



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**CARACTERIZACIÓN Y APORTE FUNCIONAL DE
GREMIOS DE ESCARABAJOS SAPROXILÓFAGOS
(COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN ROBLEDALES DEL
PARQUE REGIONAL MUNICIPAL ROBLEDALES DE
TIPACOQUE (PMRT)- BOYACÁ, COLOMBIA.**

Carlos Julián Moreno Fonseca

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia

2014

**CARACTERIZACIÓN Y APORTE FUNCIONAL DE GREMIOS DE
ESCARABAJOS SAPROXILÓFAGOS (COLEOPTERA:
PASSALIDAE) EN ROBLEDALES DEL PARQUE REGIONAL
MUNICIPAL ROBLEDALES DE TIPACOQUE (PMRT)- BOYACÁ,
COLOMBIA.**

Carlos Julián Moreno Fonseca

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Biología

Director (a):

Biólogo MSc, Germán Domingo Amat García

Asesor (a):

Bióloga MSc, Maria Luisa Castillo

Línea de Investigación:

Biodiversidad y Conservación

Grupo de Investigación:

Insectos de Colombia

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2014

A mis Padres

A fin de que, arraigados y cimentados en amor seáis plenamente capaces de comprender con todos los santos cuál sea la anchura, la longitud, la profundidad y la altura.

Epístola de San Pablo a los Efesios 3:17,18

Agradecimientos

A mis padres Pedro Moreno y Nohora Fonseca, a Viviana Cruz y a Mara por acompañarme, apoyarme y aconsejarme durante la realización de mi estudio de maestría.

A mi director de tesis Germán Amat y a mi asesora María Luisa Castillo, quienes me asesoraron y brindaron conocimientos y experiencias que enriquecieron mi vida personal y profesional.

Al grupo de investigación Insectos de Colombia por su apoyo y financiación para el desarrollo del presente proyecto.

A Karen Salazar, Nini Johanna Beltrán, Efraín Henao y Carlos Gantiva, por su invaluable ayuda en campo.

A Karen Salazar por su invaluable compañía y apoyo durante las fases de campo y escritura.

A la Alcaldía Municipal de Tipacoque, Boyacá, por permitirme desarrollar mi investigación en su territorio.

A Carlos Nelson, Don Jebrail y Doña Nubia por ayudarnos logísticamente durante las fases de campo y visitas a Tipacoque, Boyacá.

A mis viejos y buenos amigos Catalina Amaya y Gonzalo Fajardo por sus acertados consejos.

A compañeros de maestría, quienes con su compañerismo y experiencia aportaron grandes conocimientos.

A mis profesores de maestría, en especial a Hugo López y Orlando Vargas quienes realizaron grandes aportes y críticas al presente proyecto.

A la Universidad Nacional de Colombia por su gran aporte en mi formación personal y profesional.

Resumen

Las comunidades de escarabajos saproxilófagos de la familia Passalidae constituyen elementos importantes en los ecosistemas tropicales, actúan como aceleradores en los procesos de descomposición de la madera y como facilitadores de otros descomponedores. Su alimentación y la totalidad del ciclo vital ocurren dentro de troncos descompuestos. Esta estrecha relación ha resultado en procesos de segregación espacial y de aprovechamiento del recurso alimenticio dentro de las comunidades de Passalidae. Dichas características hacen de estos escarabajos un grupo de estudio interesante desde enfoques funcionales y ecológicos. El propósito de este estudio radicó en caracterizar la comunidad de escarabajos pasálidos a través del estudio de sus gremios (cuantitativa y cualitativamente) y el cambio de dichas unidades funcionales bajo un gradiente altitudinal en bosques de roble (*Quercus humboldtii*); para lograrlo se plantearon las siguientes temáticas: (1) análisis de la composición gremial de Passalidae a escala de hábitat, de microhábitat y nanohábitat con respecto a la influencia de la ubicación altitudinal; (2) descripción de la comunidad de Passalidae en el gradiente a nivel de gremios a partir de caracterizaciones morfométricas y morfogeométricas; y (3) cuantificación de aportes funcionales en términos de consumo de madera por parte de gremios de pasálidos experimentalmente y su extrapolación en campo. En total se identificaron tres gremios (subcortícola, albuduramicola y generalista) compuestos por cinco especies y 198 grupos familiares. La riqueza de especies y de gremios disminuyó de acuerdo al incremento en la elevación, en los puntos de 2500 y 2700 msnm se registró los valores más altos. A su vez los estados intermedios de descomposición y troncos de diámetro mayor o igual a tres metros albergaron mayor riqueza gremial. El porcentaje de humedad relativo y la temperatura a nivel de nano y microhábitat influyeron en la delimitación de gremios subcortícola y albuduramicola. Por su parte la caracterización de gremios a través de marcadores morfológicos, se encontró que los cambios entre las variables morfométricas lineales se vieron influenciadas por la altitud. Por el contrario, las mediciones morfogeométricas se mostraron independientes al efecto del gradiente, sin embargo se observaron agrupaciones delimitadas a nivel de gremio. Por último el estudio de cría experimental arrojó tasas de consumo relativo, consumo total y eficiencia en la destrucción de madera, altas para pasálidos albuduramicolas. A su vez, el volumen de las galerías elaboradas por este gremio de Passalidae mantuvo valores constantes a través del gradiente. El valor individual de consumo más alto, lo presentó la especie generalista

Passalus irregularis, mientras que el más bajo lo mostró *Passalus* sp1 (subcortícola). Esta última especie presentó el mayor volumen de galerías encontrado en el estudio (2500 msnm). En resumen, los puntos altitudinales extremos mostraron características multiescala diferenciales que pueden dar indicios de la respuesta funcional de la comunidad de Passalidae a cambios en el robledal a largo plazo. Los patrones morfológicos identificados repercutieron en el entendimiento de la apropiación del nicho y la acción ecosistémica diferencial (gremios) de la comunidad de Passalidae. La información proveniente de la cuantificación de diferentes aspectos de la transformación de la madera y su extrapolación en campo, se traduce en aportes medibles a procesos ecosistémicos relevantes como el reciclaje de nutrientes provenientes de troncos en descomposición y la incorporación de nutrientes al medio. Reconocer estas tendencias, en conjunto, conceden herramientas para entender la importancia de la diversidad y de los aportes funcionales de los escarabajos pasálidos. Se plantea al enfoque funcional como elemento importante para la comprensión de la estructura de las comunidades de pasálidos y su valor de conservación en bosques de alta montaña.

Palabras clave: alta montaña, escarabajos pasálidos, gremios, microhábitat, nanohábitat, ensamble

Abstract.

Bess beetles (Coleoptera: Passalidae) are significant components in tropical forests biodiversity, improving the wood decomposition efficiency and ease secondary action to other decomposers. Their specific characteristics to use the resource inside the logs, make them an important subject of study at functional and ecological level. They feed on and perform their entire life cycle in fallen logs. This close relationship has resulted in a strong segregation at microhabitat level; some species inhabit on underbark and others on sapwood/heartwood. The aim of this study was analyze changes in guild composition in an elevation gradient from habitat (forest/altitudinal gradient), microhabitat (log) and nanohabitat (microzone) (1); characterize bess beetles guild composition according to their differential use of resource (microhabitat) and morphological traits quantification (geometric and lineal) (2) and calculate quantification of oak wood consumption by six species and three guilds of Passalidae. Three guilds were recognized (underbark, sapwood-heartwood and generalists feeders) composed by 198 familiar groups belonging to five species. Species and guilds richness decreased when increasing height. The decomposition category and kind of log, affected guild composition. In the intermediate altitudinal points greater diversity of guilds was observed. At micro and nanohabitat scales, temperature and relative humidity were involved on underbark and sapwood-heartwood guild definition. Generalist guild were formed by *Passalus irregularis* and *Passalus curtus*, which showed high tolerance to elevation changes; this colonies were observed in the log-soil interface. Changes in linear morphometrics measures were influenced by elevation. On the other hand, morphogeometrical measures did not depend of the gradient, only grouping at guild level were observed. Morphological markers analysis (morphometrics) provided information to guild delimitation. Relative consumption rates, total consumption and wood destruction efficiency of sapwood/hardwood bess beetle were the highest. Gallery volume of this guild remained constant through elevational gradient. The highest individual consumption rate value was shown by mix-feeder *Passalus irregularis*, whereas the lowest was shown by *Passalus* sp1 (underbark bess beetle). This same specie exhibited the higher gallery volume of the study at 2500 m. Occupancy proportion by passalid community increased with altitude. Community's functional structure at middle altitude prove differential action on wood decomposition. Multiscale characteristics of extreme altitudinal points, shows potential traces on functional response of bess beetles to long time changes in Colombian oak

forests. Functional approach is proposed for a better understanding of Passalidae community structure and conservation value for high montane tropical forests. Identified patterns have influence on the understanding of ecosystem action and niche boundaries of Passalidae communities. Recognize these features and specific ecological requirements, are important tools in order to understand bess beetles role in ecosystem function. Information from quantification of different aspects involved in wood decomposition and its field extrapolation, gives a measurable contribution of important ecosystem process such as recycling nutrients from dead logs. These characteristics are important tools for understanding their functional diversity and conservation.

Keywords: Guilds, Microhabitat, Nanohabitat, Niche appropriation, Geometric morphometrics, Wood decomposition, Consumption quantification.

Tabla de contenido

| | |
|---|----|
| Tabla de contenido..... | 1 |
| Listado de figuras..... | 3 |
| Listado de tablas. | 6 |
| 1. Marco conceptual de la ecología funcional de los Coleoptera: Passalidae en los Andes de Colombia. | 7 |
| 1.1. Ecología funcional y su contexto en las comunidades biológicas..... | 7 |
| 1.1.2. Categorías funcionales en comunidades. | 9 |
| 1.2. Las comunidades de insectos saproxilófagos: sucesión e importancia en la descomposición..... | 11 |
| 1.3. Los pasálidos: aspectos ecológicos y su uso como modelo de estudio..... | 13 |
| 1.3.1. Ecología funcional y gremios de escarabajos pasálidos: definición y distribución multiescala. | 15 |
| 1.3.2. Los pasálidos y su distribución altitudinal | 20 |
| 1.3.3 Bosques de roble, escarabajos saproxílicos y pasálidos..... | 22 |
| 1.4. Antecedentes y estudios de Passalidae. | 23 |
| 1.5. Propósito general del estudio | 24 |
| 1.5 Esquema general de tesis. | 25 |
| 1. 6. Literatura citada..... | 27 |
| 2. Distribución altitudinal de escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en un bosque de roble (<i>Quercus humboldtii</i>): gremios y análisis multiescala. | 41 |
| Resumen | 41 |
| Abstract | 42 |
| 2.1. Introducción | 42 |
| 2.2. Objetivos..... | 44 |
| 2.3. Metodología | 44 |
| 2.3.1. Área de estudio..... | 44 |
| 2.3.2. Muestreo de pasálidos..... | 45 |
| 2.3.3. Análisis de datos..... | 47 |
| 2.4. Resultados | 49 |
| 2.4.1. Gradiente y mesoescala..... | 49 |
| 2.4.2. Microhábitat y distribución gremial..... | 52 |
| 2.5. Discusión | 56 |

| | |
|--|-----|
| 2.6. Literatura citada..... | 62 |
| 3. Caracterización morfo-geométrica y ecológica de gremios de escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae): análisis de una comunidad en un gradiente altitudinal de roble colombiano (<i>Quercus humboldtii</i>). | 69 |
| Resumen. | 69 |
| Abstract. | 70 |
| 3.1. Introducción. | 71 |
| 3.2. Objetivos..... | 72 |
| 3.3. Metodología. | 73 |
| 3.3.1. Área de estudio. | 73 |
| 3.3.2. Muestreo de pasálidos. | 73 |
| 3.3.4. Análisis de datos. | 77 |
| 3.4. Resultados. | 79 |
| 3.4.1. Gradiente altitudinal y distribución gremial..... | 79 |
| 3.4.2. Morfometría lineal y gremios. | 80 |
| 3.4.3. Morfometría geométrica y gremios. | 81 |
| 3.5. Discusión. | 87 |
| 3.6. Literatura citada..... | 95 |
| 3.6.1. Recursos Electrónicos. | 100 |
| 4. Degradación de madera por escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en bosques de roble (<i>Quercus humboldtii</i>): estudio experimental y aporte gremial. | 102 |
| Resumen. | 102 |
| Abstract. | 103 |
| 4.1. Introducción. | 104 |
| 4.2. Objetivos..... | 105 |
| 4.3. Metodología. | 105 |
| 4.3.1. Área de estudio. | 105 |
| 4.3.2. Muestreo de pasálidos..... | 105 |
| 4.3.3. Ensayos experimentales y aproximación de remoción en campo..... | 106 |
| 4.4. Resultados. | 108 |
| 4.4.1. Ensayos de laboratorio. | 108 |
| 4.4.2. Aporte funcional aproximado en campo. | 109 |
| 5. Discusión. | 111 |
| 6. Literatura citada. | 115 |
| 5. Anexos..... | 120 |

Listado de figuras.

| | |
|--|----|
| Figura 1.1. Modelo de conceptos relacionados con comunidades ecológicas delimitado por los ejes de uso del recurso (funcional), geográfico y filogenético. Modificado de Moreno <i>et al.</i> (2007)..... | 10 |
| Figura 1.2. Disposición espacial y características de los gremios de Passalidae. El tronco, su microzonificación y los gremios que ocupan dichas zonas (A), plan corporal subcortícola (B), plan corporal albuduramícola (C) (basado en Reyes-Castillo 1970. ... | 17 |
| Figura 1.3. Escalas espaciales de trabajo para estudios ecológicos y su interrelación (modificado de Amat 2011). Escala en la que se desarrollará el estudio (*)..... | 20 |
| Figura 2.1. Área de estudio y descripción de la vegetación en el gradiente altitudinal de robledal ubicado en el PNMRT..... | 41 |
| Figura 2.2. Perfil de vegetación y características de los bosques de roble muestreados en el PNMRT..... | 46 |
| Figura 2.3. Remoción gradual de los estratos reconocibles de troncos en descomposición muestreados en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT..... | 48 |
| Figura 2.4. (a) Troncos (T) y órdenes de ramas (O1-O3) y (b) categorías de descomposición (C1-C4) de troncos/ramas en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT. Las barras de error corresponden al 5%..... | 51 |
| Figura 2.5. Proporción de especies total de especies correspondientes a gremios de pasálidos en un gradiente altitudinal en el PNMRT. Las barras de error corresponden al 5%. | 53 |
| Figura 2.6. (a) grupos familiares y (b) biomasa correspondientes a gremios de pasálidos en un gradiente altitudinal en el PNMRT. Las barras de error corresponden al 5%..... | 54 |
| Figura 2.7. Análisis de correspondencia canónica (CCA) para gremios de la comunidad de pasálidos en función de 18 variables en un gradiente altitudinal en el PNMRT..... | 55 |

| | |
|--|----|
| Figura 3.1. Área de estudio y descripción de la vegetación en el gradiente altitudinal de robleal ubicado en el PNMRT..... | 73 |
| Figura 3.2. Ubicación de puntos homólogos, dorsales (izquierda) y laterales (derecho), descriptores de la morfología general de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos rojos corresponden a puntos de ordenación, los grises hacen referencia a <i>landmarks</i> de cada plano..... | 75 |
| Figura 3.3. Ubicación de puntos homólogos y nomenclatura (Fedorenko 2009) descriptores de alas anteriores de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT..... | 76 |
| Figura 3.4. Interpretación gráfica del análisis TPS para <i>landmarks</i> ubicados en el cuerpo y alas de la comunidad de Passalidae del PNMRT..... | 77 |
| Figura 3.5. Correlaciones entre medidas morfológicas lineales de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. (a) BW vs L, (b) WL vs L, (c) HW vs L. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramícolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales 1 (2500), 2 (2700), 3 (3000) y 4 (3300)..... | 82 |
| Figura 3.6. Análisis de componentes principales para <i>landmarks</i> ubicados en alas anteriores de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramícolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300..... | 83 |
| Figura 3.7. Análisis de componentes principales para <i>landmarks</i> , ubicados en el dorso del cuerpo de escarabajos pasálidos, en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramícolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300..... | 85 |

| | |
|---|-----|
| Figura 3.8. Análisis de componentes principales para <i>landmarks</i> , ubicados lateralmente en el cuerpo de escarabajos pasálidos, en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramícolos, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolos. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300..... | 86 |
| Figura 3.9. Resumen de patrones corporales basados en ubicación de puntos homólogos de la comunidad de Passalidae del PNMRT. AD: albiduramícolos, GE: generalista, SU: subcortícola, Altitud: 2500, 2700, 3000, 3300..... | 87 |
| Figura 3.10. Análisis de componentes principales para series de Fourier, de contornos de protibias de escarabajos pasálidos, en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramícolos, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolos. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300..... | 88 |
| Figura 4.1. Área de estudio y descripción de la vegetación en el gradiente altitudinal de robleal ubicado en el PNMRT..... | 105 |
| Figura 4.2. Tasa de consumo diario total por parte de los gremios de escarabajos pasálidos de robleal en el PNMRT..... | 108 |
| Figura 4.3. Regresión lineal entre tasa de consumo y peso promedio de pasálidos por parte de escarabajos pasálidos de robleal en el PNMRT. Los puntos negros hacen referencia a especies albiduramícolos, los grises corresponden a escarabajos generalistas y los vacíos a subcortícolos..... | 109 |
| Figura 4.4. Variación de temperatura (puntos negros) y humedad (puntos vacíos) en lotes experimentales de escarabajos pasálidos de robleal en el PNMRT..... | 109 |
| Figura 4.5. Volumen promedio de galerías ocupadas por los gremios de escarabajos pasálidos a lo largo del gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT..... | 110 |

Listado de tablas.

| | |
|---|-----|
| Tabla 2.1. Definición de variables cualitativas de troncos analizados en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT. *Según Castillo y Reyes-Castillo (2003), **se midió con la ayuda de un decámetro alrededor del tronco..... | 46 |
| Tabla 2.2. Número de adultos y grupos familiares (entre paréntesis) totales pertenecientes a cinco especies en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT... | 47 |
| Tabla 2.3. Diferencias entre variables a nivel de mesoescala en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT. *Kruskall-Wallis ANOVA no paramétrico..... | 48 |
| Tabla 2.4. Diferencias de temperatura y humedad a nivel de microzonas en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT..... | 50 |
| Tabla 3.1. Número grupos familiares totales pertenecientes a cinco especies y tres gremios en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT..... | 75 |
| Tabla 3.2. Diferencias entre mediciones morfológicas lineales de pasálidos en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT..... | 76 |
| Tabla 3.3. Porcentaje de aporte a la variación morfológica de PCs a las comparaciones de marcadores morfo-geométricos de pasálidos en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT..... | 77 |
| Tabla 4.1. Degradación de madera experimental de escarabajos pasálidos de robledal en el PNMRT. Los números entre paréntesis corresponden a la desviación estándar. RCRI: tasa relativa de consumo; EDM: eficiencia en la destrucción de la madera..... | 101 |

1. Marco conceptual de la ecología funcional de los Coleoptera: Passalidae en los Andes de Colombia.

1.1. Ecología funcional y su contexto en las comunidades biológicas.

Lograr entender los diversos mecanismos involucrados en el mantenimiento de la biodiversidad es uno de los mayores retos en la ecología. Para abordar el estudio de la diversidad biológica ha sido necesario entender las interacciones entre los diversos niveles de organización, a diferentes escalas (Chapin *et al.* 1996, Caley y Schluter 1997). Desde los genes hasta las comunidades, en escalas locales hasta regionales, es palpable la interdependencia de los organismos biológicos con su medio y, a su vez, entre organismos (Solbrig 1991, Chapin *et al.* 1997, Begon *et al.* 2006). Este patrón global da cuenta de la importancia de la diversidad de especies (genética) con respecto a la estabilidad de los ecosistemas (Fonseca y Ganade 2001, Hooper *et al.* 2005). A raíz del reconocimiento de esta relación, y a su vez, por el aumento en las extinciones de especies y el constante deterioro de los ecosistemas, los estudios en biodiversidad, biología y ecología de los organismos se han convertido en un asunto de primer interés (Srivastava 2002, Walther *et al.* 2002).

Durante las últimas décadas las investigaciones ecológicas han centrado sus principales esfuerzos en capturar información procedente de poblaciones y comunidades. Estos niveles de organización poseen propiedades emergentes que facilitan las interpretaciones y comparaciones a diferentes escalas (Fauth *et al.* 1996), dentro de estas propiedades la riqueza, abundancia y distribución se destacan por ser las más concurrentes en la literatura específica (Huston 1997, Purvis y Hector 2000, Schmera *et al.* 2009). El análisis de esta información ha permitido ahondar en la comprensión de las dinámicas ecológicas y de su cambio a través del tiempo, por causas naturales o antrópicas (Sutherland *et al.* 2013). No obstante se ha señalado la relevancia de incluir aspectos

ecológico - evolutivos y del manejo del recurso para lograr una mayor aproximación a la estructura real de las comunidades (Keddy 1992); por consiguiente su aporte al sistema y la posible delimitación de las dimensiones de los nichos (Hubbel 2005, Gamfeldt *et al.* 2008).

La ecología tradicional formula cuestionamientos clave como el porqué las especies ocurren donde ocurren y cuál es su rol en las comunidades y ecosistemas, qué factores determinan el número de especies en una comunidad, y cuáles factores delimitan la distribución del hábitat de las especies (Sutherland *et al.* 2013). Por su parte, la ecología funcional se cimenta en la integración de diversas subdisciplinas (ecología de comunidades, ecología de poblaciones, evolución, fisiología, morfología, etc.), de esta forma es posible no sólo aproximarse a respuestas de estas preguntas desde diferentes puntos de vista, sino al mismo tiempo, poder entender el porqué de los patrones observados en la naturaleza (Grime 1987, Bradshaw 1987, Calow 1987, Keddy 1992). Así, es posible integrar un concepto de biología mecanicista junto a bases de ecología clásica (Irshick *et al.* 2013). Se habla de un concepto mecanicista al abordar las diferentes repuestas ecológicas por medio de fisiología, morfología, tamaño, tasas metabólicas y biomecánica, entre otros (Loreau 1998, Biewener 2003, Van Regenmortel 2004, Hill *et al.* 2008). Como resultado, se da un cambio favorable en la toma de datos ecológicos y su análisis, lo que tendrá un efecto positivo en la generación de nuevos conocimientos e indicios sobre la importancia de mantener la biodiversidad, junto a una mejor comprensión de patrones a través de procesos (Cardinale *et al.* 2006, Irshick *et al.* 2013). La ecología funcional, a pesar de encontrarse en desarrollo, se torna aún más importante en el escenario actual, donde la degradación de los ecosistemas aumenta, al igual que la necesidad de información biológica relevante para la conservación (Loreau *et al.* 2001, Naeem 2002, Petchley y Gaston 2002, Srivastava y Vellend 2005, Dobson *et al.* 2006).

La ecología funcional se ha aplicado en el contexto de la biología vegetal y sus bases se argumentan en características propias de dichos organismos (Grime y Hunt 1975, Grime *et al.* 1981) sin embargo, su aplicación en animales ha sido desarrollada en detalle. En este sentido se reconoce la identificación de las preferencias en la ocupación de espacio y movimiento, los hábitos de alimentación y la forma de acceso a dicho recurso y los rasgos (morfológicos, fisiológicos y biomecánicos) que caracterizan a la especie (población o comunidad), como las principales guías para los análisis funcionales en animales (Petchley *et al.* 2004, Kearney y Porter 2006, Villegger 2008, Mouillot *et al.*

2011). Para el caso de los insectos, en especial de escarabajos, la determinación de rasgos en el contexto funcional ha sido favorecida debido a una amplia descripción de sus principales aspectos morfológicos y ecológicos. Dentro de estos, los principales aportes se han desarrollado en escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) (Doube 1990, Slade *et al.* 2007 Larsen *et al.* 2008, Horgan 2008) no obstante en pasálidos, a pesar de su menor magnitud, la información existente de su morfología (Johki y Kon 1987, Lobo y Castillo 1997, Fonseca *et al.* 2011), hábitos alimenticios (Castillo y Morón 1992), biología (Castillo y Reyes-Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003) y distribución (Amat y Reyes-Castillo 2002, Amat y Reyes-Castillo 2007, Jackson *et al.* 2009), conforman una base viable para su estudio en el contexto en discusión. En este sentido, plantear preguntas de tipo funcional teniendo como sujeto de estudio a estos organismos, establece un potencial positivo con respecto a relaciones de costo – beneficio (información relevante).

1.1.2. Categorías funcionales en comunidades.

Los estudios ecológicos se caracterizan en general por tener un objeto de estudio específico delimitado por un determinado nivel de organización (gen, población, comunidad, etc.) en una escala específica (microhábitat, local, regional, etc.) (Begon *et al.* 2006). Las comunidades biológicas han sido definidas, principalmente, bajo parámetros de espacio, tiempo e interacciones (entre organismos y con su medio) (Fauth *et al.* 1996). Partiendo de esto, una comunidad puede ser definida como una asociación de poblaciones que interactúan, usualmente delimitada por la naturaleza de su interacción o el lugar en que se encuentran (Ricklefs 1990); o de forma simplificada como las especies que se encuentran relacionadas en un mismo tiempo y espacio (Begon *et al.* 2006). Estas definiciones abarcan aspectos ecológicos importantes, no obstante, el incluir relaciones filogenéticas posibilita reconocer patrones ecológico-evolutivos (Losos 1996, McPeck y Miller 1996). De esta forma reconocer los ejes geográfico, filogenético y de uso del recurso, facilitan el estudio de comunidades (Fig. 1.1) (Fauth *et al.* 1996, Moreno *et al.* 2007).

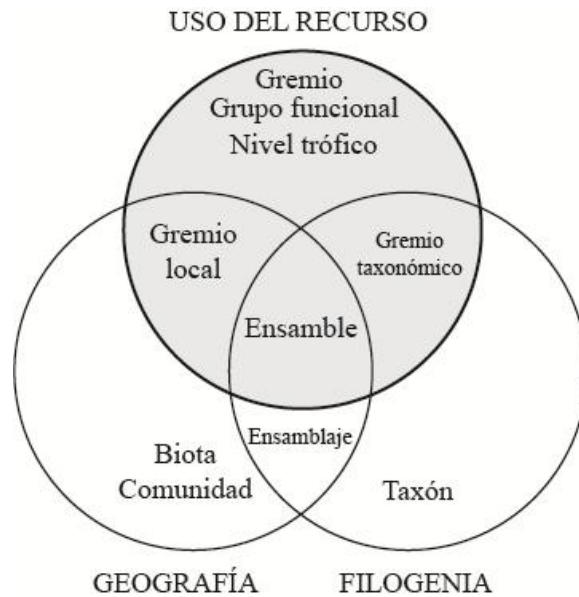


Figura 1.1. Modelo de conceptos relacionados con comunidades ecológicas delimitado por los ejes de uso del recurso (funcional), geográfico y filogenético. Modificado de Moreno *et al.* (2007).

A nivel funcional se hace importante delimitar conceptos relacionados con estos ejes, ya que esto permitirá categorizar los sujetos de estudio, a nivel de comunidad, de forma eficiente. Los ejes individualmente y sus intersecciones, brindan criterios diferentes desde puntos de vista ecológicos, evolutivos y de conservación (Blaum *et al.* 2011). Partiendo de esto, en el eje del uso del recurso es posible abordar niveles tróficos, grupos funcionales y gremios; los niveles tróficos consisten en especies que se alimentan de forma similar y que constituyen un eslabón en el flujo de materia y energía (Moreno *et al.* 2007). En el caso de grupos funcionales y gremios, se han generado diversas confusiones al utilizar ambos conceptos sin diferenciar sus propiedades y usos (Blondel 2003). En este sentido se debe entender como gremio a un grupo de especies que explotan los mismos recursos ambientales de una forma similar (Root 1967), donde sus atributos se basan en ser subunidades estructurales, temporales o permanentes, de la comunidad dependientes del recurso (alimenticio, reproductivo, espacio, etc.); ser descritos de forma estructural donde la competencia es mayor dentro de los gremios que entre los gremios; ser abordados por lo general a nivel intra-taxón (Simberloff 1991, Blondel 2003). Los grupos funcionales son caracterizados por ser un grupo de especies que procesan un recurso u otro componente ecológico las cuales proveen un servicio o función ecosistémica específico, en este caso sus atributos son: ser grupos de especies

temporales o permanentes que desarrollan un mismo proceso en el ecosistema; ser descritos desde los procesos, donde la competencia interespecífica es irrelevante; ser abordados por lo general a nivel inter-taxón (Blondel 2003).

Al apreciar las categorías a raíz de las intersecciones del eje de manejo del recurso con respecto al eje geográfico y filogenético se destacan conceptos como los gremios locales, los gremios taxonómicos y los ensamblajes. Los gremios (taxonómicos y locales) mantienen sus características intrínsecas, sin embargo, son delimitados por una estrecha relación filogenética y por compartir un espacio local similar (Moreno *et al.* 2007). Por último, los ensamblajes reúnen los tres ejes determinantes de una comunidad, siendo un grupo de especies estrechamente relacionadas filogenéticamente que utilizan un recurso de forma similar dentro de un espacio limitado (Fauth *et al.* 1996, Moreno *et al.* 2007). Lograr reconocer los diversos conceptos alrededor del uso del recurso dentro de las comunidades facilita estudios dirigidos al conocimiento de la biodiversidad y la conservación, entendiendo el papel de múltiples especies, sus servicios ecosistémicos y permitiendo una relación positiva de costo-beneficio (Simberloff 2004, Blaum *et al.* 2011).

1.2. Las comunidades de insectos saproxilófagos: sucesión e importancia en la descomposición.

La ocurrencia de diversos taxa en los ecosistemas ha sido ligada a la estructura de su hábitat y a la complejidad de sus diversas relaciones con el recurso y sus interacciones con otros organismos. La madera en descomposición se considera como elemento relevante para los procesos de acumulación de materia orgánica en el suelo, el aumento de su humedad, la disminución de la erosión, para la fijación de nitrógeno, el establecimiento de semillas y como reservorio de carbono (McFee y Stone 1966, Harmon y Frankly 1989, Jonsson y Kruys 2001, Sánchez *et al.* 2009). A su vez, constituye un importante hábitat para gran variedad de formas de vida (Harmon *et al.* 1986), sirve como su fuente de energía y como su espacio de desarrollo para el ciclo de vida (Siitonen 2001).

Las comunidades saproxilófagas son integradas por organismos que habitan y se alimentan de esta madera; donde su acción conjunta acelera el proceso de descomposición (Essen *et al.* 1997). Dentro de este grupo existen microorganismos,

plantas, hongos y fauna, que actúan de manera sucesional precediéndose mutuamente. En un sentido general, bacterias y hongos actúan como pioneros, los cuales por medio de compuestos volátiles, producto de su metabolismo, atraen a la micro y macrofauna (principalmente insectos) (Faldt *et al.* 1999, Boddy 2000, Rotheray *et al.* 2006). Éstos fragmentan los tejidos vegetales, por lo que la entrada de agua y otros microorganismos se favorece y la aireación de la madera aumenta (Edwards *et al.* 1970, Ausmus 1977, Pichler *et al.* 2011). La acción de estos invertebrados crea una heterogeneidad espacial a nivel de microhábitat lo cual permite el establecimiento de raíces de plantas en el tronco y afecta la disposición de nutrientes por medio de sus excretas (Petal 1978, Maser y Trappe 1984).

