhabit the changing hindgut landscape of a subsocial beetle. *Arthropod Structure & Development* 35:57-68.
- Nguyen, N.H., S-O. Suh, C.J. Marshall y M. Blackwell. 2006. Morphological and ecological similarities: wood-boring beetles associated with novel xylose-fermenting yeasts, *Spathospora passalidarum* gen. sp. nov. and *Candida jeffriesii* sp. nov. *Mycological Research* 110: 1232-1241.
- Ohaus, F. 1900. Bericht über eine entomologische reise nach Centralbrasilien. *Entomologische Zeitung herausgegeben von dem entomologischen Vereine zu Stettin* 61:193-278
- Park, O. 1937. Studies in nocturnal ecology. Further analysis of activity in the beetle *Passalus cornutus* and descriptions of audio frequency recording apparatus. *Journal of Animal Ecology* 6:239-253.

- Patterson, M.T. 1937. The cellular structure of the digestive tract of the beetle *Passalus cornutus* Fabricius. *Annals of the Entomological Society of America* 30:619–640.
- Pearse, A.S., M.T. Patterson, J.S. Rankin y G.W. Wharton. 1936. The ecology of *Passalus cornutus* Fabricius, a beetle which lives in rotting logs. *Ecological Monographs* 6:457-490.
- 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* 19:43–52.
- Preiss, F.J. y E.P. Catts. 1968. The mechanical breakdown of hardwood in the laboratory by *Popilius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 41:240-242.
- Reyes-Castillo, P. 1970. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22:1-240.
- Reyes-Castillo, P. 1977. Systematic interpretation of the Oligocene fossil, *Passalus indormitus* (Coleoptera: Passalidae). *Annals of the Entomological Society of America* 70:652-654.
- Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomologica Mexicana* 61:49-72.
- Reyes-Castillo, P. y M. Jarman. 1981. Estudio comparativo de la fuerza ejercida por las mandíbulas de larva y adulto de Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 48:97-99.
- Ribeiro, M.O.A. y C.R.V. Fonseca. 1991. Nota sobre o comportamento de *Veturius paraensis* (Coleoptera: Passalidae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série Zoologia*. 7(2):225-226.
- Rodríguez, M.E. 1985. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera del bosque de la Estación Ecológica Sierra del Rosario, Cuba. I. Actividad en condiciones naturales. *Ciencias Biológicas* 13:29-37.
- Rodríguez, M.E. y M.A. Zorrilla. 1986. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la Estación Biológica Sierra del Rosario, Cuba. II. Actividad en condiciones de laboratorio. *Ciencias Biológicas* 16:69-75.
- Schmidt, O. 2006. *Wood and tree fungi. Biology, damage, protection, and use.* Springer, Berlin. Pp. 87-107.
- 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 the New World Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterists Bulletin* 32(1):21-28.
- 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. y L. Schuster. 1997. The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera). Pp. 260-269. En: J.C. Choe & B.J. Crespi. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Stephenson, N.L. y P.J. Mantgem. 2005. Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecology Letters* 8:524-531.
- Stephenson, N.L., P.J. Mantgem, A.G. Bunn, H. Bruner, M.E. Harmon, K.B. O'Connell, D.L. Urban y J.F. Franklin. 2011. Causes and implications of the correlation between forest productivity and tree mortality rates. *Ecological Monographs* 81(4):527-555.
- Suh, S.O. y J.J. Zhou. 2011. *Kazachstania intestinalis* sp. nov., an ascosporegenous yeast from the gut of passalid beetle *Odontotaenius disjunctus*. *Antonie van Leeuwenhoek* 100:109–115.
- Suh, S.O., C.J. Marshall, J.V. McHugh y M. Blackwell. 2003. Wood ingestion by passalid beetles in the presence of xylose-fermenting gut yeasts. *Molecular Ecology* 12:3137–3145.
- Suh, S.O., M.M. White, N.H. Nguyen y M. Blackwell. 2004. The status and characterization of *Enteroramus dimorphus*: a xylose-fermenting yeast attached to the gut of beetles. *Mycologia* 96(4):756–760.
- Umeya, K. 1960. A comparative morphology of the alimentary tract in the adults of lamellicorn beetles (Coleoptera). *Memoir of Faculty of the Agricultural, Hokkaido University* 3:60–113.
- Urbina, H., J.J. Luangsa-ard, S.O. Suh y M. Blackwell. 2012. Xylose-fermenting yeasts from the gut of passalid beetles: geographical distribution. Abstract, Oral Session 10. En: *Mycological Society of America 2012 Meeting, Yale University, New Haven, Connecticut, July 15-18, 2012.* <http://msa2012.net/schedule/abstracts.php>
- Valenzuela, J.E. 1992. Adult-juvenile alimentary relationships in Passalidae (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana* 85:25-37.
- Valenzuela, J.E. 1993. Pupal cell-building behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Insect Behavior* 6: 33-41.
- Zhang, J.F. 1989. *Fossil Insects from Shanwang, Shandong, China.* Shandong Science and Technology Publishing House, Jinan, China.