



Excelencia que trasciende

DELVALLE
GRUPO EDUCATIVO

Filogenética de *Chondrocephalus* Kuwert y su
biogeografía en América Central (Coleoptera: Passalidae)

UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Excelencia que trasciende

DEL VALLE
GRUPO EDUCATIVO

Filogenética de *Chondrocephalus* Kuwert y su
biogeografía en América Central (Coleoptera: Passalidae)

Trabajo de graduación en modalidad de tesis presentado por

María Margarita Alonso Ascencio

para optar al grado académico de Licenciada en Biología

Guatemala

2020

Vo. Bo. (f) 吉本治一郎
Dr. Jiichiro Yoshimoto

Tribunal Examinador:

(f) 吉本治一郎
Dr. Jiichiro Yoshimoto

(f) Jack C. Schuster
Ph. D. Jack C. Schuster

(f) Gabriela Alfaro
Ms. C. Gabriela Alfaro

Fecha de aprobación: 20 de febrero de 2020

AGRADECIMIENTOS

Tengo la bendición, de tener mucho agradecimiento hacia muchos.

Agradezco en primer lugar a Dios, por las oportunidades y dificultades que he tenido toda mi vida, porque puedo decir que cada paso guiado por él me llevó a esta carrera y desde que entré a Biología supe que ninguna otra me habría completado tanto como persona; a mis papás por la formación que me han brindado desde pequeña, por el apoyo, por el tiempo que me dedican, por la paciencia, por la sabiduría que comparten conmigo, por involucrarse en mi carrera y mis intereses y por ser la encarnación propia del amor y guía de Dios en mi vida. A mi asesor Ph. D. Jack C. Schuster por darme la oportunidad y confianza de hacer algo totalmente diferente, por ser un mentor y poder transmitir y contagiar la pasión de la entomología a alguien que era verdaderamente escéptica (yo). Gracias Doc por ser de las personas que han marcado mi vida de una manera única y muy positiva.

Agradezco a mis amigos de la Universidad que me han enseñado un sinnúmero de lecciones, me han ayudado desde que entré en segundo año y se notaba que yo era la nueva hasta a controlar mis lágrimas al llorar por Química Orgánica, porque han sido soporte para mí en todo, en especial a Isabella, María Paula, Juan Pablo, Rafael, Javier, Andrés, María José, Marcelo, Solé, Sofía y mis bioquímicas Inés y Lucía. A mis amigos de la vida no solo por alimentar mis sueños desde que tengo memoria, sino también por empujarme para conseguirlos cuando lo necesito y levantarme las veces que me he caído. Además de hacer todo lo posible por entender de Biología y dejarme compartir mi vida con ustedes, Brenda Salguero, Joanne de la Parra y Emilio Rivera.

Agradezco a mis catedráticos durante mis años universitarios, por ser inspiración, ejemplo, por su comprensión con disciplina y consejo aun cuando no sabía que lo necesitaba, especialmente a José Miguel Morales, Daniel Ariano, Javier Ajú y Vanessa Granados.

Agradezco M. Sc. Gabriela Alfaro, mi directora de carrera, porque para empezar no me habría inscrito en Biología de no ser por ella, por hacer la diferencia en mi vida universitaria

e invaluable consejo y dirección, por su objetividad y genuinidad, por su esfuerzo en el Departamento de Biología UVG y por confiar en mí e incentivar-me a ser cada día mejor. A Ericka Santos por su apoyo incondicional durante toda la carrera.

Agradezco a Universidad del Valle de Guatemala por las oportunidades y lineamientos brindados. Agradezco al Centro de Estudios Ambientales y Biodiversidad (CEAB), por permitirme terminar mis prácticas en especial a MBA Gabriela Fuentes, y a la Colección de Artrópodos de la Universidad del Valle de Guatemala por brindarme acceso a los especímenes de la colección de pasálidos, a las instalaciones, al equipo, en especial al Dr. Jiichiro Yoshimoto, por su disposición incondicional a asesorarme en la elaboración de mi trabajo de graduación, por su orientación y conocimiento. Gracias por siempre encontrar soluciones a todo.

Agradezco a David Nickle, del Smithsonian Museum Support Center, a Lee Herman del American Museum of Natural History (AMNH), a Jon Gelhaus e Isa Betancourt de Academy of Natural Sciences of Drexel University por recibirme con brazos abiertos, y permitirme trabajar en las colecciones, por estar pendientes y apoyarme, además de los numerosos detalles que tuvieron conmigo mientras estuve en Estados Unidos. Hicieron que mi trabajo de tesis fuera inolvidable y sin duda una experiencia que jamás olvidaré.

Agradezco a mi familia en general porque soy muy afortunada de tenerlos, a mi abuelita Olga Taracena, mi hermano Augusto Alonso, mis tíos, sobrinos y primos en especial a Ximena Peralta, Kimberly Rodas, Óscar Peralta, Amalia Alonso, Yisel Alonso, Beatriz Díaz, César Javier y Jorge Alonso porque a lo largo de mi vida universitaria pude contar con ustedes en todo momento, por ayudarme a controlar mi estrés en especial durante los primeros años de la carrera, porque me motivaron a ser mi mejor versión, por ayudarme en los momentos más difíciles y por el corazón de oro que tienen.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	V
LISTADO DE FIGURAS	IX
LISTADO DE CUADROS	XI
RESUMEN	XII
ABSTRACT.....	XIII
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES.....	2
A. Taxonomía versus sistemática	2
B. Comportamiento y ecología.....	6
C. Biogeografía.....	10
D. Investigaciones previas.....	16
E. <i>Chondrocephalus</i>	16
III. JUSTIFICACIÓN.....	20
IV. OBJETIVOS.....	22
V. HIPÓTESIS DE TRABAJO	23
VI. METODOLOGÍA	24
A. Material revisado y mediciones	24
B. Análisis de caracteres	25
VII. RESULTADOS.....	33
A. Análisis filogenético morfológico.....	33
B. Análisis biogeográfico.....	34
C. Redescrición del género <i>Chondrocephalus</i>	36
D. Cambios de nomenclatura.....	39
E. Clave dicotómica de identificación de <i>Chondrocephalus</i> para imagos adultos.....	39

VIII.	DISCUSIÓN.....	42
A.	Análisis filogenético morfológico.....	42
B.	Análisis biogeográfico.....	45
IX.	CONCLUSIONES.....	48
X.	RECOMENDACIONES.....	49
XI.	LITERATURA CITADA.....	50
XII.	ANEXOS.....	54

LISTADO DE FIGURAS

Figura	Página
1. Niveles taxonómicos de <i>Vulpes vulpes</i>	3
2. Subdivisiones taxonómicas de la familia Passalidae, basadas en Boucher	5
3. Nueva sistemática (consenso estricto) y su distribución geográfica – con las tribus en los nudos de las ramas de Passalidae	11
4. Hipótesis paleobiogeográficas para los grandes grupos filogenéticos de Passalidae	12
5. Distribución geográfica de las subfamilias grandes de Passalidae	14
6. Mapa de las áreas endémicas de América Central Nuclear propuesta por Schuster y Cano (2006).....	15
7. Características morfológicas utilizadas, vista dorsal de <i>C. granulifrons</i>	17
8. Dibujo de la cabeza de A- <i>Petrejoides</i> sp. y B- <i>Chondrocephalus purulensis</i> Bates	19
9. Cladograma del género <i>Chondrocephalus</i> con k= 12.....	33
10. Mapa de distribución de las especies de <i>Chondrocephalus</i> (<i>C. granulum</i> , <i>C. purulensis</i> , <i>C. granulifrons</i> , <i>C. debilis</i> y <i>C. gemmae</i>) y <i>Petrejoides</i> (<i>P. guatemalae</i> , <i>P. reyesi</i> , y <i>P. salvadorae</i>) con los datos de altitud con escala de color.....	35
11. Surco occipital de <i>P. salvadorae</i>	36
12. Cuerno central de <i>C. granulifrons</i> , cuerno de ápice fusionado (no libre) vista lateral.....	37
13. Ensanchamiento al final de la foseta lateral metaesternal en <i>C. debilis</i>	40
14. Puntuaciones del pronoto de <i>Chondrocephalus granulum</i>	41

15. Cuerno central protuberante de ápice libre de <i>C. salvadorae</i> , vista lateral.....	41
--	----

LISTADO DE CUADROS

Cuadro		Página
1.	Taxonomía del género <i>Chondrocephalus</i>	6
2.	Caracteres seleccionados para análisis filogenético morfológico.....	26
3.	Estados de carácter del análisis morfológico.....	30
4.	Base de datos de material revisado.....	55

RESUMEN

Chondrocephalus Kuwert (Coleoptera: Passalidae) pertenece a la subfamilia Passalinae y la tribu Proculini. El género cuenta con cinco especies descritas y se diferencia de los demás géneros por la rugosidad de la cabeza en especial en el área mediofrontal, la sutura frontoclipeal extendida a lo largo de las crestas (quillas) frontales y que estas están presentes desde su unión hasta los tubérculos internos. Aparte, presentan ojos usualmente no reducidos y el ángulo humeral es cuadrado. Es un género muy poco estudiado y la publicación más grande del género fue hecha en 1970 por Reyes-Castillo en donde ya se veía relación con *Petrejoides* aunque también ha sido relacionado con otros géneros, ya sea por distribución o desarrollo larval. Boucher (2005) planteó la relación con una especie del género *Petrejoides*, *P. salvadorae* y definió estos géneros como grupos hermanos. Propuso el cambio de *P. salvadorae* a *Chondrocephalus*. En este trabajo realicé un análisis filogenético de cinco especies de *Chondrocephalus*, (*C. granulifrons*, *C. granulum*, *C. debilis*, *C. gemmae* y *C. purulensis*) para ver si existe relación con tres especies de *Petrejoides* (*P. salvadorae*, *P. guatemalae* y *P. reyesi*). El análisis se llevó a cabo en el software TNT utilizando como outgroup las especies *Oileus sargi* y *Paxillus leachi*. Evalué 55 caracteres morfológicos externos y el resultado del análisis comprueba la monofilia de *Chondrocephalus* por cuatro sinapomorfías. El cladograma resultante presentó un nivel alto de homoplasia lo cual indica evolución independiente y concuerda con que la morfología de Passalidae es altamente parecida entre géneros. El análisis de distribución y biogeográfico de las especies, el cual se llevó a cabo en DIVA-GIS, también apoya la monofilia del género y muestra efecto de vicarianza para algunas especies debido a las barreras biogeográficas presentes en la región. Una de las barreras geográficas más importantes que modelan la distribución de las especies evaluadas y de la fauna mesoamericana en general, es el Istmo de Tehuantepec. En el mapa generado, se puede observar que las especies de *Petrejoides* más aisladas son las que menos se parecen morfológicamente a *Chondrocephalus* y en el cladograma también son los que se muestran menos relacionados. Realicé una redescrición de *Chondrocephalus* junto con la clave dicotómica para las ocho especies. La cantidad de especies de *Chondrocephalus* aumenta cinco a ocho, incluyendo las tres especies previamente situadas en *Petrejoides*.

ABSTRACT

Chondrocephalus Kuwert (Coleoptera: Passalidae) belongs to the subfamily Passalinae and Proculini tribe. This genus includes five described species and can be differentiated by the granulations of the head, especially in the mediofrontal structure, the clipeo-frontal suture extended along the frontal ridges and that these are present from the union of the ridges to the inner tubercles. Other characteristics of the genus are the non-reduced eyes and the humeral angle is squared. *Chondrocephalus* is a genus that has not been well studied and the biggest publication about it was in 1970 by Reyes-Castillo where the relationship with *Petrejoides* was already evident, it also has been related to other genre because of their distribution or their larval development. Boucher (2005) proposed a relationship with a species of the genus *Petrejoides*, *P. salvadorae* and defined the genera as sister groups. He proposed the change from *P. salvadorae* to *C. salvadorae*. In this investigation I performed a filogenetic analysis of five species of *Chondrocephalus*, (*C. granulifrons*, *C. granulum*, *C. debilis*, *C. gemmae* and *C. purulensis*), to prove if there is a relationship with three species of *Petrejoides* (*P. salvadorae*, *P. guatemalae* y *P. reyesi*). The analysis was made with TNT software using as outgroup the species *Oileus sargi* and *Paxillus leachi*. I evaluated 55 external morphological characters and the results prove the monophyly of *Chondrocephalus* sustained by four synapomorphies. The tree generated showed a high level of homoplasy, which indicates independent evolution that correlates with the fact that Passalidae has similar morphology between genre. The distributional and biogeographical analysis, which was made in DIVA-GIS software, supports the monophyly on the genus too and shows vicariance in some species because of the geographical barriers in the region. One of the most important geographical barriers that models the distribution of the species evaluated and of the mesoamerican fauna in general, is the Isthmus of Tehuantepec. In the map created, it can be observed that the species of *Petrejoides* more isolated are the less similar in morphology to *Chondrocephalus* and in the tree generated they also are the less related. I described the genus *Chondrocephalus* and made the dichotomous key for the eight species. The number of species of *Chondrocephalus* rises to eight, including the three species that belonged to *Petrejoides*.

I. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial se conocen entre 800-900 especies de la familia Passalidae, y en Guatemala existen más de 90. Los pasálidos que son endémicos de Mesoamérica suelen tener una distribución montañosa y los que se encuentran en zonas más bajas presentan distribución Neotropical (Schuster y Cano 2001). Esta familia suele encontrarse en árboles podridos, algunos debajo de la corteza y otros en el tronco (cada uno de estos siendo un nivel de nicho diferente) ya que son insectos saproxílicos (Beza *et al.* 2011).

Passalidae tiene dos subfamilias, siendo Passalinae una de ellas que a su vez contiene cuatro tribus y el género objetivo del estudio, *Chondrocephalus* pertenece a la tribu Proculini. Las especies descritas del género *Chondrocephalus* que están descritas son: *Chondrocephalus granulifrons*, *C. debilis*, *C. gemmae*, *C. purulensis* y *C. granulum*. Este género se caracteriza por la rugosidad de su cabeza, la sutura frontoclipeal extendida a lo largo de las crestas (quillas) frontales y las crestas frontales están presentes desde su unión hasta los tubérculos internos (Schuster y Cano 2008). Boucher (2005) propuso que el género *Chondrocephalus* podría estar emparentado con al menos una especie del género *Petrejoides* y que algunas especies actualmente en otros géneros pueden estar mal clasificadas y pertenecer al género *Chondrocephalus*. Por lo que, a través de la redescipción del género, análisis biogeográfico y filogenético morfológico comprobé la monofilia de *Chondrocephalus* y determinar si existe una relación con otras especies de *Petrejoides*.

II. ANTECEDENTES

A. Taxonomía versus sistemática

La taxonomía tiene una definición muy amplia, donde los conceptos más generalizados y encontrados definen esta ciencia como “la encargada de clasificar organismos según un sistema predeterminado”. Además de esto, usualmente se confunde su concepto con el de sistemática. La característica diferenciadora de la taxonomía es que esta se involucra en la clasificación y nombramiento de organismos, mientras que la sistemática tiene un papel en la determinación de las relaciones evolutivas de los organismos (Enghoff 2009; Panawala 2017).

La taxonomía puede ser considerada una rama de la sistemática. Ambas utilizan observaciones e información morfológica, de comportamiento, genética y bioquímica. Alrededor de 1.78 millones de especies de plantas, animales y microorganismos han sido nombrados por los taxonomistas en los últimos 250 años; pero a pesar del extenso tiempo en que se ha estudiado taxonomía, se estima que hay 30 millones de especies que aún no han sido identificadas (Panawala 2017). Existen diferentes categorías taxonómicas: Dominio, Reino, Filo, Clase, Orden, Familia, Género y Especie; en esa jerarquía, como se muestra en la Figura 1. A cada especie se le asigna un nombre único y poseen nomenclatura binomial donde la primera parte del nombre se refiere al género al que pertenece y la segunda parte a la especie (Enghoff 2009).