La existencia de los troncos caídos o descompuestos se da gracias a un balance entre el proceso de producción y pudrición (Palace *et al.* 2008). Este último se define por lo general como un proceso lento que envuelve mecanismos de acción química, física y biológica (Kaarik 1974). Debido a su duración se plantean diversas etapas, las cuales varían de acuerdo a la latitud y altitud del bosque, a nivel tropical se plantean cuatro etapas cuyos rasgos de identificación obedecen a cambios en sus características físicas visibles (corteza e interior del tronco) (Castillo y Reyes-Castillo 2003).

Los coleópteros pertenecientes a la comunidad saproxilófaga se caracterizan por estar asociados a diferentes etapas de descomposición de la madera (Jonsell y Weslien 2003, Jacobs *et al.* 2007). Los Scolitydae arriban al tronco en su etapa temprana, penetrando el tronco y alimentándose del cambium, seguidos por los Cerambycidae y Buprestidae se establecen en la corteza y alboduramen (Graham 1925). Los pasálidos por su parte, aprovechan las diversas partes del tronco, la colonización en estados intermedios de descomposición se ha documentado en mayor cuantía, aunque esta información no es generalizada (Castillo y Reyes-Castillo 2003). La abundancia de estos lamelicornios varía de acuerdo a la etapa y a su grado de especialización por las partes del tronco (corteza, albura o duramen), no obstante especies con aprovechamiento mixto suelen ser más comunes (Castillo 1987). Los pasálidos cumplen la función de fragmentar los tejidos del tronco, ayudados por su fuerza muscular junto a la estructura mandibular reducen la dimensión de las partículas desmenuzando, masticando y digiriendo la madera; esto facilita la actividad de bacterias protozoos y hongos (Castillo y Morón 1992). Adicionalmente, su mayor preferencia por troncos de angiospermas dicotiledóneas

(Castillo y Reyes-Castillo 2003), principales componentes estructurales de los bosques tropicales húmedos, hace que su aporte funcional sea aún más valioso.

1.3. Los pasálidos: aspectos ecológicos y su uso como modelo de estudio.

Los Passalidae son coleópteros que se alimentan de troncos caídos en estado de descomposición en donde habitan y se reproducen. Su ciclo de desarrollo en etapas tempranas es rápido (huevo, larvas y pupas) mientras que su etapa adulta es de larga duración (Reyes-Castillo y Halfpter 1984). Los juveniles dependen de los adultos para la adecuación de su hábitat y para su alimentación, el desarrollo de un sistema de comunicación sonora y química garantiza dicha relación (Castillo 1987). Poseen una estructura subsocial compleja dentro de los coleópteros, se organizan en grupos familiares, compuestos por adultos, juveniles y larvas, donde procesos de cooperación, defensa y jerarquía sobresalen (Reyes-Castillo y Halfpter 1984). Presentan una distribución cosmotropical, centrada en ecosistemas boscosos húmedos del Neotrópico, no obstante existen especies distribuidas en regiones templadas (Castillo y Reyes-Castillo 1997).

Por sus características biológicas, morfológicas, ecológicas y funcionales, estos escarabajos han sido objeto de estudio desde hace más de un siglo. En un principio las principales aproximaciones a su biología se cimentaron en estudios faunísticos y taxonómicos (Percheron 1835, Arrow 1950). La información de su historia natural, su comportamiento y los primeros acercamientos a su ecología constituyeron los primeros tópicos de investigación en el Neotrópico (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Siguiendo esta tendencia, durante las últimas décadas los aspectos ecológicos han tomado la mayor atención, estos principalmente asociados a la ecología de la descomposición de la madera y al comportamiento.

Los estudios autoecológicos han conformado la base conceptual dentro del grupo, destacándose los realizados en *Passalus interstitialis*, *Heliscus tropicus*, *P. covexus* y *P. latifrons* entre otros, en los que se logran integrar aspectos de historia natural y ciclos biológicos junto a características específicas del hábitat (Rodríguez y Zorrilla 1986, Valenzuela 1986, Fonseca 1988). Siguiendo esta tendencia, la presencia de estos organismos, en términos de abundancia y riqueza, en relación con los tipos de bosque denota patrones de interés. A nivel latitudinal, la riqueza de especies incrementa a medida que se está más cerca de la zona ecuatorial, disminuyendo paulatinamente hacia

latitudes meridionales y septentrionales (Schuster 1978, McVean y Schuster 1981, Amat y Reyes-Castillo 1996, Castillo y Reyes-Castillo 1997). Los representantes de esta familia se encuentran en bosques desde el nivel del mar hasta los 3000 msnm, no obstante se destaca el aumento de especies en altitudes entre los 1000 y 2000 msnm. Castillo y Reyes-Castillo (2003) atribuyen esta preferencia al carácter higrófilo y silvícola del grupo, de acuerdo a esto, los bosques ubicados en este rango (bosques montanos, bosques nubosos, bosques mesófilos de montaña, entre otros) muestran valores de humedad relativa alta junto a vegetación dominada por especies leñosas. La predilección por troncos de determinadas especies arbóreas no es específica, los pasálidos explotan diversas maderas, y en algunos casos, partes muertas de árboles vivos. A pesar de la baja especificidad de sustrato mostrada por estos escarabajos, se reporta una mayor frecuencia en troncos de angiospermas dicotiledóneas (Castillo y Reyes-Castillo 2003).

Las características ecológicas específicas, sus particulares relaciones con su hábitat/microhábitat, su taxonomía bien definida y su importancia en la aceleración del proceso de descomposición, postulan a los Passalidae como un modelo de estudio ecológico importante. En este contexto, se distinguen dos temáticas principales: patrones de diversidad y efectos de la modificación en su hábitat (antrópico o natural). En general, la diversidad y distribución de passalidos diverge de acuerdo a la escala de estudio. Para la fauna de pasálidos y melolóntidos de Yucatán, México, se encuentran diferencias bajas a nivel local (Novelo y Morón 2005). En el caso de los escarabajos pasálidos de los bosques de alta montaña de la cordillera oriental de Colombia Amat y Reyes-Castillo (1996 y 1999) reportan la variación de riqueza a nivel regional (10 a 15 especies), dicha oscilación se argumenta por gradientes de perturbación diferentes a nivel local. Para la zona amazónica, la diversidad gamma equivalente para Colombia corresponde a 16 especies (Jiménez y Amat 2011), para Brasil de 24 (Mouzinho y Fonseca 1998) y de 42 especies para la cuenca en total (Reyes-Castillo *et al.* 2005), no obstante para estos datos de diversidad es considerable tener en cuenta las variaciones ecosistémicas locales (alfa).

Los efectos de modificaciones naturales y antrópicas sobre los Passalidae suele ser variables de acuerdo a patrones de disturbio y al ecosistema en donde se estudie la comunidad. Castillo y Lobo (2004) compararon la estructura de la comunidad de pasálidos de un bosque primario (siempre verde) con respecto a un bosque secundario en Los Tuxtlas, México, encontrando pocas diferencias en aspectos de composición de especies y biomasa de individuos por tronco; esto se explica por respuestas a los cambios

en su hábitat producto de la tala selectiva, principalmente. Por su parte, Murcia y Kattan (2001) y Kattan y colaboradores (2010) hallaron resultados similares en un gradiente de restauración en los Andes colombianos. Específicamente, la disponibilidad de recurso y la fauna de Passalidae asociada presentan pocas variaciones, aunque en este caso los autores destacan un posible efecto del tiempo de regeneración y la distribución del bosque en forma de parches, destacando a su vez la importancia de conservación de estos escarabajos. Variaciones naturales (estacionales) se reportan como otro factor que altera la composición y riqueza de especies de Passalidae. Mouzinho *et al.* (2010) documentan cambios en ritmos reproductivos debido a las inundaciones en archipiélagos fluviales del río Negro en el Amazonas de Brasil, donde se discuten adaptaciones en los ciclos de reproducción como respuesta a tales procesos.

En Latinoamérica se observa un avance en el estudio de la ecología tomando a este grupo de escarabajos como modelo de estudio, en donde México, Brasil y Colombia marcan la pauta en los avances en este tipo de información. No obstante se hace indispensable estudiar aspectos relacionados con efectos antrópicos, principalmente la fragmentación, a múltiples escalas del hábitat junto con análisis de ecología funcional que permitan acercarse a patrones de respuesta o amortiguación a nivel de comunidad. En este sentido, dicha información se convierte en un punto de partida para la discusión de criterios de vulnerabilidad y el uso potencial como indicadores del estado de un hábitat, para esto se hace necesaria la protocolización de metodologías y la inclusión de la dimensión temporal en su estudio (Rolstad *et al.* 2002, Amat 1995, Amat 2011)

1.3.1. Ecología funcional y gremios de escarabajos pasálidos: definición y distribución multiescala.

Los efectos del cambio global sobre la diversidad de especies que habitan los bosques tropicales y como acercarse a su repercusión en la escala espacio-temporal, se han convertido en uno de los principales retos en ecología y conservación (Wright y Landau 2006, Wright 2010). En este contexto, la ecología de comunidades se ha tomado como un área de estudio con alto potencial para abordar dichas problemáticas, ya que se facilita la articulación de criterios ecológicos, evolutivos, funcionales y del nicho (Weins y Graham 2006, Lavergne *et al.* 2010). Desde el punto de vista ecológico-funcional, Root (1967) introduce el concepto de gremio dentro del estudio de las comunidades, haciendo

referencia a un grupo de especies que explotan un cierto tipo de recurso de forma similar. Este concepto no tiene en cuenta la ecología de los organismos, por lo que es pertinente una concepción integrativa en donde las comunidades se delimitan con base a su rango geográfico, su cercanía taxonómica y la forma de aprovechamiento de recurso, en este caso se puede abordar la unidad como un ensamble (Fauth *et al.* 1996). Dichas categorizaciones poseen ventajas en términos del entendimiento de procesos complejos para grupos de especies, ya que es posible comprender la relevancia de la explotación similar de recursos y de su repercusión en los servicios ecosistémicos (Blaum *et al.* 2011).

A su vez, lograr abordar el estudio de las comunidades por medio de ensambles permite diferenciar dimensiones específicas del nicho y su apropiación por parte de los organismos. En un principio la concepción de nicho se relacionó con la distribución de las especies y su función en el sistema (nicho Grinelliano y Eltoniano). Sucesivamente, se incluyen fuerzas de competencia y la dualidad del nicho o multidimensionalidad como factores fundamentales del concepto (nicho Hutchinsoniano). A nivel de gremios, las dimensiones medibles del nicho (espacio, tiempo y aprovechamiento del recurso) y la competencia intraespecífica se consideran factores primordiales para la investigación en contextos ecológicos y evolutivos (Blondel 2003). Es por esto que en el análisis estructural de las comunidades a nivel funcional se deben tomar cualidades específicas tanto bionómicas como escenopoéticas, siempre y cuando se mantenga alguna separación parcial entre ellas (Soberon 2007, Soberon y Nakamura 2009). Así se posibilita observar como las comunidades, en este caso tomando subunidades o gremios, se diferencian y se asemejan en términos de fenotipo y de respuesta al ambiente (Colwell y Fuentes 1975), no sólo por la fuerza de la competencia sino a su vez por la repartición de su nicho (Pianka 1974). En este orden de ideas, las comunidades saproxilófagas al presentar diversas formas corporales, tamaños y modos de aprovechamiento del recurso representan un potencial modelo de estudio de su nicho funcional. Sumado a lo anterior, es de destacar su reconocimiento como uno de los grupos funcionales más importantes dentro de los bosques (Groove y Stork 1999).

En la gran mayoría de comunidades de coleópteros saproxilófagos los gremios o ensambles no se han podido determinar con claridad, no obstante en los pasálidos se logran diferenciar algunas agrupaciones funcionales específicas. Los escarabajos de la familia Passalidae presentan una separación espacial a nivel de su microhábitat, basada

en el aprovechamiento de las partes del tronco. En esta estructura se identifican cinco zonas en donde los pasálidos se alimentan o realizan su ciclo de vida: corteza, subcorteza, albura, duramen y en el suelo bajo la madera (Fig. 1a). De acuerdo a esta zonificación se reconocen los gremios corticícola, subcortícola y albuduramícola respectivamente (Reyes-Castillo 1970). A pesar de notarse un grado de especialización existen algunas especies que se alimentan de más de una parte del tronco o mixta (*Passalus punctiger*, *P. punctatostratus* Castillo com. Pers.). A su vez, poseen características morfológicas especiales de acuerdo a la zona del tronco de la cual toman el recurso. Los organismos albuduramícolas en general muestran un patrón corporal más grande (Fig. 1.2c), de forma redondeada, convexa y mandíbulas grandes, mientras que los subcortícolas poseen un cuerpo achatado, plano y con mandíbulas pequeñas (Fig. 1.2b) (Jarman y Reyes-Castillo 1985, Lobo y Castillo 1997). La composición y presencia de estos gremios está determinada por el estado de descomposición del tronco. En Los Tuxtlas, México, Castillo y Reyes-Castillo (2003) encontraron un patrón de distribución en el que corticícolas y subcortícolas dominan la etapa I de descomposición (presencia de corteza con madera aún consistente), mientras que en las etapas de II a IV (corteza blanda o ausente, consistencia de madera blanda a muy blanda) hay mayor presencia de albuduramícolas. Los autores resaltan a su vez que en las etapas I y IV se encuentran especies con alto grado de especialización.

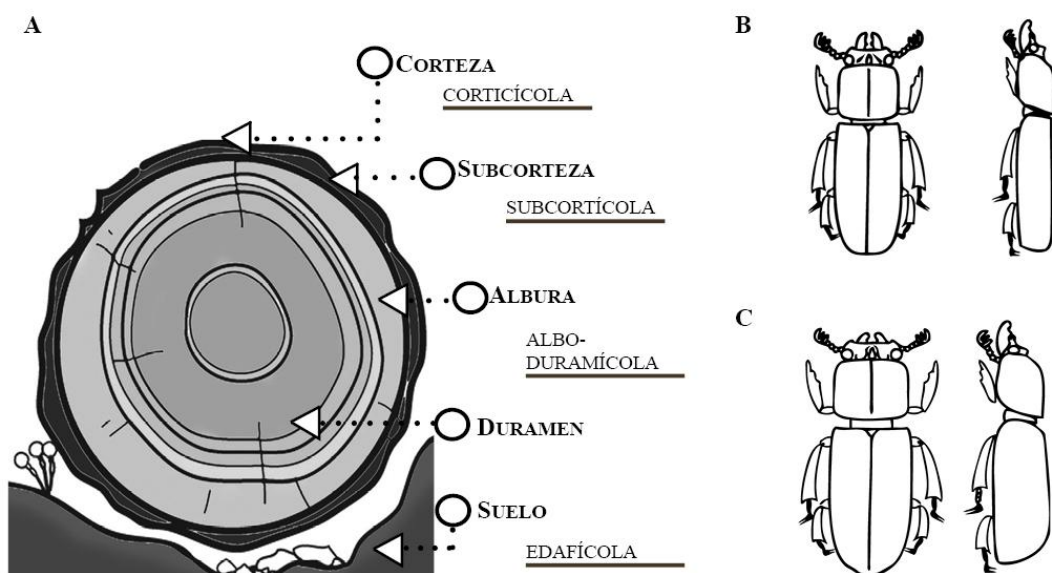


Figura 1.2. Disposición espacial y características de los gremios de Passalidae. El tronco, su microzonificación y los gremios que ocupan dichas zonas (A), plan corporal subcortícola (B), plan corporal albuduramícol (C) (basado en Reyes-Castillo 1970).

Los aportes funcionales dentro de Passalidae no han sido abordados desde el punto de vista gremial, no obstante, existen estudios que aportan información relevante acerca de la cuantificación y dinámica del consumo de madera. Castillo y Morón (1992) evaluaron de forma preliminar la capacidad de diez especies de pasálidos en donde se reportan estimativos de eficiencia de degradación, tasas relativas de consumo y tasas relativas de degradación, que soportan la importancia de estos organismos como degradadores de madera. En relación al consumo de madera, el análisis de la fuerza mandibular estimada para adultos y larvas de Passalidae, permite abordar de forma funcional características morfológicas y hallar diferencias a nivel de nanohábitat (Jarman y Reyes-Castillo 1985).

Los escarabajos pasálidos poseen cualidades en su sistema digestivo que les permite digerir la madera, en algunas especies se identifican asociaciones simbióticas con hongos similares a levaduras que posibilitan la síntesis de la hemicelulosa a compuestos de menor tamaño (Suh *et al.* 2003). A pesar de la naturaleza saproxilófaga de los Passalidae, se reportan casos de especies potencialmente adaptadas a otro tipo de microhábitat y posiblemente con otras preferencias alimenticias. La relación de los pasálidos con especies de epífitos ha sido reportada en Brasil, Costa Rica y Taiwán, donde se han encontrado especies como *Popilius lenzi*, *Passalus dubitans* y *Paxillus pentaphyloides* bajo bromelias y a *Caracupes arrowi* bajo detritus de helechos (Luederwaldt 1931, Gómez 1977, Johki y Kon 1986). Adicionalmente, se ha encontrado al pasálido mesoamericano *Ptichopus angulatus* en detritus de nidos de hormigas del género *Atta*, allí se alimenta y se reproduce (Reyes-Castillo 1970, Schuster 1984). Otros casos son el de *Veturius paraensis* quien se ubica bajo las hojas secas de palma en Manaos, Brasil (Ribeiro y Fonseca 1991) y el de *Leptaulax bicolor* que se encontró en un tronco de bambú descompuesto en Borneo (Kon y Araya 1991). Algunos otros casos menos específicos se reportan para pasálidos neotropicales que en su fase adulta son frecuentes en troncos, encontrándose en estiércol vacuno, fructificaciones de hongos en descomposición, frutas podridas, desechos de caña y café y bajo piedras (Luederwaldt 1931, Reyes-Castillo 1970, Schuster 1984, Capistrán 1992). Los datos mencionados dan cuenta de la potencial diferenciación en el microhábitat de estos lamelicornios, lo cual

deja abierta la posibilidad de encontrar una organización gremial más amplia y con características morfológicas eventualmente variables.

Si bien los factores ecológicos e históricos son determinantes en la organización gremial, en el estudio de los pasálidos las escalas constituyen un importante componente descriptivo que puede dar cuenta de cambios en atributos espaciales de los gremios potenciales (Amat 2011). En el contexto de la clasificación funcional de estos lamelicornios, su organización se da a nivel de microescala, en donde estos residen y realizan actividades fijas (alimentación y reproducción) siendo el tronco o fracciones del mismo su dimensión espacial (Amat y Reyes-Castillo 2002). A pesar de la delimitación de su distribución espacial, los niveles jerárquicos espaciales superiores tienden a tener efectos cascada sobre los niveles subsiguientes, debido a su evidente interrelación. El hábitat como escala media implica el reconocimiento de unidades de vegetación homogéneas (bosques, pastizales, matorrales) en los que la disponibilidad y calidad de troncos se puede limitar por modificaciones antrópicas. A su vez, el paisaje como unidad heterogénea superior posee una dinámica compleja. En el caso de un bosque discontinuo, los fragmentos se pueden tomar como unidades de análisis para los cambios en la riqueza y abundancia de pasálidos (Amat y Reyes-Castillo 2002) (Fig. 1.3). En el estudio de los Passalidae, al trabajarse en una microescala temporal (1-10 años) se debe tener en cuenta que los patrones observados dan cuenta no sólo del tiempo exacto de estudio, sino a su vez de procesos de descomposición que se han desarrollado durante una escala mayor. Así, es posible encontrar ensambles de pasálidos que han colonizado troncos con una antigüedad mayor, los cuales pueden brindar información importante sobre la historia del bosque y el tiempo de descomposición de los troncos caídos (Fig. 1.3).

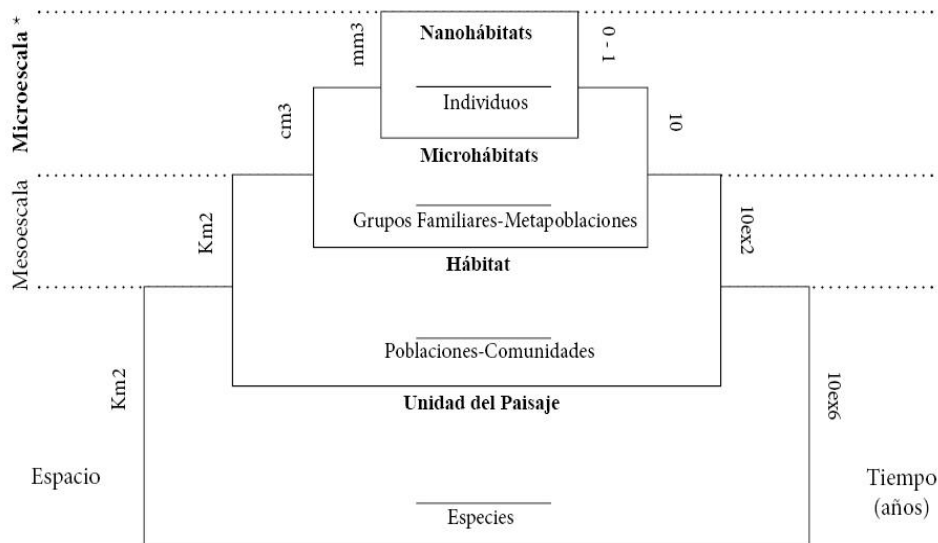


Figura 1.3. Escalas espaciales de trabajo para estudios ecológicos y su interrelación (modificado de Amat 2011). Escala en la que se desarrollará el estudio (*).

1.3.2. Los pasálidos y su distribución altitudinal

El estudio de la distribución de la diversidad de los organismos en respuesta al cambio altitudinal ha revelado una especial importancia en la comprensión de aspectos ecológico-evolutivos (Lomolino 2001). Los sistemas de montaña presentan características diversas y particulares de temperatura, precipitación, radiación solar, vientos, vegetación y geografía que en conjunto, moldean la ecología, comportamiento y adaptaciones de los seres vivos (Beck y Kitching 2009, García-López *et al.* 2012, Keller *et al.* 2013). A su vez, las respuestas específicas son mediadas por otros organismos como las plantas, especies competidoras, especies facilitadoras y sustratos vivos (Hoodkinson 2005). En este contexto, el estudio de los organismos y su respuesta gradual a dichas variables ambientales y biológicas, comprendidas en sistemas de montaña, brinda información relevante para el conocimiento de su ecología, historia natural y su potencial respuesta al cambio climático.

Los escarabajos pasálidos exhiben patrones variables de distribución altitudinal de acuerdo a los ecosistemas en que se encuentren y de su ubicación orográfica. En algunos casos los Passalidae parecen estar limitados por la vegetación, mientras que en otros, variables relacionadas con la altitud (precipitación y temperatura) aparentan ser cruciales (McVean y Schuster 1981). A altitudes entre los 2800 y 3500 m, donde se encuentran

troncos que reúnen características para la potencial presencia de estos escarabajos, no se logran coleccionar; por el contrario, en otros lugares a altitudes similares y vegetación diferente, es posible encontrar especies de pasálidos (McVean y Schuster 1981). De las principales adaptaciones reconocidas de los escarabajos pasálidos de ecosistemas de montaña se destacan un aumento de tamaño y una reducción alar (braquipterismo), ambos no generalizados (McVean y Schuster 1981, Boucher 2005). Es posible que dicho braquipterismo esté relacionado con el hecho de que los sistemas de montaña ubicados en altitudes mayores presentan hábitats relativamente continuos y estables, donde las poblaciones posiblemente no se mantienen por la continua redispersión por medio del vuelo (Darlington 1970). Por el contrario, es posible que en los escarabajos pasálidos se de una tendencia evolutiva dirigida hacia una reducción alar, donde las alas cumplen una función estridulatoria al frotarse con áreas endurecidas del sexto segmento abdominal (Reyes-Castillo 1970). Dicha tendencia suele observarse a diferentes altitudes, no obstante existen mayores records en mayores alturas.

Los estudios realizados bajo gradientes altitudinales en Centro y Sur América han mostrado diversos patrones de distribución de la pasálidofauna. En general, a raíz de la predilección por ambientes higrófilos, los escarabajos pasálidos muestran una preferencia por bosques húmedos de montaña; en estos existe una riqueza mayor, disminuyendo a medida que aumenta la altitud (Castillo y Reyes-Castillo 2003). En estos ambientes no se observa una preferencia específica por troncos pertenecientes a especies de plantas específicas, sin embargo, estos son menos frecuentes en plantaciones de eucalipto o pino. La mayor riqueza de especies en bosques húmedos de montaña, es más frecuente en Centro América y en la región del Magdalena colombiano (Castillo y Reyes-Castillo 2003, Jiménez-Ferbans *et al.* 2010). Es posible que en estas zonas geográficas exista un mayor efecto de la altitud que del mismo ecosistema. Para algunas localidades de la región Norandina de Colombia se observa que el rango promedio de mayor riqueza aumenta hasta los 2800 m, específicamente en la cuenca del río Sumapaz se observa un incremento en la riqueza de acuerdo al aumento en la altitud (Amat y Reyes-Castillo 2002). En este sentido, es posible inferir un comportamiento diverso de la distribución de escarabajos pasálidos bajo gradientes altitudinales, no obstante cabe resaltar una mayor dominancia de especies pertenecientes a la tribu Proculini en las zonas más altas sobre la tribu Passalini, quienes presentan mayor riqueza en zonas bajas y medias (Amat y Reyes-Castillo 2002, Castillo y Reyes-Castillo 2003).

1.3.3 Bosques de roble, escarabajos saproxílicos y pasálidos.

Los bosques de roble (*Quercus*) en Colombia tienen una historia de inmigración reciente, el registro polen da cuenta de su arribo desde Norte América hace 478 ka (Hooghiemstra y Van der Hammen 2004). Desde entonces se ha extendido y contraído su distribución producto de los cambios desencadenados por los periodos glaciales e interglaciales. Los robledales han remplazado a los bosques dominados por *Podocarpus*, esto a su vez, ha cambiado la zonación y composición general de los bosques andinos (Hooghiemstra y Van der Hammen 2004). La migración de *Quercus* hacia Sur América está fuertemente relacionada con el alzamiento de la cordillera de los Andes junto a la formación de Istmo de Panamá, al parecer, durante el movimiento hacia latitudes tropicales el género disminuyó su número de especies (Pulido *et al.* 2006). En la actualidad en Colombia solo se encuentra la especie *Quercus humboldtii*, la que en principio era un componente abundante en extensión de los bosques montanos bajos, mientras que en la actualidad se distribuye desde los 1100 hasta los 3200 msnm (Cleef y Hooghiemstra 1984). En este rango su establecimiento se ha favorecido por limitaciones ambientales, conformando bosques monotípicos en cada una de las cordilleras del país (Pulido *et al.* 2006).

A pesar de la amplia distribución original, la extensión de la cobertura de bosques de *Quercus humboldtii* ha sido disminuida significativamente durante los últimos 100 años al punto permanecer sólo en pequeños fragmentos aislados. Este fenómeno ha puesto en riesgo la continuidad a futuro de estos ecosistemas únicos y de sus potenciales bienes y servicios ambientales. Dentro de los robledales existe gran diversidad de especies de flora y fauna debido a la variedad de hábitats que ofrecen. La alta humedad y la sombra generada por su dosel permiten la presencia de epífitas como bromelias, orquídeas, helechos, líquenes y musgos (Muñoz y Camacho 2010). A su vez, los robledales se consideran como refugios de especies amenazadas como el roble negro (*Colombobalanus excelsa*) y el pino colombiano (*Podocarpus oleifolius*). Debido a dichas características, las investigaciones dirigidas a conocer la ecología e interacciones que se dan en este ecosistema son cruciales para su conservación (Jímenez 2010). Los estudios publicados sobre insectos saproxílicos en los robledales son escasos, destacándose el realizado por Gasca e Higuera (2008) en donde se registraron algunos coleopteros saproxílicos asociados al dosel. Los bosques de roble ofrecen diversos hábitats para los insectos saproxílicos, ya sea en troncos caídos, en árboles en pie o en la

corteza. En el caso de los pasálidos, la dinámica de caída de troncos y ramas constituye un recurso potencial para su reproducción y alimentación, por lo que los bosques de roble reúnen condiciones ideales potenciales para su presencia y diversidad. Sumado a esto, es probable el encontrar organismos con capacidades de vuelo variables; organismos con alto grado de dispersión y otros con alas reducidas (braquipteros) podrían tener dinámicas diferentes dentro del bosque.

1.4. Antecedentes y estudios de Passalidae.

El estudio de los escarabajos pasálidos en Colombia ha mostrado un incremento positivo durante los últimos 20 años, una mayor gama de materias de análisis, un aumento en su calidad y en el aporte de información a la biodiversidad del país. Aspectos relacionados con su distribución biogeográfica, descripciones taxonómicas, listados de especies, estudios faunísticos y de diversidad constituyen los principales tópicos de estudio para este grupo. Se reporta que este es un grupo distribuido en todas las regiones biogeográficas, en donde la Amazonía (Amat y Reyes-Castillo 2007), los Andes (Amat y Reyes-Castillo 1999), el Pacífico (Amat y Trujillo 2004) y algunas localidades del Caribe (Jiménez *et al.* 2010) presentan los mayores esfuerzos de colecta. La riqueza de especies estimada para el grupo a la fecha es de 65 especies, con un potencial de 100 especies si se aumentan sus colectas en el país (Amat y Reyes 2002). A su vez, estos autores señalan que los mayores picos de riqueza de especies se encuentra en los bosques altoandinos y bosques húmedos del Valle del Río Magdalena (predominio de la tribu Passalini), no obstante hacen énfasis en la necesidad de aumentar la información de colecta en las zonas que aún no poseen registros junto con la inclusión de datos de muestreos directos. En la región Andina, específicamente en la cordillera oriental (donde se ubica el área de estudio), se reporta una riqueza teórica de 10 a 15 especies.

Las investigaciones ecológicas para Passalidae representan una menor cantidad con respecto a los tópicos ya mencionados. Dentro de estos se destacan temas como los efectos del cambio en su hábitat, su relación con la restauración ecológica y su composición en gradientes altitudinales, todos estos abordados desde la evaluación de los cambios en su diversidad. Por su parte, Murcia y Kattan (2001) y Kattan *et al.* (2010) comparan dichos parámetros tomando como variable estados de restauración de bosques de aliso en los Andes, encontrando que las diferencias entre hábitats no fueron

significativas. A pesar de esto los autores prestan especial atención en el potencial del grupo para estudios de conservación, efectos de la deforestación y para el seguimiento de proyectos de restauración ecológica. Lozano (1997) evaluó el cambio en la diversidad y abundancia de pasálidos en un gradiente altitudinal (50-3200m) con hábitats de bosque y potrero en Nariño, donde encontró un mayor efecto de la ubicación altitudinal que del hábitat sobre la diversidad. No obstante, realza el hecho de que en una mayor escala de tiempo, de colecta y transcurrida después del establecimiento del potrero, el efecto de la perturbación puede tener una mayor intensidad.

En relación a los patrones de diversidad en gradientes altitudinales, Amat y Reyes-Castillo (2002) hallaron dos patrones de diversidad opuestos dependiendo de la región biogeográfica. En la región Andina (cuenca del río Sumapaz), se da a conocer un incremento en el número de especies a medida que se avanza en el gradiente altitudinal, mientras que en la cuenca del río Samaná los valores más bajos se encuentran en la mayor altitud. En la actualidad es evidente la ausencia de estudios ecológicos para Passalidae desde un enfoque funcional para Colombia. A pesar de esto, estudios realizados en México (Castillo y Morón 1992, Lobo y Castillo 1997) y Japón (Johki y Kon 1987) dan cuenta del gran potencial de su biología y características morfológicas para su estudio por medio de unidades funcionales.