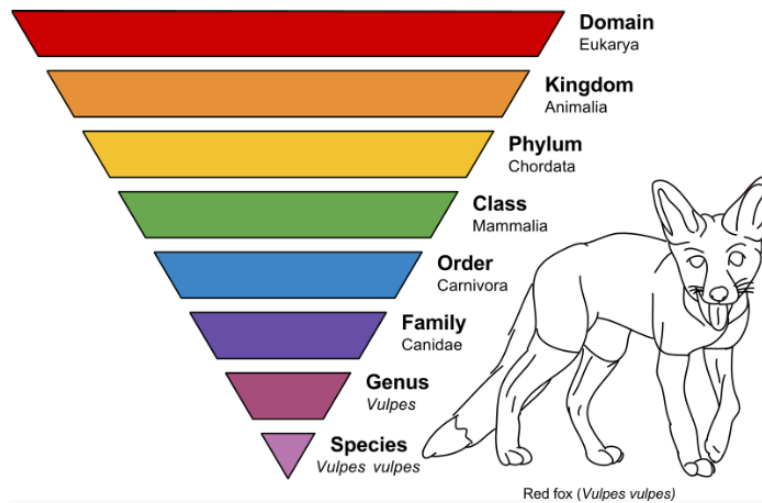


Figura 1. Niveles taxonómicos de *Vulpes vulpes*
(Enghoff 2009)

La sistemática por su parte consiste en taxonomía y evolución. La información en esta rama se utiliza para describir al organismo en términos de clasificación, nombres, cladística (clasificación y de organismos basado en la ramificación de diferentes linajes de un ancestro común), y filogenética (relación y evolución entre grupos de organismos) (Panawala 2017).

1. Passalidae

Passalidae es una familia de coleópteros caracterizados por ser pantropicales primordialmente, ocupando bosques tropicales y subtropicales alrededor del mundo (aunque las especies más estudiadas se encuentran en especies con temperaturas templadas, como el caso de *Odontotaenius disjunctus* en Norteamérica). Contiene alrededor de 500 especies pertenecientes al Nuevo Mundo (y alrededor de 1000 globalmente), desde el sur de Ontario hasta el norte de Argentina con una gran diversidad en Centroamérica y Sudamérica (MacVean y Schuster 1981; Ulyshen 2018). El número de especies presentes varía ampliamente entre locaciones en los trópicos, por ejemplo, en Centro y Sur América las variaciones van desde una hasta 22 especies depende del sitio (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Aparte, se debe de mencionar que existen muchas especies endémicas y que tienen un alto potencial de colonización de islas (Howden 1977; Ulyshen 2018).

a. Características

Passalidae se caracteriza por ser una familia de escarabajos que al ser adultos son negros brillantes, con un tamaño que varía entre 1-8 cm de largo. Presentando esta familia, muy poca variación entre especies, a diferencia de la gran diversidad en morfología y coloración exhibida por otras familias de escarabaeoides saproxílicos (Lucanidae y Scarabaeidae). Además, el dimorfismo sexual es mínimo o inexistente en los pasálidos, no como algunos pertenecientes a Dynastinae y Cetoniinae que son famosos por sus armamentos (ej. cuernos) exagerados; esto puede deberse al hecho de que los pasálidos permanecen dentro de troncos en descomposición en su etapa adulta, donde poseer mandíbulas y cuernos grandes sería un obstáculo al movimiento. La ausencia del dimorfismo sexual en los pasálidos también puede estar relacionado con su monogamia y socialidad (Ulyshen 2018).

A pesar de que la proporción de ancho/largo de los cuerpos en pasálidos es notablemente consistente a través del taxón, las especies pueden variar dependiendo de la preferencia de microhábitat, por ejemplo, si una especie se encuentra principalmente debajo de la corteza tiende a ser más dorsoventralmente aplanado que otros que prefieren otro microhábitat (Ulyshen 2018).

b. Taxonomía de pasálidos

La familia Passalidae consiste en dos subfamilias: Aulacocyclinae, perteneciente al viejo mundo con dos tribus (Ceracupini y Aulacocyclini); y Passalinae, pantropical que consta de cinco tribus (Passalini, Proculini, Solenocyclini, Macrolinini y Leptaulacini) (Figura 2). Cada una de las tribus de ambas subfamilias se restringe a una región del mundo en específico (Boucher 2005).

De la subfamilia Passalinae están las tribus Passalini y Proculini, las cuales están restringidas a las Américas. Generalmente la riqueza de pasálidos disminuye si la latitud o elevación aumentan, siendo los bosques húmedos bajos donde la familia es más diversa (Schuster 1978).

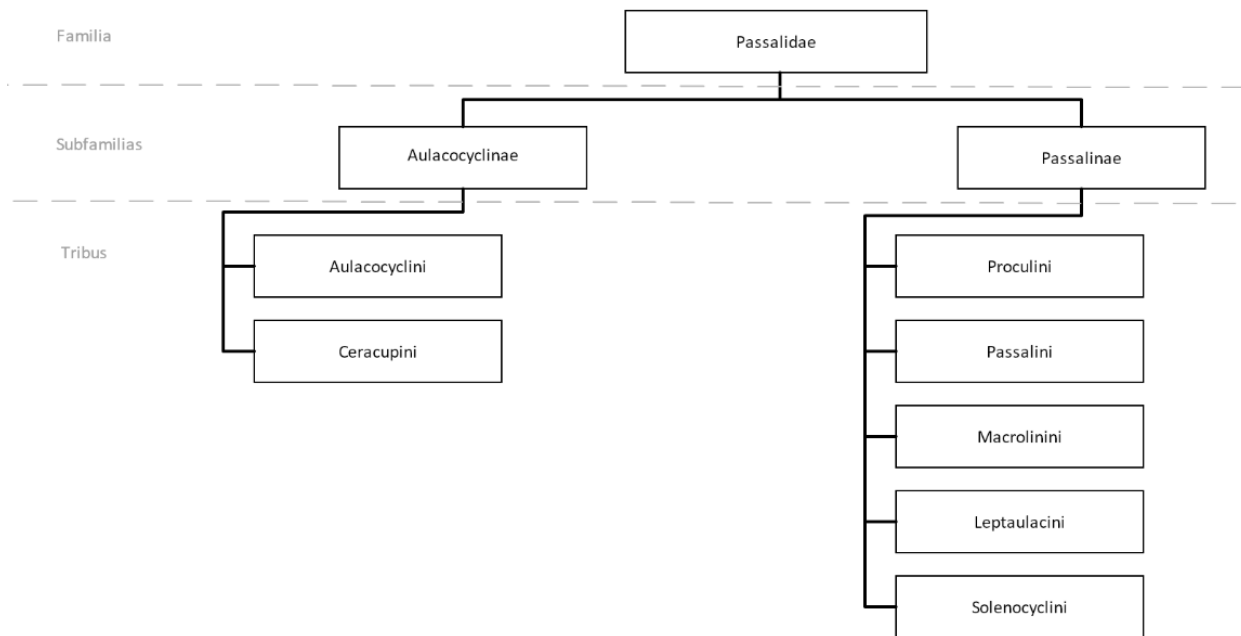


Figura 2. Subdivisiones taxonómicas de la familia Passalidae, basadas en Boucher (2005) (Ver la Figura 5 para la distribución actual de las tribus).

c. Proculini

Es una de las tribus de pasálidos más estudiadas, debido a dos razones: es uno de los grupos más diversificados (circunscritos a un área relativamente reducida, México y América Central), y que en dicha región durante la misma época se formaron dos equipos de estudio de pasálidos, en Guatemala con Jack Schuster y en México con Pedro Reyes-Castillo.

El monofiletismo de este grupo, que cuenta con alrededor de 20 géneros y 250 especies, está respaldado por una serie de caracteres relacionados el levantamiento dorsal muy prominente del clípeo. Proculini posee tres autapomorfias siguientes (Boucher 2005):

- Exposición dorsal de estructura fronto-clipeal: formado por una placa vertical a horizontal, gruesa a fina, lisa a granulosa que ocupa casi todo el ancho del clípeo.
- Surco dorsal fronto-clipeal: este surco separa de manera exacta, el frente de la placa fronto-clipeal. En el complejo *Arrox-Verres-Veturius* ha retrocedido casi completamente; probablemente de manera convergente en algunas especies de los géneros de *Vindex* y *Ogyges* y en todas de *Proculus*.

- Crestas (quillas) frontales anteriores y tubérculos latero-frontales: la pérdida de estas arrugas y tubérculos está fuertemente ligada al levantamiento fronto-clipeal, ya que estos son inmediatamente posteriores a esta estructura.

La tribu Proculini tiene tendencia a poseer alas más reducidas que Passalini, por lo que la incapacidad de vuelo aísla poblaciones y se producen más endemismos (MacVean y Schuster 1981).

Dentro de la tribu Proculini se encuentra el género *Chondrocephalus* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Taxonomía del género *Chondrocephalus*

Nivel taxonómico	Taxón
Reino	Animalia
Filo	Arthropoda
Clase	Insecta
Orden	Coleoptera
Suborden	Polyphaga
Superfamilia	Scarabaeoidea
Familia	Passalidae
Subfamilia	Passalinae
Tribu	Proculini
Género	<i>Chondrocephalus</i>

En el cuadro anterior se presenta la clasificación taxonómica del género *Chondrocephalus* para que se facilite su visualización y la de los grupos al momento de mencionarse más adelante en el documento.

B. Comportamiento y ecología

1. Hábitat y rol ecológico

Se caracterizan por habitar el interior de troncos húmedos en descomposición (que pueden ser de árboles aún en pie); aunque se conocen unas cuantas especies en otros hábitats menos comunes, por ejemplo, nidos de hormigas cortadoras de hojas, colonias de termitas, cuevas donde habitan colonias de aves frugívoras conocidos como pájaros aceitosos, en detritos entre las raíces de epífitas o en restos en descomposición de plantas no leñosas (Schuster 1978), la gran mayoría de especies son saproxílicas y pasan su ciclo de vida completo debajo o adentro de madera en descomposición. Es común que múltiples especies coexistan en muchos

bosques tropicales, ya que pueden encontrarse de 5-10 especies residiendo en un mismo tronco (Castillo y Reyes-Castillo 2009; Kattan *et al.* 2010). No se sabe claramente hasta donde son ciertas y la importancia de las asociaciones de las especies de pasálidos y el sustrato, aunque muchas especies muestran preferencias hacia microhábitats particulares. Como en el caso de algunas especies que enfocan sus actividades debajo de la corteza, adentro del duramen/albura o en la interfaz de madera-suelo (Ulyshen 2018).

En orden de importancia, Jackson *et al.* (2012) encontraron que la probabilidad de ocupación de pasálidos en secciones de troncos es mayor cuando (1) los troncos están moderadamente en descomposición, (2) los troncos son largos, (3) el área no está inundada, (4) las 225 ha de los alrededores es boscosa, (5) no hay pudrición de corazón en el árbol, (6) las hormigas están ausentes, (8) hay menos cobertura de dosel y (9) el tronco estaba derribado y no de pie.

A parte del consumo de la madera, los pasálidos fragmentan grandes cantidades de madera al crear sistemas de túneles extensos y entre los insectos saproxílicos, tal vez solo pueden ser rivalizados por las termitas en cuanto a la importancia del rol de descomposición de madera. Son sensibles a la perturbación de hábitat por lo que su conservación debería de ser prioritaria (Ulyshen 2018).

2. Alimentación

En cuanto a su alimentación, las larvas de pasálidos se alimentan, de “rumen externo” o “frass” (excremento de insectos saproxílicos) rico en microbios y de una pasta de madera finamente masticada producida por los adultos que se alimentan de madera, la cual utilizan también en las paredes de sus galerías. En los intestinos de los pasálidos se encuentra una gran variedad de microorganismos, incluyendo procariontes fijadores de nitrógeno y levaduras que ayudan a la digestión de madera (además de bacterias, archaea, nemátodos y fungi). Estos microorganismos suelen proporcionar muchos más nutrientes que la madera en sí para el insecto, como por ejemplo algunas levaduras benefician a sus hospederos proveyéndoles algunos aminoácidos esenciales, vitaminas, esteroides o desintoxicándolos de metabolitos de

algunas plantas. Se ha comprobado que la diversidad de microorganismos depende de la región intestinal (Urbina *et al.* 2013; Ulyshen 2018).

En cuanto al tipo de madera que utilizan como alimento, no son muy discriminativos, pero usualmente se limitan a angiospermas y un par de especies se alimentan de pinos u otras coníferas (Schuster 2008). La coprofagia se da en este grupo y es particularmente importante para ciertas especies, tanto que su supervivencia radica en este recurso (Ulyshen 2018).

En el rol ecológico que cumplen como descomponedores, existe diferencia entre la destrucción física de madera (fragmentación, pulverización) y la digestión química, ya que son dos procesos diferentes siendo la última la única que cualifica como descomposición; aunque la destrucción física acelera el proceso de descomposición al aumentar el área superficial expuesta. De igual manera, el grado de consumo de madera varía mucho entre especies, donde un extremo son escarabajos que solamente fragmentan madera durante la creación de galerías y el otro extremo serían como las termitas que consumen toda la madera que procesan. Los pasálidos quedan en un intermedio ya que fragmentan grandes cantidades de madera y consumen una parte. La verdadera degradación de madera no se da en el tracto digestivo, sino en las heces depositadas en galerías, que es ingerida múltiples veces. La forma más eficiente y sencilla para determinar el efecto neto de los insectos saproxílicos en la descomposición de madera es la comparación de diferencias de pérdida de masa de madera seca en troncos, donde los insectos de interés han sido o no excluidos; ya que la mayoría de los estudios se han enfocado en la ruptura física y bajo condiciones de laboratorio, donde el ideal es obtener información en campo (Ulyshen 2016).

3. Desarrollo e interacciones sociales

Los pasálidos viven en grupos familiares subsociales dentro de sus galerías, las cuales suelen tener más de un metro de largo y son iniciados por un solo pasálido, ya sea hembra o macho, al que después se le une un miembro del sexo opuesto. La copulación ocurre usualmente en estas galerías, son insectos monógamos y ambos sexos contribuyen en la creación de más galerías que resultan en la producción de grandes cantidades de madera fragmentada (una parte de esta es empujada fuera del tronco cerca de la entrada del túnel)

(Castillo y Reyes-Castillo 2009). Los huevos son puestos en un nido de madera finamente masticada y existe cuidado parental.

Los grupos familiares se caracterizan por tener generaciones superpuestas, cuidado cooperativo de crías ya que tanto los parentales como su descendencia (tenerales o adultos maduros) ayudan a las larvas en la creación del pupario, construido a partir de excremento, proveyéndole protección para la vulnerabilidad de la etapa pupal, además de la hipótesis de que las galerías están construidas de modo que las larvas y pupas quedan en secciones más protegidas en el sistema de túneles. La etapa larvaria en los pasálidos es menos extendida que la de otros escarabaeidos, la cual dura un par de meses como máximo y después se convierten en pupas, como ejemplo *Cylindrocaulus patalis* tiene la etapa larvaria más corta conocida que dura un mes. Se necesitan varias semanas o incluso meses para que los tenerales cambien de coloración de anaranjado a negro, y de igual manera para alcanzar madurez sexual. En ese punto o antes, los pasálidos migran (usualmente cerca) o excavan galerías a partir de las creadas por sus padres, para iniciar una nueva colonia. La migración se da en determinadas épocas del año dependiendo de la región y de la especie, puede ser volando o caminando (Schuster y Schuster 1997). No es sorprendente que, en un sustrato recalcitrante y nutricionalmente pobre como la madera, de lugar a una cooperación intraespecífica además de muchos ejemplos de cooperación interespecífica (ej. endo y ectosimbiosis) (Ulyshen 2015). Aquí se puede mencionar el cuidado parental que se observa en los pasálidos, que se cree tiene un efecto positivo en el desarrollo de su descendencia ya que, al mejorar la calidad de la comida, como cuando la madera es pulverizada, tiene beneficios directos en el crecimiento de los juveniles. Cabe destacar que los pasálidos tienen un desarrollo más rápido que otros taxones saproxílicos no sociales (Ulyshen 2015).

4. Interacciones interespecíficas

Muchos animales muestran comportamiento oportunista en cuanto al uso de las galerías creadas por los pasálidos. Gray (1946) reportó una lista larga de invertebrados (nemátodos y gusanos de tierra), reptiles y anfibios en los túneles de *O. disjunctus* en Norteamérica. Algunas de las especies encontradas son totalmente dependientes de los pasálidos para obtener comida, refugio y transporte (Ulyshen 2015).

5. Comunicación

Los pasálidos se conocen por tener un sistema complejo de comunicación que involucra señales táctiles, químicas y acústicas (Castillo y Reyes-Castillo 2009). Tanto las larvas como los adultos producen una variedad de sonidos a través de estridulaciones (producción de sonido mediante la fricción de ciertas partes del cuerpo), pero las estridulaciones producidas por adultos son más fuertes y varían dependiendo del contexto de comportamiento. Schuster (1983) reportó que los sonidos producidos por pasálidos adultos se pueden dividir en siete tipos básicos estructurales y que existen en 13 contextos de comportamiento diferentes.

C. Biogeografía

La biogeografía es la disciplina de la biología que se encarga del estudio de los procesos causales, históricos y ecológicos que determinan (y han determinado) la distribución espacial de los organismos. Puede tener dos enfoques: la biogeografía ecológica que se centra en el estudio de los procesos ecológicos que influyen la distribución de los organismos y la biogeografía histórica que explica la distribución geográfica en términos de su historia evolutiva por lo que se relaciona directamente con la sistemática (Sanmartin 2012).

1. Paleobiogeografía y biogeografía de pasálidos en América

Las hipótesis paleobiogeográficas de tectónica de placas post-gondwaniana se reafirma con la distribución que se puede observar en la Figura 3 (Boucher 2005). Las poblaciones ancestrales fueron transportadas por masa continental en movimiento, por lo que jamás se ha dado que las poblaciones hayan cruzado las barreras oceánicas. En cuanto al origen geográfico y ecológico de Passalidae en América, el único fósil conocido del Oligoceno es un ejemplar de *Passalini* encontrado en Oregón. El período Oligoceno se caracterizó por un calentamiento global, el clima y la vegetación subtropical prevaleció al oeste de Norteamérica, llegando a lo que actualmente es Columbia Británica. La concordancia de los fósiles con la distribución típicamente pantropical de la fauna actual sugiere que Passalidae (ancestral) apareció en un bosque tropical húmedo, ya que sus descendientes no se han “alejado” de este tipo de ambiente. Las excepciones observables hoy en día se deben a especializaciones recientes (Boucher 2005).

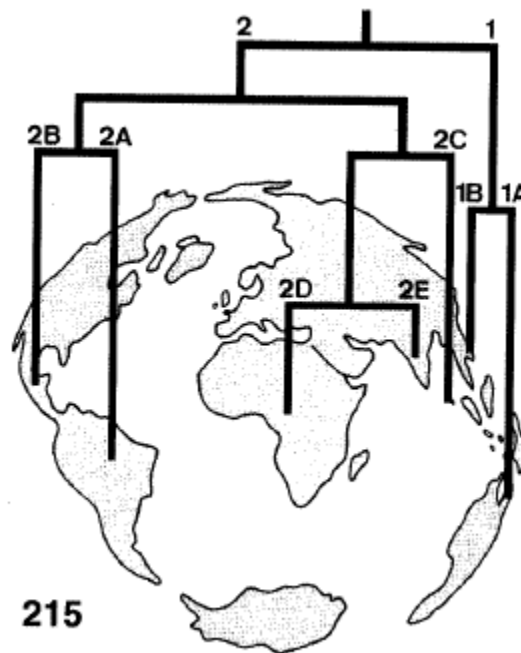


Figura 3. Nueva sistemática (consenso estricto) y su distribución geográfica – con las tribus en los nudos de las ramas de Passalidae. **1.** Aulacocyclinae; **1A**, Aulacocyclini; **1B**, Ceracupini. – **2.** Passalinae; **2A**, Passalini; **2B**, Proculini, **2C**, Macrolinini; **2D**, Solenocyclini; **2E**, Leptaulacini

(Boucher 2005)

Se puede pensar que el microhábitat y la biología particular de Passalidae son el producto de una radiación adaptativa, por la presunta presencia de un grupo hermano (el cual podría comprender Trogidae, Chironidae y Lucanidae) pero evidencia muestra que dichas radiaciones fueron causadas por eventos geotectónicos mayores, como la deriva continental es decir por el fenómeno de vicarianza. La única otra alternativa del origen de la cladogénesis basal de la familia es la ya mencionada radiación adaptativa (y no geográfica), si hubieran existido las condiciones, pero no hay evidencia concreta que apoye esta hipótesis (Boucher 2005).

Se debe de mencionar que la distribución de las tribus de Passalinae es endémica en cada continente, por lo que la distribución y existencia de una familia son previas a la primera

fragmentación de Gondwana (en el cretácico inferior, ~ 135 Ma); de la cual se tiene evidencia tanto para esta subfamilia como para Aulacocyclinae. Según evidencia filogenética y paleobiogeográfica (Figura 4), la edad más plausible para los pasálidos primitivos sería al menos igual a la de las angiospermas (Jurásico superior basal, ~ 150-145 Ma) (Boucher 2005).

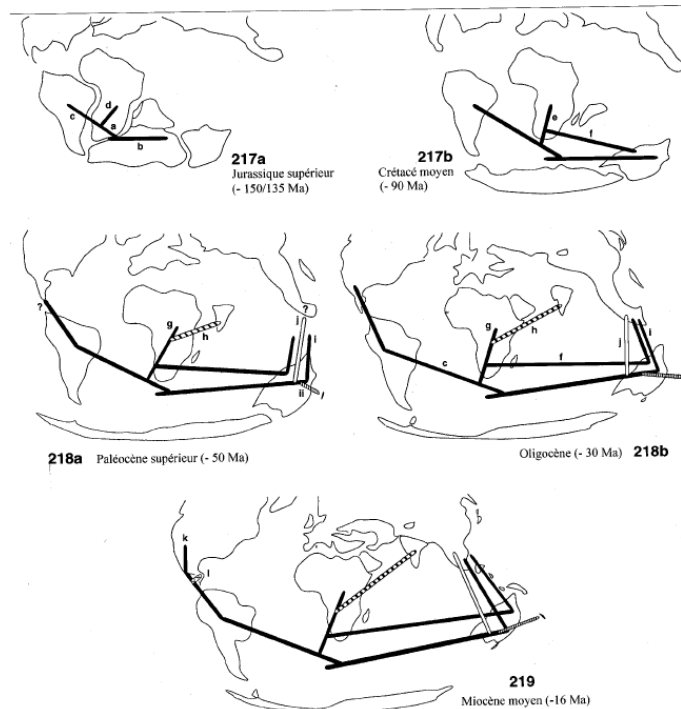


Figura 4. Hipótesis paleobiogeográficas para los grandes grupos filogenéticos de Passalidae. **a**, Passalinae; **b**, Aulacocyclinae; **c**, Passalini-Proculini; **d**, Solenocyclini-Leptaulacini-Macrolinini; **e**, Solenocyclini-Leptaulacini; **f**, Macrolinini; **g**, Solenocyclini; **h**, Leptaulacini; **i**, Aulacocyclini; **j**, Ceracupini; **ii**, *Aulacocyclus* de Nueva Caledonia; **k**, Passalini; **l**, Proculini (planisferio adaptado y simplificado) (Boucher 2005)

En la Figura 4 se puede observar que los proto-Passalinae, se ubicaron antes de la fragmentación de Gondwana al oeste del territorio de Aulacocyclinae. La filogenia muestra que, durante la fragmentación de Gondwana, en el Cretácico basal (~ 130 Ma) una parte de Passalinae y todos los Aulacocyclinae debieron estar presentes en el mismo bloque centro-

oriental (África, India, Antártica y Australia), mientras que otra parte de Passalinae debió haber estado en el bloque occidental (América) (Figuras 3 y 4) (Boucher 2005).

Después de la fragmentación definitiva de Gondwana, no existió una conexión faunística transoceánica, por lo que no hubo desplazamiento de población entre África y América. Es probable que tampoco haya habido una movilización terrestre a través de la Antártida ya que la evidencia magnética sugiere que África se separó de esta en el Cretácico inferior por lo que los factores de temperatura y vegetación no forestal (brinzales) impidieron una migración exitosa a través de esa ruta (Boucher 2005).

2. Distribución actual de Passalinae en América

Passalini y Proculini son las tribus endémicas de América, y se encuentran presentes en toda la zona intertropical (Figura 5). Passalini está ausente de la zona norte de México y Proculini alcanza los Grandes Lagos y con muy poca representación en Las Antillas. El contraste de distribución en las islas es evidente, en Trinidad se encuentran tres géneros pertenecientes a Proculini (*Papilus*, *Verres* y *Veturius*) y numerosos géneros de Passalini, aunque todos los taxones, pertenecientes a la fauna sudamericana. En Tobago, solamente se conoce *Verres* de la tribu Proculini y en general en las Grandes y Pequeñas Antillas, Passalini tiene una fuerte proporción de endemismo (Boucher 2005).

Los pasálidos se encuentran ausentes de la vertiente norte del Pacífico de los Andes en Perú por el clima árido y ausencia de bosque húmedo. El límite sur del área de distribución en América es casi el mismo para ambas tribus. Este forma una línea flexionada desde el sur de Bolivia hasta el tercio norte de Uruguay (Figura 5), dicho límite corresponde al de los bosques tropicales densos y nuevamente en estas regiones al sur, los géneros de Passalini están más diversificados (Boucher 2005).

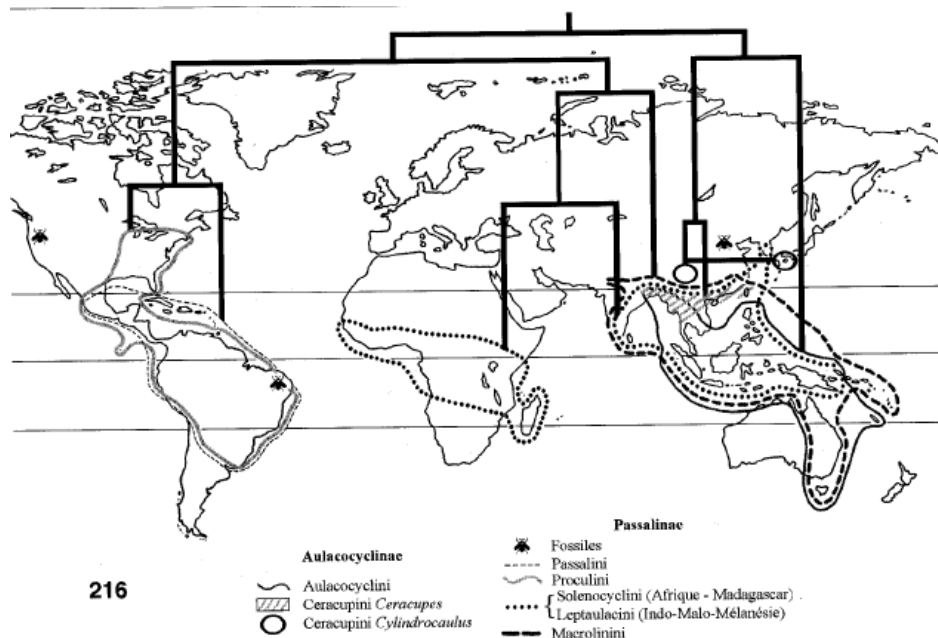


Figura 5. Distribución geográfica de las subfamilias grandes de Passalidae – Se muestran también los taxones fósiles (todos pertenecientes a Passalinae) representados con la figura de un escarabajo (como lo indica la leyenda de la figura) en las diferentes localidades: Norteamérica, Oregón: *Passalus indormitus* Cockerell (Oligoceno); Sudamérica, Araripe Plateau: Passalidae? (Cretácico inferior); Asia Continental; Shandong: *Serrulus sinicus* Hong (Mioceno) (Boucher 2005)

3. Áreas de endemismo de parte de Centroamérica

Como se mencionó con anterioridad, el endemismo que presentan en general los pasálidos les proporciona una importancia como grupo indicador, la incapacidad de vuelo generalizada hace que las especies queden aisladas y se den endemismos. Al estudiar las especies endémicas del país y los lugares donde se encuentran, se puede conocer sobre la historia biogeográfica de Guatemala. Schuster y Cano (2006) crearon un mapa de áreas endémicas basados en especímenes de las familias Passalidae y Scarabaeidae de la superfamilia Scarabaeoidea, que no solo incluye a Guatemala, sino también parte de México, Honduras y El Salvador (Figura 6).

En este mapa se puede demostrar también las barreras geográficas que limitan a las especies a quedarse en un solo lugar. Las principales barreras geográficas en Guatemala son: el Valle del Motagua y el Altiplano de pino-encino (Beza *et al.* 2011).

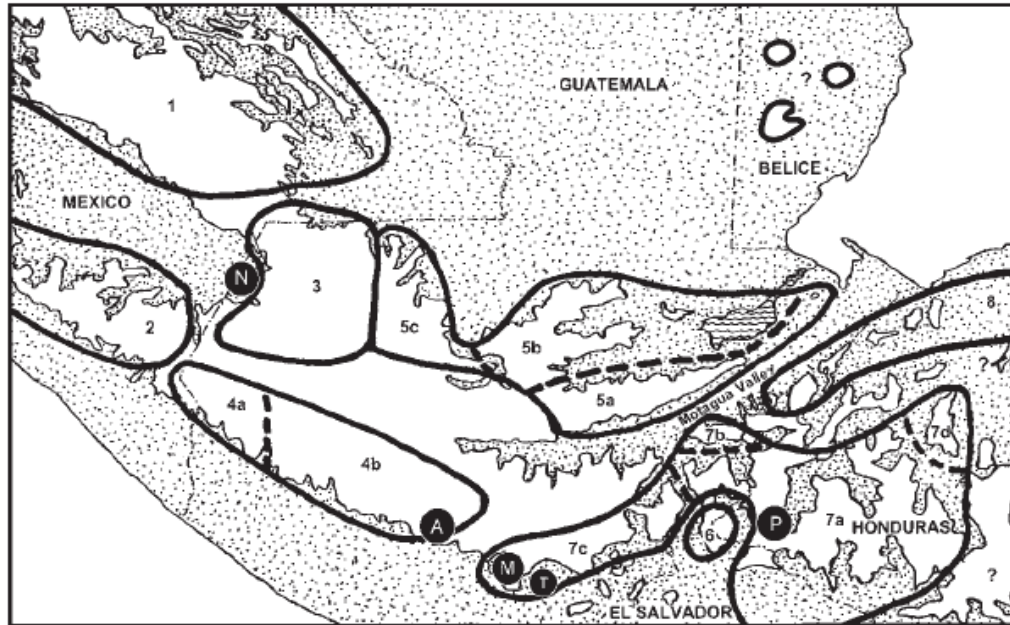


Figura 6. Mapa de las áreas endémicas de América Central Nuclear propuesta por Schuster y Cano (2006). Los números indican las áreas endémicas para **1-** el norte de Chiapas; **2-** el sur de Chiapas; **3-** oeste de Sierra de las Minas; **4a-** oeste de los volcanes de Guatemala; **4b-** este de los volcanes de Guatemala; **5a-** Sierra de las Minas; **5b-** sur de la Sierra Chamá; **5c-** este de la Sierra los Cuchumatanes; **6-** Trifinio; **7a-** El Portillo (Honduras); **7b-** La unión Zacapa; **7c-** región de Tecuamburro; **7d-** Santa Bárbara (Honduras); **8-** Sierra del Merendón; **A-** Volcán de Agua; **M-** Volcán Miramundo; **N-** Nentón; **P-** El Portillo; **T-** Volcán Tecuamburro. Las áreas blancas indican una altitud mayor a 800 m.

D. Investigaciones previas

El estudio moderno de la familia Passalidae se empezó por Reyes-Castillo (1970), y los investigadores que más se han dedicado a la investigación de los pasálidos en Centroamérica son Reyes-Castillo, Schuster y Cano. Gracias a estas investigaciones los pasálidos son ampliamente conocidos en cuanto a su taxonomía y distribución en la región (Monzón *et al.* 2000; Schuster *et al.* 2000). La información generada en este ámbito comprende revisiones, descripciones de géneros y especies, análisis biogeográficos y estudio de comportamiento (Schuster 1975; McVean y Schuster 1981; Schuster y Reyes-Castillo 1990; Reyes-Castillo y Castillo 1993; Schuster y Schuster 1997; Monzón. 2000; Schuster y Cano 2006; Cano 2016).