1.5. Propósito general del estudio

En el presente estudio se trataron tres temáticas específicas alrededor de la ecología funcional de los escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en un ecosistema de robleal (*Quercus humboldtii*): (1) descripción general de la estructura de la comunidad de pasálidos a partir de gremios en un gradiente altitudinal; (2) caracterización cuantitativa de marcadores morfológicos descriptores potenciales de los gremios; y (3) ecofisiología y aporte funcional de gremios de forma experimental. Para esto se plantearon las siguientes preguntas (Fig. 1.4):

¿Cómo se compone la comunidad de Passalidae a nivel de gremios y de qué forma influye la ubicación altitudinal del bosque sobre dicha conformación?

¿De qué forma la combinación de la cuantificación de características morfológicas, las características ecofisiológicas específicas y la ubicación microzonal de los escarabajos pasálidos, facilita la caracterización gremial de la comunidad bajo dicho gradiente?

¿De qué forma difieren los aportes funcionales de los gremios de la comunidad de Passalidae, experimentalmente, en términos de la degradación de la madera (*Quercus humboldtii*) y cuál es su importancia para el ecosistema?

1.5 Esquema general de tesis.

Los datos referenciados en los capítulos dos, tres y cuatro fueron obtenidos a partir de la colecta de pasálidos provenientes de los robledales del Parque Regional Municipal Robledales de Tipacoque (PMRT), Tipacoque, Boyacá, Colombia. Cada capítulo fue escrito bajo un formato tipo publicación científica, por esta razón será inevitable la superposición de contenidos introductorios y metodológicos en algunos capítulos.

En el Capítulo 2 se discutió la distribución altitudinal de la comunidad de escarabajos pasálidos en términos de diversidad y de composición gremial, abordadas desde el hábitat (gradiente), el microhábitat (tronco) y nanohábitat (microzona).

En el Capítulo 3 se describió la comunidad de Passalidae en el gradiente a nivel de gremios a partir de caracterizaciones morfométricas y morfogeométricas. Se compararon marcadores morfológicos (forma general del cuerpo, venación alar y protibias) entre la comunidad y de acuerdo a su ubicación altitudinal.

En el Capítulo 4 se discutió sobre el aporte funcional, a nivel experimental, traducido en la degradación de la madera por parte de los diferentes gremios a partir de datos ecofisiológicos.

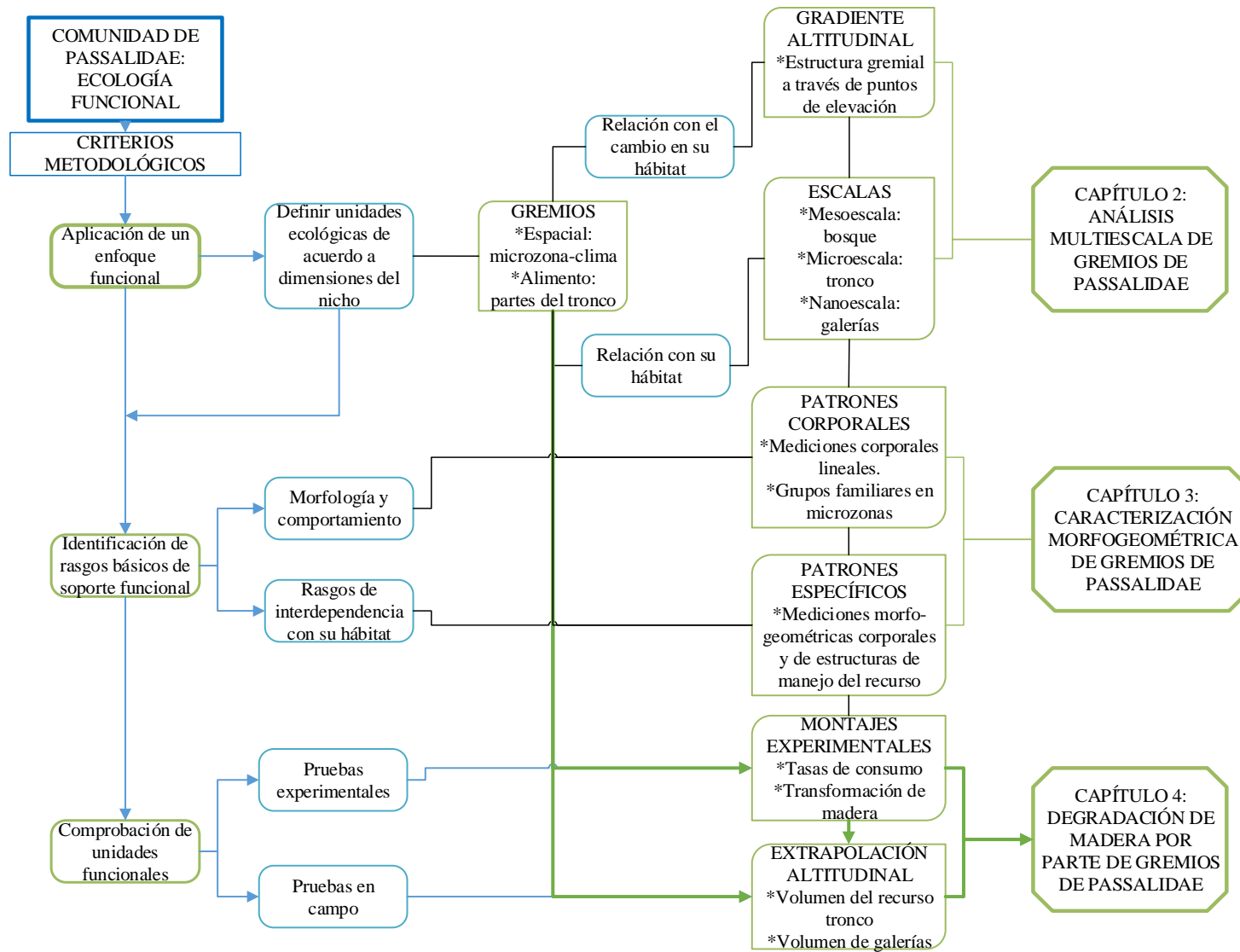


Figura 1.4. Esquema general de tesis: criterios metodológicos y su relación con cada capítulo

1. 6. Literatura citada.

AMAT, G.D. 1995. Los escarabajos como modelos biológicos en estudios de biodiversidad y conservación II. Revista Innovación y Ciencia.

AMAT, G.D. 2011. Los escarabajos de los troncos descompuestos (Coleoptera: Passalidae) en los estudios regionales y de valoración. Memorias XXXVIII Congreso de la Sociedad Entomológica Colombiana: Cambio Climático: Retos y Oportunidades para la Entomología.

AMAT, G.D., P. REYES-CASTILLO. 1996. Escarabajos pasálidos de Colombia II: Distribución altitudinal. En: Insectos de Colombia: Estudios Escogidos Vol. I 75-92.

AMAT, G.D., P. REYES-CASTILLO. 1999. Escarabajos pasálidos de Colombia IV: Tipificando las especies de montaña. En: G. Amat, M. Gonzalo Andrade y F. Fernández (eds.). 1999. Insectos de Colombia: Estudios Escogidos Vol. II.

AMAT, G.D., Y P. REYES-CASTILLO. 2002. Los Coleoptera Passalidae de Colombia. En: Costa, C.; Vanin, S. y J. Lobo (eds.). 2002. Pribes 2002: Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática. Monografías Tercer Milenio. Vol. 2, p. 139-151. SEA, España.

ARROW, G.J. 1950. Coleoptera Lamellicornia, Lucanidae and Passalidae. The Fauna of India including Pakistan, Ceylan, Burma and Malaya. Coleoptera, Lamellicornia. Vol. IV, 274 pp. Taylor y Francis. Ltda., London.

AUSMUS, B.S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid populations. En: U. Lohm y T. Persson (eds.). Soil organisms as components of ecosystems. p. 182-190. Swedish Natural Science Research Council Ecological Bulletin 25, Stockholm.

BECK, J Y I.J. 2009. Drivers of moth species richness on tropical altitudinal gradients: a cross-regional comparison. Global Ecology and Biogeography 18:361-371.

BEGON, M., J.L. HARPER Y C.R. TOWNSEND. 2006. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Science Ltd, Estados Unidos de América.

BIEWENER, A.A. 2003. Animal Locomotion. Oxford University Press, Oxford, UK.

- BLAUM, N., E. MOSNER, M. SHWAGER, Y F. JELTSCH. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* DOI: 10.1007/s10531-011-9995-1.
- BLONDEL, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *OIKOS* 100: 223-231.
- BODDY, L. 2000. Interspecific combative interactions between wood-decaying basidiomycetes. *FEMS Microbiology Ecology* 31:185-194.
- BOUCHER, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coleoptérés Passalidae (Scarabaeoidea). *International Journal of Entomology* 41(3-4): 239-604.
- BRADSHAW, A.D. 1987. Functional ecology = comparative ecology? *Functional Ecology* 1:71.
- CALEY, M. J. Y D. SCHLUTER. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78: 70–80.
- CALOW, P. 1987. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1:57-61.
- CAPISTRÁN, H.F. 1992. Los coleópteros lamellicornios del Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical “Pipiapan”, Catemaco, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xapala, Ver. 83 pp.
- CARDINALE, J., D. SRIVASTAVA, J. EMMETT DUFFY, J.P. WRIGHT, A.L. DOWNING, M. SANKARAN Y C. JOUSEAU. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- CASTILLO, M.L Y M.A. MORÓN. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de passálidos (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 84:35-44.

CASTILLO, M.L. 1987. Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 89 pp.

CASTILLO, M.L. Y J.M. LOBO. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:1257-1269.

CASTILLO, M.L. Y P. REYES-CASTILLO. 1997. Passalidae. En: E. Gozález S., R. Dirzo y R.C. Vogt. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México, pp. 293-297.

CASTILLO, M.L. Y P. REYES-CASTILLO. 2003. Los Passalidae: coleópteros degradadores de troncos de árboles muertos. En: Álvarez-Sánchez J. y Naranjo García E. (eds.). 2003. *Ecología del Suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 237-262.

CHAPIN, F. S. I., M.S. BRET-HARTE, S.R. HOBBIEY H.L. ZHONG. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7: 347–358.

CHAPIN FS, B.H. WALKER, R.J. HOBBS, D.U. HOOPER Y J.H. LAWTON. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500–504.

CLEEF, A. M. & HOOGHIEMSTRA, H. 1984 Present vegetation in the area of the high plain of Bogota. In *Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia*. *Dissertationes Botanicae* vol. 79 (ed. H. Hooghiemstra), pp. 42- 66. Vaduz, Liechtenstein: J. Cramer.

COLWELL, R. Y E. FUENTES. 1975. Experimental studies of the niche. *Annual review of Ecology and Systematics* 6:281-310.

DOBSON A. D. LODGE, J. ALDER, G.S. CUMMING, J. KEYMER, J. MCGLADE, H. MOONEY, J.A. RUSAK, O. SALA, V. WOLTERS, D. WALL, R WINFEE Y M.A.

XENOPOULOS. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87(8):1915-1924.

DOUBE, B.M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology* 15: 371–383.

EDWARDS, C.A., D.E. REICHLER Y D.A. CORSLEY. 1970. The roll of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. En: D.E. Reichle (ed.). 1970. *Ecological studies. Analysis and Synthesis*, Vol. 1. Springer-Verlag Inc., New York, New York. pp. 147-172.

ESSEN, P.A., B. EHNSTRÖM, L. ERICSSON Y K. SJÖBERG. 1997. Boreal Forests. *Ecological Bulletins* 46:16-47.

FALDT, J., M. JONSEL, G. NORLANDER Y A.K. BORG-KARLSON. 1999. Volatiles of bracket fungi *Fomitopsis pinicola* y *Fomes fomentarius* and their functions on insect attractants. *Journal of Chemical Ecology* 25(3): 567-590.

FAUTH, J.E., J. BERNARDO, M. CAMARA, W.J. RESETARIS, J. VAN BUSKIRK Y S.A. MCCOLLUM. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist* 147(2): 282-286.

FONSECA, C.R. Y G. GANADE. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology* 89, 118–125.

FONSECA, C.R.V. 1988. Contribucao ao conhecimento da bionomía de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica* 18(1-2): 197-222.

GAMFELDT L, H. HILLEBRAND Y P.R. JONSSON. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89:1223–1231

GARCÍA-LÓPEZ, A., E. MICÓ Y E. GALANTE. 2012. From lowlands to highlands: searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Diversity and Distributions* 18:543-553.

- GASCA, H. Y D, HIGUERA. 2008. Artrópodos asociados al dosel de un robleal de *Quercus humboldtii* Bonpl. (Fagaceae) de la reserva Bosque Macanal (Bojacá, Colombia). Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa 43:173-185.
- GÓMEZ, L.D. 1977. La biota bromelícola excepto anfibios y reptiles. Historia Natural de Costa Rica 1:26-62.
- GRAHAM, S.A. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. Ecology 6(4): 397-411.
- GRIME, J.P. 1987. Research philosophies in functional ecology. Functional Ecology 1:71-72.
- GRIME, J.P. Y R. HUNT. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. Journal of Ecology 63:393-422.
- GRIME, J.P., G. MASON, A.V. CURTIS, J. RODMAN, S.R. BAND, M.A.G. MOWFORTH, A.M. NEAL & S. SHAW. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. Journal of Ecology 69:1017-1059.
- GROOVE, S.J. Y N.E. STORK. 1999. The conservation of saproxylic insects in tropical forest: a research agenda. Journal of Insect Conservation 3:67-74.
- HARMON, M.E. Y J.F. FRANKLIN. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. Ecology 70: 48-59.
- HARMON, M.E., J.F. FRANKLIN, F.J. SWANSON, P. SOLLINS, S.V. GREGORY, J.D. LATTIN, N.H. ANDERSON, S.P. CLINE, N.G. AUMEN, J.R. SEDELL, G.W. LIENKAEMPER, K. CROMACK Y K.W. CUMMINS. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advanced Ecological Research 15:133-302.
- HILL, R.W., G.A. WYSE Y M. ANDERSON 2008. Animal Physiology, Segunda Edición. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

HOODKINSON, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevational gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80:289-513, DOI: 10.1017/S1464793105006767.

HOOGHIEMSTRA, H. Y T. VAN der HAMMEN. 2004. Quaternary ice-age in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 359: 173-181.

HOOPER, D.U., F.S. CHAPIN, J.J. EWEL, A. HECTOR, P. INCHAUSTI, S. LAVOREL, J.H. LAWTON, D.M. LODGE, M. LOREAU, S. NAEEM, B. SCHMID, H. SETALA, A.J. SYMSTAD, J. VANDERMEER Y D.A. WARDLE. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.

HORGAN, F.G. 2008. Dung beetle assemblages in forest and pastures of El Salvador: a functional comparison. *Biodiversity and Conservation* DOI: 10.1007/s10531-008-9408-2.

HUBBEL, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.

HUSTON, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: reevaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460.

IRSHICK, D., C. FOX, K. THOMPSON, A. KNAPP, L. BAKER Y J. MEYER. 2013. Functional ecology: integrative research in the modern age of ecology. *Functional Ecology* 27:1-4.

JACKSON, H.B., K. BAUM, T. ROBERT Y J. CRONIN. 2009. Habitat-specific movement and edge-mediated behavior of the saproxylic insect *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Pasalidae). *Environmental Entomology* 38(5):1411-1422.

JACOBS, J.M., J.R. SPENCE Y D.W. LANGOR 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 131:13-20.

- JARMAN, M. Y P. REYES-CASTILLO. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana* 12:13-22.
- JIMÉNEZ, F.A. 2010. Aproximación a la fauna asociada a los bosques de roble del corredor Guantiva-La Rusia-Iguaque (Boyacá-Santander, Colombia). *Revista Colombia Forestal* 13(2):299-334.
- JIMÉNEZ-FERBANS, L Y G.D. AMAT. 2011. Alivacao da diversidade alfa de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) na Amazonia colombiana (Parque Nacional Natural La Paya, Putumayo). *Acta Amazonica* 41(3):415-420.
- JIMÉNEZ-FERBANS, L., G.D. AMAT Y P. REYES-CASTILLO. 2010. Diversity and distribution patterns of Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the Caribbean region of Colombia. *Tropical Zoology* 23:147-164.
- JOHKI, Y Y M. KON. 1986. Passalid beetles in Taiwan. Paper read at 5th Annual Meeting of the Japan Ethological Society, Kyoto.
- JOHKI, Y Y M. KON. 1987. Morpho-ecological analysis on the relationship between hábitat and body shape in adult Passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University (Ser. Biol)* 12(2):119-128.
- JONSELL, M. Y J. WESLIEN. 2003. Felled or standing retained wood: it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 175:425-435.
- JONSSON, B.G. Y N. KRUYSS. 2001. Ecology of coarse woody debris in boreal forest: future research directions. *Ecological Bulletins* 49:279-281.
- KAARIK, A.A. 1974. Decomposition of wood. En: C.H. Dickinson y J.F Pugh (eds.). *Biology of Plant Litter Decomposition* pp. 129-174. Academic Press, London.
- KATTAN, G.H., C. MURCIA Y A. GALINDO-CARDONA. 2010. An evaluation of bess beetles (Passalidae) and their resource base in a restored Andean forest. *Tropical Conservation Science* 3(3):334-343.
- KEARNEY, M. Y W.P. PORTER. 2006. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecology Letters* 12:334-350.

- KEDDY, P.A. 1992. Assembly and response rules 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164.
- KELLER, I., J.M. ALEXANDER, R. HOLDEREGGER Y P.J. EDWARDS. 2013. Widespread phenotypic and genetic divergence along altitudinal gradients in animals. *26:2527-2543*.
- KON, M Y K. ARAYA. 1991. On a colony of the Borean Passalid beetle *Leptaulax bicolor* (Coleoptera: Passalidae), collected from a fallen bamboo. *Japanese Journal of Entomology* 59(2):467-468.
- LARSEN, T., A. LOPERA Y A. FORSYTH. 2008. Understanding trait-depend community disassembly: dung beetles, density functions and forest fragmentation. *Conservation Biology* 22(5): 1288-1298.
- LAVERGNE, S., N. MOUQUET, W. THUILLER Y O. RONCE. 2010. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:321-350.
- LOBO, J.M. Y M.L. CASTILLO. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterist Bulletin* 51(2):147-153.
- LOMOLINO, M.V. 2001. Elevation gradients of species density: Historical and perspective views. *Global Ecology and Biogeography* 10(1):3-13.
- LOREAU, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the America* 95:5632-5636.
- LOREAU, M., S. NAEEM, P INCHAUSTI, J. BENGTSSON, J. P. GRIME, A. HECTOR, D. U. HOOPER, M. A. HUSTON, D. RAFFAELLI, B. SCHMID, D. TILMAN, Y D. A. WARDLE. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- LOSOS, J.B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77: 1344-1354.

- LOZANO, F. 1997. Pasálidos: Distribución y efecto de la deforestación en el transecto altitudinal Tumaco-Chiles (Nariño). *Boletín Museo Entomológico Universidad del Valle* 5(1): 13-24.
- LUEDERWALDT, H. 1931. *Monographia dos Passalideos do Brasil*. *Revista do Museo Paulista* 17(1):1-262.
- MASER, C.Y J.M. TRAPPE. 1984. *The seen and unseen world of the fallen tree*. U.S Department of Agriculture. pp.164. Portland.
- MC VEAN, C.H. Y J.H. SCHUSTER. 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of Northern Central America. *Biotropica* 13(1):29-38.
- MCFEE, W.W. Y E.L. STONE. 1966. The persistence of decaying wood in humus layer of northern forests. *Soil Science Society of America* 30:513-516.
- MCPEEK, M. A., Y T. E. MILLER. 1996. Evolutionary biology and community ecology. *Ecology* 77:1319-1320.
- MORENO, C., J. VERDÚ Y H.T. ARITA. 2007. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades. En: Zunino, M y A. Melic (eds.) 2007. *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. M3m – Monografías Tercer Milenio, vol 7. S.E.A., Zaragoza.
- MOUILLOT, D., S. VILLEGER, M, SCHERER-LORENZEN Y N.W.H. MANSON. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem functioning. *PloS ONE* 6(3): e17476. DOI:10.1371/journal.pone.0017476.
- MOUZINHO, J.R.C. Y C.R.V DA FONSECA. 1998. Contribucao ao estudo da passalidofauna (Coleoptera: Lamellicornia: Passalidae) em uma área de terra firme de Amazonia central. *Acta Zoológica Mexicana (n.s)* 73:19-44.
- MOUZINHO, J.R.C., C.R.V. DA FONSECA Y M.L.L BARBOSA. 2010. The influence of flood pulses on the reproductive strategy of two species of passalid beetle

in the fluvial archipelago of Anavilhanas, Amazon, Brasil. *Journal of Natural History* 44(9): 589-600.

MUÑOZ, A.A. Y L.M. CAMACHO. 2010. Conservación y uso sostenible de los bosques de roble en el corredor de conservación Guantiva-La Rusia-Iguaque, departamentos de Boyacá y Santander, Colombia. *Revista Colombiana Forestal* 13(1):5-30.

MURCIA, C. Y G. KATTAN. 2001. Recovery of bess beetles key to long-term restoration of Andean forests (Colombia). *Ecological Restoration* 19(4): 254-255.

NAEEM, S. 2002. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology* 83:2925-2935.

NOVELO, E. Y M.A. MORÓN. 2005. Fauna de coleóptera Melolonthidae y Passalidae de Tzucacab y Conkal, Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 21(2):15-49.

PALACE, M., KELLER, M. Y H. SILVA. 2008. Necromass Production: studies in undisturbed and logged Amazon forests. *Ecological Applications* 18(4): 873-884.

PERCHERON, A. 1835. *Monographies de Passales*. J.A, Mercklein, Paris, 108 pp.

PETAL, J. 1978. The role of ants in ecosystems. En: M.V. Brian (ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. pp. 293-325. Cambridge University Press, London.

PETCHEY, O. L., Y K. J. GASTON. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 269:1721- 1727.

PETCHLEY, O.L., A. HECTOR Y K.J. GASTON. 2004. How Do Different Measures of Functional Diversity Perform? *Ecology* 85(3):847-857.

PIANKA, E. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 71(5):2141-2145.

PICHLER, V., M. HOMOLAK, W. SKIERUCHA, M. PICHLREOVA, D. RAMIREZ, J. GREGOR Y P. JALOVJAR. 2011. Variability of moisture in coarse woody debris

from several ecologically important tree species of The Temperate Zone of Europe. Ecohydrology DOI: 10.1002/eco.235.

PULIDO, M.T., J. CAVELIER Y S.P. CORTÉS. 2006. Structure and Composition of Colombian Montane Oak Forests. En: Kapelle, M. (ed.) Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Ecological studies. Vol. 185. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

PURVIS, A. Y A. HECTOR .2000. Getting the measure of biodiversity. Nature 405: 212–219.

REYES-CASTILLO, P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. Folia Entomológica Mexicana 20-22:1-240.

REYES-CASTILLO, P. 1984. Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México. Memoria de los Simposia Nacionales de Parasitología Forestal II, III, SAHR, México D.F. pp. 292-303.

REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). Folia Entomológica Mexicana 61:49-72.

REYES-CASTILLO, P., G.D. AMAT Y C. FONSECA. 2005. Análisis de parsimonia de endemismos de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) de la subregión amazónica. En: J.J. Morrone y J. Llorente (eds). Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines. CYTED-UNAM-CONABIO. pp 461-467. México D.F.

RIBEIRO, M.O.A. Y C.R.V. DA FONSECA. 1991. Nota sobre o comportamento de *Veturius paraensis* (Coleoptera: Passalidae). Boletín do Museo Paraense Emilio Goeldi, Serie Zoológica 7(2): 225-226.

RICKLEFS, R. 1990. Ecology. 3d ed. W. H. Freeman, New York.

RODRÍGUEZ, M.E. Y M.A. ZORRILLA. 1986. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la estación Sierra del Rosario, Cuba. II. Actividad en condiciones naturales. Ciencias Biológicas 16:69-75.

- ROLSTAD, J., I, GJERDE, S. V. GUNDERSEN Y M. SETERSDAL. 2002. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conservation Biology* 16(1): 253-257.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- ROTHERAY, G.E., C, DUSSAIX, M.A., MARCOS-GARCÍA Y C, PÉREZ-BAÑÓN. 2006. The early stages of three Palaearctic species of saproxylic hoverflies (Syrphidae, Diptera). *Micron* 37:73-80.
- SÁNCHEZ, E., R, GALLERY Y J.W. DALLING. 2009. Importance of nurse logs as a substrate for the regeneration of pioneer tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 25:429-437.
- SCHMERA, D., J. PODANI Y T. EROS. 2009. Measuring the contribution of community members to functional diversity. *Oikos* 118:961–971.
- SCHUSTER, J.C. 1978. Biogeographical and ecological limits of new world Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterist Bulletin* 32(1): 21-28.
- SCHUSTER, J.C. 1984. Passalid beetle (Coleoptera: Passalidae) inhabitants of leaf-cutter ant (Hymenoptera: Formicidae) detritus. *Florida Entomologist* 67(1): 175-176.
- SIITONEN, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian Boreal forests as an example. *Ecological Bulletin* 49:11-41.
- SLADEM E.M., D.J. MANN, J.F. VILLANUEVA Y O.T. LEWIS. 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76(6): 1094-1104.
- SIMBERLOFF, D. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. 1991. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 22:115-143.
- SIMBERLOFF, D. 2004. Community ecology: it's time to move on? *The American Naturalist* 163(6):787-799.

SOBERON, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters* 10:1-9.

SOBERON, J. Y M. NAKAMURA. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(2):19644-19650.

SOLBRIG, O. T. 1991. Ecosystems and Global Environmental Change. En. R. W. Corell and P. A. Anderson (eds.) *Global Environmental Change*, pp. 97-108.

SRIVASTAVA D.S. 2002. The role of conservation in expanding biodiversity research. *Oikos* 98:351–60.

SRIVASTAVA, D.S. Y M. VELLEND. 2005. Biodiversity ecosystem function research: it is relevant to conservation. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 36:267-294.

SUH, S.O., C. MARSHALL, J.McHUGH Y M. BLACKWELL. 2003. Wood ingestion by passalid beetles in presence of xylose-fermenting gut yeasts. *Molecular Ecology* 12:3137:3145.

SUTHERLAND, W.J., FRECKLETON, R.P., GODFRAY, H.C.J., BEISSINGER, S.R., BENTON, T., CAMERON, D.D., CARMEL, Y., COOMES, D.A., COULSON, T., EMMERSON, M.C., HAILS, R.S., HAYS, G.C., HODGSON, D.J., HUTCHINGS, M.J., JOHNSON, D., JONES, J.P.G., KEELING, M.T., KOKKO, H., KUNIN, W.E., LAMBIN, X., LEWIS, O.T., MALHI, Y., MIESZKOWSKA, N., MILNER-GULLAND, E.J., NORRIS, K., PHILLIMORE, A.B., PURVES, D.W., REID, J.M., REUMAN, D.C., THOMPSON, K., TRAVIS, J.M.J., TURNBULL, L.A., WARDLE, D.A. Y WIEGAND, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, 101, 58–67.

VALENZUELA, G.J. 1986. Life cycle of the subsocial beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in southern México. *Folia Entomológica Mexicana* 68:41-51.

VAN REGENMORTEL, M.H.V. 2004. Reductionism and complexity in molecular biology. *EMBO Reports* 5:1016–1020.

VILLEGER S, N.M.H. MASON Y D, MOUILLOT. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.

WALTHER, G.R., E. POST, P. CONVEY, A. MENZEL, C. PARMESAN, T.C.J. BEEBEEM, J.M. FROMENTIN, O. HOEGH-GULDBERG Y F. BAIRLEIN. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.

WEINS, J.J. Y C.H. GRAHAM. 2006. Niche conservationism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 519-539.

WRIGHT, S.J. 2010. The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1195:1-27.

WRIGHT, S.J. Y H.C. LANDAU. 2006. The future of tropical species. *Biotropica* 38(3): 287-301.

2. Distribución altitudinal de escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en un bosque de roble (*Quercus humboldtii*): gremios y análisis multiescala.

Resumen

Las comunidades de escarabajos saproxilófagos de la familia Passalidae constituyen elementos importantes en los ecosistemas tropicales, actúan como aceleradores en los procesos de descomposición de la madera y como facilitadores de otros descomponedores. Sus características específicas de aprovechamiento del recurso a nivel diferencial dentro de troncos hacen de estos escarabajos un grupo de estudio relevante a nivel funcional y ecológico, no obstante, el estudio de los pasálidos desde estos enfoques es escaso. Se evalúan los cambios en la composición gremial de estos escarabajos en un gradiente altitudinal a escalas de hábitat (bosque/gradiente altitudinal), microhábitat (tronco) y nanohábitat (microzona). Se identificaron tres gremios (subcortícola, albuduramicola y generalista) compuestos por cinco especies y 198 grupos familiares. La riqueza de especies y de gremios disminuyó de acuerdo al incremento en la elevación, las variables de categoría de descomposición y de tipo de tronco influyeron en la composición gremial. En los puntos altitudinales intermedios se observó la mayor diversidad de gremios. El porcentaje de humedad relativo y la temperatura a nivel de nano y microhábitat influyeron en la delimitación de gremios subcortícola y albuduramicola. Las especies *Passalus irregularis* y *Passalus curtus*, conformaron al gremio generalista y presentaron la mayor tolerancia a los cambios altitudinales; se observaron colonias de esta última especie en la interfaz tronco-suelo. Las características funcionales de la comunidad de pasálidos en los robledales ubicados a altitudes medias (2700-3000 msnm) indicaron un mayor aporte diferencial a la degradación de troncos caídos. Los puntos altitudinales extremos mostraron características multiescala diferenciales que pueden dar indicios de la respuesta funcional de la comunidad de Passalidae a cambios en el robledal a largo plazo. Se plantea al enfoque funcional como elemento importante para la comprensión de la estructura de las comunidades de pasálidos y su valor de conservación en bosques de alta montaña.

Palabras clave: Escarabajos pasálidos, gremios, microhábitat, nanohábitat, ensamble.

Abstract

Bess beetles (Coleoptera: Passalidae) are significant components in tropical forests biodiversity, improving the wood decomposition efficiency and ease secondary action to other decomposers. Their specific characteristics to use the resource inside the logs, make them an important subject of study at functional and ecological level. However, there are few studies related to guild composition of this group. In this study, changes in guild composition in an elevation gradient from habitat (forest/altitudinal gradient), microhabitat (log) and nanohabitat (microzone) were analyzed. Three guilds were recognized (underbark, sapwood-heartwood and generalists feeders) composed by 198 familiar groups belonging to five species. Species and guilds richness decreased when increasing height. The decomposition category and kind of log, affected guild composition. In the intermediate altitudinal points greater diversity of guilds was observed. At micro and nanohabitat scales, temperature and relative humidity were involved on underbark and sapwood-heartwood guild definition. Generalist guild were formed by *Passalus irregularis* and *Passalus curtus*, which showed high tolerance to elevation changes; this colonies were observed in the log-soil interface. Community's functional structure at middle altitude prove differential action on wood decomposition. Multiscale characteristics of extreme altitudinal points, shows potential traces on functional response of bess beetles to long time changes in Colombian oak forests. Functional approach is proposed for a better understanding of Passalidae community structure and conservation value for high montane tropical forests.

Keywords: Bess beetles, Guilds, Microhabitat, Nanohabitat, Assemblage.