En otras regiones también se puede encontrar información de revisiones y taxonomía de pasálidos de diferentes años; Gravely (1918) publicó acerca de la evolución de pasálidos; Fonseca (1987) realizó análisis cladísticos de subfamilias de Passalidae; y Boucher (2005) publicó el libro de filogenia y evolución de Passalidae.

E. *Chondrocephalus*

El género *Chondrocephalus* tiene características distintivas como la rugosidad de su cabeza, en especial en el área mediofrontal, la sutura frontoclipeal extendida a lo largo de las crestas (quillas) frontales y que estas están presentes desde su unión hasta los tubérculos internos (Figura 7). Aparte, presentan ojos usualmente no reducidos y que el ángulo humeral es cuadrado (Schuster y Cano 2008). Dentro de este género se encuentran actualmente descritas son cinco especies: *Chondrocephalus granulifrons*, *C. debilis*, *C. gemmae*, *C. purulensis* y *C. granulum* (Reyes-Castillo 1970).

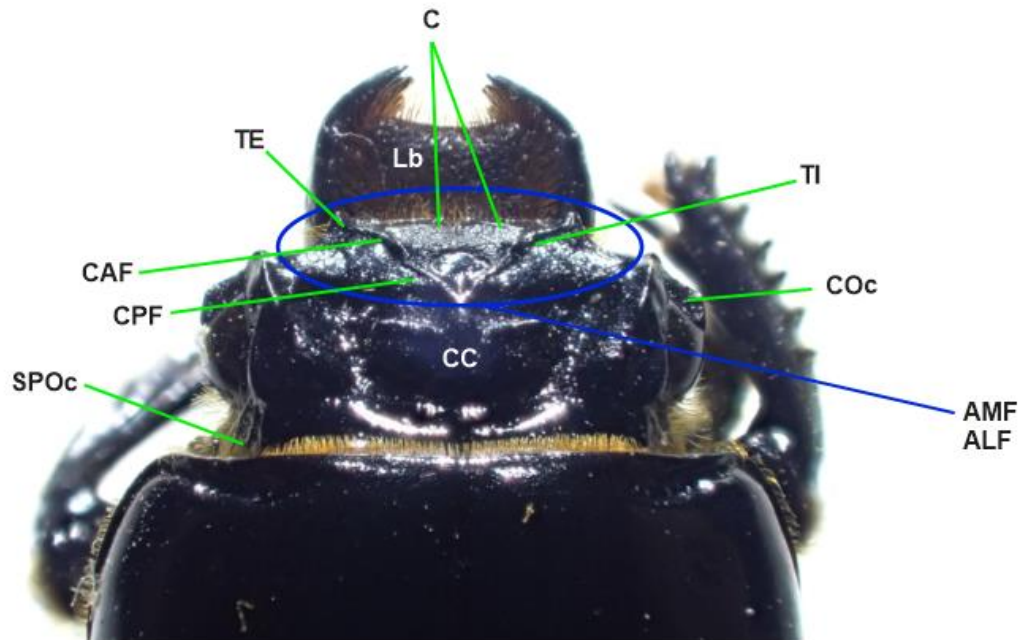


Figura 7. Características morfológicas utilizadas, vista dorsal de *C. granulifrons*. Se puede observar las siguientes estructuras de la cabeza: **ALF**- área laterofrontal; **AMF**- área mediofrontal; **C**- clípeo; **CAF**- cresta anterofrontal; **CC**- cuerno central; **COc**- canthus ocular; **CPF**- cresta posterofrontal; **Lb**- labro; **SPOc**- surco postocular; **TE**- tubérculos externos; **TI**- tubérculos internos
(Alonso-Ascencio 2020)

El género *Chondrocephalus* suele estar en un rango altitudinal alto, en ambientes montañosos, bosques nubosos y de pino-encino. Está limitado a las montañas de Guatemala en donde la dispersión de las especies probablemente ocurrió durante los períodos de glaciación del Pleistoceno, por la depresión de temperatura que causó un descenso de las zonas altitudinales de los boques húmedos y bosques nebulares. Lo que quiere decir que este tipo de bosque pudo haber existido de forma continua entre montañas y volcanes proporcionándole a este grupo de pasálidos una ruta de dispersión. Actualmente las distribuciones de las especies son aisladas, en altas elevaciones, por lo que son refugios post-glaciales y en diferentes estudios se ha concluido que existe poca divergencia evolutiva desde su aislamiento (MacVean y Schuster 1981).

La distribución altitudinal de *C. debilis* es la más amplia altitudinalmente entre 1200-3000 msnm, en bosques nubosos y de pino-encino; *C. purulensis* se encuentra en bosque nuboso a 1300 msnm; *C. granulum* se encuentra en Guatemala y El Salvador, también en bosque nuboso a 2200 msnm; *C. granulifrons* se encuentra únicamente en Guatemala en bosque de pino a 3300 msnm y *C. gemmae* se encuentra al sur de Chiapas y en Guatemala (Reyes-Castillo 1970).

El monofiletismo del género *Chondrocephalus* se sostiene principalmente por el tegumento granuloso autapomórfico del clípeo y la parte dorsal anterior de la cabeza, dicha granulosidad abarca el clípeo y la frente. En ocasiones, la granulosidad que se extiende sobre ambas regiones adyacentes hace casi invisible el surco subyacente frontal del clípeo, pero si se ha confirmado la constitución de esta estructura. Se concluye que *Chondrocephalus* comparte con la mayoría de Proculini, la presencia “primitiva” (basal) de un surco fronto-clipeal. La granulosidad en esta parte de la cabeza existe en ocasiones en individuos pertenecientes a los géneros *Xylopassaloides*, *Pseudocanthus* y *Undulifer* pero no puede ser considerada una característica homóloga a *Chondrocephalus*. En *Chondrocephalus*, la granulosidad corresponde a un recubrimiento frontal y clipeal, mientras que en otros géneros ocupa solo el espacio del surco clípeo-frontal (Boucher 2005).

1. Grupos relacionados

Chondrocephalus ya caracterizado, todavía no es monofilético ya que por lo menos carece de *C. salvadorae* (Schuster 1989) transferido desde el género *Petrejoides*. Esta especie de El Salvador tiene la conformación dorso-cefálica típica de *Chondrocephalus*: el área anterior es cóncava, delgada y parcialmente granulosa; los tubérculos internos son incluidos en el margen posterior del tegumento diferenciado. Estos caracteres no existen en otra especie de *Petrejoides* (Figura 8). En estudios moleculares, dos especies de *Petrejoides* (*P. reyesi* y *P. guatemalae*) están más relacionados con *Oileus* y *Pseudocanthus* que con tres especies de *Petrejoides* (*P. pokomchii*, *P. salvadorae* y una especie por describirse) (Cano 2010).

Según Boucher (2005) este género está relacionado con algunas especies de otros géneros, entre estos se pueden mencionar: *Petrejoides*, *Popilus* y *Spurius* por el parecido de la estructura fronto-clipeal y por las pequeñas tallas corporales; siendo *Petrejoides* el género con el cual se ha emparentado en otras ocasiones (Reyes-Castillo 1970; Boucher 2005) y con el que se forma un “complejo” *Petrejoides-Chondrocephalus-Popilus-Spurius* (Boucher 2005). Según Schuster y Reyes-Castillo (1981), *Chondrocephalus* se relaciona con *Coniger*, *Spurius* y *Petrejoides* (basado en larvas, pero sin tener éxito en comprobar la relación con *Coniger* y *Spurius*). Aparte y más reciente, Cano (2010) considera grupos hermanos a *Petrejoides*, *Vindex-Proculejus-Xylopassaloides* con *Veturius*.

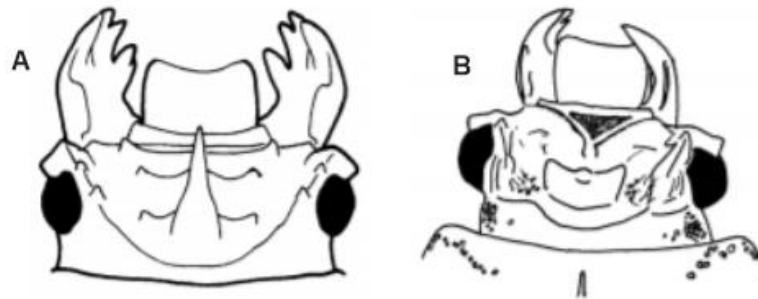


Figura 8. Dibujo de la cabeza de A- *Petrejoides* sp. y
B- *Chondrocephalus purulensis* Bates

(Schuster y Cano 2008).

Chondrocephalus posee una distribución parecida al género *Ogyges*. De este género se conoce muy poco, por ende, hay muy pocas publicaciones. Según Cano *et al.* (2018) el género *Ogyges* posee una distribución al norte y sur del Valle del Motagua, teniendo esta como barrera geográfica más importante en Guatemala, otra muy importante es la del Istmo de Tehuantepec en México y la depresión de Nicaragua; lo que lo hace un género restringido también a Mesoamérica Nuclear.

III. JUSTIFICACIÓN

La taxonomía es una rama de la biología muy importante, permite la sistematización de información de identificación de especies y su clasificación. La taxonomía tiene como fin el poder difundir información de un objeto de estudio y sus resultados, esto se puede observar en los grupos que no tienen una taxonomía bien definida, ya que es prácticamente imposible el realizar investigación con estos (Woodcock 2001). Aún hay muchas especies por descubrir, situación que se agrava en países menos desarrollados que en el caso de Centroamérica, contienen una biodiversidad muy alta y los estudios taxonómicos son reducidos (Rodríguez y Asquith 2005). La taxonomía cumple un rol importante en la conservación, ya que provee las bases de los componentes de biodiversidad, las cuales son necesarias para la toma de decisiones, ya que hoy en día la biodiversidad global se está perdiendo a una tasa nunca vista como resultado de las actividades humanas, incluso podemos perder muchas especies sin haberlas descrito. La taxonomía es esencial en la investigación basada en biodiversidad (Sunderland 2012).

A pesar de que actualmente se puede obtener información taxonómica partir de secuencias genéticas y bases de datos (lo cual en la comunidad científica debe de volverse más accesible), la taxonomía “clásica” aún es de suma importancia que es la única manera de obtener descripciones morfológicas y claves dicotómicas (Sunderland 2012). Si no se conoce la taxonomía de los organismos (si no se les puede identificar y clasificar), estos no pueden ser estudiados creando vacíos de información y afectando directamente su conservación. La familia Passalidae ha sido bastante estudiada para la región, sin embargo, aún falta más por estudiar (Schuster *et al.* 2000).

Los pasálidos, en conjunto con sus microorganismos e invertebrados asociados, tienen alta importancia de conservación por sus altos niveles de endemismo. Varias especies son sensibles a la pérdida y perturbación de hábitat; por lo que se han utilizado como taxón indicador en estudios y en la creación de áreas protegidas. Además, es un taxón que, a comparación de otros insectos tropicales, está bien descrito y puede ser muestreado rápidamente y en cualquier época del año, lo que lo hacen un taxón ideal para ser utilizado

como indicador. En Guatemala se utilizaron pasálidos como indicadores en la justificación de la creación de la Reserva de la Biosfera Sierra de las Minas, la información utilizada se obtuvo de un estudio realizado por Schuster *et al.* (2000) donde se creó un método de identificación de bosques nubosos con mayor necesidad de protección basada en 66 especies de pasálidos colectados y condiciones de bosque. Este método se apoya en que los pasálidos tienen un patrón de endemismo similar a otros animales como: salamandras, pequeños mamíferos y otros insectos (Cano y Schuster 2009; Ulyshen 2018).

En la tribu Proculini, se encuentra el género *Chondrocephalus* el cual, al momento de ser descrito, ya contaba con 4 especies (*C. granulifrons* Bates, *C. debilis* Bates, *C. purulensis* Bates y *C. granulum* Kuwert) y la única especie que ha sido añadida a dicho género desde entonces es *C. gemmae* Reyes-Castillo y Castillo (Reyes-Castillo 1970). Lo cual hace evidente que el género no ha sido estudiado extensamente. Según Boucher (2005) este género está relacionado con algunas especies de otros géneros, entre estos se pueden mencionar: *Petrejoides*, *Popilus*, *Veturius*, *Ogyges* y *Arrox*; siendo *Petrejoides* el género con el cual se ha emparentado en otras ocasiones (Reyes-Castillo 1970; Boucher 2005; Cano 2010) y con el que se forma un “complejo” *Petrejoides-Chondrocephalus-Popilus-Spurius* (Boucher 2005) aunque existen otras teorías en cuanto a grupos hermanos con información molecular (Cano 2010). Sin embargo, existen especies pertenecientes al género *Petrejoides* que pueden transferirse a *Chondrocephalus* y también existen nuevas especies con las que se hipotetiza lo mismo, por las características consideradas autapomorfías lo cual hace necesario una revisión y redescipción del género (Boucher 2005).

IV. OBJETIVOS

A. Objetivo general

Determinar según características morfológicas si las especies *Petrejoides guatemalae*, *P. reyesi* y *P. salvadorae* pertenecen al género *Chondrocephalus* (Coleoptera, Passalidae).

B. Objetivos específicos

- Realizar el análisis biogeográfico de *Chondrocephalus* (Coleoptera, Passalidae) para determinar su rango de distribución.

- Elaborar clave dicotómica para el género *Chondrocephalus* (Coleoptera, Passalidae)

- Realizar un análisis filogenético morfológico del género *Chondrocephalus* (Coleoptera, Passalidae), para determinar si las especies *P. guatemalae*, *P. reyesi* y *P. salvadorae* pertenecen al género.

V. HIPÓTESIS DE TRABAJO

A. Principal

La descripción del género *Chondrocephalus* contiene autapomorfías y sinapomorfías que permiten identificar especies pertenecientes a este género.

B. Secundaria

Chondrocephalus es un género perteneciente a un grupo monofilético y puede ser comprobado por sus patrones de distribución.

VI. METODOLOGÍA

A. Material revisado y mediciones

Analicé 89 especímenes correspondientes a cuatro géneros y diez especies, colectados con anterioridad en diferentes colecciones: la Colección de Artrópodos de la Universidad del Valle de Guatemala; la colección de la Academy of Natural Sciences of Drexel University, Filadelfia; y la colección del Smithsonian Museum Support Center, Maryland y American Museum of Natural History (AMNH), Nueva York.

Tomé en cuenta las cinco especies descritas para el género *Chondrocephalus*: *C. granulifrons* Bates, *C. debilis* Bates, *C. gemmae* Reyes-Castillo y Castillo, *C. purulensis* Bates y *C. granulum* Kuwert (Reyes-Castillo 1970). También trabajé con las especies *Petrejoides guatemalae*, *P. salvadorae* y *P. reyesi*, ya que según Boucher (2005) y Reyes-Castillo (1970) podrían estar emparentados los géneros, además para probar la monofilia, ya que aparte de ser un grupo fuertemente emparentado, se sospecha de un posible cambio de género para las especies mencionadas de *Petrejoides* (cabe resaltar que este género tiene una distribución más amplia que *Chondrocephalus*) (Boucher 2005). Probablemente se puede relacionar *P. pokomchii* a *Chondrocephalus* por igual, pero esta especie no se incluyó en el análisis por falta de disponibilidad de especímenes ya que solo se encontraba el holotipo.

En cuanto a la terminología de las estructuras, consideré diferentes referencias como base. Para las estructuras de la cabeza seguí la terminología de Boucher (2005) la cual está basada en homologías bien apoyadas, haciendo la excepción para los términos: tubérculo central, tubérculo mediofrontal y canthus orbital, los cuales cambié por: cuerno central, tubérculo externo y canthus ocular respectivamente siguiendo los términos utilizados por Cano *et al.* (2018). Para la terminología del resto de estructuras del cuerpo usé la terminología de Reyes-Castillo (1970).

1. Instrumentos de medición

La medición de los individuos de la colección la realicé con un vernier digital de la marca Truper, y tomé fotografías de morfología útil para diferenciación de especies dentro del género *Chondrocephalus* y *Petrejoides* (solamente de algunas especies ya mencionadas), lo cual realicé con una cámara Olympus Tough TG-4.