2.1. Introducción

Lograr entender la heterogeneidad en la distribución de las especies en el planeta es uno de objetivos centrales de la ecología (Gaston 2000). La altitud es una variable considerada importante en los cambios en la abundancia y composición de especies (Huston 1994). Específicamente, el estudio de los gradientes altitudinales ha sido reconocido por su potencial para incrementar el conocimiento de la biodiversidad y sus patrones (McCain y Grytnes 2010). A su vez, lograr identificar las limitantes ecológicas, fisiológicas y ambientales de las especies, dadas por la elevación, ha sido determinante para el reconocimiento de posibles riesgos de extinción (Skercioglu *et al.* 2007, García-

López *et al.* 2011). El estudio del cambio altitudinal en insectos ha sido ampliamente documentado, en este contexto se ha encontrado que las variables ambientales, la configuración del hábitat y las interacciones mediadas por otros organismos, son en conjunto los factores más significativos (Hodkinson 2005).

Los escarabajos pasálidos son insectos subsociales con una distribución cosmotropical (Reyes-Castillo 1970, Mouzinho y Fonseca 1998). La totalidad de su alimentación y ciclo de vida ocurre en troncos caídos (Reyes-Castillo y Halffter 1984). A raíz de su estrecha interrelación con los troncos en descomposición, se ha reconocido la importancia de los Passalidae en procesos de degradación de madera y reciclaje de nutrientes (Castillo y Morón 1992, Castillo y Reyes-Castillo 2003). La variación altitudinal de la riqueza de Passalidae ha sido documentada en países como Brasil (Fonseca 1988, Bührnheim y Aguiar 1991, Aguiar y Bührnheim 1992), Colombia (Reyes-Castillo y Amat 1991, Lozano 1997, Amat y Reyes-Castillo 2002, Jiménez-Ferbans *et al.* 2010), Costa Rica (Castillo y Reyes-Castillo 2003) Guatemala (McVean y Schuster 1981, Cano 1993) y México (Reyes-Castillo 1978, Morón *et al.* 1985, Castillo *et al.* 1988, Castillo y Reyes-Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003). En los países centroamericanos, la composición de especies aumenta en un rango altitudinal de los 1000 a los 2000 msnm. En los Andes orientales de Colombia, Amat y Reyes-Castillo (2002) observaron dos patrones diferentes de cambio. En uno de ellos se registró un mayor número de especies al incrementar la altura (2000 a 2700 msnm). Por otra parte dichos autores, en concordancia con el estudio realizado por Lozano (1997) en los Andes centrales, registraron la disminución en la riqueza de especies al aumentar la elevación. En general se ha observado un mayor número de especies en ecosistemas húmedos de montaña en contraste con ecosistemas menos húmedos (Castillo y Reyes-Castillo 2003). A su vez, se reporta un predominio de la tribu Proculini en zonas altas, con respecto a la tribu Passalini (Lobo y Castillo 1997). A nivel adaptativo, se destaca el aumento del tamaño corporal junto a la reducción de la capacidad de vuelo (braquipteísmo) en ecosistemas de alta montaña (McVean y Schuster 1981, Boucher 2005). No obstante, dichas adaptaciones no son generalizadas.

Los estudios ecológicos en Passalidae se han abordado analizando propiedades emergentes de la comunidad como lo son la abundancia, composición y riqueza de especies (Lozano 1997, Castillo y Lobo 2004, Mouzinho *et al.* 2010, Kattan *et al.* 2010). No obstante, existen características especiales que hacen de estos escarabajos un modelo

de estudio importante desde un enfoque ecológico-funcional. Se ha documentado una segregación espacial al interior del tronco, de esta forma se da un aprovechamiento diferencial dentro de las diferentes microzonas por parte de los pasálidos (subcorteza, albura, duramen e interfaz tronco-suelo) (Reyes-Castillo 1970, Kon y Jhoki 1987). De esta forma se pueden reconocer especies que exploten un mismo recurso de un modo similar, gremios (Root 1967), en este caso definidos por el recurso alimenticio y espacial. A la fecha no se han llevado a cabo investigaciones ecológicas funcionales en Passalidae, por lo que la información proveniente de éstas será importante para aproximarse al entendimiento de la estructura de la comunidad, en términos de apropiación del nicho y acción ecosistémica.

2.2. Objetivos

- Evaluar los cambios en la composición gremial de la comunidad de escarabajos pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal (*Quercus humboldtii*), a escalas de nanohábitat (microzonas), microhábitat (tronco) y hábitat (bosque).
- Determinar la influencia del microclima (humedad y temperatura) en la delimitación microespacial de los gremios de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal (*Quercus humboldtii*).

2.3. Metodología

2.3.1. Área de estudio.

El estudio se realizó en bosques de roble colombiano (*Quercus humboldtii*) de la reserva Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (06° 23'54.9"N 72° 42'58.8" W), ubicada en la ladera occidental de la cordillera oriental, Boyacá, Colombia (Fig. 2.1). Esta área hace parte del corredor ecológico Guantiva-La Rusia-Iguaque, que bosques andinos y páramos ubicados en los departamentos de Boyacá y Santander. Dentro del PNMRT se reconocen sectores de bosque primario, sectores con procesos de restauración ecológica y de sucesión vegetal natural junto con zonas con perturbaciones constantes. La reserva está ubicada entre los 2400 y los 3400 msnm, con una temperatura media anual de 13°C y una humedad relativa de 78%. Los muestreos se llevaron a cabo entre abril de 2012 y agosto de 2013.

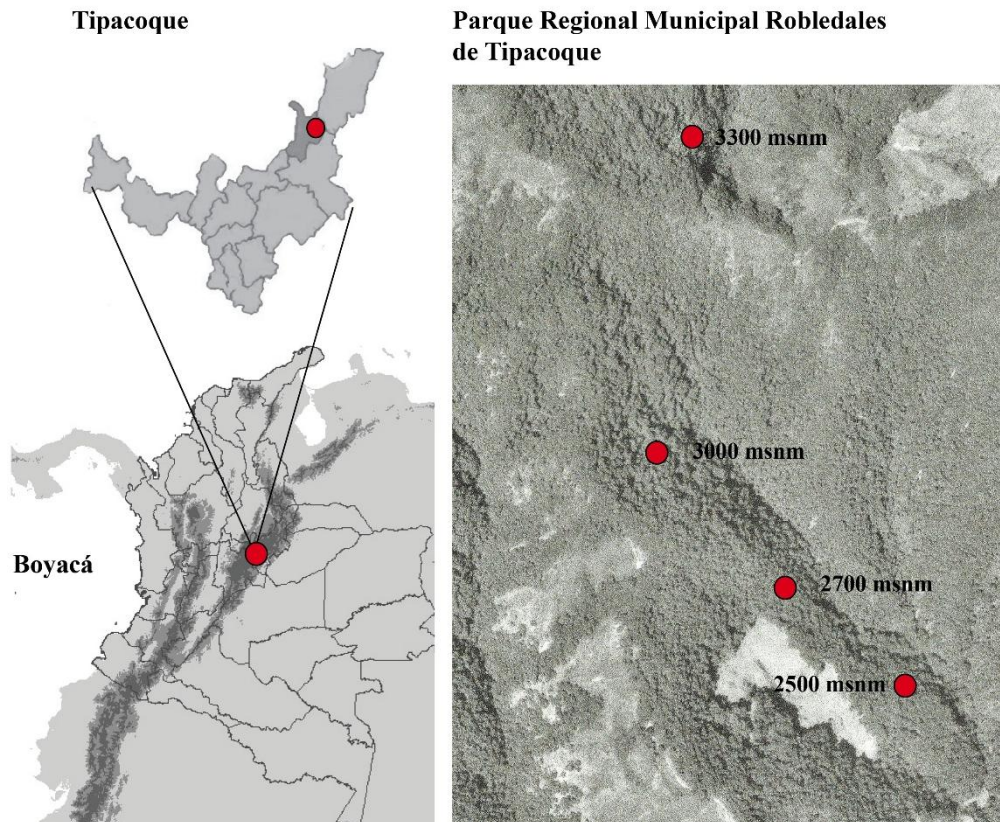


Figura 2.1. Área de estudio y descripción de la vegetación en el gradiente altitudinal de robledal ubicado en el PNMRT.

2.3.2. Muestreo de pasálidos

Para determinar el gradiente altitudinal, se ubicaron tres puntos en el interior de un parche de bosque de roble (2500, 2700 y 3000 msnm) y un punto en otro parche contiguo (3300 msnm) (Fig 2.1); a su vez se realizó una caracterización de cada punto a nivel de vegetación y clima (Fig 2.2). En cada punto se muestrearon 20 troncos efectivos (con presencia de pasálidos) por medio de recorridos de ≈ 1 km lineales horizontales; adicionalmente se efectuó la toma de datos de humedad y temperatura ambiente. Los troncos se cortaron completamente con la ayuda de hachas de 0,6 y 1,3 kg. Se removió por completo cada uno de los estratos del tronco (corteza, subcorteza, albura, duramen e interfaz tronco-suelo), de esta forma se recolectaron progresivamente los pasálidos asociados a cada microzona (Fig. 2.3). El acceso gradual a cada tronco permitió la toma de parámetros cualitativos y cuantitativos generales (tronco) y específicos (galería): conformación de grupos familiares (huevos, larvas, pupas y adultos), ubicación de galerías en las microzonas, categoría de descomposición del tronco, tipo de unidad

tronco/rama, temperatura y humedad relativa de cada microzona. Para el caso de los escarabajos pasálidos, la conformación de grupos familiares (reproducción) y su ubicación microzonal dentro del tronco da cuenta de la utilización de un tipo específico de recurso espacial y alimenticio (Reyes-Castillo 1970). Estos datos, junto a la humedad relativa y temperatura correspondiente a la microzona, se utilizaron para delimitar la composición gremial de la comunidad a nivel funcional y microambiental. La categoría de descomposición y el tipo de unidad muestreada (Tabla 2.1) se registraron con el fin de establecer relaciones entre variables propias del hábitat con respecto a la estructura de gremios en el gradiente altitudinal. Los datos microclimáticos se registraron con la ayuda de un higrómetro digital (Contro Company Traceable®).

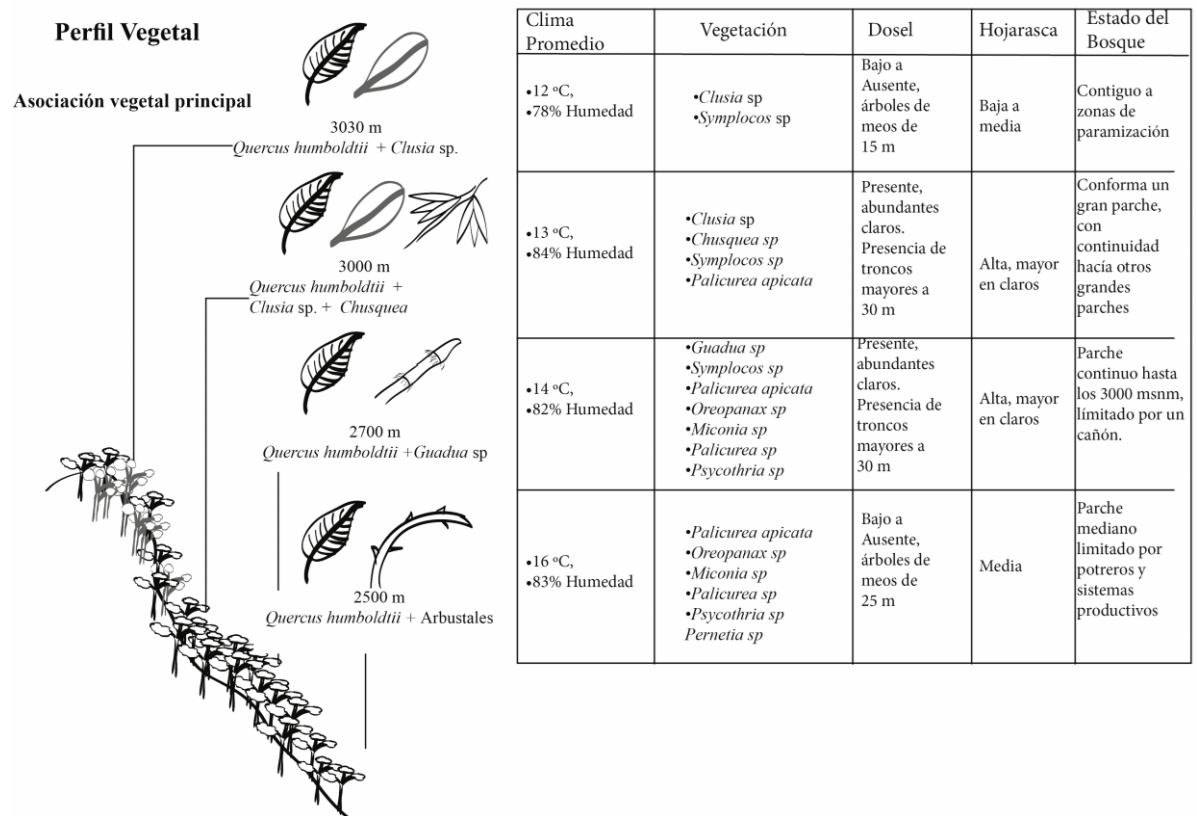


Figura 2.2. Perfil de vegetación y características de los bosques de roble muestreados en el PNMRT.

Tabla 2.1. Definición de variables cualitativas de troncos analizados en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT. *Según Castillo y Reyes-Castillo (2003), **se midió con la ayuda de un decámetro alrededor del tronco. C1: categoría 1, C2: categoría 2, C3: categoría 3, C4: categoría 4; T: tronco, O1: rama de orden 1, O2: rama de orden 2, O3: orden 3.

| Variable | Unidad | Características |
|------------------------------|--------|---|
| Categoría de descomposición* | C1 | Tronco con corteza presente, madera consistente y dura |
| | C2 | Corteza débil, se desprende con facilidad, madera consistente y dura |
| | C3 | Corteza débil o ausente, madera suave de fácil rompimiento |
| | C4 | Ausencia total de corteza, madera suave, de características fibrosa y esponjosa, sobresaturada con agua |
| Tronco/rama** | T | Ancho superior a 3m |
| | O1 | Ancho de 2 a 3m |
| | O2 | Ancho de 1 a 2m |
| | O3 | Ancho menor a 1m |

Debido a que se realizó un muestreo destructivo y que este se efectuó en una reserva natural, se optó por capturar un tamaño de muestra mediano (≤ 600 individuos) con el fin de minimizar el impacto sobre la comunidad de pasálidos. Los individuos adultos capturados se preservaron en etanol (70%), larvas y pupas, por su parte, se conservaron en una solución de acetato de etilo (50%) para evitar el deterioro de sus tejidos blandos. Cada espécimen colectado se determinó taxonómicamente a nivel de género usando la clave de Schuster y Cano (2005), adicionalmente, para su determinación específica, se realizaron comparaciones con especímenes de la colección de Passalidae del Instituto de Ciencias Naturales; donde finalmente se depositó el material recolectado.

2.3.3. Análisis de datos.

Con el fin de medir la consistencia de los datos y su independencia de efectos de muestreo, se efectuaron análisis de varianza no paramétricos ANOVA (Kruskal-Wallis)

para las variables de temperatura y humedad relativa (tronco y galería), categoría de descomposición, tipo de unidad (tronco/rama) y grupos familiares general y grupos familiares por gremio; todas ellas entre puntos altitudinales. A su vez se llevó a cabo un análisis de correspondencia canónica (Hill 1973), este permitió analizar las posibles relaciones de la composición gremial, composición de especies y sus abundancias con las variables medidas en campo. Este método posibilita computar variables categóricas y numéricas en mapas espaciales que facilitan su asociación con diversas dimensiones determinando qué variables se encuentran más cercanas (Braak y Verdonschot 1995, Horgan 2008). Las mediciones utilizadas como entrada para dicho análisis mostraron una tendencia unimodal (Mardia test= 1,68; gl: 10; p= 0,099) y se usaron las mismas unidades para los cálculos. Los análisis se desarrollaron por medio del software IBM SPSS Statistics 20.

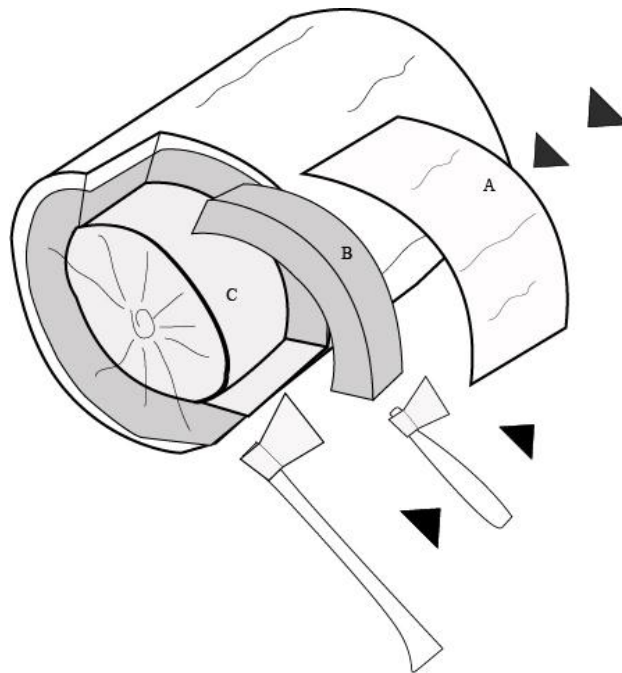


Figura 2.3. Remoción gradual de los estratos reconocibles de troncos en descomposición muestreados en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT. A: Corteza, B: albura, C: duramen.

2.4. Resultados

2.4.1. Gradiente y mesoescala

Se recolectó un total de 580 individuos adultos de 198 grupos familiares, pertenecientes a cinco especies, provenientes de 80 troncos/ramas efectivos (as) analizados (Anexo A) (Tabla 2.2). El número de especies en el gradiente disminuyó al incrementar la altitud, la abundancia de adultos tuvo sus puntos altos a altitudes medias dentro del gradiente, mientras que hubo mayor incidencia de grupos familiares a bajas altitudes (Tabla 2.2). *Passalus* (Pertinax) *irregularis* y *Passalus* (Petrejus) *curtus* se colectaron en todo el gradiente (únicas encontradas a 3300msnm), dichas especies mostraron la mayor abundancia de individuos adultos y grupos familiares en todo el gradiente (Tabla 2.2). Se observó a la especie *Passalus* sp1 altamente limitada a los 2500 msnm con pocos adultos encontrados a los 2700 msnm. Por su parte *Popilius gibbosus* y *Passalus* (Pertinax) *quyefutynsuca* presentaron una distribución restringida al rango de los 2500 a los 3000 msnm. Tanto *Passalus* sp1 como *P. gibbosus* fueron las especies con menor abundancia de adultos y grupos familiares y con un rango de distribución altitudinal reducido con respecto a toda la comunidad.

Tabla 2.2. Número de adultos y grupos familiares (entre paréntesis) totales pertenecientes a cinco especies en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT.

| Especie | 2500 | 2700 | 3000 | 3300 |
|---|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------|
| <i>Passalus</i> (Pertinax) <i>irregularis</i> , (Kuwert 1891) | 11(5) | 81(31) | 122(14) | 23(13) |
| <i>Passalus</i> (Petrejus) <i>curtus</i> , (Kaup 1869) | 34(11) | 92(41) | 29(11) | 31(16) |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) <i>quyefutynsuca</i> , Jiménez-Ferbans <i>et al.</i> 2014 | 39(8) | 41(15) | 5(6) | 1(0) |
| <i>Popilius gibbosus</i> (Burmeister 1847) | 2(4) | 17(12) | 12(1) | 0 |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) sp1 | 31(10) | 9(1) | 0 | 0 |
| Total | 117 ± 16,01 | 240 ± 37,31 | 168 ± 50,62 | 55 ± 22,42 |

A lo largo del gradiente, la mayoría de especímenes recolectados se encontraron en troncos (T), siendo más abundantes a los 3000 msnm. En los puntos altitudinales externos (2500 y 3300 msnm) dominaron ramas de primer orden (O1); tanto troncos como ramas de orden uno a tres, en conjunto, solo se hallaron a los 2700 msnm (Fig

2.4a). A los 3300 msnm las ramas de primer orden albergaron tanto a *P. irregularis* como a *P. curtus*, mientras que *P. gibosus* se recolectó solo en troncos. Los troncos/ramas de categoría de descomposición dos y tres albergaron escarabajos pasálidos en todo el gradiente, a los 2700 msnm sólo se encontró en unidades de categoría dos, en tanto la categoría de descomposición cuatro se hizo presente únicamente a los 2500 msnm (Fig 2.4b). La mayoría de especies prefirieron estados intermedios de descomposición (dos y tres), no obstante *P. curtus* fue la única especie recolectada en troncos/ramas de categoría uno y cuatro mientras que *Passalus* sp1 predominó en categoría tres. La mayor densidad de especies (cuatro) por tronco se encontró a los 2700 msnm en una rama de primer orden y nivel de descomposición tres. La temperatura ambiente media evidenció diferencias significativas a lo largo del gradiente, por el contrario, el porcentaje de humedad media no mostró dicha tendencia (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Diferencias entre variables a nivel de mesoescala en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. *Kruskall-Wallis ANOVA no paramétrico.

| Variable | Test* | gl | p |
|--------------------------|--------------------|-----------|---------------|
| Humedad | 3,78 | 3 | 0,29 |
| Categoría descomposición | 0,19 | 3 | 0,9 |
| Tronco/orden de rama | 0,24 | 3 | 0,87 |
| Temperatura | 31,4 | 3 | 0,001 |
| | Comparación | Q | P≤0,05 |
| | 2500vs3000 | 4,45 | Si |
| | 2500vs3300 | 3,92 | Si |
| | 2500vs2700 | 0,11 | No |
| | 2700vs3000 | 3,66 | Si |
| | 2700vs3300 | 3,21 | Si |
| | 3300vs3000 | 0,53 | No |

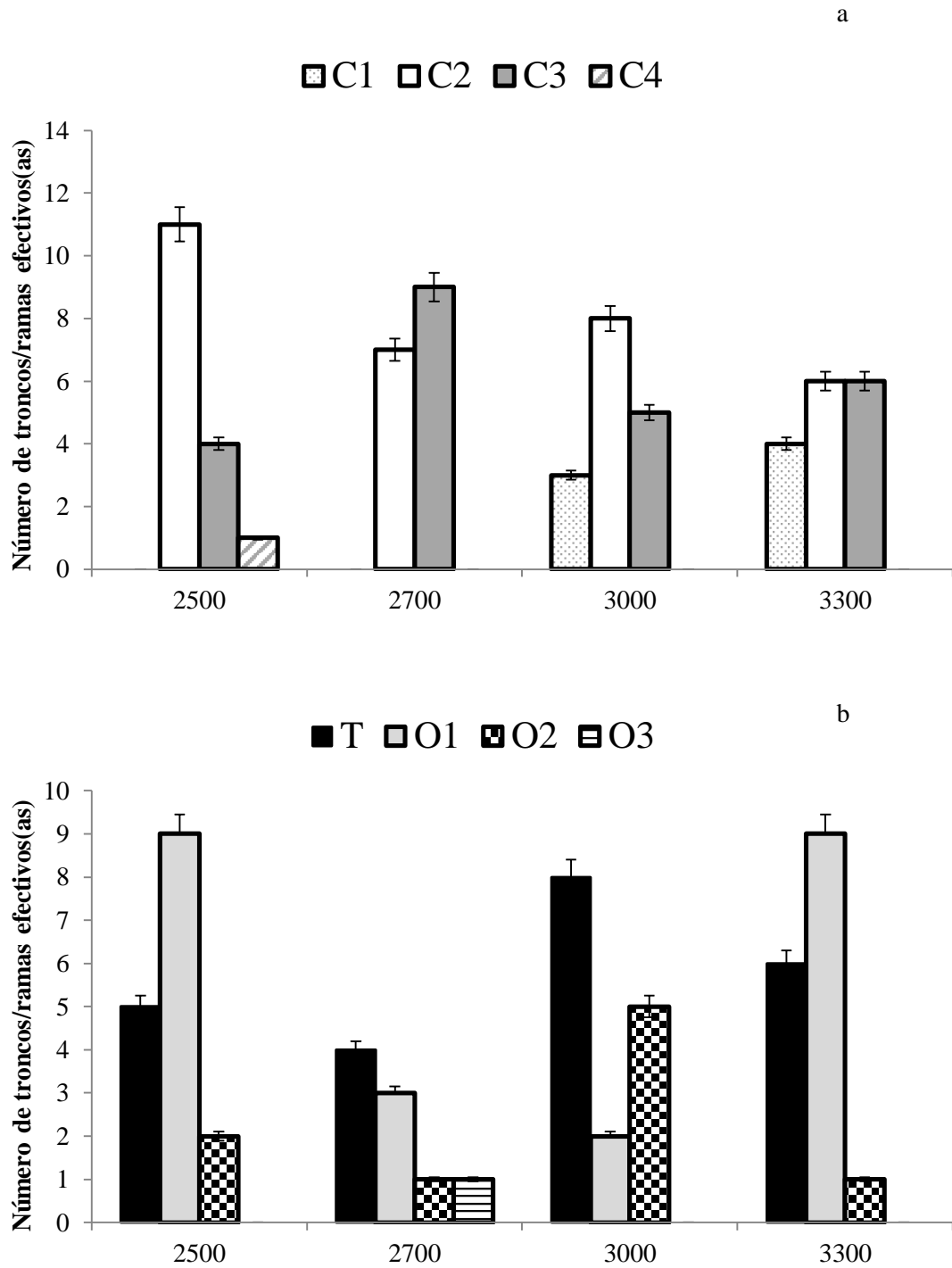


Figura 2.4. (a) Troncos (T) y órdenes de ramas (O1-O3) y (b) categorías de descomposición (C1-C4) de troncos/ramas en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT. Las barras de error corresponden al 5%.

2.4.2. Microhábitat y distribución gremial.

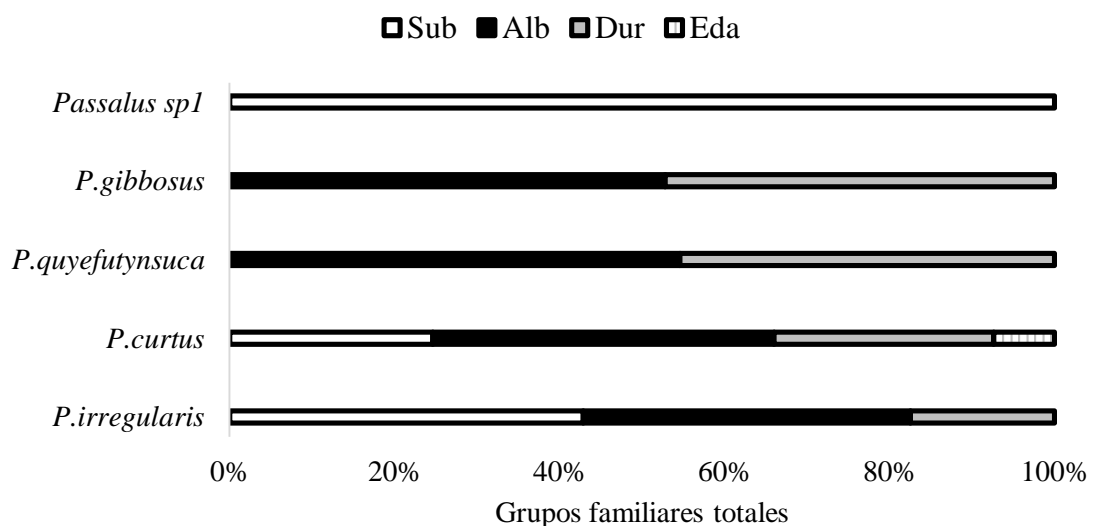
El análisis de variables ambientales a nivel de microzona arrojó resultados variables, la temperatura específica no mostró diferencias significativas en la mayoría de casos mientras que la humedad evidenció tendencias concretas (Tabla 2.4). Estos patrones de humedad relativa correspondieron al duramen y a la albura, microzonas que se diferenciaron significativamente entre ellas y con respecto a la subcorteza. A nivel de gremios, se reconocieron tres principales patrones ($H= 7,74$; $gl= 3$; $p= 0,052$): subcortícola (*Passalus* sp1), albo-duramícola (*P.gibbosus* y *P. quyefutynsuca*) y generalista (*P. irregularis* y *P.curtus*) (Fig. 2.4a). La preferencia albo-duramícola fue la más abundante en el gradiente, esta tuvo la mayor representación de especies y de grupos familiares (Fig. 2.4b-c). Por el contrario, la tendencia edafícola fue la menos frecuente con *P.curtus* como única especie recolectada. La riqueza gremial más alta se observó a los 2500 y a los 3000 msnm, en estos puntos se recolectaron grupos familiares en todas las microzonas (Fig. 2.5 y 2.6). En el punto altitudinal mayor (3300 msnm) se observó una marcada disminución de gremios, allí en las microzonas del duramen y de la interfaz tronco-suelo no se recolectó ninguna especie de pasárido.

Tabla 2.4. Diferencias de temperatura y humedad a nivel de microzonas en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT.

| Microzona | 2500 | | 2700 | | 3000 | | 3300 | |
|-------------|-------------|-------------------|-----------|-------------------|------------|-------------------|------------|--------------------|
| Subcorteza | 14(0) | <i>81</i> (2) | 17,1(1,5) | <i>70,8</i> (3,6) | 12,1(1,1) | <i>73,7</i> (4,8) | 12,3(1,38) | <i>73,3</i> (10,1) |
| Albura | 15(1,73) | <i>77,8</i> (8) | 16(2,7) | <i>78,1</i> (4,3) | 11,1(0,36) | <i>78,2</i> (4,8) | 11,6(1,5) | <i>70,68</i> (7,7) |
| Durámen | 14(0) | <i>89,1</i> (3,2) | 16,5(2,4) | <i>84,4</i> (8,8) | 13,4(1) | <i>87,4</i> (1,5) | - | - |
| Edáfica | 14 (0) | <i>83</i> (0) | | | 12(1,41) | <i>85</i> (5,65) | - | - |
| Variable | Comparación | Q* | P<0,05 | | | | | |
| Temperatura | Alb vs Eda | 4,37 | Si | | | | | |
| | Dur vs Eda | 4,2 | Si | | | | | |
| Humedad | Dur vs Sub | 7,423 | Si | | | | | |
| | Dur vs Alb | 5,97 | Si | | | | | |

Los números sin formato especial hacen referencia a la temperatura promedio, los números en formato itálico corresponden al porcentaje de humedad promedio, los números entre paréntesis indican la desviación estándar. *Kruskal-Wallis ANOVA por rangos.

El estado de descomposición de troncos fue determinante en la composición gremial. A lo largo del gradiente en los troncos de categoría dos y tres se recolectó pasálidos en cada una de las microzonas. Por su parte, la categoría uno albergó grupos familiares con preferencias por la subcorteza y albura, en los troncos con mayor estado de descomposición se encontraron pasálidos asociados al duramen. A su vez, en troncos y ramas de orden uno, se encontró la mayor representación de gremios. En resumen, las variables de mayor asociación con los pasálidos sucortícolas fueron la abundancia de grupos familiares de *P. irregularis* y *Passalus* sp1 con los correspondientes estados de desarrollo y la temperatura microzonal (Fig. 2.7). Para el caso de albuduramícolas, la altura de 2700 msnm, los grupos familiares de *P. gibbosus*, *P. quyefutynsuca* y *P. curtus*, el porcentaje de humedad relativa de la microzona y los troncos/ramas de categoría de descomposición tres se reconocieron como las variables de mayor agrupación (Fig. 2.7).



2.5. Proporción de especies total de especies correspondientes a gremios de pasálidos en un gradiente altitudinal en el PNMRT. Las barras de error corresponden al 5%.