Las medidas que tomé son las siguiente: largo total, largo de los élitros, ancho y profundidad de elitrales. En cuanto a la medición del largo total, se midió desde la punta de las mandíbulas abiertas hasta la punta terminal de los élitros.

B. Análisis de caracteres

En cada especie, medí un total de 55 caracteres morfológicos en adultos. Para llevar a cabo el análisis filogenético morfológico realicé una evaluación de morfología externa (tomando en cuenta caracteres de la cabeza y tórax) de cada espécimen, tomando en cuenta la clave de Boucher (2005) de estructuras morfológicas útiles para análisis filogenéticos y así definir los criterios de exclusión para diferenciación de género y especies. Utilicé como grupo externo y para enraizar el árbol filogenético con dos especies: *Paxillus leachi* y *Oileus sargi*. En el caso de *Paxillus leachi* lo seleccioné debido a que la morfología es totalmente diferente y no habría necesidad de definirlo como outgroup en el software ya que solamente es permitido la definición de uno. Además de que es un género que no se ha relacionado nunca con *Chondrographalus*. De esta manera sería más fácil visualizar si el análisis se está llevando a cabo correctamente. En cuanto a *Oileus sargi*, si se definió como outgroup porque es similar en tamaño y distribución al género *Chondrocephalus* y podría compartir historia biogeográfica.

1. Listado de caracteres seleccionados

A continuación, en el Cuadro 2 están los 55 caracteres que seleccioné con sus respectivos estados de carácter, los resultados de la medición se pueden observar en el Cuadro 3.

Cuadro 2. Caracteres seleccionados para análisis filogenético morfológico

CABEZA				
Estructura ocular	0	Canthus	Tamaño del ojo en relación con el canthus	(0) reducidos; (1) desarrollados
	1	Canthus	Largo	(0) ocupa menos de la mitad del ojo (en vista lateral); (1) ocupa al menos la mitad del ojo
	2	Ojo	Forma	(0) globular, se proyecta más allá del canthus; (1) no globular, reducidos, no se proyectan más allá del canthus
Epicráneo	3	Cuerno central	Tamaño ápice	(0) protuberante; (1) del mismo tamaño que los laterales
	4	Cuerno central	Forma ápice	(0) libre; (1) no libre
	5	Cuerno central	Surco lateral	(0) ausente; (1) presente
	6	Foseta supraocular	Foseta supra-ocular	(0) ausente; (1) presente superficial; (2) presente profunda
	7	Foseta supraocular	Textura parte posterior	(0) sin puntuaciones; (1) con puntuaciones
	8	Surco postocular	Forma	(0) ancho con puntuaciones; (1) angosto liso; (2) angosto con puntuaciones
	9	Surco postocular	Profundidad	(0) profundo embebido en una foseta; (1) superficial
Área clépeo-frontal	10	Maza antenal (lamellas)	Largo	(0) cortas; (1) largas
	11	Maza antenal (lamellas)	Ancho	(0) finas y delgadas; (1) anchas
	12	Tubérculos internos	Nivel de desarrollo	(0) ausentes; (1) reducidos; (2) desarrollados
	15	Tubérculos internos	Separación	(0) alcanzan la sutura frontoclipeal pero no la sobrepasa; (1) no llega a la

				sutura; (2) sobrepasa la sutura ampliamente
	14	Tubérculos internos	Fusión con sutura frontoclipeal	(0) no fusionados; (1) fusionados; (2) fusionados solo en la base
	15	Crestas (quillas) frontales anteriores	Presencia	(0) ausente; (1) presente
	16	Crestas (quillas) frontales anteriores	Forma	(0) angulares; (1) redondeadas
	17	Área mediofrontal	Textura	(0) lisa o pocas granulaciones; (1) densamente granulado
	18	Fosetas frontales	Puntuaciones y granulaciones	(0) ausentes o escasas, mayormente liso; (1) densas y uniformes
	19	Clípeo	Inclinación	(0) inclinado 45°; (1) inclinado menos de 45°; (2) vertical
	20	Labro	Presencia de muesca	(0) ausente; (1) presente
Mandíbula	21	Ápice mandibular	Número de dientes	(0) tres del mismo tamaño; (1) tres, dos del mismo tamaño y uno accesorio; (2) dos del mismo tamaño
TÓRAX				
Pronoto	22	Borde anterior pronoto	Surco	(0) redondeado en el fondo; (1) recto en el fondo
	23	Pronoto	Puntuaciones fuera del surco marginal	(0) ausentes; (1) presentes
	24	Pronoto	Tamaño de las puntuaciones	(0) pequeñas; (1) grandes; (2) ambas
	25	Foseta lateral pronotal	Textura	(0) lisa; (1) pubescente; (2) puntuada; (3) pubescente y puntuada
	26	Surco lateral del pronoto	Puntuaciones	(0) ausentes; (1) presentes
Élitros	27	Base estrías dorsales	Pubescencia	(0) ausente; (1) presente
	28	Base estrías dorsales	Cantidad de pubescencia	(0) escasa; (1) densa
	29	Estrías 5-10	Forma puntuaciones	(0) redondas; (1) cuadradas; (2) rectangulares

	30	Estrías 1-4	Ancho respecto a interestrías	(0) menor a las interestrías dorsales; (1) mayor o igual a las interestrías dorsales
	31	Estrías 1-4	Forma puntuaciones	(0) redondas; (1) cuadradas; (2) rectangulares
	32	Estrías 1 y 8	Puntuaciones	(0) iguales; (1) diferentes
	33	Húmero	Pubescencia	(0) pubescente; (1) glabro
	34	Borde lateral elitral	Pubescencia	(0) glabro; (1) pubescente
	35	Borde anterolateral vertical	Pubescencia	(0) glabro; (1) levemente pubescente; (2) muy pubescente
	36	Esquinas anteriores	Cantidad de puntuaciones	(0) densas; (1) escasas; (2) ausentes
	37	Esquinas anteriores	Tamaño puntuaciones	(0) finas; (1) grandes
Profémur	38	Profémur	Surco anterior	(0) completo; (1) segmentado o incompleto; (2) ausentes
Meso y metatibia	39	Mesotibia	Espinas laterales	(0) ausentes; (1) presentes
	40	Mesotibia	Cantidad de espinas laterales	(0) dos o tres; (1) dos o una
	41	Metatibia	Largo espolones apicales dorsales	(0) cortos (no sobrepasan la mitad del segundo tarsómero); (1) largos (longitud igual o superior al segundo tarsómero)
Mesoesterno	42	Cicatriz mesoesternal	Surco	(0) ausente; (1) presente
	43	Cicatriz mesoesternal	Pubescencia	(0) glabra; (1) pubescente
Mesepímero	44	Mesepímero	Puntuaciones	(0) ausentes; (1) presentes
	45	Mesepímero	Pubescencia	(0) glabra; (1) pubescente
Metaesterno	46	Esquinas anteriores del metaesternón	Extensión puntuaciones	(0) desde la esquina y sobrepasan la base posterior del mesotrocánter; (1) desde la esquina hasta la base posterior del mesotrocánter; (2) ausentes; (3) concentradas en la esquina
	47	Esquinas anteriores del metaesternón	Cantidad de puntuaciones	(0) abundantes; (1) escasas; (2) ausentes

	48	Esquinas anteriores del metaesternón	Pubescencia	(0) abundante (desde la esquina y sobrepasan la base posterior del mesotrocánter); (1) escasa (desde la esquina hasta la base posterior del mesotrocánter); (2) muy escaso que se puede contar; (3) glabro
	49	Foseta lateral metaesternal	Ancho con respecto a mesotibia	(0) ancha, mayor que el ancho de mesotibia; (1) angosta, menor que el ancho de mesotibia; (2) ancha solo al final
	50	Foseta lateral metaesternal	Textura	(0) lisa; (1) puntuada
	51	Foseta lateral metaesternal	Pubescencia	(0) pubescente; (1) glabro
	52	Borde posterior del disco metaesternal	Pubescencia	(0) pubescente; (1) glabro
	53	Borde posterior del disco metaesternal	Textura	(0) liso; (1) puntuado
ABDOMEN				
Esternitos	54	Último esternito abdominal	Compleitud del surco	(0) completo; (1) incompleto

Se muestra la distribución estados de carácter en el Cuadro 3. Los caracteres multiestado son: 7, 9, 13, 14, 15, 20, 22, 25, 26, 30, 32, 36, 37, 39, 47, 49, 50 y se trataron como no aditivos.

Cuadro 3. Estados de carácter del análisis morfológico. La numeración de los caracteres empieza en 0, por lo que la numeración a partir de este se corre un número. Ver Cuadro 2 para la información de los caracteres seleccionados para este análisis.

Carácter	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	<i>C. gemmae</i>	<i>C. granulum</i>	<i>C. debilis</i>	<i>C. purulensis</i>	<i>Petrejoides guatemalae</i>	<i>P. salvadorae</i>	<i>P. reyesi</i>	<i>Paxillus leachi</i>	<i>Oileus sargi</i>
0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1
1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0
2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
3	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0
4	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0
5	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
6	2	2	1	2	1	1	2	1	1	2
7	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
8	0	0	1	0	2	1	0	2	0	0
9	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	1	2	1	1	1	0	0	0	2	2
13	0	2	0	0	1	2	0	.	2	1
14	1	2	1	1	1	2	1	.	2	0
15	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
16	0	0	0	0	0	1	1	.	1	.
17	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0
18	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
21	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
23	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
24	0	2	2	1	1	1
25	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
26	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1

Carácter	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	<i>C. gemmae</i>	<i>C. granulum</i>	<i>C. debilis</i>	<i>C. purulensis</i>	<i>Petrejoides guatemalae</i>	<i>P. salvadorae</i>	<i>P. reyesi</i>	<i>Paxillus leachi</i>	<i>Oileus sargi</i>
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
33	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
34	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
35	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2
36	0	1	2	1	2	0	0	0	2	2
37	0	0	.	0	.	0	0	1	.	0
38	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
39	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
40	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
41	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
42	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1
43	1	0	0	0	0	0	0	1	.	1
44	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
45	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
46	0	2	3	3	1	4	1	1	1	1
47	0	.	1	0	0	.	0	0	0	0
48	2	3	3	3	0	3	3	3	1	0
49	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1
50	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
51	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
52	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
53	1	2	2	2	2	0	1	2	2	2
54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

El análisis filogenético lo realicé a través del software TNT (Goloboff *et al.* 2008) para la construcción de cladogramas, con la metodología propuesta por Cano *et al.* 2018. Hice un

análisis preliminar dándole a todos los caracteres el mismo peso. Después, probé el efecto de homoplasia en los resultados haciendo diferentes análisis de pesos implicados, con la constante de concavidad (k) configurada para evaluar los valores de 3 y 12 (donde un valor menor se pondera más severamente en comparación con los caracteres homoplásicos).

En el análisis de pesos implicados se utilizó el algoritmo heurístico llamado “traditional search” del software TNT, configurado para realizar 1000 réplicas utilizando TBR “tree-bisection-reconnection”, reteniendo 1000 árboles en cada réplica. El cladograma final lo construí con el software WinClad para poder mostrar las sinapomorfías y homoplasias y fue editado con el software CorelDRAW.

2. Análisis biogeográfico

Llevé a cabo un análisis biogeográfico de algunos especímenes del género *Chondrocephalus* para determinar el rango de distribución a través del programa DIVA-GIS. Esto, para argumentar el resultado del cladograma generado. Para obtener dichos datos de distribución, utilicé la base de datos de GBIF.org (2020) para dicho género (incluyendo *C. granulifrons*, *C. gemmae*, *C. debilis*, *C. purulensis* y *C. granulum*), registros basados por especímenes colectados en México, Guatemala, Honduras y El Salvador, para tener más datos de rangos de distribución. Para el género *Petrejoides* se tomó en cuenta localidades basadas en trabajos anteriores y en especímenes colectados (Schuster 1988; Schuster 1989; Schuster 1991).

Realicé un mapa de ocurrencia de especies para ambos géneros, donde en ambos incluí las altitudes ya que pueden funcionar como barreras geográficas. Identifiqué las barreras geográficas más importantes, ya que estas podrían haber afectado directamente la distribución del género.

VII. RESULTADOS

A. Análisis filogenético morfológico

El análisis de la matriz de datos (Cuadro 3) bajo condiciones de mismo peso para los caracteres resultó en cinco cladogramas, al cambiar la constante de concavidad (k) al valor de 3 generó cinco cladogramas nuevamente y al cambiar k=12 solamente retuvo un cladograma con CI= 0.58 y RI= 0.46 (Figura 9). En los otros análisis, el género *Chondrocephalus* aparece como un grupo monofilético compuesto por cinco especies, al igual que las tres especies evaluadas de *Petrejoides* (*P. guatemalae*, *P. salvadorae* y *P. reyesi*) aunque estas especies evaluadas, si se muestran dentro del género *Chondrocephalus*. De igual manera, para las dos especies tratadas como outgroup, *Paxillus leachi* y *Oileus sargi*, se pudo comprobar en monofiletismo de estos géneros de Proculini.

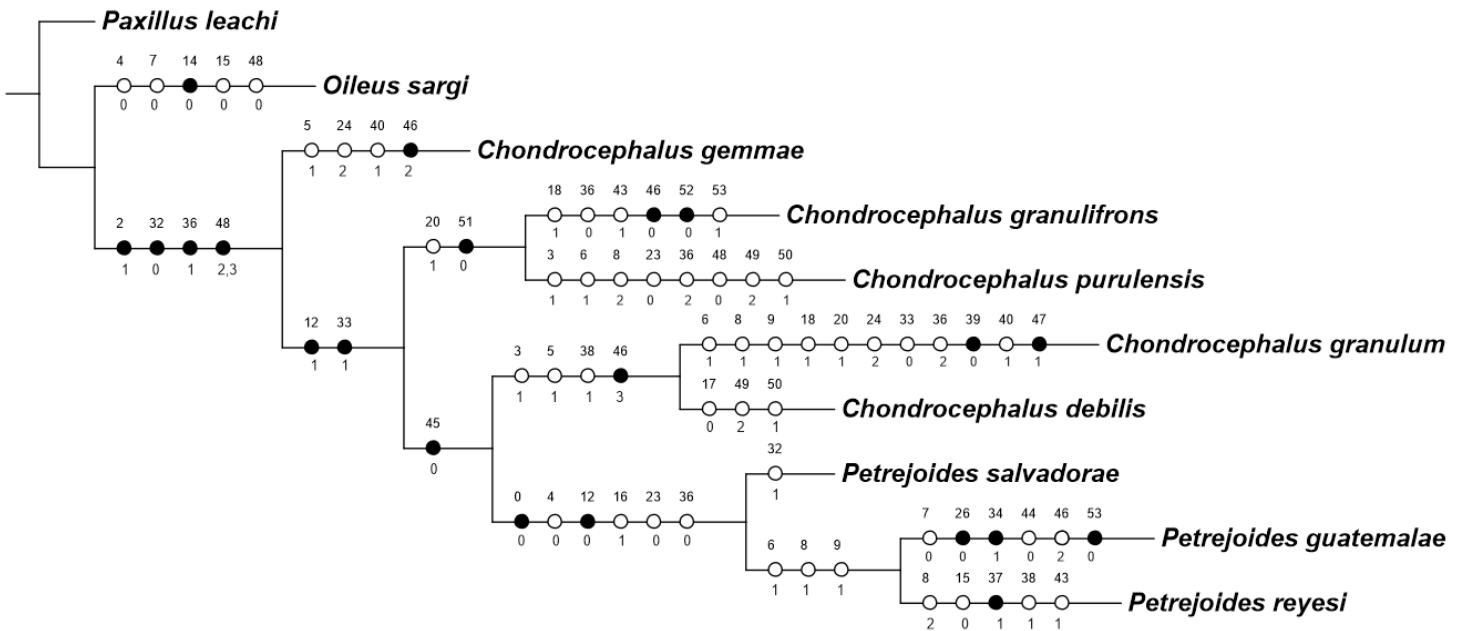


Figura 9. Cladograma del género *Chondrocephalus* con k= 12. Los 54 caracteres utilizados para el análisis están numerados del 0-54 (ver Cuadro 2 para la información de los caracteres). Los círculos negros representan sinapomorfías o autapomorfías mientras que los círculos blancos representan homoplasias.