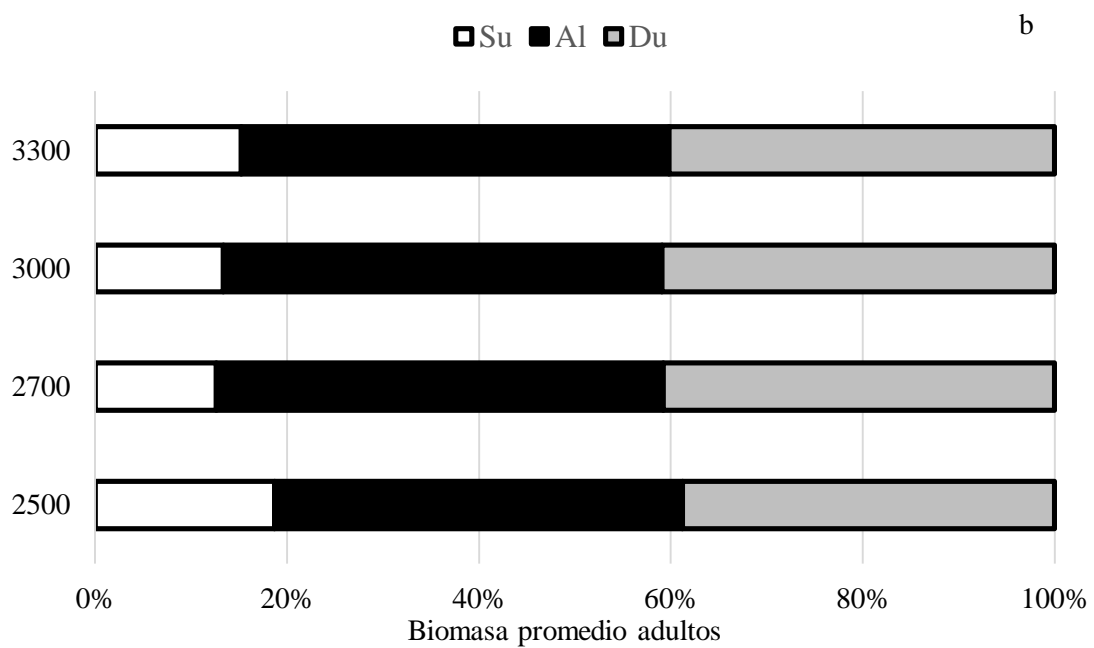
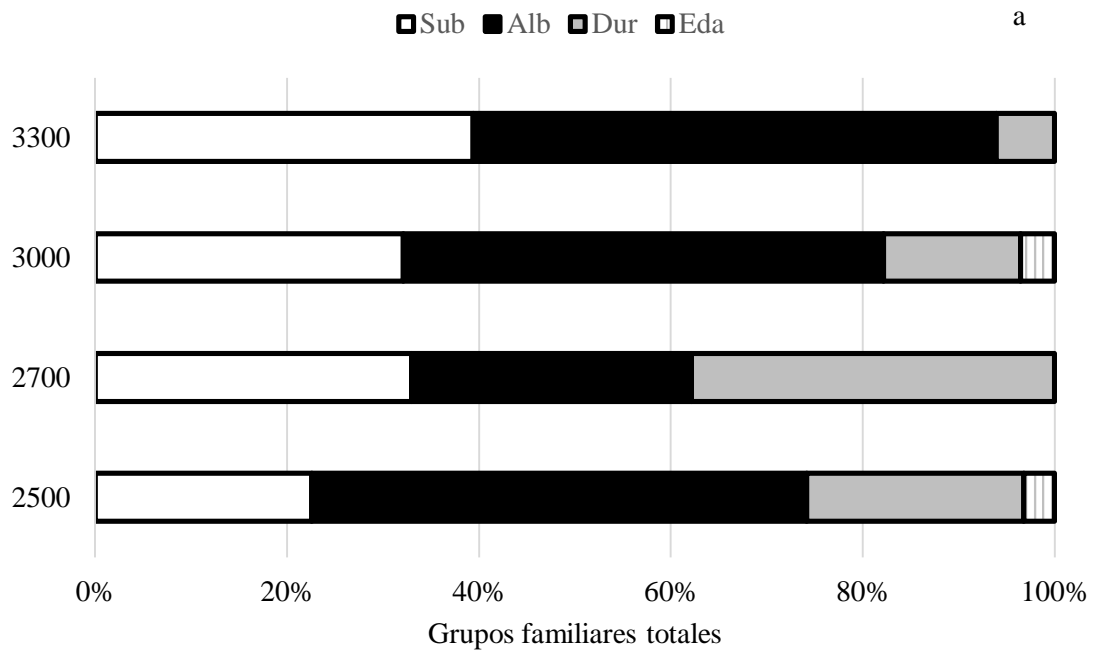


Figura 2.6. (a) grupos familiares y (b) biomasa correspondientes a gremios de pasálidos en un gradiente altitudinal en el PNMRT. Las barras de error corresponden al 5%.

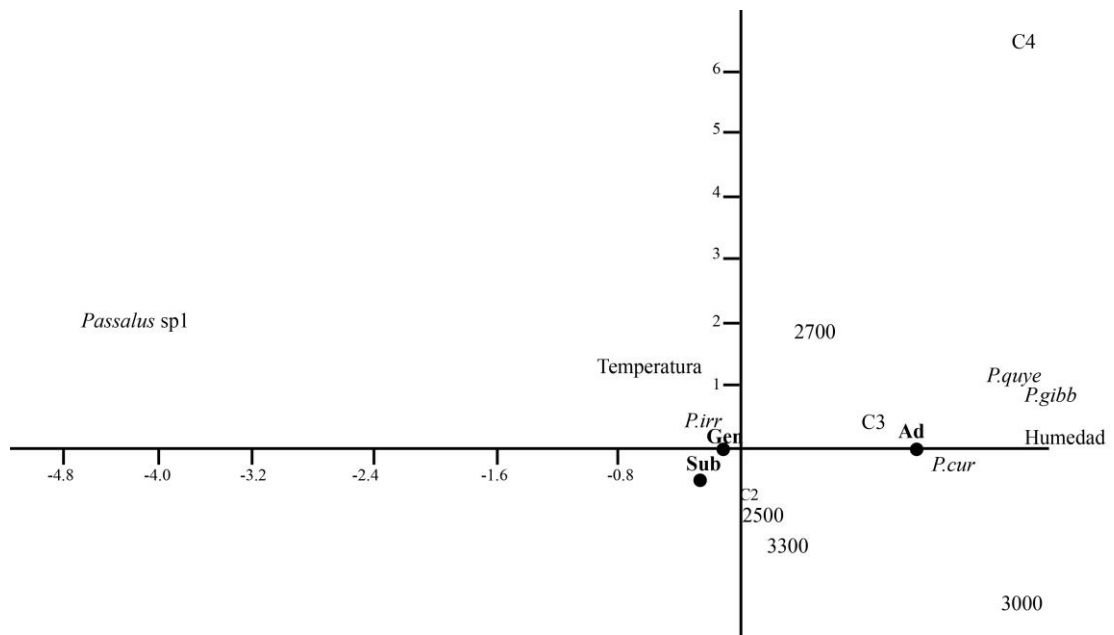


Figura 2.7. Análisis de correspondencia canónica (CCA) para gremios de la comunidad de pasálidos en función de 15 variables en un gradiente altitudinal en el PNMRT. Variables: Temperatura, humedad, punto altitudinal (2500, 2700, 3000, 3300), categoría de descomposición (C1, C2, C3 y C4), presencia de especies (*P. irregularis* (*P.irr*), *P. gibbosus* (*P.gibb*), *Passalus curtus* (*P.cur*), *P. quyefutynsuca* (*P.quye*) y *Passalus sp1*); gremio generalista (Ge), albuduramícola (Ad) y subcortícola (Sub). Eje 1 Eigenvalue= 0,09 p=0,48; eje 2 Eigenvalue 5,6EXP – 6 p=0.44.

2.5. Discusión

La comunidad de pasálidos se conformó por tres gremios definidos, quienes al igual que la riqueza de especies y la abundancia de grupos familiares, disminuyeron en número al incrementar la elevación. Las variables ambientales medidas en el gradiente se diferenciaron significativamente de las tomadas en el microhábitat; éstas influyeron en la delimitación de los gremios subcortícola y albuduramícola. La categoría de descomposición de los troncos/ramas influyó tanto en la composición de especies como en la ocupación gremial en todo el gradiente. Por el contrario, el tipo de unidad muestreada (tronco/rama) fue determinante en la estructura de la comunidad sólo en los puntos de elevación extremos (2500 y 3300 msnm).

El número de especies y su abundancia disminuyó al incrementar la altitud en el gradiente, este patrón concuerda con lo encontrado para los Andes centrales (Lozano 1997) y orientales (Reyes-Castillo y Amat 1991, Amat y Reyes-Castillo 2002) de Colombia, junto a zonas montañosas de Guatemala (McVean y Schuster 1981, Schuster *et al.* 2000) y México (Reyes-Castillo 1987, Castillo *et al.* 1988, Reyes-Castillo 1988, Castillo y Reyes-Castillo 1997). A pesar de concordar con dicha tendencia, en el presente estudio se recolectaron especies entre los 3000 y 3300 msnm, este rango es señalado como el límite superior de los Passalidae de montaña (Boucher 2005). El género *Passalus*, en especial el grupo Petrejus, presenta una importante radiación adaptativa en ecosistemas de alta montaña, debida posiblemente, a la marcada competencia con otros coleópteros saproxilófagos (Amat y Reyes-Castillo 2002). Lo anterior, sumado a la poca fluctuación en la humedad y la constante disponibilidad de troncos caídos dentro del bosque de roble, propiciaron condiciones favorables para la potencial ocupación de los puntos más altos por parte de *P. irregularis* y *P. curtus*. Estudios han señalado a algunos géneros dentro de la tribu Proculini como los principales ocupantes de ecosistemas de alta montaña (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Es posible que procesos geomorfológicos y orogénicos hayan tenido un mayor efecto sobre la estructura de la comunidad (Amat y Reyes-Castillo 2002, Boucher 2005); esto se evidencia por el notorio predominio de la tribu Passalini y la presencia de *P. gibbosus*, especie ampliamente distribuida en la provincia biogeográfica Norandina (Amat y Reyes-Castillo 1996, 2002).

Las respuestas de los insectos al cambio altitudinal dependen, en gran parte, de características de su historia de vida (Lomolino 2001), de esta forma los organismos pueden presentar cambios propios de su biología y ecología que les permita expandir o contraer su rango altitudinal (Blanckenhorn 1997). A su vez, las reacciones pueden ser directas o mediadas por otros organismos y/o elementos del hábitat (plantas hospederas, depredadores, parásitos, sustratos, etc.) (Hodkinson 2005). Al abordar el estudio de las comunidades de insectos saproxilófagos, y en el caso específico, de escarabajos pasálidos, es necesario analizar el sistema/sustrato en el que habitan. Para estos organismos el tronco constituye una unidad ecológica diferente al ambiente circundante, en éste se desarrollan dinámicas microambientales y sucesionales específicas (Graham 1925, Siitonen 2001, Jonsson *et al.* 2001, Amat 2011). En este contexto, los troncos presentan estados de descomposición sucesionales (categorías) que determinan el tiempo de arribo de las especies de Passalidae y su posterior establecimiento (Castillo 1987, Fonseca 1988). A lo largo del gradiente, la abundancia de grupos familiares fue mayor en categorías de descomposición dos y tres. En la mayoría de bosques montañosos tropicales se ha observado que los troncos en etapas intermedias de descomposición son los que más abundancia y riqueza de pasálidos albergan (Rodríguez y Zorrilla 1986, Boucher 1986, Casillo 1987, Fonseca 1988, Castillo y Reyes-Castillo 2003). Es posible que en estos troncos, la sucesión de la descomposición sea progresiva, del exterior al interior, por lo que las microzonas internas pueden presentar un balance entre la cantidad de agua y el contenido nutricional de la madera. A su vez, la débil presencia de la corteza y al carácter fibroso del interior del tronco, facilitó el acceso y posterior reproducción de especies generalistas (*P. irregularis*) en todas las microzonas.

Al aumentar la elevación, se observó un mayor aprovechamiento de troncos de categoría uno, en especial a los 3300 msnm. Es posible que este robledal, ubicado en su límite de distribución dentro de la reserva, presente una dinámica de caída diferente a los bosques de los puntos altitudinales restantes. La incidencia de vientos de mayor velocidad propios de condiciones de alta montaña y la presión del proceso de paramización cercana al robledal (Muñoz y Camacho 2010), potencialmente incidieron en los tiempos de descomposición de troncos caídos. En este punto altitudinal, *P. irregularis* especie que en las demás elevaciones se reprodujo y alimentó en todas las partes del tronco, tuvo una marcada tendencia subcortícola; esta preferencia pudo ser causada por encontrar troncos con madera sólida de difícil acceso hacia su interior. Por otra parte, a los 2700 msnm se

observó una ocupación mixta de troncos de diferentes anchos, la recolección de pasálidos se realizó desde pequeñas ramas (≤ 25 cm de ancho) hasta troncos de árboles de más de 7 m diámetro. Dicha ocupación puede dar cuenta de una posible competencia de los escarabajos pasálidos con respecto a otros insectos saproxilófagos por el recurso tronco; en el mencionado punto altitudinal se observó una notable incidencia de organismos diferentes a Passalidae en los troncos muestreados (Coleoptera: Carabidae, Cerambicydae, Curculionidae, Elateridae, Scarabaeidae, Scolitydae, Arachnida: Acari, Opilliones, Onychophora, Blattodea). Similar al robledal ubicado a los 3300 msnm, a los 2500 msnm hubo una mayor explotación de troncos de diámetros intermedios (2-3 m); es probable que en este punto la dinámica de caída de troncos natural esté influenciada por la cercanía con la frontera agrícola. Durante el estudio, se observó a este robledal contiguo a zonas de potrero y vegetación secundaria, se presume un efecto directo e indirecto de estos sistemas aledaños sobre la disponibilidad de troncos y su descomposición.

Los cambios altitudinales implican modificaciones en variables ambientales como la temperatura y la humedad (Frahm y Gradstein 1991, Lieberman *et al.* 1996), condiciones que influyen en el proceso de descomposición de los troncos (van Geffen *et al.* 2010). Durante el estudio, la humedad relativa y temperatura ambiente fueron similares en los puntos altitudinales, excepto en el punto más alto. En este punto se observó un robledal compuesto en su mayoría por árboles con diámetro menor a tres metros y con mayor espacio entre sí. Es posible que estos aspectos estructurales del bosque hayan afectado las variables ambientales medidas, probablemente por el flujo de corrientes de aire a través del robledal. En el rango de los 2500 a los 3000 msnm la cobertura del dosel, la menor separación entre árboles y la presencia de neblina, potencialmente influyeron sobre la baja fluctuación de las mediciones ambientales.

El incremento en la diversidad de especies se ha asumido como directamente proporcional a la riqueza funcional (Mouillot *et al.* 2011), sin embargo, el concepto de biodiversidad debería ser abordado de forma multidimensional (Purvis y Hector 2000, Devictor *et al.* 2010). En este contexto, la composición funcional de las comunidades es un componente importante que puede explicar el funcionamiento de los ecosistemas con mayor eficiencia respecto a la riqueza de especies por sí misma (Hooper *et al.* 2005, Violle *et al.* 2007). Los escarabajos pasálidos se caracterizan por ser un grupo poco diverso con respecto a otros escarabajos, no obstante, su presencia influye

significativamente en los patrones de degradación y reintegración de la madera orgánica al suelo (Morón y Terrón 1986, Castillo 1987, Morón *et al.* 1988, Castillo y Reyes-Castillo 1997). En este estudio, se identificaron tres gremios (subcortícola, alboramícolica y generalista) con funciones diferenciales dentro del tronco. El patrón de riqueza de especies fue similar al de composición gremial, se reconoce la disminución de unidades funcionales al incrementar la altitud. Las especies *P. irregularis* y *P. curtus*, representaron a los gremios generalista y albo-duramícolica en el robledal ubicado a los 3300 msnm, sin embargo, su preferencia espacial fue diferente con respecto a la tendencia mostrada en los demás puntos del gradiente. La subcorteza fue, en su mayoría, la microzona en la que se recolectó *P. irregularis*, mientras que *P. curtus* se encontró sólo en la albura. La disponibilidad de troncos y su temprano estado de descomposición, posiblemente afectaron su distribución interna. Estas dos especies presentaron un significativo grado de plasticidad al referirse al recurso alimento y espacio. Dichas características, junto a un mayor rango de tolerancia al cambio altitudinal hacen de estos pasálidos componentes funcionales importantes de la comunidad.

En este sentido, se resalta a *P. curtus* como la única especie que habitó la interfaz tronco-suelo. Las colonias encontradas se caracterizaron por adultos alimentándose directamente del tronco, mientras que las larvas se hallaron en una mezcla de heces y madera desmenuzada; rasgos comportamentales compartidos con los registrados por Kon y Johki (1987) en una especie de Passalidae de Borneo. Este comportamiento se observó en los puntos altitudinales donde hubo mayor riqueza gremial (2500 y 2700 msnm) y menor abundancia de grupos familiares. Se plantea dicha situación como una posible causa de la observación de esta especie en dicha microzona, en este caso la competencia dentro de su gremio (con individuos de su especie y con grupos familiares de *P. irregularis*, ambos con tendencia generalista) por espacio y alimento pudo haber sido mayor (Blondel 2003).

La riqueza gremial más alta de la comunidad se observó en los robledales con la mayor diversidad de pasálidos encontrada. En estos bosques, junto al gremio generalista, se hallaron tres especies con preferencias espaciales y alimenticias específicas: *Passalus* sp1, subcortícola y, *P. quyefutynsuca* y *P. gibbosus*, alboramícolicas. En escenarios de alta riqueza funcional, es posible que se favorezca la eficiencia de procesos y del funcionamiento del ecosistema (Petchley y Gaston 2002, Schemera *et al.* 2009, Blaum *et al.* 2011). En este sentido, se asume que cada especie cumple un papel diferencial

dentro de la comunidad (Ricotta y Moretti 2011). La estructura funcional de la comunidad de pasálidos compuesta por todos los gremios identificados, posibilitó una aceleración en la descomposición de la madera. Los troncos caídos de dichos robledales (2500-3000 msnm), fueron explotados diferencialmente en todas las microzonas reconocibles, espacialmente el consumo de madera se realizó en la totalidad del interior del tronco; se facilitó la acción de otros organismos descomponedores y la incorporación de la madera orgánica al suelo. Sumado a la preferencia microespacial y alimenticia de *P.gibbosus* y *P. quyefutynsuca*, las variables de humedad y categoría tres de descomposición fueron las mediciones de mayor relación con la posible delimitación del gremio albiduramícola en todo el gradiente. Como se mencionó anteriormente, la etapa de descomposición intermedia ofrece una potencial variedad de nichos para los pasálidos, y la comunidad descomponedora en general (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Para las especies de preferencia albiduramícola, el interior del tronco en dicho estado sucesional de descomposición, puede brindar un microhábitat con condiciones óptimas para su alimentación y reproducción. Dentro de estas características, se observó un porcentaje de humedad de dos a tres puntos porcentuales mayor a la subcorteza y al ambiente circundante. El tronco representa un microhábitat con condiciones ambientales diferentes (Jonsson y Kruys 2001), dentro de este, y de acuerdo a lo encontrado en el presente estudio, la microzona de albura-durámen parece ser la de mayor estabilidad con respecto a la subcorteza y la interfaz tronco-suelo. Los subcortícolas en general explotan un recurso menos estable con respecto al interior del tronco ya que se trata de una zona efímera (Reyes Castillo y Halffter 1984, Boucher 1991); en este estudio la fluctuación en variables ambientales de temperatura y humedad relativa a nivel de subcorteza pueden soportar dichas afirmaciones.

Los resultados de este estudio evidencian cambios en la estructura de la comunidad de escarabajos pasálidos en respuesta a un gradiente altitudinal, abordados desde un enfoque ecológico-funcional. De esta manera, es posible analizar las implicaciones de especies que explotan un recurso específico de forma similar, pertenecientes a un gran grupo de organismos que procesan la totalidad del recurso, y su repercusión en el flujo de nutrientes en el ecosistema (robledal). Los escarabajos pasálidos, como descomponedores secundarios, aprovechan el interior del recurso tronco diferencialmente. Ese comportamiento está cimentado en características microambientales, en su historia natural (Schuster y Schuster 1971, Reyes-Castillo y

Halfpter 1984, Castillo y Morón 1992, Castillo y Reyes-Castillo 2003) y en su morfología externa (Reyes-Castillo 1980, Jarman y Reyes-Castillo 1985, Johki y Kon 1987, Lobo y Castillo 1997) e interna (Fonseca *et al.* 2011). El presente estudio repercute en el uso del estudio de los Passalidae como objeto para la investigación funcional en ecosistemas neotropicales y a su vez de una mejor comprensión estructural de la comunidad. En el gradiente altitudinal de robledal, se logró relacionar variables a diferentes escalas y su efecto sobre la composición funcional de la comunidad. Esta información es relevante para la interpretación del valor ecosistémico de los escarabajos pasálidos en la degradación de madera en robledales colombianos. El cambio gradual en la composición funcional de Passalidae, y por ende su acción diferencial, correspondiente a la variación en la elevación, puede dar indicios de los efectos a largo plazo de cambios potenciales en el bosque de roble. Se presume que el cambio climático (paramización) y la ampliación de la frontera agrícola (sustitución de bosques por cultivos y entresacado de madera) disminuirán el número de componentes funcionales en la comunidad; esto se argumenta al comparar los puntos altitudinales extremos (2500 y 3300 msnm) y sus características multiescala particulares con respecto a los puntos más estables. La permanencia de una comunidad de pasálidos integral, desde un enfoque funcional, garantizará una mayor eficiencia en la degradación de la madera y su posterior incorporación al ecosistema; procesos importantes para la fertilidad del suelo y el crecimiento propio del robledal.

2.6. Literatura citada.

AMAT, G.D. 2011. Los escarabajos de los troncos descompuestos (Coleoptera: Passalidae) en los estudios regionales y de valoración. Memorias XXXVIII Congreso de la Sociedad Entomológica Colombiana: Cambio Climático: Retos y Oportunidades para la Entomología.

AMAT, G.D., P. REYES-CASTILLO. 1996. Escarabajos pasálidos de Colombia II: Distribución altitudinal. En: Insectos de Colombia: Estudios Escogidos Vol. I 75-92.

AMAT, G.D., Y P. REYES-CASTILLO. 2002. Los Coleoptera Passalidae de Colombia. En: Costa, C.; Vanin, S. y J. Lobo (eds.). 2002. Pribes 2002: Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática. Monografías Tercer Milenio. Vol. 2, p. 139-151. SEA, España.

BLAUM, N., E. MOSNER, M. SHWAGER, Y F. JELTSCH. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. Biodiversity and Conservation DOI: 10.1007/s10531-011-9995-1.

BLANCKENHORN, W. U. 1997. Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia* 109:342–352.

BLONDEL, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *OIKOS* 100: 223-231.

BOUCHER, S. 1986. Contribution à l'étude des Passalidae Guyano-Amazoniens (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.) 22(4):491-533.

BOUCHER, S. 1991. Les Passalides de l'archipel du Vanuatu. Remarques faunistiques et biogéographiques; comparaison avec la Nouvelle-Calédonie (Coleoptera: Passalidae). *Annales de la Société entomologique de France* (n.s) 27(1): 361-374.

BOUCHER, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coleoptérés Passalidae (Scarabaeoidea). *International Journal of Entomology* 41(3-4): 239-604.

BRAAK, T. Y P.F.M. VERNON SCHOT. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 55(4):1-35.

BÜHRNHEIM, P.F. Y AGUIAR N.O. 1991. Passalideos (Coleoptera) da Inha de Macará, Roraima. *Acta Amazonica* 21:25-33.

BÜHRNHEIM, P.F. Y AGUIAR N.O. 1995. Actividade de voo de uma comunidade de Passalideos (Coleoptera: Passalidae) no alto rio Urubu, Amazonas, Brasil. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 65:55-73.

CANO, E. 1993. Pasálidos. En: L. Villar Anleu. (Ed.). Evaluación ecológica rápida de la reserva de la biosfera Reserva de las Minas. CECON, CEC, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala. pp. 57.

CASTILLO, C., L.E. RIVERA CERVANTES Y P. REYES-CASTILLO. 1988. Estudio sobre los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) de la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 30:1-20.

CASTILLO, M.L. 1987. Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias UNAM, México D.F. pp 89.

CASTILLO, M.L Y M.A. MORÓN. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de passálidos (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 84:35-44.

CASTILLO, M.L. Y J.M. LOBO. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:1257-1269.

CASTILLO, M.L. Y P. REYES-CASTILLO. 1997. Passalidae. En: E. Gozález S., R. Dirzo y R.C. Vogt. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México, pp. 293-297.

CASTILLO, M.L. Y P. REYES-CASTILLO. 2003. Los Passalidae: coleópteros degradadores de troncos de árboles muertos. En: Álvarez-Sánchez J. y Naranjo García E. (eds.). 2003. *Ecología del Suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 237-262.

- DEVICTOR, V., D. MOUILLOT, C. MEYNARD, F. JIGUET Y W. THUILER. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in changing world. *Ecology Letters* 13:1030-1040.
- FONSECA, C.R.V. 1988. Contribucao ao conhecimento da bionomía de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica* 18(1-2): 197-222.
- FONSECA, C.R.V., M.L. BARBOSA Y M.F. FERNANDEZ. 2011. A hypothetical evolutionary history of passalid beetles narrated by the comparative anatomy of the hindgut (Coleoptera: Passalidae). *Zootaxa* 3012:1-10.
- FRAHM, J.P. Y S.R. GRADSTEIN. 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forest using Bryophytes. *Journal of Biogeography* 18(6):669-678.
- GARCÍA-LÓPEZ, A., MICÓ, E. Y GALANTE, E. 2011. From lowlands to highlands: searching for elevational patterns for species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Diversity and Distributions* DOI: 10.1111/j.1472-4642.2011.00846.x.
- GASTON, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- GRAHAM, S.A. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology* 6(4): 397-411.
- HILL, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unified notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- HOODKINSON, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevational gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80:289-513, DOI: 10.1017/S1464793105006767.
- HOOPER, D.U., F.S. CHAPIN, J.J. EWEL, A. HECTOR Y P. INCHAUSTI. 2005. Effects of biodiversity in ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3-35.
- HORGAN, F.G. 2008. Dung beetle assemblages in forest and pastures of El Salvador: a functional comparison. *Biodiversity and Conservation* DOI: 10.1007/s10531-008-9408-2.

- HUSTON, M.A. 1994. *Biology diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. Cambridge.
- JARMAN, M. Y P. REYES-CASTILLO. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana* 12:13-22.
- JIMÉNEZ-FERBANS, L., G.D. AMAT Y P. REYES-CASTILLO. 2010. Diversity and distribution patterns of Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the Caribbean region of Colombia. *Tropical Zoology* 23:147-164.
- JOHKI, Y Y M. KON. 1987. Morpho-ecological analysis on the relationship between hábitat and body shape in adult Passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University (Ser. Biol)* 12(2):119-128.
- JONSSON, B.G. Y N. KRUYSS. 2001. Ecology of coarse woody debris in boreal forest: future research directions. *Ecological Bulletins* 49:279-281.
- KATTAN, G.H., C. MURCIA Y A. GALINDO-CARDONA. 2010. An evaluation of bess beetles (Passalidae) and their resource base in a restored Andean forest. *Tropical Conservation Science* 3(3):334-343.
- KON, M. Y A. JOHKI. 1987. A new type of microhabitat, the interface between the log and the ground, observed in the passalid beetle of Borneo *Taeniocerus bicanthatus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Ethology* 5:197-198.
- LIEBERMAN, D., M. LIEBERMAN, R. PERATLTA Y G.S. HARTSHORN. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal range in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84(2):137-152.
- LOBO, J.M. Y M.L. CASTILLO. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a Neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterist Bulletin* 51(2):147-153.
- LOMOLINO, M.V. 2001. Elevation gradients of species density: Historical and perspective views. *Global Ecology and Biogeography* 10(1):3-13.
- LOZANO, F. 1997. Pasálidos: Distribución y efecto de la deforestación en el transecto altitudinal Tumaco-Chiles (Nariño). *Boletín Museo Entomológico Universidad del Valle* 5(1): 13-24.

- MC CAIN, C.M. Y J.A. GRYTNES. 2010. Elevational gradients in species richness. Encyclopedia of life sciences (Eds), John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0022548.
- MC VEAN, C.H. Y J.H. SCHUSTER. 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera: Passalidae) and Pleistocene dispersal on the volcanic chain of Northern Central America. *Biotropica* 13(1):29-38.
- MORÓN, M.A. Y R.A. TERRÓN. 1981. Fauna de coleópteros lamelicornios de la cañada de Otongo, Hidalgo. *Folia Entomológica Mexicana* 48:22-23.
- MORÓN, M.A., F.J. VILLALOBOS Y C. DELOYA. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 66:57-118.
- MOUILLOT, D., S. VILLÉGER, M. SHCELER.LORENZEN Y N.H. MASON. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS ONE* 6(3): e17476. doi:10.1371/journal.pone.0017476.
- MOUZINHO, J.R.C. Y C.R.V DA FONSECA. 1998. Contribucao ao estudo da passalidofauna (Coleoptera: Lamellicornia: Passalidae) em uma área de terra firme de Amazonia central. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 73:19-44.
- MOUZINHO, J.R.C., C.R.V. DA FONSECA Y M.L.L BARBOSA. 2010. The influence of flood pulses on the reproductive strategy of two species of passalid beetle in the fluvial archipelago of Anavilhanas, Amazon, Brasil. *Journal of Natural History* 44(9): 589-600.
- MUÑOZ, A.A. Y L.M. CAMACHO. 2010. Conservación y uso sostenible de los bosques de roble en el corredor de conservación Guantiva-La Rusia-Iguaque, departamentos de Boyacá y Santander, Colombia. *Revista Colombiana Forestal* 13(1):5-30.
- PETCHLEY, O.L. Y K.J. GASTON. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Biological Sciences* 269(1501):1721-1727.
- PURVIS, A. Y A. HECTOR. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212-219.

- RICOTTA, C. Y M. MORETTI. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167:181-188.
- REYES-CASTILLO, P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22:1-240.
- REYES-CASTILLO, P. 1978. Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Studia Entomologica* 20(1-4):269-290.
- REYES-CASTILLO, P. 1988. Coleoptera Passalidae de la estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77:517-518.
- REYES-CASTILLO, P. Y AMAT G.D. 1991 Notas sobre taxonomía y distribución de una nueva especie. *Caldasia* 16(79):501-508.
- REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 61:49-72.
- RODRÍGUEZ, M.E. Y M.A. ZORRILLA. 1986. *Passalus interstitialis* Pascoe (Coleoptera: Passalidae) y su papel en el inicio de la descomposición de la madera en el bosque de la estación ecológica Sierra del Rosario, Cuba. II. Actividad en condiciones de laboratorio. *Ciencias Biológicas* 16:69-75.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- SCHEMERA, D., J. PODANI Y T. EROS. 2009. Measuring the contribution of community members to functional diversity. *Oikos* 118:961-971.
- SCHUSTER, J.C. Y L. SCHUSTER. 1971. Un esbozo de señales auditivas y comportamiento de Passalidae (Coleoptera) del nuevo mundo. *Revista Peruana de Entomología* 14(2):249-252.
- SCHUSTER, J.C., E. CANO Y C. CARDONA. 2000. Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 80:197-209.
- SEKERCIOGLU, C.H., S.H. SCHNEIDER, J.P. FAY, Y S.L. LOARIE. 2007. Climate change, elevational range shifts and bird extinctions. *Conservation Biology* 22:140-150.

SIITONEN, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian Boreal forests as an example. *Ecological Bulletin* 49:11-41.

Van GEFFEN, K.T., L. POORTER, U. SASS-KLAASSEN, R.S.P. van LOGTESTIJN Y J.H.C. CORNELISSEN. 2010. The trait contribution to wood decomposition rates of 15 Neotropical tree species. *Ecology* 91(12):3686-3697.

VIOLLE, C., M.L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU Y C. FORTUNEL. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.

3. Caracterización morfo-geométrica y ecológica de gremios de escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae): análisis de una comunidad en un gradiente altitudinal de roble colombiano (*Quercus humboldtii*).

Resumen.

La aceleración del proceso de descomposición de troncos caídos y la facilitación de la acción de otros descomponedores, se destacan como características importantes de los escarabajos saproxilófagos de la familia Passalidae en los bosques tropicales. Los pasálidos se alimentan y realizan la totalidad de su ciclo de vida dentro del tronco. Esta estrecha relación, ha resultado en una segregación a nivel de microhábitat; algunas especies explotan la interfaz entre la corteza y el tronco (subcorteza), otras el interior del tronco (albudurámícolas). En el presente estudio se caracterizó la composición gremial de escarabajos pasálidos de acuerdo a sus características de aprovechamiento del recurso (microhábitat) y la cuantificación de aspectos morfológicos (lineal y geoméricamente) considerados como adaptación a la explotación diferencial del recurso (medidas corporales, puntos homólogos en cuerpo y alas, series de Fourier en protibias). Se identificaron tres gremios (subcortícola, albuduramicola y generalista) compuestos por cinco especies y 198 grupos familiares; su riqueza disminuyó conforme aumentó la altitud. Los cambios entre las variables morfométricas lineales se vieron influenciadas por la altitud, por su parte, las mediciones morfogeométricas se mostraron independientes del gradiente; se observó agrupaciones a nivel gremial. El análisis de marcadores morfológicos (morfogeométrico) arrojó información relevante para la delimitación gremios dentro de Passalidae. Los patrones identificados repercuten en el entendimiento de la apropiación del nicho y la acción ecosistémica diferencial (gremios). Reconocer estas variables y sus requerimientos ecológicos específicos, en conjunto, conceden herramientas para entender la importancia de la diversidad y los aportes funcionales de los escarabajos pasálidos.

Palabras clave: ecología funcional, delimitación gremial, apropiación del nicho, morfometría geométrica, pasálidos.

Abstract.

The decomposition process of dead logs and the aid to other decomposers, are main characteristics of bess beetles (Coleoptera: Passalidae) in Neotropics. They feed on and perform their entire life cycle in fallen logs. This close relationship has resulted in a strong segregation at microhabitat level; some species inhabits on underbark and others on sapwood/heartwood. The aim of this study was characterize bess beetles guild composition according to their differential use of resource (microhabitat) and morphological traits quantification (geometric and lineal). Quantification was performed using both, linear and geometric morphometrics (landmarks and Elliptic Fourier Series), considered as adaptation to differential exploitation of resource (body measures, homologous points on body and wing, Furier series on protibia). Three guilds (underbark, sapwood-heartwood and generalists feeders) composed by five species and 198 familiar groups were recognized (their richness decreased as elevation increased). Changes in linear morphometrics measures were influenced by elevation. On the other hand, morphogeometrical measures did not depend of the gradient, only grouping at guild level were observed. Morphological markers analysis (morphometrics) provided information to guild delimitation. Identified patterns have influence on the understanding of ecosystem action and niche boundaries of Passalidae communities. Recognize these features and specific ecological requirements, are important tools in order to understand bess beetles role in ecosystem function.

Keywords: Functional ecology, Guild delimitation, Niche appropriation, Geometric morphometrics, Bess beetles.

3.1. Introducción.

Los escarabajos pasálidos son insectos subsociales con una distribución cosmotropical (Reyes-Castillo 1970, Mouzinho y Fonseca 1998). La totalidad de su alimentación y ciclo de vida ocurre en troncos caídos (Reyes-Castillo y Halffter 1984). A raíz de su estrecha interrelación con los troncos en descomposición, se ha reconocido la importancia de los Passalidae en procesos de degradación de madera y reciclaje de nutrientes (Castillo y Morón 1992, Castillo y Reyes-Castillo 2003). Dicha relación de estos escarabajos con su recurso, se ha reflejado en una serie de adaptaciones comportamentales y morfológicas. Sus poblaciones se caracterizan por formar grupos familiares, compuestos por una pareja bisexual de adultos y su descendencia, en donde los progenitores ejercen cuidado parental sobre su progenie (Reyes-Castillo y Halffter 1984); elaboran nidos para huevos y cámaras de protección para pupas (Schuster 1975, Schuster y Schuster 1985), transfieren por medio de sus heces un pool bacteriano para la fermentación de madera (Gray 1946, Schuster y Schuster 1985), facilitan la alimentación de larvas fragmentando la madera en pequeños trozos (Reyes-Castillo y Jarman 1985) y defienden a sus miembros del ataque de potenciales competidores y depredadores (Valenzuela-Gonzales 1986, Schuster y Schuster 1997).

Al desenvolverse en un hábitat donde la entrada de luz es nula, los Passalidae han desarrollado un complejo sistema de comunicación sonora. Adultos y larvas emiten sonidos estridulatorios a través del roce de sus alas anteriores contra élitros y abdomen y del atrofiado tercer par de patas contra el segundo segmento abdominal, respectivamente (Schuster y Schuster 1971, Reyes-Castillo y Jarman 1983, 1981, Boucher 2005). A su vez, este grupo de insectos saproxilófagos exhibe una marcada segregación espacial dentro del tronco, cimentada en el aprovechamiento diferencial del recurso alimento y espacio (Schuster 1978, Reyes-Castillo y Halffter 1984). En este contexto, los Passalidae habitan la subcorteza, la albura, el duramen y la interfaz tronco suelo (Reyes-Castillo 1970, Kon y Johki 1987). Con respecto a esto, se destacan variaciones morfológicas relacionadas con la separación microzonal; estas consisten en cuerpos anchos y convexos junto a una menor capacidad aerodinámica, para especies que habitan la albura-duramen, y cuerpos con menor espesor y ancho y mayor capacidad de dispersión por vuelo, para especies que habitan la corteza y subcorteza (Reyes-Castillo y Halffter 1984, Lobo y Castillo 1997). Estas características, influyen la

eficiencia en el manejo del recurso y la habilidad de los pasálidos para desplazarse y reproducirse en determinado microhábitat (Boucher 1991, Lobo y Castillo 1997).

Dentro del estudio de la ecología de pasálidos, el cambio en la estructura de su comunidad respecto al cambio en su hábitat (Murcia y Kattan 2001, Castillo y Lobo 2004, Jackson *et al.* 2009, Kattan *et al.* 2010, Mouzinho *et al.* 2010, Jackson *et al.* 2012) y su importancia como elemento para la conservación (Schuster *et al.* 2000), han sido un importante foco de interés durante la última década. A pesar del avance en el conocimiento de Passalidae desde estas áreas de la investigación, los aspectos ecológico-funcionales aún se encuentran poco explorados. Los estudios funcionales, al permitir abordar las comunidades biológicas y las características de sus nichos desde la ecología clásica y mecanicista (fisiología, morfología, tamaño, tasas metabólicas y biomecánica), posibilitan el entendimiento de la biodiversidad y su papel específico en los ecosistemas (Loreau 1998, Biewener 2003, Van Regenmortel 2004, Hill *et al.* 2008). De esta forma, se evidencia un efecto positivo en la generación de nuevos conocimientos e indicios sobre la importancia de mantener y conservar dicha diversidad, junto a una mejor comprensión de patrones a través de procesos (Cardinale *et al.* 2006, Irshick *et al.* 2013). En este contexto, las características ecológicas, comportamentales y morfológicas propias de los escarabajos pasálidos, representan un importante potencial para abordar su estudio por medio de unidades funcionales específicas. En el caso específico, se pueden agrupar especies que explotan un recurso específico de forma similar (gremios) (Root 1967), pertenecientes a un gran grupo de organismos que procesan la totalidad del recurso (grupo funcional) (Blaum *et al.* 2011). Así, se logra analizar la repercusión de contar con conjuntos de especies que explotan el recurso de forma diferencial sobre la descomposición de la madera y el flujo de nutrientes en el ecosistema.

3.2. Objetivos.

- Caracterizar gremios de una comunidad de pasálidos combinando la cuantificación de marcadores morfológicos específicos y la ubicación microzonal al interior del tronco, bajo un gradiente altitudinal de robledal (*Quercus humboldtii*).
- Determinar la influencia de la altitud sobre la variación de los marcadores morfológicos, descriptores de los gremios de pasálidos, de acuerdo a su cuantificación lineal y geométrica.

3.3. Metodología.

3.3.1. Área de estudio.

El estudio se realizó en bosques de roble colombiano (*Quercus humboldtii*) de la reserva Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (06° 23'54.9"N 72° 42'58.8" W), ubicada en la ladera occidental de la cordillera oriental, Boyacá, Colombia (Fig. 3.1). Esta área hace parte del corredor ecológico Guantiva-La Rusia-Iguaque, que bosques andinos y páramos ubicados en los departamentos de Boyacá y Santander. Dentro del PNMRT se reconocen sectores de bosque primario, sectores con procesos de restauración ecológica y de sucesión vegetal natural junto con zonas con perturbaciones constantes. La reserva está ubicada entre los 2400 y los 3400 msnm, con una temperatura media anual de 13°C y una humedad relativa de 78%. Los muestreos se llevaron a cabo entre abril de 2012 y agosto de 2013.

3.3.2. Muestreo de pasálidos.

Para determinar el gradiente altitudinal, se ubicaron tres puntos en el interior de un parche de bosque de roble (2500, 2700 y 3000 msnm) y un punto en otro parche contiguo (3300 msnm) (Fig 3.1). En cada punto se muestrearon 16 troncos efectivos (con presencia de pasálidos) por medio de recorridos de ≈ 1 km lineales horizontales; adicionalmente se efectuó la toma de datos de humedad y temperatura ambiente. Los troncos se cortaron completamente con la ayuda de hachas de 0,6 y 1,3 kg. Se removió por completo cada uno de los estratos del tronco (corteza, subcorteza, albura, duramen e interfaz tronco-suelo), de esta forma se recolectaron progresivamente los pasálidos asociados a cada microzona. Para el caso de los escarabajos pasálidos, la conformación de grupos familiares (reproducción) y su ubicación microzonal dentro del tronco da cuenta de la utilización de un tipo específico de recurso espacial y alimenticio (Reyes-Castillo 1970). Debido a que se realizó un muestreo destructivo y que este se efectuó en una reserva natural, se optó por capturar un tamaño de muestra medio con el fin de minimizar el impacto sobre la comunidad de pasálidos. Los individuos adultos capturados se preservaron en etanol (70%), larvas y pupas, por su parte, se conservaron en una solución de acetato de etilo (50%) para evitar el deterioro de sus tejidos blandos. Cada espécimen colectado se identificó taxonómicamente a nivel de género usando la clave de Schuster y Cano (2005), adicionalmente, para su determinación específica, se

realizaron comparaciones con especímenes de la colección de Passalidae del Instituto de Ciencias Naturales; donde finalmente se depositó el material recolectado.

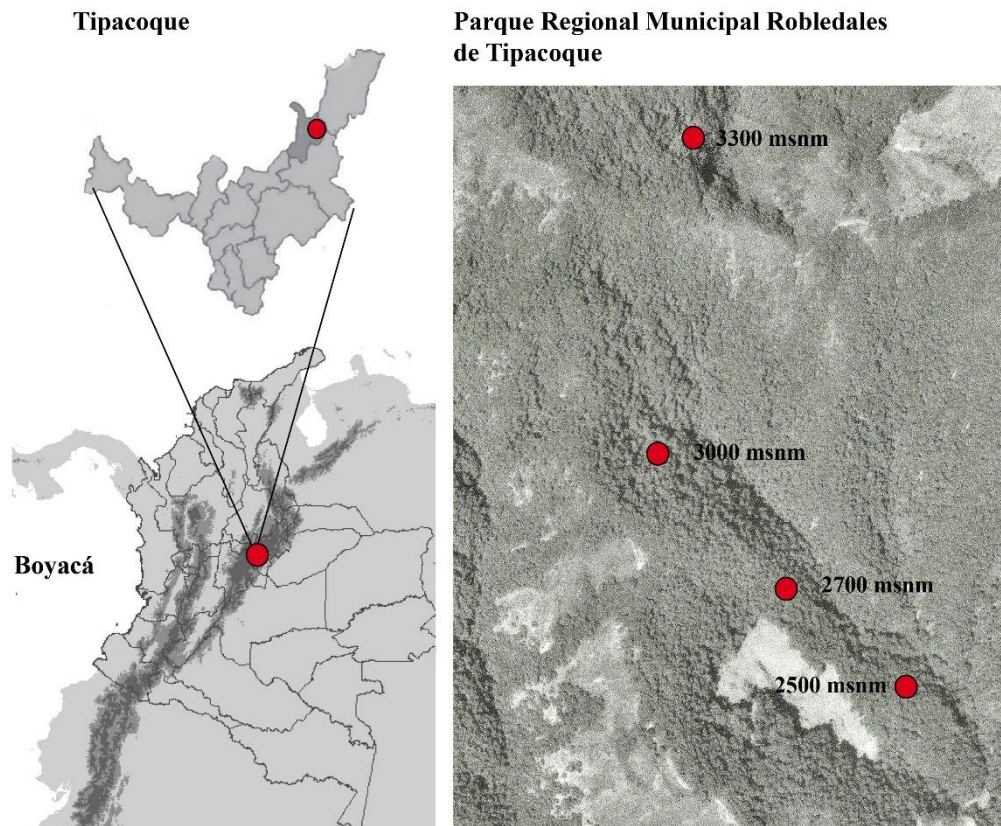


Figura 3.1. Área de estudio y descripción de la vegetación en el gradiente altitudinal de robleal ubicado en el PNMRT.

3.3.3. Toma de datos morfométricos

Para los tratamientos cuantitativos lineales se tuvo en cuenta medidas analizadas por Lobo y Castillo (1997) como la longitud total (L), el ancho de los élitros (W), el grosor del cuerpo (H) y su peso fresco (BW). La toma de datos se efectuó con la ayuda de un calibrador digital y una gramera digital de 100 x 0.01 gr. El análisis morfométrico se realizó con base en la forma general del cuerpo, las alas y las protibias. Se analizaron diez especímenes por especie/gremio correspondientes a cada punto altitudinal. Cada uno se digitalizó con la ayuda de un estereoscopio y de una cámara de alta resolución, las imágenes se tomaron con una resolución de 2000 x 1000 píxeles y se estandarizaron de forma tal que la posición, aumento y tamaño del objeto no afectara los resultados. Para la descripción corporal se digitalizaron los especímenes en los planos dorsal y lateral, en el caso de alas anteriores y tibias solo se trabajó el plano dorsal. Estas

estructuras, fueron extraídas aparte del espécimen, para ello se utilizó un equipo de microdissección evitando el deterioro de las mismas.

La descripción de los dos primeros marcadores morfológicos (cuerpo y alas) se realizó utilizando puntos homólogos (*landmarks*), los cuales se seleccionaron bajo criterios específicos (Bookstein 1991): estar ubicados en lugares homólogos, que no alteraran su topología con respecto a otros *landmarks*, que brindaran una cobertura adecuada de la forma, que se pudieran ubicar fiable y repetitivamente y que se situaran en el mismo plano. Bajo estos principios, para la descripción general del cuerpo, se utilizó un total de 19 puntos homólogos dorsalmente y 17 lateralmente, de los 36 puntos totales, 13 compartieron su ubicación en ambos planos (Fig. 3.2); dichos puntos de orientación actuaron como referentes tridimensionales al combinar ambos planos (Rauum 2006). Por su parte, la ubicación de puntos homólogos en las alas se realizó siguiendo los patrones de venación (Villemant *et al.* 2007, Klingenberg *et al.* 2010), a partir de esto, se ubicaron ocho puntos en las terminaciones de las venas, uno en la intersección de las venas tres y cuatro, y uno en la articulación apical (Fig. 3.3); la nomenclatura utilizada se basó en la denominación elaborada por Fedorenko (2009). La cuantificación de las protibias se realizó a través de la descripción de su contorno por medio de descriptores de Fourier. Esta metodología es utilizada cuando se tratan formas biológicas complejas en las que la ubicación de puntos homólogos resulta en la pérdida de información morfológica importante (Lestrel 1997).

Los análisis de puntos homólogos se efectuaron por medio de paquete de software tpsUtil y tpsDigit (Rolhf 2008), la primera aplicación, creó un archivo basado en las imágenes digitalizadas, el cual sirvió de entrada para la segunda utilidad; en esta se ubicaron los *landmarks* respecto a un plano de dos dimensiones. La matriz de coordenadas (X y Y) resultante, se depuró por medio del algoritmo generalizado para Procrusters (Goodall 1995). El efecto del tamaño fue eliminado realizando la división de coordenadas sobre el centroide, no obstante esto no excluye un potencial efecto de la alometría (Bookstein 1991). Los algoritmos utilizados para la transformación de datos brutos junto con los cálculos efectuados para los análisis de ordenación se realizaron por medio del software PAST v. 2.17 (Hammer 2013).

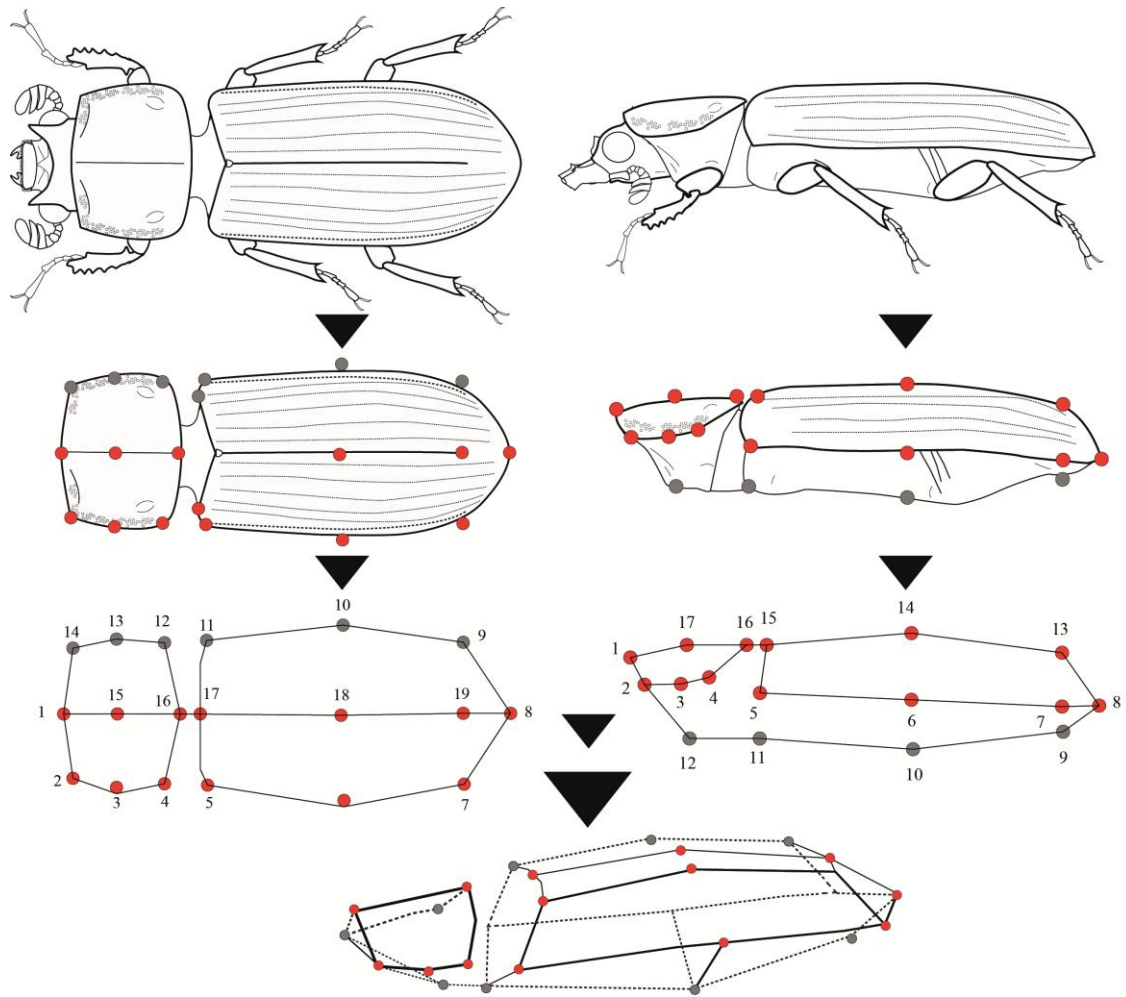


Figura 3.2. Ubicación de puntos homólogos, dorsales (izquierda) y laterales (derecho), descriptores de la morfología general de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos rojos corresponden a puntos de ordenación, los grises hacen referencia a *landmarks* de cada plano.

El análisis de series de Fourier, para contornos de protibias, se realizó utilizando 25 armónicas para lograr una reconstrucción altamente detallada. Cada serie se compone por un número dado deformaciones de una elipse (en este caso 25), o armónicas, a raíz de cada cambio de esta figura se produce un ajuste gradual direccionado hacia el contorno de la estructura a analizar (Rohlf y Archie 1984, Lestrel 1997); en este caso las protibias. Este proceso se efectuó por medio del software SHAPE 1.3 (Iwata y Ukai 2002), específicamente las utilidades ChainCoder (CC) y CHC2NEF (CN); la primera (CC) generó códigos de cadena con respecto a la ubicación de los píxeles asociados al contorno de las estructuras digitalizadas, posteriormente, dicho código fue traducido por CN a descriptores de series de Fourier.

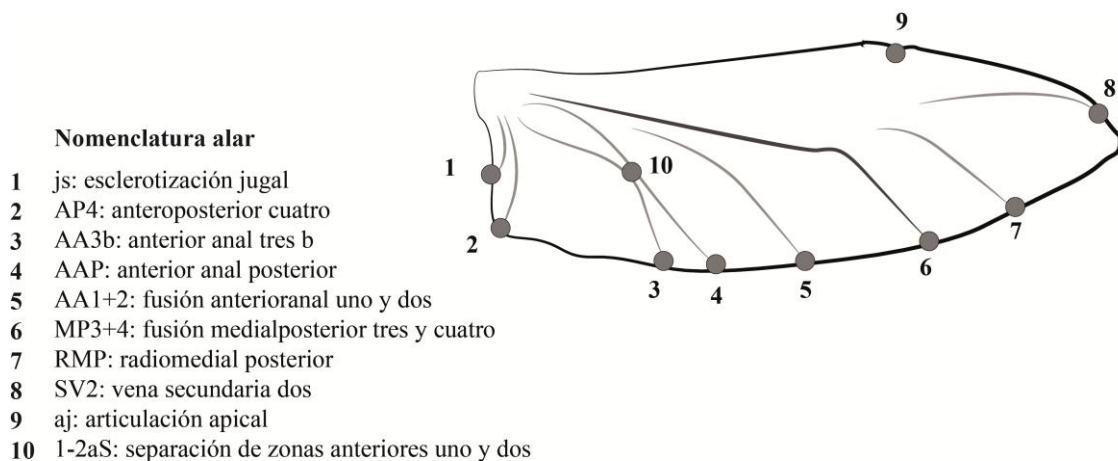


Figura 3.3. Ubicación de puntos homólogos y nomenclatura (Fedorenko 2009) descriptores de alas membranosas de pasáridos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT.

3.3.4. Análisis de datos.

Con el fin de medir la consistencia de los datos y su independencia de efectos de muestreo, se efectuaron análisis de varianza no paramétricos ANOVA (Kruskal-Wallis) para las variables morfométricas lineales (L, H, W y BW) a nivel altitudinal y gremial. A su vez, se efectuaron regresiones lineales simples entre la longitud del cuerpo (L) con respecto a H/W, L/W y BW. Todos los análisis se desarrollaron por medio del software IBM SPSS Statistics 20 y se interpretaron gráficamente por medio del software SigmaPlot v. 11 (Systat Software, Inc). Con el propósito de observar los cambios, entre gremios y altitudes, de la descripción corporal general y de alas anteriores de pasáridos basada en puntos homólogos, se utilizó la matriz de Proclusters para un análisis de componentes principales (PCAP) este procedimiento generó estimativos de clasificación con un mayor grado de interpretación. La explicación de los cambios morfológicos se efectuó utilizando la metodología de deformaciones de cuadrícula, (TPS) por sus siglas en inglés, en donde se observan los cambios de expansión y contracción de *landmarks* con respecto a una ubicación promedio (Fig. 3.4) (Dryden y Mardia 1998); la cuadrícula cambia su forma conforme a lo lejano o cercano que se encuentre un determinado punto de la acomodación promedio dada por los componentes principales (PCs). Para dicha representación se utilizó la herramienta de análisis de componentes principales TPS en dos dimensiones (PCA TPS 2D) del software PAST 2.17; para observar los cambios

correspondientes a los valores negativos y positivos de cada PC se usaron factores de expansión, computados por el factor Jacobiano de cada deformación, estos se explicaron a través de variaciones cromáticas en la cuadrícula (matiz azul para contracción, matiz rojo para expansión) (Hammer 2013).

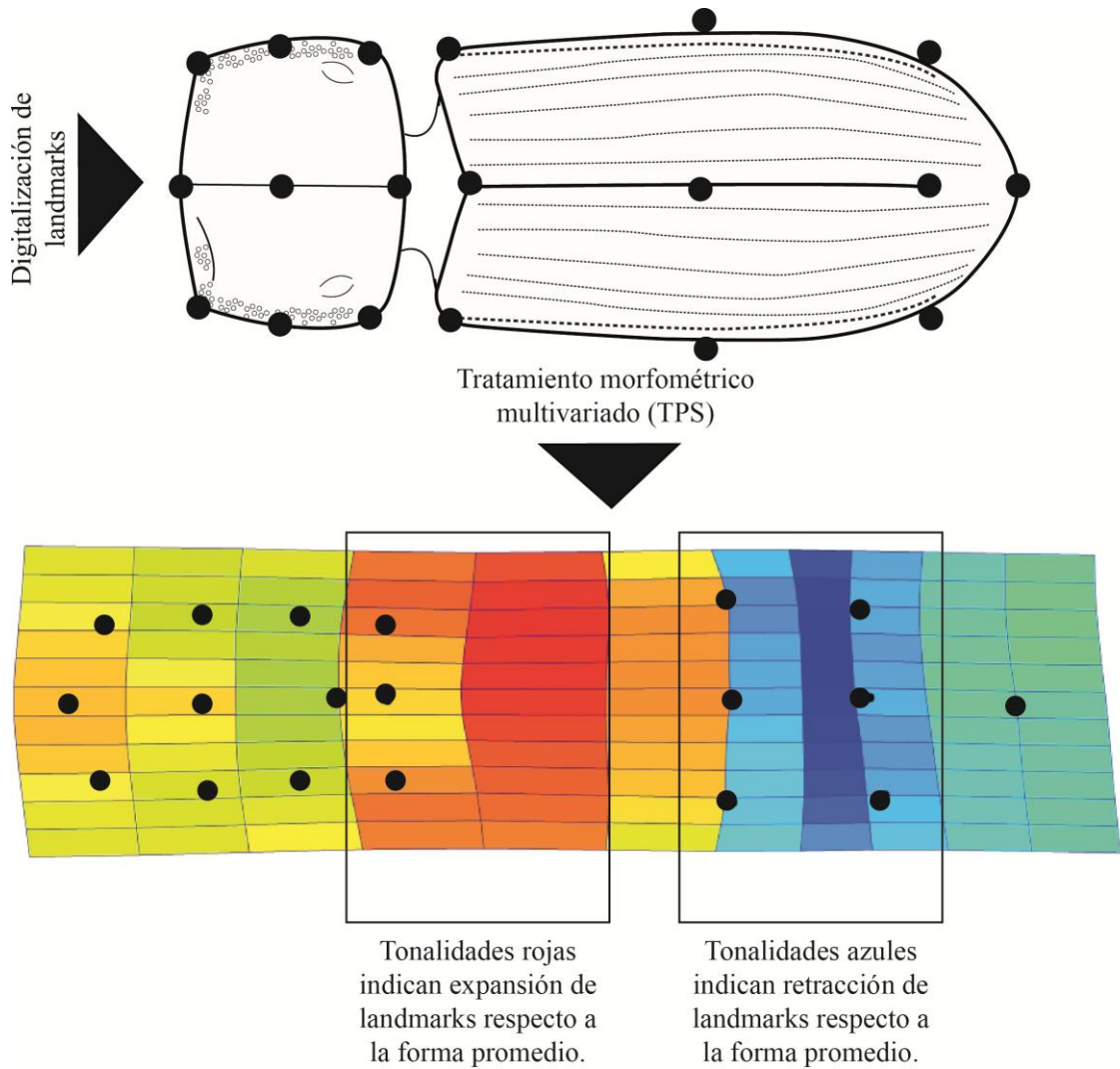


Figura 3.4. Interpretación gráfica del análisis TPS para landmarks ubicados en el cuerpo y alas de la comunidad de Passalidae del PNMRT.

Por su parte, el análisis de componentes principales correspondiente a los cambios en los contornos de protibias de pasálidos, se efectuó utilizando la matriz de armónicas proveniente de las series de Fourier aplicadas. Estos datos se procesaron a través de la utilidad PrinComp del software SHAPE 1.3 (Iwata y Ukai 2002). La interpretación gráfica de los PCA de todos los análisis se realizaron por medio del software SigmaPlot v. 11 (Systat Software, Inc).

3.4. Resultados.

3.4.1. Gradiente altitudinal y distribución gremial.

Se recolectó un total de 580 individuos adultos de 198 grupos familiares, pertenecientes a tres gremios ($H= 7,74$; $gl= 3$; $p= 0,052$) (Anexo A) (Tabla 3.1). La distribución altitudinal de las unidades funcionales concordó con la riqueza de especies y abundancia de grupos familiares. En este sentido se observó la disminución de las variables mencionadas a medida que aumentó la elevación. La riqueza gremial más alta se observó a los 2500 y a los 3000 msnm, en estos puntos se recolectaron grupos familiares en todas las microzonas (Tabla 3.1). Los pasálidos albuduramícolas predominaron en el gradiente con respecto a los restantes gremios. Por el contrario, la tendencia subcortícola presentó la menor representación en los puntos altitudinales, de éstos sólo se recolectaron grupos familiares a los 2500 msnm. En el punto altitudinal mayor (3300 msnm) se observó una marcada disminución de gremios, allí en las microzonas del duramen y de la interfaz tronco-suelo, no se recolectó ninguna especie de pasálido. En el robledal ubicado a los 2500 msnm se observaron dos colonias de *Passalus curtus* en dicha interfaz y una en el bosque a los 3000 msnm. Las categorías de descomposición intermedias albergaron la mayor variedad de especies y de gremios, en las etapas iniciales se recolectaron pasálidos subcortícolas tanto estrictos (*Passalus* sp1) como ocasionales (*Passalus irregularis*). Al interior de los troncos en avanzada descomposición solo se recolectaron organismos asociados al duramen (*P. gibbosus*).