Las sinapomorfias que apoyan la monofilia del género *Chondrocephalus* son: el tamaño del ojo ya que este no se proyecta más allá del canthus ocular [carácter 2 (1)], estrías 1 y 8 con la misma forma de puntuaciones [carácter 32 (0), con un revés en el nudo que divide *Petrejoides salvadorae*], cantidad abundante de puntuaciones en las esquinas anteriores de los élitros [carácter 36 (1), con varios cambios, *C. purulensis*, *C. granulum*, *C. granulifrons*, y en el nudo que divide *Petrejoides*] y pubescencia muy escasa (que puede contarse) o totalmente glabro en las esquinas anteriores del metaesternón [carácter 48 (2)(3), con un revés en *C. purulensis*].

El cladograma no recuperó ninguna de las especies de *Petrejoides*, sino que todos los anidó dentro de *Chondrocephalus*, pero sí los separa con ciertas sinapomorfías: tamaño reducido del ojo en relación al canthus [carácter 0 (0)] y la ausencia de tubérculos internos visibles [carácter 12(0)]. Cabe mencionar que las tres especies de *Petrejoides* son relacionadas más cercanamente con *C. granulum* y *C. debilis*, apoyado por no presentar pubescencia en el mesepímero [carácter 45 (0)] y los separa la concentración de puntuaciones solamente en las esquinas anteriores del metaesternón [carácter 46 (3)]. El resultado muestra una alta cantidad de homoplasia en el cladograma generado, lo cual indica evolución convergente.

B. Análisis biogeográfico

La distribución de *Chondrocephalus* se restringe a Mesoamérica nuclear (Figura 10), desde Chiapas hasta Honduras. Su ocurrencia abarca el Valle del Motagua y se limita a áreas de mayor altitud, usualmente arriba de los 1800 m pero también se pueden encontrar en el rango anterior (1000-1800 m) con menor frecuencia. *Chondrocephalus gemmae* es la única especie que se encuentra al sur de Chiapas y Guatemala, a diferencia de las otras especies que se encuentran dispersas a ambos lados de las fallas del Motagua y Chixoy-Polochic. En cuanto a las especies de *Petrejoides*, *P. guatemalae* se encuentra en la parte norte de Guatemala, *P. salvadorae* en El Salvador y *P. reyesi* se limita a Honduras, aislado totalmente del resto de especies.

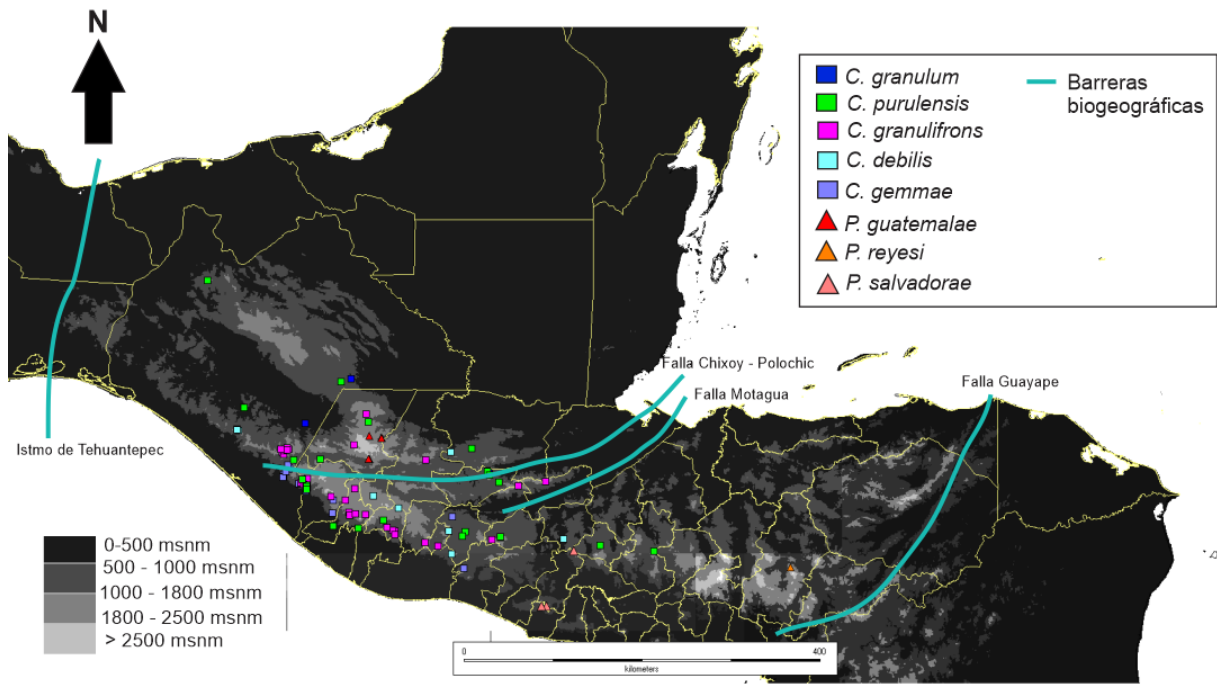


Figura 10. Mapa de distribución de las especies de *Chondrocephalus* (*C. granulum*, *C. purulensis*, *C. granulifrons*, *C. debilis* y *C. gemmae*) y *Petrejoideus* (*P. guatemalae*, *P. reyesi*, y *P. salvadorae*) con los datos de altitud con escala de color.

Se puede decir que todas las especies de *Chondrocephalus* y *P. guatemalae*, *P. salvadorae* y *P. reyesi*, tienen una distribución neotropical y que se encuentran usualmente en bosque nuboso.

C. Redescripción del género *Chondrocephalus*

Pertenece a la tribu Proculini y su largo total no pasa de 33 mm, con una razón de largo elitoral/largo total de 0.54 – 0.63. Se encuentran en el interior de troncos y son saproxílicos. Se distribuyen en Mesoamérica nuclear.

1. Cabeza

La conformación dorso-cefálica típica de este género es que poseen el área anterior cóncava, delgada y con granulaciones (totalmente granulada o parcialmente granulada). Borde anterior del clipeo delgado, sutura frontoclipeal visible y extendida y tubérculos internos presentes (aunque en algunas especies cueste visualizarlos por estar unidos a las crestas frontales), presencia de crestas frontales, las cuales usualmente tienen forma angular. La única excepción en cuanto a los tubérculos internos y las crestas frontales, lo presenta *C. reyesi*. Puede presentar o no una depresión en el labro y tienen surco occipital (Figura 11) marcado que suele terminar en las fosetas frontales.



Figura 11. Surco occipital de *Petrejoides salvadorae* (= *Chondrocephalus salvadorae*) (Alonso 2020)

Lamelas de la maza antenal cortas y anchas. Presentan ojos usualmente no reducidos (existen dos tipos de ojos no reducidos, el primero donde tanto canthus y ojo son grandes y otro donde el canthus es pequeño y el ojo se proyecta más allá del canthus) y fosetas

supraoculares que pueden ser profundas o superficiales las cuales suelen tener finas puntuaciones. En cuanto al surco postocular este puede ser angosto o estrecho. Estructura mediofrontal puede variar, aunque en cuanto al cuerno central suele poder visualizarse el surco lateral, en cuanto a la forma del ápice este puede encontrarse libre o no libre (Figura 12).

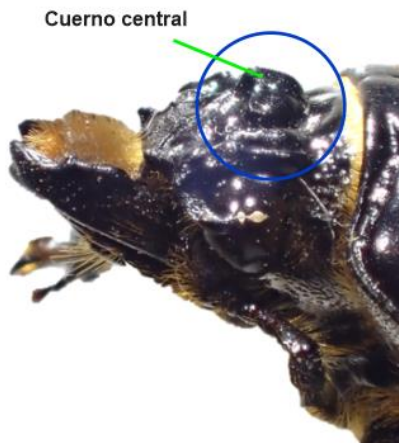


Figura 12. Cuerno central de *Chondrocephalus granulifrons*, cuerno de ápice fusionado (no libre) vista lateral

(Alonso-Ascencio 2020)

2. Tórax

El surco presente en el borde anterior del pronoto es redondeado en el fondo, la foseta lateral pronotal es puntuada y glabra, el surco lateral del pronoto no presenta (a excepción de *C. granulum* que presenta puntuaciones muy fuertes) puntuaciones las cuales pueden encontrarse también fuera del surco.

En la parte ventral, puede o no tener un surco en la cicatriz mesoesternal y el mesepímero suele estar punteado, este puede o no presentar pubescencia. La foseta lateral metaesternal puede presentarse angosta (menor al ancho de la mesotibia) o angosta con un leve ensanchamiento hacia el final de la foseta. La textura de la foseta lateral metaesternal suele ser punteada, aunque también puede ser lisa. El borde posterior del disco metaesternal es glabro y el surco del último esternito abdominal es completo.

3. Élitros

Tienden a presentar reducción alar, la base de las estrías dorsales es glabro totalmente. La forma de las puntuaciones es redonda en todas las estrías (a excepción de *C. salvadorae* que tiene las puntuaciones más alargadas en las estrías 1 y 8) y no varían de tamaño entre ellas, tampoco varía el tamaño de las estrías, estas son menos anchas en comparación a las interestrías dorsales. El ángulo humeral es cuadrado y el húmero puede presentar o no pubescencia. El borde lateral elitral es glabro y anterolateral vertical levemente pubescente. Puede o no presentar puntuaciones finas en las esquinas anteriores.

4. Patas

Posee surco anterior en el profémur y este puede estar completo o segmentado. Presentan entre 2-3 espinas en la mesotibia, aunque en ocasiones puede encontrarse solamente una. Posee espolones apicales dorsales en la metatibia, los cuales, en tamaño, la longitud es igual o superior al segundo tarsómero.

5. Estadíos

Las larvas presentan un patrón setal básico, raster piloso, seda postantenal, segmentos del I al IX con sedas tergales y medias, 12 sedas en el anillo anal. Poseen más de 50 estriaciones en el estigma prototorácico, segmento abdominal X con o sin sedas tergales medias, de 3 a 5 pares de sedas en el escudo lateral pronotal y usualmente poseen dos pares de sedas laterales meso y metanotales, raster del tercer estadío con sedas. Este patrón puede observarse en otros géneros como *Spurius*, *Coniger* y algunas especies de *Popilus* lo cual confirma que estos géneros tienen afinidad entre sí (Castillo y Reyes-Castillo 1984).

D. Cambios de nomenclatura

Según el árbol filogenético que se muestra en la Figura 9, *Petrejoides* es parafilético al tomar en cuenta que existen más especies, pero en el análisis realizado, tres de las especies de este género (*P. guatemalae*, *P. salvadorae* y *P. reyesi*) se encuentran dentro del género *Chondrocephalus*. Debido a esto, es necesario hacer los siguientes cambios de nomenclatura:

Chondrocephalus salvadorae (Schuster)

Chondrocephalus guatemalae (Schuster y Reyes-Castillo)

Chondrocephalus reyesi (Schuster)

E. Clave dicotómica de identificación de *Chondrocephalus* para imagos adultos

1. Presencia de crestas (quillas) frontales ya sea angulares o redondeadas2
1'- Ausencia de crestas frontales..... *Chondrocephalus reyesi*

2. Foseta lateral metaesternal angosta completamente, menor al ancho de la mesotibia4
2'- Foseta lateral metaesternal angosta con un ensanchamiento al final de la foseta (Figura 13)..... 3

3. Puntuaciones en las esquinas anteriores del metaesternón que abarcan desde la esquina hasta la base posterior del mesotrocánter*Chondrocephalus purulensis*
3'- Puntuaciones en las esquinas anteriores del metaesternón concentradas solamente en la esquina*Chondrocephalus debilis*

4. Pronoto sin puntuaciones o con puntuaciones muy finas fuera del surco marginal.....6

- 4'- Pronoto con puntuaciones grandes, fuera del del surco marginal y muy marcadas, notorias a simple vista (Figura14)5
5. Surco postocular embebido en una foseta, ancho, puntuado y foseta supraocular profunda.....*Chondrocephalus gemmae*
- 5'- Surco postocular superficial y angosto, puede presentar o no puntuaciones y foseta supraocular presente pero poco profunda.....*Chondrocephalus granulum*
6. Cuerno central protuberante, elongado, con ápice puntiagudo y libre (Figura 15) que se extiende hacia el clípeo7
- 6'- Cuerno central fusionado con los cuernos laterales, cuerno no libre y redondeado.....*Chondrocephalus granulifrons*
7. Surco postocular profundo, embebido en una foseta y estrías 1 y 8 con puntuaciones diferentes.....*Chondrocephalus salvadorae*
- 7'- Surco postocular superficial, todas las estrías son iguales.....*Chondrocephalus guatemalae*

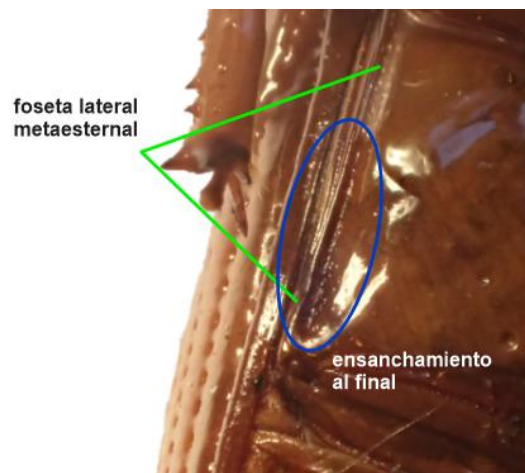


Figura 13. Ensanchamiento al final de la foseta lateral metaesternal en *Chondrocephalus debilis*

(Alonso-Ascencio 2020)

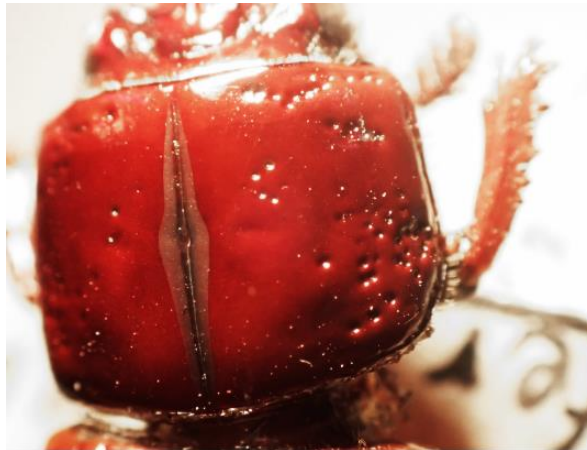


Figura 14. Puntuaciones del pronoto de *Chondrocephalus granulum*
(Alonso-Ascencio 2020)



Figura 15. Cuerno central protuberante de ápice libre de *Chondrocephalus salvadorae*, vista lateral
(Alonso-Ascencio 2020)

VIII. DISCUSIÓN

A. Análisis filogenético morfológico

El valor del índice de consistencia, $CI= 0.58$ muestra un nivel considerable de homoplasia que puede ser asociado al alto parecido morfológico entre las especies pertenecientes a estos grupos de pasálidos. Otros factores importantes pueden ser el hecho de que son especies que si pueden volar, pero no tanto (no largas distancias) como otras, y que poseen caracteres asociados con esto. *C. granulifrons* es un ejemplo de ello, ya que el estado de ojos no reducidos, húmero cuadrado y el tamaño corporal que tienen, sugiere que es una especie que puede volar (es de las especies más grandes de *Chondrocephalus* junto con *C. salvadorae*, *C. guatemalae* y *C. reyesi*).

También poseen el mismo nicho ecológico ya que viven en troncos de madera y son saproxílicos, se pueden encontrar caracteres asociados a esta condición. Hay que recordar que este índice es sensible a las sinapomorfías o autapomorfías del grupo por lo que siempre es recomendable realizar diferentes análisis. Aunque hay especies totalmente aisladas, en la Figura 10 se puede observar que hay especies que cohabitan las mismas regiones, ejemplo de esto se puede observar que *C. purulensis* y *C. granulifrons* los cuales son grupos relacionados (Figura 9) y su distribución es la misma, siendo las especies con mayor rango de distribución en el género, incluso a través de barreras biogeográficas importantes como la falla del Motagua y Chixoy-Polochic.

El género *Chondrocephalus* se ha relacionado con el género *Petrejoides* en muchos trabajos desde hace ya varios años (Castillo y Reyes-Castillo 1984; Schuster 1988; Schuster 1991; Boucher 2005; Cano 2010), donde incluso uno de ellos, trabajó el área molecular, aunque los cambios no se han concretado. Cano (2010) presenta como resultado de su filogenia molecular utilizando máxima parsimonia, que tres especies de *Petrejoides* se agregan a *Chondrocephalus*, estas siendo: una especie aún no descrita, *P. salvadorae* (*C. salvadorae*) y *P. pokomchii*.

Las especies más conservadoras son las que retienen la mayor cantidad de caracteres plesiomórficos que acercan a las especies evaluadas de *Petrejoides* a *Chondrocephalus*. No se comparó con otras especies de *Petrejoides* ya que estos pertenecen a otras líneas filéticas, las cuales presentan más apomorfías y formas más especializadas (Castillo y Reyes Castillo 1984). *Petrejoides* puede dividirse en tres líneas filéticas, “*orizabae*”, “*laticornis*” y “*recticornis*”. *Orizabae* es la línea filética más relacionada con *Chondrocephalus*, el taxón más próximo al tronco común del que derivó *Petrejoides*. A esta línea pertenecen *P. guatemalae* (= *C. guatemalae*), *P. salvadorae* (= *C. salvadorae*), *P. pokomchii*, *P. reyesi* (= *C. reyesi*), y otras. Estas últimas cuatro especies han solido agruparse antes (Castillo y Reyes-Castillo 1984) como un grupo por compartir la rugosidad del clípeo, tamaño de cuerpo, forma de la estructura medio frontal, rango de altitud en el que habitan y que entre los cuatro forman una unidad biogeográfica coherente de bosque nuboso montano.

Se puede observar que el resultado del cladograma en la Figura 9 es respaldado por diversa literatura. En cuanto a *P. pokomchii* se debe de analizar morfológicamente, ya que este suele relacionarse más con *P. salvadorae* (*C. salvadorae*) que el resto de las especies del género por lo que podría considerarse la probabilidad de migrar de género también. Cano (2010) no cambió la posición taxonómica de *P. reyesi* ni *P. guatemalae* ya que en sus resultados sale más relacionado al género *Oileus* que con *Chondrocephalus* por lo que se debe de continuar con un método integral y exhaustivo para llegar a un consenso.

Las características morfológicas que permiten identificar al género *Chondrocephalus* son precisamente la rugosidad en la cabeza, sutura frontoclipeal visible y tubérculos internos fusionados a las crestas frontales usualmente angulares. Las sinapomorfias que apoyan la monofilia del género *Chondrocephalus* son: el tamaño del ojo ya que este no se proyecta más allá del canthus ocular, estrías 1 y 8 con la misma forma de puntuaciones, cantidad abundante de puntuaciones en las esquinas anteriores de los élitros y pubescencia muy escasa o totalmente glabro en las esquinas anteriores del metaesternón. Casi todos estos caracteres presentan uno o dos cambios o reveses (evolución convergente) en otras partes del cladograma, pasando a ser homoplasias las cuales indican evolución independiente.

Chondrocephalus salvadorae es el que completa totalmente la redescipción del género *Chondrocephalus* y para *C. reyesi* y *C. guatemalae* debería de complementarse el análisis. En el caso de *C. reyesi* este no posee unas características muy distintivas del género *Chondrocephalus* como la presencia de tubérculos internos y tampoco posee crestas frontales, justo *C. reyesi* es la especie que se encuentra más aislada en cuanto a distribución con respecto al resto. La uniformidad de las estrías 1 y 8 tampoco está presente en *C. salvadorae* a pesar de ser el más relacionado con anterioridad. De igual manera, la cantidad de puntuaciones en las esquinas anteriores de los élitros presenta cambios en *C. purulensis*, *C. granulum*, *C. granulifrons* y aparece como homoplasia para las especies previamente clasificadas como pertenecientes al género *Petrejoidea*. En el cladograma se puede visualizar que las especie más relacionadas con las especies que previamente se clasificaban como *Petrejoidea* son *C. granulum* y *C. debilis*. Aunque para tener un mejor enfoque se debe de evaluar por separado, qué caracteres aplican y varían más universalmente para hacer este tipo de estudios y determinar la correlación con su distribución. En este caso, *Chondrocephalus* podría compararse con *Petrejoidea* para determinar si existen diferencias en caracteres específicos en las especies como sucede en *Chondrocephalus*.

Una diferencia distintiva, es la forma del ápice del cuerno central (figuras 12 y 15) el cual varía en las especies de *Chondrocephalus*. El cuerno es un apéndice característico de estos insectos y antes se hipotetizaba que era útil para enfrentar oponentes, pero encontrar solamente una función a una estructura que se encuentra en muchas familias de escarabajos hacía muy difícil la tarea de determinar su funcionalidad. Esto quiere decir que es una estructura que ha evolucionado un número de veces independientemente (Eberhard 1980). Los cuernos varían en muchos niveles, por ejemplo, existen diferencias en ubicación del cuerno, tamaño, número y forma, o incluso dimorfismo sexual y entre machos. El dimorfismo aún dentro de machos puede ser extremos que se han clasificado como diferentes especies por equivocación. En diferentes géneros de escarabajos, se ha encontrado que los usos varían entre: empujar, bloquear, pinchar, levantar o desalojar a un rival (como en el caso de Dynastinae), aunque no todos tienen un comportamiento agresivo, ya que los individuos con cuernos pequeños tienen una mejor agilidad y pueden movilizarse con mayor facilidad, lo cual tendría sentido en especies como los pasálidos que se encuentran dentro de troncos de

madera. Son consecuencia de innovación fenotípica y diversificación que para comprender en sí el desarrollo de esta estructura requeriría la aplicación de un enfoque genético, transcriptómico y genómico. En estudios realizados con *Onthophagus* se determinó que las diferencias en forma de los cuernos no reflejan un polimorfismo sino que muestra la habilidad de un genotipo para expresar dos fenotipos diferentes en respuesta a las condiciones de alimentación de las larvas, así que es el resultado de evolución morfológica y de comportamiento que ejemplifica la plasticidad de la evolución (Kijimoto *et al.* 2012).

Petrejoides quedaría con un total de diez especies descritas y *Chondrocephalus* con ocho descritas: *C. granulifrons*, *C. debilis*, *C. granulum*, *C. gemmae*, *C. salvadorae*, *C. guatemalae*, y *C. purulensis*. Existen mínimo 2 nuevas especies que se encuentran en proceso de descripción.

B. Análisis biogeográfico

El género *Chondrocephalus* se encuentra limitado a Mesoamérica nuclear (Figura 10) arriba de los 1200 msnm, en cambio *Petrejoides* es un género que posee una distribución que, si se extiende al sur, y cuenta con un mayor número de especies, que quiere decir que ha sufrido más divergencia genética. Además, que se encuentran dispersos atravesando bastantes barreras biogeográficas, como la falla de Guayape. El patrón de distribución de *Chondrocephalus* es similar al de *Xylopassaloides*, *Proculus* y *Ogyges* (Schuster *et al.* 2003). Se debe de resaltar que todas las especies de *Chondrocephalus* se encuentran al sur del Istmo de Tehuantepec (IT), el cual actúa como una barrera geográfica, tanto *Xylopassaloides* como *Ogyges* (Cano 2010; Valdés 2018) lo cual sugiere una misma historia biogeográfica y apoya la monofilia de Proculini. Cuando se comprende la historia evolutiva de un género o especie en una región, permite determinar como se formó la fauna. En el caso del Istmo de Tehuantepec en México, siempre ha sido una barrera biogeográfica importante en una variedad de taxa, es un valle de aproximadamente 250 msnm y de 200 km de ancho en el punto más angosto, delimitado por tres cadenas montañosas: Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y las tierras altas de Chiapas-Guatemala al sureste (Barber y Klicka 2010). El IT se considera como una región geológicamente compleja, que actuó como barrera en

diferentes tiempos del Cenozoico y que se ha propuesto como un área donde se dan cambios en los patrones de distribución fuertes en todos los grupos de fauna. En cambio, al sur la depresión de Nicaragua es la encargada de aislar el núcleo de Centroamérica, como se puede observar en la Figura 10 donde la distribución del género no va más allá de Honduras (para *Petrejoides*, el resto de las especies, si se pueden encontrar más al sur).

La formación del Istmo de Tehuantepec ya sea un evento de vicarianza o un evento de especiación nada más, determinante para diferentes taxones. En otros géneros de Coleoptera, como *Heterolinus* y *Homalolinus* se considera un evento de vicarianza, el cual ha moldeado la distribución de insectos en general en la Zona de Transición Mexicana (Miguez-Gutiérrez *et al.* 2013).

Un evento que moldeó definitivamente los patrones de distribución actuales de estos géneros de pasálidos es el fin de la Glaciación del Pleistoceno ya que creó una de las barreras geográficas más importantes para la biota de Guatemala, el Corredor Subhúmedo de Chiapas hasta Salamá y el Río Motagua. Debido a esto muchas especies quedaron restringidas a ciertas áreas resultando en divergencia genética y evolución de morfología convergente. Se cree que hace 101,000 años se separaron los clados a los que pertenecen *Chondrocephalus*, *Ogyges*, *Petrejoides*, *Xylopassaloides*, *Vindex* y *Proculejus* por lo que no se consideran otros eventos determinantes para explicar las áreas de endemismo (Cano 2010).

Todas las especies de *Chondrocephalus* tienen una distribución Neotropical, y viven en un mismo tipo de ecosistema, este género se encuentra en bosques nubosos y de pino (entre 1200-3300 msnm) (Reyes-Castillo 1970). Esto se pudo corroborar con los mapas de distribución (Figura 10) ya que todas las especies se encuentran en áreas montañosas como lo es Sierra de las Minas, Baja y Alta Verapaz, Huehuetenango, cadenas volcánicas de Guatemala, Ocotepeque (Honduras) y Chiapas (México). Se observa un proceso de vicarianza entre las especies que se encuentran a ambos lados de la falla Chixoy-Polochic, *C. purulensis*, *C. debilis* y *C. granulifrons* no como *C. gemmae* que solamente se encuentra al sur de esta falla; se puede observar el efecto de vicarianza en *C. purulensis* ya que esta especie se encuentra a ambos lados del Motagua. La especie *C. salvadorae*, la cual es la más

relacionada al género, tiene una distribución relativamente cerca a *C. guatemalae*, con el cual tiene mucho parecido, aunque están separados por muchas barreras biogeográficas, así que puede deberse también a un efecto de vicarianza. Se pueden encontrar varias especies distribuidas en las áreas de endemismo (Figura 6), *C. salvadorae* se encuentra en Trifinio, *C. guatemalae* presente en los Cuchumatanes, *C. reyesi* en la montaña La Tigra en Tegucigalpa, el cual es el más lejano, y el que tiene una morfología de la cara marcadamente distinta por lo tanto, el menos relacionado. Las especies con mayor rango de distribución son: *C. purulensis*, *C. granulifrons* y *C. debilis*.

La evolución convergente que presentan las especies estudiadas puede deberse al aislamiento de grupos de individuos, que originó la aparición de caracteres similares causando un alto valor homoplásico. La separación entre las especies de *Chondrocephalus* (al norte) y *Petrejoidea* (al sur la mayoría) podría tener un rol importante en la definición del género (Cano *et al.* 2018) y es un factor importante de analizar, ya que podría tener concordancia con las líneas filéticas de *Petrejoidea*. Es importante hacer una evaluación acerca de la variabilidad que puede existir entre especies dentro de un mismo género y la posible relación con la distribución de las especies que presenten estas variaciones. En el caso de *Xylopassaloides* hay especies con alas que vuelan y especies con alas que no vuelan; *Oileus* en México se encuentran muy restringidos, como es el caso de *Oileus rimator*, *O. rigidus*, *O. nonstriatus* y *O. gaspariloni* los cuales presentan bastante variación; de igual manera *Odontotaenius disjunctus* está muy aislado en Norteamérica y presenta variabilidad alta como *Odontotaenius striatopunctatus* que a diferencia de *Oileus sargi* se encuentra distribuido desde Chiapas hasta Panamá por lo que la variabilidad puede o no depender del rango de distribución.

IX. CONCLUSIONES

- *Chondrocephalus* es un género monofilético con cuatro sinapomorfías que apoyan el resultado: el tamaño del ojo ya que este no se proyecta más allá del canthus, estrías 1 y 8 con puntuaciones redondeadas, cantidad abundante de puntuaciones en las esquinas anteriores de los élitros y pubescencia muy escasa o totalmente glabro en las esquinas anteriores del metaesternón.
- *Chondrocephalus* está formado por ocho especies, incluyendo tres que anteriormente se clasificaban como *Petrejoides* aunque *P. reyesi* (= *C. reyesi*) y *P. guatemalae* (= *C. guatemalae*) deben de analizarse más exhaustivamente.
- La distribución del género *Chondrocephalus* apoya la monofilia del género (comparte un patrón de distribución similar al de otros grupos), y la evolución de caracteres convergentes concuerda con las áreas a las que han quedado limitadas las poblaciones, asociados a la vida en montañas altas.
- *Chondrocephalus reyesi* es la especie que se encuentra más alejada del resto en la montaña La Tigra, Honduras y es el que tiene una morfología diferente en la conformación dorso-cefálica.

X. RECOMENDACIONES

- Realizar el análisis incluyendo las especies del género *Chondrocephalus* que están en proceso de descripción actualmente para poder aportar más información en cuanto a la conformación del género.
- Incluir más especies de *Petrejoides*, y observar si las otras especies no evaluadas, tienen resultados considerablemente diferentes y en efecto pueden migrar especies de este género a *Chondrocephalus*.
- Trabajar con morfología de larvas y genitalia ya que en diferentes trabajos estos han sido una herramienta de clasificación de pasálidos clave. Además, investigar acerca de otros posibles caracteres morfológicos que podrían resultar más útiles para clasificar pasálidos y evaluar si la variedad entre especies cambia en los géneros.
- Hacer estudios moleculares acompañados del enfoque morfológico, para integrar ambos resultados y llegar a un consenso acerca de las especies que han sido investigadas antes, ya que los diferentes estudios arrojan diferentes resultados por no tener una metodología más completa donde se tengan datos de ambos enfoques.
- Hacer un estudio genético con las especies de *Petrejoides* únicamente, para ver si es la misma genética en todas las especies, así como una redescipción del género incluyendo análisis morfológico.
- Realizar investigación en Belice, ya que podría encontrarse alguna especie nueva o ya descrita de *Chondrocephalus* ya que los patrones de distribución apuntan a la probabilidad de que esto suceda en las Montañas Mayas que se encuentran en este país.
- Hacer un estudio exhaustivo que incluya *P. pokomchii* en el análisis para definir la relación de este con *Petre*.

XI. LITERATURA CITADA

- Barber, B.R. y J. Klicka. 2010. *Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna*. Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences 277: 2675-2681 pp.
- Beza, C., Cano, E., Schuster, J., Archila, D. y M. Palmieri. 2011. *Biogeografía molecular de escarabajos (Coleoptera: Passalidae) del género Ogyges grupo "lavessimus" y sus implicaciones en la conservación de los bosques nubosos de Guatemala*. Revista de la Universidad del Valle de Guatemala Vol. 23:18-22 pp.
- Boucher, S. 2005. *Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea)*. Annales de la Société Entomologique de France 41:239-604 pp.
- Cano, E.B. y J. C. Schuster. 2009. *Beetles as indicators for forest conservation in central America*. En: Del Claro, K., Oliveira, P.S., y V. Rico-Gray (eds.) Tropical biology and conservation management – VI: phytopathology and entomology, 99–124 pp.
- Cano, E.B. 2010. *Evaluación de áreas de endemismo por análisis de variabilidad genética y relaciones filogenéticas de Passalidae, utilizando marcadores moleculares*. Proyecto FODECYT 065-2006, CONCYT, FONACYT. 68 pp.
- 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. B., Schuster, J. C., y J. J. Morrone. 2018. *Phylogenetics of Ogyges Kaup and the biogeography of Nuclear Central America (Coleoptera, Passalidae)*. ZooKeys, 81–111 pp. doi:10.3897/zookeys.737.20741
- Castillo, C, y P. Reyes-Castillo. 1984. *Biosistemática del género Petrejoides Kuwert (Coleoptera, Lamellicornia, Passalidae)*. Acta zoológica mexicana, 4, 84 pp.
- Castillo, M.L. y P. Reyes-Castillo. 2003. *Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos*. Encontrado en: Alvarez-Sanchez, J., Naranjo-García, E. (eds.) Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Xalapa
- Castillo, M.L. y P. Reyes-Castillo. 2009. *Passalidae, insects which live in decaying logs*. In: Del
- Claro, K., Oliveira, P.S., Rico-Gray, V. (eds.) *Tropical biology and conservation management*. Volume VII. Encyclopedia of life support systems, 112–133 pp.