Tabla 3.1. Número grupos familiares totales pertenecientes a cinco especies y tres gremios en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT.

| Albodurámícolas | Grupos familiares totales por microzona | | | |
|---|--|-------------|-------------|-------------|
| | 2500 | 2700 | 3000 | 3300 |
| <i>Passalus</i> (Petrejus) <i>curtus</i> | 11 | 41 | 11 | 16 |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) <i>quyefutynsuca</i> | 8 | 15 | 6 | 0 |
| <i>Poplilus gibbosus</i> | 4 | 12 | 1 | 0 |
| Generalista | | | | |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) <i>irregularis</i> | 5 | 31 | 14 | 13 |
| Subcortícola | | | | |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) sp1 | 10 | 1 | 0 | 0 |

3.4.2. Morfometría lineal y gremios.

Las variables morfométricas lineales medidas (Anexo B), se mostraron independientes entre gremios más no a nivel altitudinal (Tabla 3.2). No obstante, el peso fresco (BW), la longitud total del cuerpo (L) y la proporción espesor - longitud del cuerpo (H/L), mostraron una tendencia al aumento proporcional al incremento altitudinal en cada uno de los gremios. Por el contrario la proporción ancho de élitros - longitud del cuerpo (W/L) presentó un patrón opuesto, ésta disminuyó al aumentar los puntos de elevación. Se observó una correlación significativamente positiva de L con respecto a BW ($R=0,69$; $df=1$; $p=0,04$) y WL ($R=0,81$; $df=1$; $p=0,01$). En el primer caso, se evidenció una segregación gremial, donde generalistas y subcortícolas se asocian de acuerdo a un tamaño pequeño ($\leq 2,5$ cm) y una menor biomasa ($\leq 0,5$ gr); los pasálidos albodurámícolas oscilaron entre organismos de longitud media ($\approx 2,8$ cm) y mayor biomasa ($\approx 1,3$ gr), y entre organismos de mayor longitud (3,3 cm) y biomasa media (0,9 gr) (Fig. 3.5a). En este sentido, la correlación de estas dos medidas se definió por características propias de las especies y de los gremios, no por su distribución altitudinal.

Por otra parte, la correlación entre la longitud corporal (L) y la proporción de esta con el ancho de élitros, evidenció asociaciones a nivel altitudinal y gremial. En los puntos altitudinales desde los 2700 msnm hasta los 3300 msnm se agruparon pasálidos de dos especies albodurámícolas (*P.gibbosus* y *P. quyefutynsuca*) y generalistas (*P. irregularis* en el punto de 3300 msnm) (Fig. 3.5b). La especie *P.curtus* mostró los mayores valores de las dos magnitudes, sin embargo, los organismo recolectados a los 3300 msnm se

agruparon con las restantes especies de preferencia albuduramícolas y con *P.irregularis* del punto altitudinal mayor (3300 msnm).

Tabla 3.2. Diferencias entre mediciones morfológicas lineales de pasálidos en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT.

| Medida | Altitudinal | | | Entre gremios | | |
|--------|-------------|------|------|---------------|------|-------------------|
| | Df | F | P | df | F | P |
| L | 3 | 0,22 | 0,88 | 2 | 40,1 | 0,01* |
| BW | 3 | 0,16 | 0,92 | 2 | 28,6 | 0,01** |
| HW | 3 | 0,41 | 0,74 | 2 | 5,9 | 0,01 ⁺ |
| LW | 3 | 0,04 | 0,98 | 2 | 12,1 | 0,02 ⁺ |

*Diferencias significativas entre todos los gremios.

**Diferencias significativas mayores entre albuduramícolas y generalistas.

+Diferencias significativas mayores entre subcortícolas y albuduramícolas.

Los organismos capturados en robledales a 2500 msnm mostraron una tendencia independiente de la altitud. En contraste, se observó una relación significativamente negativa entre L y HW ($R=-0,72$; $df=1$; $p=0,002$), con una agregación de puntos altitudinales similar a WL vs. L. En este caso, se agrupan pasálidos con tendencias albuduramícolas provenientes de todo el gradiente junto a generalistas presentes a 3300 msnm, los cuales comparten valores medios de la proporción HW y de L (Fig. 3.5c). Los generalistas (2500-3000 msnm) y subcortícolas se asociaron a valores altos de HW y bajos de L, los albuduramícolas restantes se ajustaron a una relación contraria respecto a pasálidos subcortícolas.

3.4.3. Morfometría geométrica y gremios.

Las comparaciones entre los marcadores morfológicos seleccionados para el análisis morfo-geométrico, exhibieron patrones de agregación y dispersión independientes de la altitud. En los análisis de ordenación (PCA) correspondientes al análisis de series de Fourier para protibias, y landmarks para vista dorsal y lateral, la información del cambio en la forma de contornos y la ubicación de puntos homólogos se resumió en tres componentes principales (PCs); la variación entre los *landmarks* situados en las alas anteriores se sintetizó en dos PCs (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Porcentaje de aporte a la variación morfológica de PCs a las comparaciones de marcadores morfo-geométricos de pasálidos en un gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT.

| | PC1 | PC2 | PC3 | Total% |
|------------------|------------|------------|------------|---------------|
| Protibias | 40,89 | 18,35 | 14,3 | 73,54 |
| Dorsal | 35,88 | 22,93 | 12,28 | 71,09 |
| Lateral | 33,16 | 16,79 | 14,5 | 64,45 |
| Alas | 61,42 | 14,076 | - | 75,496 |

En el análisis de ordenación basado en los puntos homólogos seleccionados en alas de pasálidos (Anexo C), la variación total se explicó a través de dos componentes. El componente principal uno representó un gradiente de expansión y contracción de los puntos ubicados en la zona anterior, media y posterior del ala, junto a la articulación apical (Fig. 3.6). El segundo componente albergó la expansión y contracción de los puntos tres y cuatro (zona anterior del ala). Se observaron dos claras agrupaciones a partir de dichos componentes, la primera se conformó por *P. curtus*, cuyos puntos ubicados en las venas anteriores y medias se expandieron y los ubicados en la zona posterior junto a la articulación apical se contrajeron con respecto a la ubicación promedio de puntos (hemibraquipterismo) (Fig. 3.6).

Los pasálidos restantes se agruparon hacia el área de valores negativos del componente uno, donde los *landmarks* situados en las venas de la zona anterior se contrajeron, los de la zona media permanecieron constantes y los de la zona posterior se expandieron. Al interior de éste grupo, se observó una división reconocible a nivel gremial. Los escarabajos pasálidos generalistas mostraron una mayor expansión del punto homólogo ubicado en la vena anterior anal (3), en comparación con los demás patrones alares (Fig. 3.6). Subcortícolas y albuduramicolas, en contraste, se agruparon hacia valores positivos del segundo componente principal; entre ellos se diferenciaron por una asociación hacia unidades negativas por parte de pasálidos subcortícolas (Fig. 3.6).

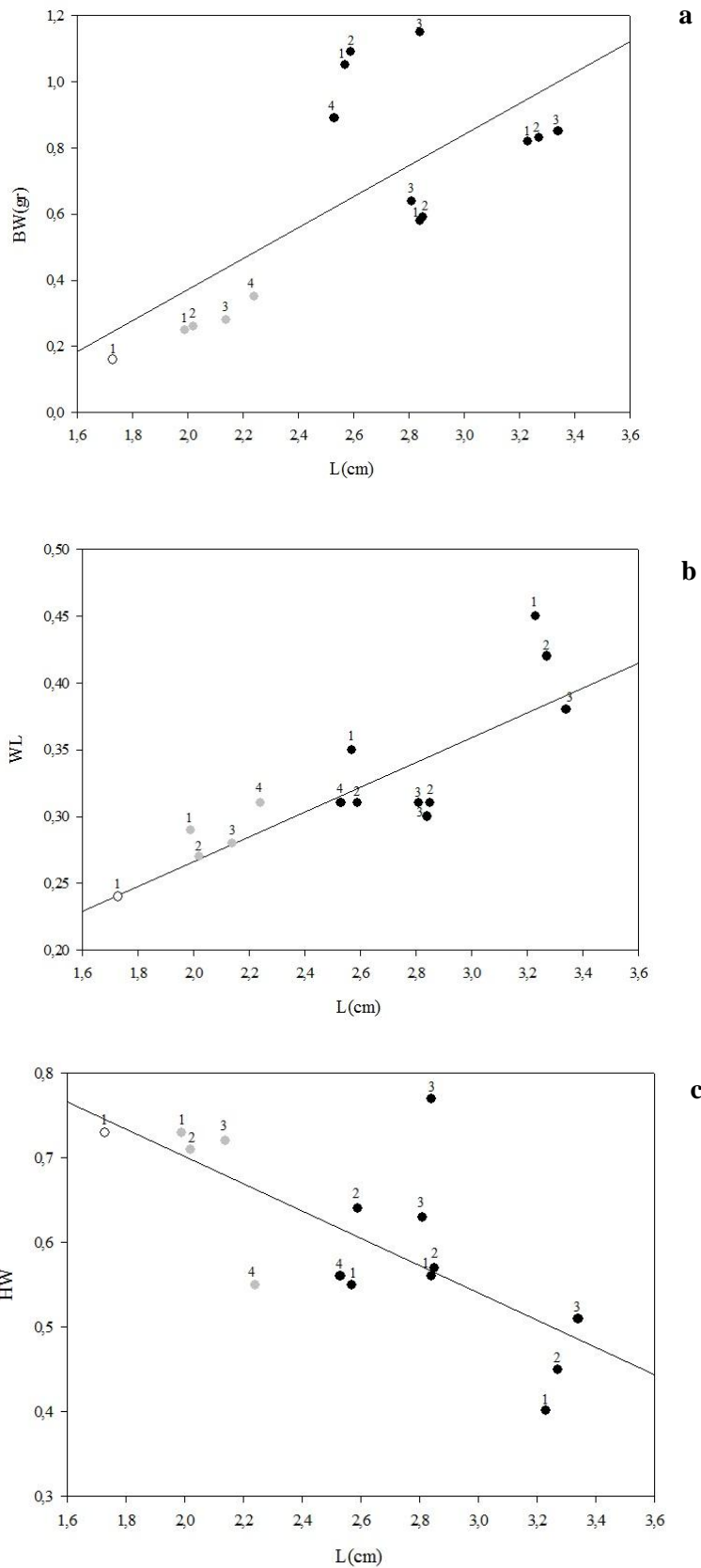


Figura 3.5. Correlaciones entre medidas morfológicas lineales de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. (a) BW vs L, (b) WL vs L, (c) HW vs L.

Los círculos negros hacen referencia a organismos albuduramícolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales 1 (2500), 2 (2700), 3 (3000) y 4 (3300).

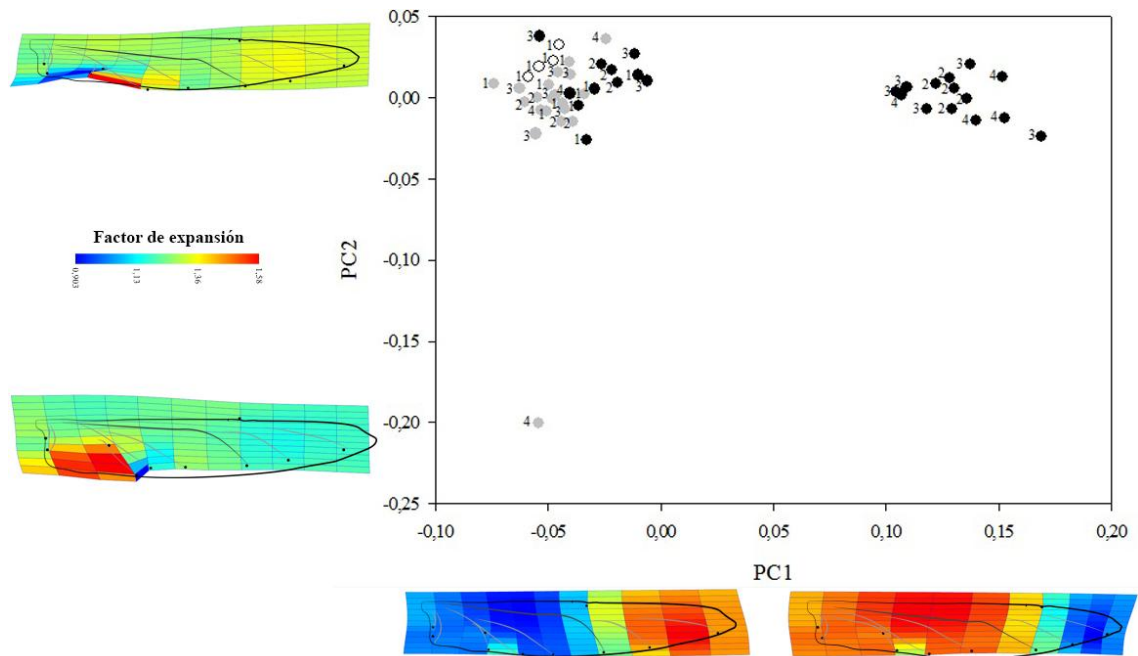


Figura 3.6. Análisis de componentes principales para *landmarks* ubicados en alas anteriores de pasálidos en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albuduramícolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300.

La descripción de la forma general del cuerpo de Passalidae, basada en puntos homólogos situados dorsal y lateralmente (Anexos D y E, respectivamente), se resumió en tres componentes principales. El primer componente albergó la variación gradual entre la contracción (PC1-) y expansión (PC1+) de *landmarks* ubicados desde el pronoto y el húmero hasta la mitad del área elitral (Figs. 3.7-3.10). Por su parte el PC2 reunió el cambio en la localización de puntos homólogos extremos, en este se reconocieron formas corporales ensanchadas hacia el centro y con extremos reducidos, y viceversa (Figs. 3.7-3.9). Por último se observaron patrones morfológicos caracterizados por cuerpos expandidos o reducidos en casi su totalidad, excepto por los extremos superiores (pronoto-húmero) e inferiores (margen externo de élitros) (PC3). La separación entre gremios se evidenció tanto dorsal como lateralmente, organismos albuduramícolas se agruparon bajo patrones corporales convexos con una notable expansión en la zona del

pronoto y del abdomen; en el caso puntual de *P. curtus* se reconoce una mayor influencia de la expansión de los puntos finales situados en la margen externa de los élitros (Fig 3.8 y 3.9). Generalistas, representados por *P. irregularis*, se ubicaron cerca a la descripción promedio de la forma, con propensión a cuerpos de menor espesor en los extremos superiores e inferiores (Fig. 3.7). Por último, la morfología general de los pasálidos subcortícolas se caracterizó por cuerpos estrechos dorsalmente desde el pronoto hasta tres cuartos de los élitros, y lateralmente, desde el prosterno hasta el metasterno (Figs. 3.7 y 3.8).

Por su parte, el análisis de ordenación basado en series de Fourier a partir de los contornos de protibias (Anexo F), arrojó claras agrupaciones gremiales más no altitudinales. La transformación de los contornos se resumió en tres componentes, el primero (PC1) comprendió la ubicación de denticiones de la margen exterior de la estructura y la agudeza de dichas proyecciones; el PC2 albergó el número de denticiones y el ensanchamiento de la zona apical y por último el PC3 reunió el cambio del ancho total de la estructura y la separación entre denticiones (Fig. 3.10). A partir de dichos componentes se reconocen agrupaciones gremiales claras. Subcortícolas se reúnen en contornos caracterizados por un rango de tres a cuatro denticiones agudas, ubicadas en la zona apical del margen externo de la protibia; zona con un ensanchamiento significativo respecto a la base para el caso específico. El conjunto de pasálidos generalistas mostro un contorno variable en ancho general, en número y agudeza de denticiones; su forma se distinguió de los otros gremios por un mayor espacio entre dichas proyecciones. Por su parte, albiduramícolas se ajustaron a contornos con un ancho uniforme en toda la estructura, con un número de denticiones agudas desde seis hasta ocho y menor separación entre ellas (Fig. 3.10).

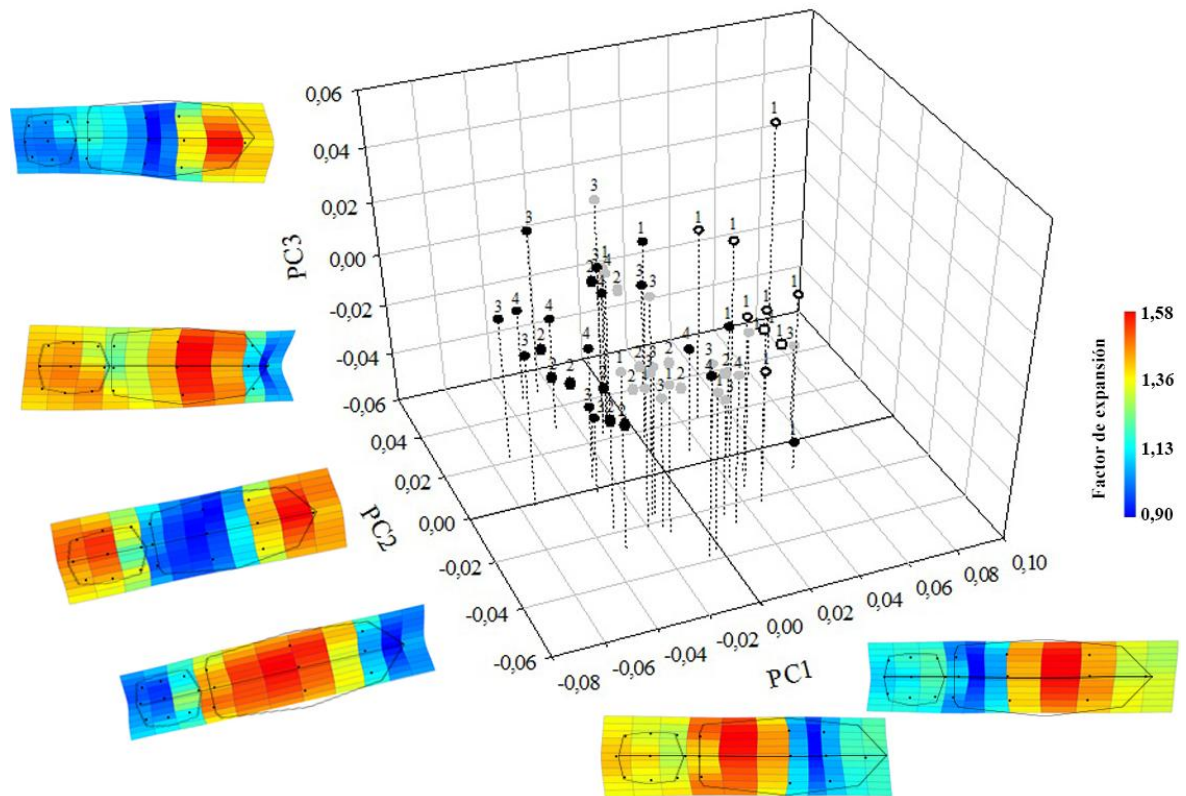


Figura 3.7. Análisis de componentes principales para *landmarks*, ubicados en el dorso del cuerpo de escarabajos pasálidos, en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albidurámícolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300.

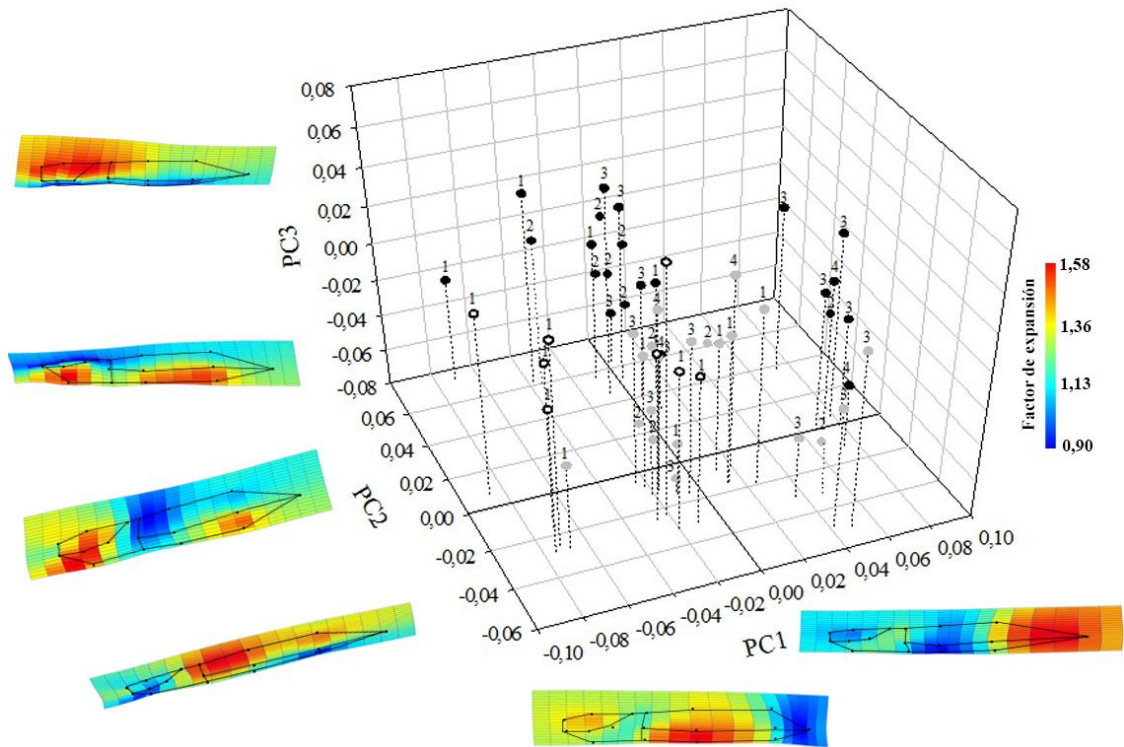


Figura 3.8. Análisis de componentes principales para *landmarks*, ubicados lateralmente en el cuerpo de escarabajos pasálidos, en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramícolos, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300.

3.5. Discusión.

La comunidad de pasálidos del gradiente altitudinal se conformó de tres gremios, delimitados por su reproducción y alimentación en microzonas específicas (albura, duramen y subcorteza). Su distribución, abundancia y riqueza disminuyó al aumentar la altitud de los bosques de roble. Las medidas morfométricas básicas y sus correlaciones, se mostraron dependientes, en su mayoría, de la altitud. Por su parte, las variables morfogeométricas fueron independientes del gradiente, las asociaciones encontradas entre especies obedecieron a la composición gremial de la comunidad (conformación corporal y contorno de protibias) y a características intrínsecas de las especies (conformación de venas alares).

El cambio en las condiciones ambientales debido al incremento en la altitud, genera diversas respuestas por parte de los insectos que obedecen a características de historia de vida específicas (Blanckenhorn 1997, Lomolino 2001).

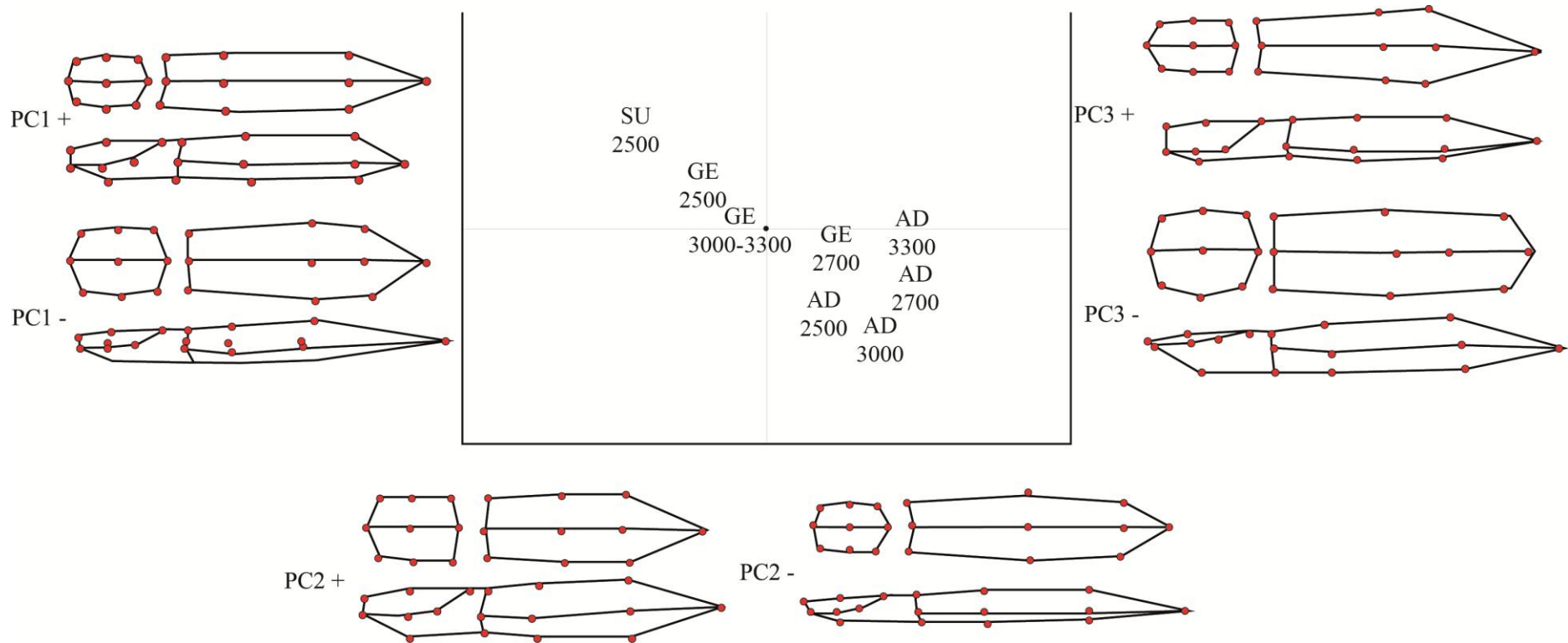


Figura 3.9. Resumen de patrones corporales basados en ubicación de puntos homólogos de la comunidad de Passalidae del PNMRT. AD: albiduramicola, GE: generalista, SU: subcortícola, Altitud: 2500, 2700, 3000, 3300.

Dentro de las respuestas directas, los organismos muestran tendencias en su tamaño corporal, positivas o negativas (Hoodkinson 2005, Chown y Gaston 2010). Las variables morfométricas básicas promedio medidas en este estudio, referentes al tamaño corporal, mostraron un patrón positivo. En este sentido, la longitud y biomasa aumentaron en toda la comunidad al incrementar la altitud. En insectos, el incremento en el tamaño se explica en general por una relación negativa entre la temperatura óptima de desarrollo y el tamaño en ambientes donde el recurso no está limitado (Smith *et al.* 2000, Chown y Klok 2003). A su vez, si este cambio es gradual, se puede deber a una historia de vida univoltina a lo largo del gradiente (Roff 1980, Hoodkinson 2005). Para el caso de los escarabajos pasálidos, el recurso para las especies recolectadas en el punto más alto, no careció de abundancia a pesar de no contar con cualidades óptimas (presencia de troncos de grosor mayor a 3 m y con una etapa de descomposición media) respecto a los demás puntos.

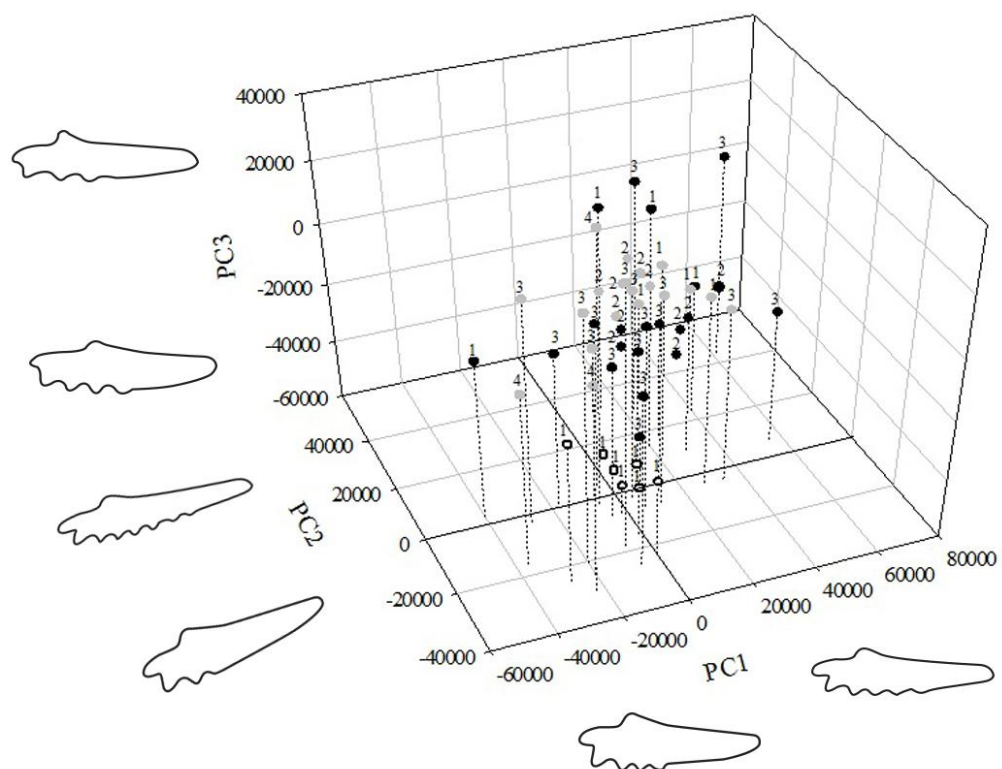


Figura 3.10. Análisis de componentes principales para series de Fourier, de contornos de protibias de escarabajos pasálidos, en un gradiente altitudinal de robleal en el PNMRT. Los círculos negros hacen referencia a organismos albiduramicolas, los grises a generalistas y los círculos vacíos a subcortícolas. Los números corresponden a los puntos altitudinales (1) 2500, (2) 2700, (3) 3000 y (4) 3300.

Se conoce que dentro de Passalidae los ciclos reproductivos pueden ser univoltinos (Reyes-Castillo y Halffter 1984) o polivoltinos (Castillo y Reyes-Castillo 2003), dependiendo de la especie. En este estudio no se obtuvieron datos de los ciclos reproductivos de las especies, sumado a esto, al tratarse de organismos que habitan un espacio diferente al circundante (tronco y microzonas), es posible que los cambios en la temperatura no hayan repercutido drásticamente en la adquisición de energía y posterior incremento de tamaño (de albuduramícolas). En este sentido, es posible que en los robledales de alta montaña, la disminución de competidores saproxilofagos (Amat y Reyes-Castillo 2002) junto a un recurso con estabilidad en su disponibilidad, hayan propiciado un escenario para el incremento de dichas variables. La correlación positiva de ambas mediciones corporales (BW y L), junto a la agregación gremial, pueden dar cuenta de que dichas medidas en un groundplan compartido son similares interespecíficamente (Lobo 1993), con posibles consecuencias de la competencia a nivel intraespecífica (gremial) (Blondel 2003).