- Eberhard, W.G. 1980. *Horned Beetles*. Scientific American, Vol. 242: 166-183 pp.
- Enghoff, H. 2009. *What is taxonomy? – An overview with myriapodological examples*. Soil organisms Vol. 81:441-451 pp.
- GBIF.org 2020. GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.ymlhfl>
- Goloboff P. 1993. *Estimating character weights during tree search*. Cladistics 9: 83–91 pp. (Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00209.x>) [Visitado 03/02/2020]
- Goloboff P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008. *TNT, a free program for phylogenetic analysis*. Cladistics 24: 774–786 pp. (Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>) [Visitado 03/02/2020]
- Howden, H.F. 1977. *Beetles, beach drift, and island biogeography*. Biotropica Vol. 9:53-57 pp.
- Jackson, H.B., Baum, K.A. y J.T. Cronin. 2012. *From logs to landscapes: determining the scale of ecological processes affecting the incidence of a saproxylic beetle*. Ecological Entomology Vol. 37:233–243 pp.
- Kattan, G.H., Murcia, C. y A. Galindo-Cardona. 2010. *An evaluation of bess beetles (Passalidae) and their resource base in a restored Andean Forest*. Tropical Conservation Science Vol. 3:334–343 pp.
- Kijimoto, T., Pespeni, M., Beckers, O. y A. P. Moczek. 2012. *Beetle horns and horned beetles: emerging models in developmental evolution and ecology*. WIREs Developmental Biology. Vol. 2, Issue 3: 405-418 pp.
- 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 Vol. 13: 29-38 pp.
- Miguez-Gutiérrez, A., Castillo, J., Márquez, J, y I. Goyenechea. 2013. *Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados*. Revista Mexicana de Biodiversidad. Vol. 84, 2125-224 pp.
- 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 Vol. 10: 13–16 pp.
- Panawala, L. 2017. *Difference Between Taxonomy and Systematics*. (Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/320413728_Difference_Between_Taxonomy_and_Systematics) (Visitado: 09/08/19)

- Reyes-Castillo, P. 1970. *Coleoptera, Passalidae: Morfología y División en grandes grupos; géneros americanos*. Entomología Mexicana Vol. 22-23: 3-240 pp.
- 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.
- Rodríguez, C. y N. Asquith. 2005. *Mesoamerica Hotspot: Northern Mesoamerica Briefing Book*. Conservation International: Rio de Janeiro. 87 pp.
- Sanmartin, I. 2012. *Biogeografía* (Capítulo 45). En el libro: El Árbol de la Vida. Sistemático y Evolución. (Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/233755631_Biogeografia_Capitulo_45) (Visitado: 01/12/19)
- Schuster, J. 1975. *A comparative study of copulation in Passalidae (Coleoptera): new positions for beetles*. Coleopterists' Bulletin Vol. 29(2): 75–81. En: <http://www.jstor.org/stable/10.2307/3999780>.
- Schuster, J. C. 1978. *Biogeographical and ecological limits of new world Passalidae*. Coleopterists Bulletin Vol. 32:21–28 pp.
- Schuster J.C. 1983. *Acoustical signals of Passalid beetles: complex repertoires*. Florida Entomologist Vol. 66 (4):486–496 pp.
- Schuster J.C. 1988. *Petrejoides reyesi sp. Nov. (Coleoptera: Passalidae) from Honduras*. University of Nebraska, Entomology papers from other sources, 6 pp. (Disponible en: <https://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1142&context=entomologyother>) [Visitado 02/02/2020]
- Schuster, J.C. 1989. *Petrejoides salvadorae sp. Nov. (Coleoptera: Passalidae) From El Salvador*. Florida Entomologist, Vol. 72:4, 693-696 pp.
- Schuster, J.C. 1991. *Petrejoides (Coleoptera: Passalidae): Four new species from Mesoamerica and Mexico with a key to the genus*. University of Nebraska, Entomology papers from other sources, 12 pp.
- Schuster, J.C. y L.B. Schuster. 1997. *The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera)*. In: Choe JC, Crespi BJ (eds.) The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, 260–269 pp.
- Schuster, J.C., Cano, E.B. 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 Vol. 80:197–209 pp.

- Schuster, J. y E. Cano. 2001. *La distribución Mesoamericana de Montaña: Síntesis de Passalidae (Col. Scarabaeoidea) para Mesoamérica Nuclear*. En: J. Llorente y Morrone J.J. (eds.), Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XIII-CYTED). Facultad de Ciencias, UNAM, México. 257-268 pp.
- Schuster, J.C., Cano, E. y P. Reyes-Castillo. 2003. *Proculus, giant latin-american passalid: revision, phylogeny and biogeography*. Acta Zoológica Mexicana Vol. 90:281-306 pp.
- Schuster, J y E. Cano. 2006. *What can Scarabaeoidea contribute to the knowledge of the biogeography of Guatemala?* Coleopterists' Bulletin Vol. 5: 57–70 pp.
- Schuster, J.C. 2008. *Bess beetles (Coleoptera: Passalidae)*. En: Capinera JL (ed.) Encyclopedia of entomology. Springer, Dordrecht, 472–474 pp.
- Schuster, J.C. y E. Cano. 2008. *Key to American Genra of Passalidae*. 12 pp.
- Sunderland, T. 2012. *Why taxonomy is important for biodiversity-based science*. Forests N. (Disponible en: <https://forestsnews.cifor.org/8746/why-taxonomy-is-important-for-biodiversity-based-science?fnl=en>) (Visitado: 02/12/19)
- Ulyshen, M.D. 2015. *Insect-mediated nitrogen dynamics in decomposing wood*. Ecol Entomol 40:97–112 pp.
- Ulyshen, M.D. 2016. *Wood decomposition as influenced by invertebrates*. Biol Rev 91:70–85 pp.
- Ulyshen, M.D. 2018. *Ecology and conservation of Passalidae*. En: *Saproxyllic Insects: Diversity, Ecology and Conservation*. Editorial Springer: Heidelberg, Germany; 129–147 pp.
- Urbina, H., Schuster, J. y M. Blackwell. 2013. *The gut of Guatemalan passalid beetles: a habitat colonized by cellobiose- and xylose-fermenting yeasts*. Fungal Ecol 6:339–355 pp.
- Valdés, L. 2018. *Revisión taxonómica morfológica y análisis biogeográfico de Xylopassaloides (Coleoptera: Passalidae)*. Universidad del Valle de Guatemala (Disponible en: https://www.academia.edu/38245050/Xylopassaloides_tesis_2) [Visitado: 05/02/2020]
- Woodcock, B. A. 2001. *The importance of taxonomy in ecology*. Centre of Ecology and Hydrology, Imperial College at Silwood Park, Berkshire. 5 pp. (Disponible en https://www.researchgate.net/publication/299392853_The_importance_of_taxonomy_in_ecology) (Visitado: 2/12/19)

XII. ANEXOS

Cuadro 4. Base de datos de material revisado

	Especie	País	Sitio de colecta	Largo total (mm)	Largo de los élitros	Ancho elitral	Profundidad
1	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	Guatemala	Escuintla, Volcán Pacaya	24.96	15.73	9.63	6.09
2	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	Guatemala		28.77	16.14	10.86	6.74
3	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	Guatemala	Quetzaltenango, Volcán Sta. María	28.93	16.33	10.32	6.35
4	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	México	Finca Milán, la caldera Volcán Tacaná	31.33	16.56	10.46	6.08
5	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	México	Finca Milán, ladera SW Volcán Tacaná	29.96	16.19	10.41	6.42
6	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			30.95	16.97	10.73	7.15
7	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			27.15	15.09	9.07	6.37
8	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			29.3	14.14	10.48	6.62
9	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			30.06	17.89	10.42	7.23
10	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			28.67	16.5	10.11	6.46
11	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			28.55	16.72	10.02	6.61
12	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			29.83	16.74	10.19	6.95
13	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			25.86	16.2	9.36	6.31
14	<i>Chondrocephalus granulifrons</i>			29.77	18	10.12	6.15
15	<i>Chondrocephalus gemmae</i>			16.82	9.62	6.16	3.77
16	<i>Chondrocephalus gemmae</i>			19.23	10.7	6.85	5.12
17	<i>Chondrocephalus gemmae</i>			17.73	9.49	6.29	3.83
18	<i>Chondrocephalus gemmae</i>	México	Volcán Tacaná, Talquián, Union, Juarez, Chiapas	17.49	9.7	6.01	4.32
19	<i>Chondrocephalus gemmae</i>	México	Finca Milán, ladera SW Volcán Tacaná	19.63	10.35	7.26	4.34
20	<i>Chondrocephalus granulum</i>			17.31	10.86	6.28	3.88
21	<i>Chondrocephalus granulum</i>			17.1	10.31	6.01	3.9
22	<i>Chondrocephalus granulum</i>			16.58	10.38	6.34	4.16

	Especie	País	Sitio de colecta	Largo total (mm)	Largo de los élitros	Ancho elitral	Profundidad
23	<i>Chondrocephalus granulum</i>						
24	<i>Chondrocephalus granulum</i>						
25	<i>Chondrocephalus granulum</i>						
26	<i>Chondrocephalus debilis</i>			18.65	10.8	6.45	5.02
27	<i>Chondrocephalus debilis</i>			20.68	12.22	7.38	5.7
28	<i>Chondrocephalus debilis</i>			18.88	10.74	6.38	4.66
29	<i>Chondrocephalus debilis</i>						
30	<i>Chondrocephalus debilis</i>						
31	<i>Chondrocephalus purulensis</i>			21.6	11.38	5.75	3.02
32	<i>Chondrocephalus purulensis</i>			22.98	12.04	6.06	4.47
33	<i>Chondrocephalus purulensis</i>			19.25	10.53	4.96	2.81
34	<i>Chondrocephalus purulensis</i>	Guatemala	Volcán Atitlán, Sololá	23.56	13.6	8.03	5.55
35	<i>Chondrocephalus purulensis</i>	Guatemala	Quetzaltenango, volcán Sta María	24.68	14.07	8.49	5.22
36	<i>Chondrocephalus purulensis</i>						
37	<i>Chondrocephalus purulensis</i>						
38	<i>Chondrocephalus purulensis</i>						
39	<i>Petrejoides guatemalae</i>			26.92	14.88	9.82	6.45
40	<i>Petrejoides guatemalae</i>			26.04	15.47	9.56	6.1
41	<i>Petrejoides guatemalae</i>			30.13	16.77	10.46	6.77
42	<i>Petrejoides guatemalae</i>			30.14	17.08	10.68	6.26
43	<i>Petrejoides guatemalae</i>			26.25	14.94	9.48	5.9
44	<i>Petrejoides guatemalae</i>			28.11	17	10.59	6.43
45	<i>Petrejoides guatemalae</i>			27.77	15.89	9.89	6.58
46	<i>Petrejoides guatemalae</i>			26.72	15.8	9.41	6.29
47	<i>Petrejoides guatemalae</i>			27.93	15.74	10.02	6.23

	Especie	País	Sitio de colecta	Largo total (mm)	Largo de los élitros	Ancho elitral	Profundidad
48	<i>Petrejoides guatemalae</i>			31.12	16.59	10.57	7.2
49	<i>Petrejoides salvadorae</i>			29.25	15.4	10.07	7.12
50	<i>Petrejoides salvadorae</i>			26.03	13.76	9.37	6.79
51	<i>Petrejoides salvadorae</i>			28.11	14.83	10.95	7.71
52	<i>Petrejoides salvadorae</i>						
53	<i>Petrejoides reyesi</i>			25.67	14.95	9.35	7.41
54	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	Puntarenas, Monteverde area	30.55	17.93	10.6	7.33
55	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	Puntarenas, Monteverde area	29.13	15.68	9.93	6.92
56	<i>Oileus sargi</i>	México	Rancho Sta. Rosa Chiapas	28.3	15.68	10.02	7.11
57	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	La Palma	30.8	16.82	11.35	7.81
58	<i>Oileus sargi</i>	México	Chiapas, Ranchito Nuevo, Teopisca	27.46	15.61	9.89	6.55
59	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	La Palma	30.67	17.35	10.83	8.18
60	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	Vara Blanca	27.34	15.07	9.37	6.37
61	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	Coliblanco	27.4	14.92	10.07	7.7
62	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	San José	29.38	16.6	10.47	7.64
63	<i>Oileus sargi</i>	Costa Rica	La Palma	27.21	16.21	9.92	7.05
64	<i>Oileus sargi</i>	México	Sta. Rosa, Chiapas	28.42	15.9	10.04	7.45
65	<i>Oileus sargi</i>	Guatemala	Baja Verapaz, Vista Hermosa	32.52	17.76	10.88	7.48
66	<i>Oileus sargi</i>	Guatemala	Baja Verapaz, Vista Hermosa	33.08	18.24	11.41	7.94
67	<i>Paxilus leachi</i>	Guatemala	Suchitepequez	18.77	10.29	6.45	3.1
68	<i>Paxilus leachi</i>	Guatemala	Suchitepequez	18.3	10.68	5.7	3.05
69	<i>Paxilus leachi</i>	Guatemala	Suchitepequez	19.02	10.38	6.6	3.03
70	<i>Paxilus leachi</i>	Guatemala	Suchitepequez	18.34	10.39	6.14	3.02
71	<i>Paxilus leachi</i>	Guatemala	Suchitepequez	18.77	10.53	6.01	3.06
72	<i>Paxilus leachi</i>	El Salvador		18.44	10.63	6.18	2.96
73	<i>Paxilus leachi</i>	El Salvador	Santa Tecla	18.17	10.93	5.92	2.95
74	<i>Paxilus leachi</i>	El Salvador	Santa Tecla	18.92	10.88	6.1	2.83
75	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	San José	18.17	10.06	5.69	2.24
76	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	San José	17.64	9.66	5.72	2.76
77	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	Alajuela	19.53	10.32	6.6	3.01
78	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	Alajuela	18.96	11.31	6.48	2.91
79	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	Alajuela	17.65	10.55	6.03	2.98
80	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	Alajuela	17.3	10.23	5.93	2.49
81	<i>Paxilus leachi</i>	Costa Rica	Alajuela	20.13	11.73	6.58	2.87
82	<i>Paxilus leachi</i>	México	Chiapas, Santa Rosa	19.21	11	6.3	2.74
83	<i>Paxilus leachi</i>	Ecuador	Napo, Tena	16.89	9.26	5.36	2.67
84	<i>Paxilus leachi</i>	México	Chiapas, Santa Rosa	19.04	11.11	6.21	2.8
85	<i>Paxilus leachi</i>	México	Chiapas, Santa Rosa	19.36	10.81	5.85	2.8

	Especie	País	Sitio de colecta	Largo total (mm)	Largo de los élitros	Ancho elitral	Profundidad
86	<i>Paxilus leachi</i>	México	Chiapas, Santa Rosa	18.71	11.28	6.06	3.04
87	<i>Paxilus leachi</i>	México	Chiapas, Santa Rosa	20.05	11.93	6.69	2.86
88	<i>Paxilus leachi</i>	Suriname	Brokopondo District Brownsberg, Natuurpark	17.6	9.69	5.69	2.17
89	<i>Paxilus leachi</i>	Suriname	Brokopondo District Brownsberg, Natuurpark	18.25	10.97	5.77	3.49