La correlación entre las proporciones HW y WL, con respecto a la longitud del cuerpo (L) han sido herramienta descriptiva de la forma de escarabajos pasálidos de América (Lobo y Castillo 1997) y Australia (Johki y Kon 1987). El estudio de Lobo y Castillo (1997) muestra una correlación con tendencia positiva de HW vs. L, con una marcada diferencia entre pasálidos de ambas tribus de la subfamilia Passalinae, Passalini y Proculini, donde los últimos presentan una mayor proporción de HW. En la comunidad de escarabajos pasálidos del gradiente altitudinal de robledal no se observó dicha segregación de tribus, en cambio, se dio un patrón de correlación negativa con agregación de especies de puntos de elevación específicos. En las especies *P. irregularis* (generalista), *P. curtus*, *P. gibbosus* y *P. quyefutynsuca* (albuduramícolas) se observó una correlación uniforme respecto a los puntos altitudinales extremos (2500 y 3300 msnm). En el caso de W/L vs. L, se identificaron agrupaciones similares de acuerdo a los límites de elevación en el gradiente; contrario a lo reportado por Johki y Kon (1987) y Lobo y Castillo (1997), se encontró una correlación positiva. Las diferencias entre el grosor y las medidas referentes a la forma corporal, las cuales son evidentes en los grupos taxonómicos más altos dentro de Passalidae (Reyes-Castillo y Halffter 1984), probablemente obedecieron a cambios altitudinales; estos se consideran como factores históricos moldeadores de la estructura de la comunidad de pasálidos andinos de alta montaña (Amat y Reyes-Castillo 2002). Si bien la diversidad morfológica de Passalidae

se considera homogénea, basada en patrones morfométricos similares, se debe tener en cuenta que el carácter de las medidas lineales que han determinado la modelación del groundplan específico pueden ser influenciadas por factores históricos locales; a su vez, dicha variación pueden dar cuenta de respuestas ecológicas relacionadas con la incorporación de energía a partir del recurso alimento (Horgan 2005, Chown y Gaston 2010).

Los escarabajos pasálidos poseen características comportamentales y evolutivas únicas dentro de los insectos. Habitan, se alimentan y realizan la totalidad del ciclo de vida al interior del tronco en descomposición, allí se establecen como grupos familiares compuestos por una pareja bisexual fundadora y su correspondiente descendencia (Reyes-Castillo 1970). Las características internas del tronco, hacen de este un ambiente donde el ingreso de luz es escaso, debido a esto y al carácter subsocial de sus poblaciones, los pasálidos han desarrollado eficaces sistemas sonoros de comunicación (Reyes-Castillo y Halffter 1984). Adultos y larvas se comunican por medio de sonidos estridulantes, en los primeros se generan a través de la frotación de microvellosidades ubicadas en el sexto esternito abdominal, contra microespinas presentes en el área de la articulación apical del envés de las alas anteriores (Reyes-Castillo y Jarman 1983); en larvas se producen por el roce de la tercer pata atrofiada contra microestrias situadas en el segundo segmento abdominal (Reyes-Castillo y Jarman 1980).

En este contexto, dentro de Passalidae, las alas membranosas cumplen funciones de movimiento y de comunicación. El desarrollo de estas estructuras y su polimorfismo, han sido referentes importantes de la evolución de la familia (Reyes-Castillo y Jarman 1983, Boucher 2005). En algunos casos, principalmente en pasálidos albuduramícolas, los organismos presentan alas atrofiadas parcial (hemibraquipterismo) o totalmente (braquipterismo), donde se modifica gradual o definitivamente la capacidad de vuelo por un órgano estridulatorio (Reyes-Castillo 1970, Schuster y Schuster 1971, Boucher 2005). La configuración de puntos homólogos situados en las venas alares de pasálidos del presente estudio, se ajustó a organismos macropteros (capacidad total de vuelo) y una especie hemibraquiptera (*P. curtus*). En ésta especie, se observó un desplazamiento de *landmarks* ubicados en la zona radial posterior del ala debido a la reducción en tamaño de dicha área. Es posible que la modificación de esta estructura, haya incrementado la efectividad de comunicación al interior del tronco (mayor área de contacto de microespinas alares), permitiéndole a *P. curtus* un aprovechamiento selectivo de albura

y duramen para reproducción y alimentación. El hecho de que esta especie se encontró en todo el gradiente altitudinal, puede indicar que no ha perdido del todo su habilidad de vuelo. La variación morfológica alar de *P. curtus*, pudo darse en respuesta a presiones selectivas específicas, posiblemente explicadas por el aislamiento altitudinal o una insularización secundaria (Boucher 2005). Dentro de los pasálidos con la configuración de puntos homólogos acorde a alas desarrolladas, se observaron agrupaciones a nivel gremial. Las diferencias se basaron en pequeñas modificaciones en las venas ubicadas en la zona anterior de las alas, subcortícolas y generalistas exhibieron un mayor factor de expansión en el área específica. A nivel funcional, es posible que el presentar alas desarrolladas haya influido en la capacidad de explotación de la subcorteza, microzona que se caracteriza por su carácter efímero (Reyes-Castillo y Halffer 1984). Esta característica permite una mayor distribución y búsqueda de troncos (Ranius 2006, Jackson *et al.* 2009) (subcortícolas a 2500 msnm), y a su vez un movimiento eficiente a lo largo del gradiente (generalistas 2500-3300 msnm).

En el presente estudio, se considera a los puntos homólogos situados dorso-lateralmente en el cuerpo de pasálidos y el contorno de sus protibias como marcadores morfológicos eficientes para la delimitación cuantitativa de gremios, dichas mediciones mostraron ser independientes de factores altitudinales. La palpable homogeneidad morfológica en los niveles taxonómicos altos (subfamilias) dentro de Passalidae y su convergencia geográfica se ha tomado como reciente en la historia evolutiva, la cual obedece posiblemente a una adaptación ecológica generalizada (Reyes-Castillo 1970, Lobo y Castillo 1997). A pesar de esto, en niveles taxonómicos más bajos pueden existir cambios en su morfología relacionados con el aprovechamiento diferencial del recurso, que dan cuenta de la diversidad funcional dentro de la familia. No obstante, para poder abordar estas pequeñas variaciones, se debe contar con herramientas eficientes que brinden información precisa y comparable. Es por esto que en el presente estudio, y por primera vez en escarabajos pasálidos, se trabajó con análisis morfo-geométricos que permiten esclarecer cambios en formas biológicas desde un enfoque matemático (Bookstein 1991); dichos instrumentos han sido eficaces para aproximarse a respuestas de preguntas evolutivas, funcionales y ecomorfológicas (Kaliontzopoulou *et al.* 2010, Laffont *et al.* 2010, Goncalves *et al.* 2011). En este sentido, el análisis morfo-geométrico arrojó tendencias claras de especies de pasálidos relacionadas por su patrón corporal con respecto a la explotación similar del recurso espacio y alimento (gremios). En detalle,

organismos subcortícolos obedecen a formas aplanadas dorso-lateralmente con la mayor información alojada en el pronoto, húmero, élitros, prosterno y abdomen. Por su parte, los *landmarks* ubicados en el cuerpo de pasálidos albuduramícolos, describieron formas cóncavas con la mayor expansión albergada en el pronoto. Anterior a este estudio, la información de pasálidos asociados a dichas microzonas se basaba en cuerpos estrechos o anchos a nivel dorso ventral (Reyes-Castillo 1970, Schuster 1978, Reyes-Castillo y Halffer 1984, Lobo y Castillo 1997, Castillo y Reyes-Castillo 2003); los nuevos datos soportan una definición morfológica más integral de ambos gremios. Adicionalmente, es de destacar la heterogeneidad de formas dentro de *P. irregularis*, única especie con tendencias mixtas de alimentación y ocupación de espacio. A pesar de exhibir una forma similar a *Passalus* sp1, al matematizar la morfología general de esta especie generalista, comparte características de ambos gremios especialistas. Es posible que este patrón corporal presente ventajas al explotar las diversas microzonas del tronco en descomposición, lo suficiente cóncavo para desenvolverse en la albura y el duramen, lo suficientemente aplanado para la subcorteza. Debido a esto, es factible que el tiempo de permanencia y reproducción de esta especie generalista en determinada microzona, sea mediada por la presencia de otros pasálidos con un mayor grado de especialización.

La madera en descomposición se caracteriza por tener una menor consistencia sólida respecto a un tronco de un árbol en pie, a pesar de esto, el acceso al interior de los troncos caídos representa un proceso complejo para los Passalidae. En respuesta a esto, los escarabajos pasálidos exhiben mandíbulas altamente esclerotizadas con una fuerza muscular suficiente para remover la corteza y la madera del interior del tronco (Jarman y Reyes-Castillo 1981, 1985). Estas adaptaciones han permitido la elaboración de túneles y galerías dentro de los troncos, y a su vez, han posibilitado la alimentación de adultos, quienes roen la madera y extraen trozos pequeños de madera; estos fragmentos adicionalmente alimentan a los estados larvales. Los autores señalan la acción conjunta de patas delanteras y de movimientos oscilatorios de la cabeza (cuernos) en el proceso de fragmentación de la madera. En este contexto, las protibias constituyen estructuras que potencialmente influyen en dicha acción. Los análisis de series de Fourier, arrojaron claras agrupaciones de los contornos de éstas estructuras que obedecieron a la composición de gremios. Las protibias de pasálidos subcortícolos exhibieron contornos con pocas dentaciones agudas, ubicadas en la parte apical, con un grosor mayor en dicha área con respecto al total de la tibia. Albuduramícolos, por su parte, exhibieron tibias con

un ancho uniforme, con múltiples denticiones agudas espaciadas entre sí; pasálidos generalistas presentaron denticiones variables en número, con más espacio entre sí y con un ensanchamiento gradual hacia su ápice. Es factible que la forma diferencial de esta estructura esté relacionada con un mejor manejo del recurso en las microzonas específicas. Las pocas denticiones zonificadas en el área más ancha de las protibias de escarabajos subcortícolas pueden actuar ejerciendo presiones opuestas para desplazar la corteza y generar un espacio en la interfaz con el tronco. Por el contrario, tibias con ancho fijo y mayor cantidad de denticiones agudas, pueden actuar como agarre al interior de la madera, y al mismo tiempo, fragmentarla.

Lograr caracterizar unidades funcionales, permite aproximarse a la estructura real de las comunidades y por consiguiente su aporte al sistema y la posible delimitación de las dimensiones de los nichos (Hubbel 2005, Gamfeldt *et al.* 2008). A partir de esto, es posible abordar las diferentes repuestas ecológicas por medio de fisiología, morfología, tamaño, tasas metabólicas y biomecánica, entre otros (Loreau 1998, Biewener 2003, Van Regenmortel 2004, Hill *et al.* 2008). En este sentido, se deben identificar variables medibles y comparables entre las comunidades; es necesario esclarecer el enfoque funcional a tratar (grupos funcionales o gremios), determinar aspectos centrales (estrategias de explotación del recurso), aspectos secundarios (morfometría lineal) y probar el enfoque funcional abordado (comparaciones morfogeométricas) (Blaum *et al.* 2011). En síntesis, la exploración de los aspectos funcionales de Passalidae, argumentan la acción diferencial de su comunidad en la degradación de la madera. Abordar el estudio de estos escarabajos saproxilófagos a partir de unidades funcionales claras, concede herramientas para entender la importancia de su diversidad y sus aportes ecosistémicos. Dadas sus características, los escarabajos pasálidos constituyen un grupo de estudio con una relación positiva de costo-beneficio.

3.6. Literatura citada.

AMAT, G.D., Y P. REYES-CASTILLO. 2002. Los Coleoptera Passalidae de Colombia. En: Costa, C.; Vanin, S. y J. Lobo (eds.). 2002. Pribes 2002: Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática. Monografías Tercer Milenio. Vol. 2, p. 139-151. SEA, España.

BIEWENER, A.A. 2003. Animal Locomotion. Oxford University Press, Oxford, UK.

BLANCKENHORN, W. U. 1997. Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia* 109:342–352.

BLAUM, N., E. MOSNER, M. SHWAGER, Y F. JELTSCH. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* DOI: 10.1007/s10531-011-9995-1.

BLONDEL, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *OIKOS* 100: 223-231.

BOOKSTEIN, F.L. 1991. Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology. Cambridge University Press.

BOUCHER, S. 1991. Les Passalides de l' archipel du Vanuatu. Remarques faunistiques et biogéographiques; comparaison avec la Nouvelle-Calédonie (Coleoptera: Passalidae). *Annales de la Société entomologique de France* (n.s) 27(1): 361-374.

BOUCHER, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coleoptérés Passalidae (Scarabaeoidea). *International Journal of Entomology* 41(3-4): 239-604.

CARDINALE, J., D. SRIVASTAVA, J. EMETT DUFFY, J.P. WRIGHT, A.L. DOWNING, M. SANKARAN Y C. JOUSEAU. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.

CASTILLO, M.L Y M.A. MORÓN. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de passálidos (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 84:35-44.

CASTILLO, M.L. Y J.M. LOBO. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:1257-1269.

CASTILLO, M.L. Y P. REYES-CASTILLO. 2003. Los Passalidae: coleópteros degradadores de troncos de árboles muertos. En. Álvarez-Sánchez J. y Naranjo García E. (eds.). 2003. *Ecología del Suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 237-262.

CHOWN, S. L. Y C.J. KLOK. 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* 26:445–455.

CHOWN, S.L. Y K.J. GASTON. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews* 85:139-169.

DRYDEN, I.L. Y K.V. MARDIA. 1998. *Statistical Shape Analysis*. Wiley.

FEDORENKO, D. 2009. Evolution of the beetle hind wing, with special reference to folding (Insecta, Coleoptera). Pensoft (eds), Sofia, Bulgaria.

FONSECA, C.R.V. 1988. Contribucao ao conhecimento da bionomía de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *Passalus latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica* 18(1-2): 197-222.

GAMFELDT L, H. HILLEBRAND Y P.R. JONSSON. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89:1223–1231

GONCALVES, R., J. B.C. FERREIRA, A.F. ROSA, M. E. BAR Y C. GALVAO. 2011. Geometric morphometrics and ecological niche modelling for delimitation near-sibling triatome species. *Medical and Veterinary Entomology* 25:84-93.

GOODALL, C.R. 1995. Procrustes method in the statistical analysis of shape revisited. *Proceedings in Current Issues in a Statistical Analysis of Shape*. Eds: K. V. MARDIA Y C. A. GILL, pp. 18–39. Leeds University Press, Leeds.

HILL, R.W., G.A. WYSE Y M. ANDERSON (2008) *Animal Physiology*, Segunda Edición. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

HOODKINSON, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevational gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80:289-513, DOI: 10.1017/S1464793105006767.

HORGAN, F.G. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slope of the Peruvian Andes. *Forest Ecological Management* 216: 117-133.

HUBBEL, S. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.

IRSHIK, D., C. FOX, K. THOMPSON, A. KNAPP, L. BAKER Y J. MEYER. 2013. Functional ecology: integrative research in the modern age of ecology. *Functional Ecology* 27:1-4.

IWATA, H. Y Y.UKAI. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93:384-385.

JACKSON, H.B., K. BAUM Y J. CRONIN. 2012. From logs to landscapes: determining the scale of ecological processes affecting the incidence of a saproxylic beetle. *Ecological Entomology* 37:233-243.

JACKSON, H.B., K. BAUM, T. ROBERT Y J. CRONIN. 2009. Habitat-specific movement and edge-mediated behavior of the saproxylic insect *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Environmental Entomology* 38(5):1411-1422.

JOHKI, Y Y M. KON. 1987. Morpho-ecological analysis on the relationship between hábitat and body shape in adult Passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University (Ser. Biol)* 12(2):119-128.

KALIONTZOPOULOU, A., M.A. CARRETERO Y G.A. LLORENTE. Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 23:1234-1244.

- KATTAN, G.H., C. MURCIA Y A. GALINDO-CARDONA. 2010. An evaluation of bess beetles (Passalidae) and their resource base in a restored Andean forest. *Tropical Conservation Science* 3(3):334-343.
- KLINGENBERG, C.P., V. DEBAT Y D. ROFF. 2010. Quantitative genetics of shape in cricket wings: developmental integration in a functional structure. *Evolution* 64-10: 2935–2951.
- KON, M. Y A. JOHKI. 1987. A new type of microhabitat, the interface between the log and the ground, observed in the passalid beetle of Borneo *Taeniocerus bicanthatus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Ethology* 5:197-198.
- LAFFONT, R., C. FIRMANT, P. ALIBERT, B. DAVID, S. MONTUIRE Y T. SAUCEDE. 2010. Biodiversity and evolution in the light of morphometrics: From patterns to processes. *Académie des sciences* 10:133-142.
- LESTREL, P. 1997. *Fourier descriptors and their applications in biology*. Cambridge University. Cambridge. 466 p.
- LOBO, J. M. 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera, Scarabaeidae). *European Journal of Entomology* 90:235-238.
- LOBO, J.M. Y M.L. CASTILLO. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterist Bulletin* 51(2):147-153.
- LOMOLINO, M.V. 2001. Elevation gradients of species density: Historical and perspective views. *Global Ecology and Biogeography* 10(1):3-13.
- LOREAU, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the America* 95:5632-5636.
- MOUZINHO, J.R.C. Y C.R.V DA FONSECA. 1998. Contribucao ao estudo da passalidofauna (Coleoptera: Lamellicornia: Passalidae) em uma área de terra firme de Amazonia central. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 73:19-44.
- MOUZINHO, J.R.C., C.R.V. DA FONSECA Y M.L.L BARBOSA. 2010. The influence of flood pulses on the reproductive strategy of two species of passalid beetle in the fluvial archipelago of Anavilhanas, Amazon, Brasil. *Journal of Natural History* 44(9): 589-600.

- MURCIA, C. Y G. KATTAN. 2001. Recovery of bess beetles key to long-term restoration of Andean forests (Colombia). *Ecological Restoration* 19(4): 254-255.
- RANIUS, T. 2006. Measuring the dispersal of saproxylic insects: a key characteristic for their conservation. *Population Ecology* 48:177-188.
- REYES – CASTILLO, P. Y M. JARMAN. 1985. Mandibular force of adult and larvae Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 12:13-22.
- REYES-CASTILLO, P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22:1-240.
- REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 61:49-72.
- REYES-CASTILLO, P. Y M. JARMAN 1981. Some notes on larval stridulation in neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *The Coleopterist Bulletin* 34: 263-270.
- REYES-CASTILLO, P. Y M. JARMAN 1983. Disturbance sounds of adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): Structural and functional aspects. *Annals of the Entomological Society of America* 76(1):6-22.
- ROFF, D. 1980. Optimising development time in a seasonal environment: the ups and downs of clinal variation. *Oecologia* 45:202–208.
- ROHLF, F.J. Y W.J.ARCHIE. 1984 A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology* 33: 302-317.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- SCHUSTER, J. C. 1975. Comparative behavior, acoustical signals, and ecology of the new world Passalidae (Coleoptera). Ph.D. Tesis, University of Florida, Gainesville. 127 pp.
- SCHUSTER, J. C. Y L. B. SCHUSTER. 1997. The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera) [pp. 260–269]. En: J. C. CHOE Y B. J. CRESPI (Eds). *The*

Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, U. K. 541 pp.

SCHUSTER, J.C. 1978. Biogeographical and ecological limits of new world Passalidae (Coleoptera). The Coleopterist Bulletin 32(1): 21-28.

SCHUSTER, J.C. Y L. SCHUSTER. 1971. Un esbozo de señales auditivas y comportamiento de Passalidae (Coleoptera) del nuevo mundo. Revista Peruana de Entomología 14(2):249-252.

SCHUSTER, J.C. Y L.B. SCHUSTER. 1985. Social behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): cooperative brood care. Florida Entomologist 68(2): 266-272.

SCHUSTER, J.C., E. CANO Y C. CARDONA. 2000. Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 80:197-209.

SMITH, R. J., A. HINES, S. RICHMOND, M. MERRICK, A. DREW Y R, FARGO. 2000. Altitudinal variation in body size and population density of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera: Silphidae). Environmental Entomology 29:290-298.

VALENZUELA-GONZALES, J. Y P. REYES-CASTILLO. 1983. Contribution a l'étude du comportement chez le Passalidae (Col.). Bulletin de la Societé Entomologique du France 88:607-618.

VAN REGENMORTEL, M.H.V. 2004. Reductionism and complexity in molecular biology. EMBO Reports 5:1016–1020.

VILLEMANT, C., G. SIMBOLOTTI Y M, KENIS. 2007. Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. Systematic Entomology 32: 625-634.

3.6.1. Recursos Electrónicos.

HAMMER, O. 2013. PAST: PAleontological STatistics 3.0. Disponible en: <http://folk.uio.no/ohammer/past/index.html>.

RAUUM, R. 2006. DVLR.msi (Dorsal-Ventral-Left-Right fitting) user guide. Disponible en: <http://pages.nycep.org/nmg/programs.html>

ROLHF F. J. 2008. TPSdigit 2.12, Ecology & Evolution. Disponible en:
www.life.bio.sunysb.edu/morph/.

4. Degradación de madera por escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en bosques de roble (*Quercus humboldtii*): estudio experimental y aporte gremial.

Resumen.

Los escarabajos pasálidos, junto a las termitas, son considerados como las comunidades más importantes en los procesos de degradación de troncos caídos en el Neotrópico. Su principal acción se resume en la reducción del tamaño de la madera debido al desmenuzamiento y digestión de este material, la cual es efectuada en los diferentes microhábitats al interior de los troncos. En el presente estudio se cuantificó el consumo de madera de roble, a nivel experimental, por parte de una comunidad de pasálidos compuesta por seis especies pertenecientes a tres gremios. Adicionalmente, se efectuó la medición aproximada del aporte de cada gremio en un gradiente altitudinal. Las tasas de consumo relativo, el consumo total y la eficiencia en la destrucción de madera, calculadas para pasálidos alboduramícolos, mostraron en conjunto los valores más altos. El volumen de las galerías elaboradas por este gremio de Passalidae, mantuvo valores constantes a través del gradiente. El valor individual de consumo más alto, lo presentó la especie generalista *Passalus irregularis*, mientras que el más bajo lo mostró *Passalus* sp1 (subcortícola). Esta última especie presentó el mayor volumen de galerías encontrado en el estudio (2500 msnm). La ocupación de espacio por parte de la comunidad de Passalidae aumentó conforme la altitud incrementó. La información proveniente de la cuantificación de diferentes aspectos de la transformación de la madera y su extrapolación en campo, se traduce en aportes medibles a procesos ecosistémicos relevantes como el reciclaje de nutrientes provenientes de troncos en descomposición. Esto se considera como herramienta importante para el conocimiento de su diversidad funcional y para su conservación.

Palabras clave: descomposición de madera, aporte funcional diferencial, gremios, cuantificación de consumo.

Abstract.

Bess beetles and termites, are considered the most important communities in the wood decay process in Neotropical. Those insects chop and digest wood, resulting in the reduction of wood particles through all microhabitats inside the log. In this study quantification of oak wood consumption was calculated for a Passalidae community integrated by six species and three guilds. Likewise, the contribution of each guild was measured based on an elevation gradient. Relative consumption rates, total consumption and wood destruction efficiency of sapwood/hardwood bess beetle were the highest. Gallery volume of this guild remained constant through elevational gradient. The highest individual consumption rate value was shown by mix-feeder *Passalus irregularis*, whereas the lowest was shown by *Passalus* sp1 (underbark bess beetle). This same species exhibited the higher gallery volume of the study at 2500 m. Occupancy proportion by passalid community increased with altitude. Information from quantification of different aspects involved in wood decomposition and its field extrapolation, gives a measurable contribution of important ecosystem process such as recycling nutrients from dead logs. These characteristics are important tools for understanding their functional diversity and conservation.

Keywords: Wood decomposition, Functional inputs, Guilds, Consumption quantification.

4.1. Introducción.

El proceso de descomposición de troncos caídos es importante en los ecosistemas boscosos debido a la gran cantidad de nutrientes y carbono que los compone (Siitonen 2001, Jhonson *et al.* 2005). Gracias a la acción conjunta de hongos, protozoos, bacterias e invertebrados, los cuales metabolizan directa e indirectamente la madera, dichos nutrientes son incorporados al suelo (Jonsson y Kruys 2001). A medida que el proceso de degradación avanza, incrementa la acumulación de materia orgánica en el suelo, la humedad, la fijación de nitrógeno y el establecimiento de semillas (McFee y Stone 1966, Harmon y Frankly 1989, Sánchez *et al.* 2009). El papel de los coleópteros saproxilófagos en el proceso de transformación de la madera, consiste en fragmentar los tejidos vegetales, por lo que la entrada de agua y otros microorganismos se ve favorecida, al igual que el acceso de aire al interior del tronco (Edwards *et al.* 1970, Ausmus 1977). A su vez, dicha actividad crea una heterogeneidad espacial a nivel de microhábitat y un incremento en la disposición de nutrientes por medio de sus excretas, lo que facilita el establecimiento de raíces de plantas en el tronco (Petal 1978, Maser y Trappe 1984).

Por su parte, los escarabajos pasálidos aceleran el proceso de degradación por medio del desmenuzamiento, masticación y digestión de la madera, de esta forma el tamaño de las moléculas disminuye y la acción de otros microorganismos se facilita (Castillo y Reyes-Castillo 2003). Esta acción es desempeñada en la totalidad del tronco, ya que los Passalidae se reproducen y se alimentan en diferentes microhábitats (subcorteza, albura, duramen y la interfaz suelo-tronco) (Reyes-Castillo 1970, Kon y Johki 1987). Debido a estas características, la cuantificación de sus aportes diferenciales respecto a la capacidad de transformar la madera, constituye una herramienta significativa para comprender la importancia de estos escarabajos en el funcionamiento de los ecosistemas (Castillo y Lobo 1992). Abordar estos aspectos a través de unidades funcionales repercutirá no sólo en el entendimiento de la estructura de su comunidad, sino al mismo tiempo, en la delimitación de su nicho.

4.2. Objetivos.

- Cuantificar los aportes funcionales de los gremios de la comunidad de Passalidae, experimentalmente, en términos de la degradación de la madera (*Quercus humboldtii*).
- Determinar los cambios en la remoción de madera en descomposición (ocupación de galerías) por parte de los gremios de pasálidos con respecto al gradiente altitudinal.

4.3. Metodología.

4.3.1. Área de estudio.

El estudio se realizó en bosques de roble colombiano (*Quercus humboldtii*) de la reserva Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (06° 23'54.9" N 72° 42'58.8" W), ubicada en la ladera occidental de la cordillera oriental, Boyacá, Colombia (Fig. 4.1). Esta área hace parte del corredor ecológico Guantiva-La Rusia-Iguaque, que bosques andinos y páramos ubicados en los departamentos de Boyacá y Santander. Dentro del PNMRT se reconocen sectores de bosque primario, sectores con procesos de restauración ecológica y de sucesión vegetal natural junto con zonas con perturbaciones constantes. La reserva está ubicada entre los 2400 y los 3400 msnm, con una temperatura media anual de 13°C y una humedad relativa de 78%. Los muestreos se llevaron a cabo entre abril de 2012 y agosto de 2013.

4.3.2. Muestreo de pasálidos.

Para determinar el gradiente altitudinal, se ubicaron tres puntos en el interior de un parche de bosque de roble (2500, 2700 y 3000 msnm) y un punto en otro parche contiguo (3300 msnm) (Fig. 4.1). En cada punto se muestrearon 16 troncos efectivos (con presencia de pasálidos) por medio de recorridos de ≈ 1 km lineales horizontales; adicionalmente se efectuó la toma de datos de humedad y temperatura ambiente. Los troncos se cortaron completamente con la ayuda de hachas de 0,6 y 1,3 kg. Se removió por completo cada uno de los estratos del tronco (corteza, subcorteza, albura, duramen e interfaz tronco-suelo), de esta forma se recolectaron progresivamente los pasálidos asociados a cada microzona. Para el caso de los escarabajos pasálidos, la conformación de grupos familiares (reproducción) y su ubicación microzonal dentro del tronco da cuenta de la utilización de un tipo específico de recurso espacial y alimenticio (Reyes-

Castillo 1970). Debido a que se realizó un muestreo destructivo y que este se efectuó en una reserva natural, se optó por capturar un tamaño de muestra medio con el fin de minimizar el impacto sobre la comunidad de pasálidos. Los individuos adultos capturados se preservaron en etanol (70%), larvas y pupas, por su parte, se conservaron en una solución de acetato de etilo (50%) para evitar el deterioro de sus tejidos blandos. Cada espécimen colectado se identificó taxonómicamente a nivel de género usando la clave de Schuster y Cano (2005), adicionalmente, para su determinación específica, se realizaron comparaciones con especímenes de la colección de Passalidae del Instituto de Ciencias Naturales; donde finalmente se depositó el material recolectado.

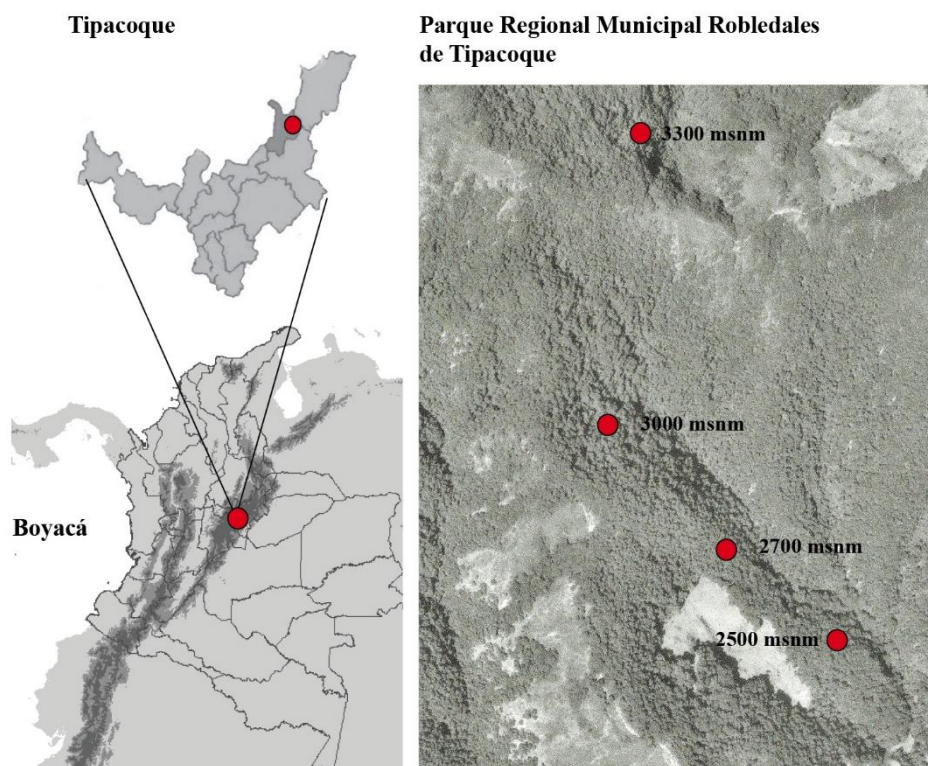


Figura 4.1. Área de estudio y descripción de la vegetación en el gradiente altitudinal de robleal ubicado en el PNMRT.

4.3.3 Ensayos experimentales y aproximación de remoción en campo.

Se dispuso un total de doce lotes de escarabajos, dos por cada especie, compuestos por tres escarabajos adultos en un sustrato compuesto por detritus y madera en descomposición de troncos roble (*Quercus humboldtii*) en estados intermedios de descomposición (≈ 250 g / lote), esta categoría de degradación presenta un mayor espectro de colonización (Jonsell *et al.* 1998, Castillo y Reyes-Castillo 2003). Cada lote

se ubicó en cajas plásticas de 6 L, almacenadas al interior de un espacio cerrado y aislado de la luz. Semanalmente, durante un periodo de doce a 18 meses, se realizaron mediciones de temperatura y humedad relativa con la ayuda de un higrómetro digital y se adicionó agua uniformemente por medio de un aspersor casero. Mensualmente, se pesó cada individuo y la producción de heces de los respectivos lotes utilizando una gramera digital de 100 x 0.01 g. Las heces y el detritus asociado, se retiró gradualmente para evitar realizar mediciones repetidas. Al finalizar el experimento, se pesó la madera restante de cada lote. Los lotes comprendieron a dos especies adicionales recolectadas en la zona de amortiguación del PNMRT, estas fueron *Passalus* (*Neleus*) sp1 y *Popilius fisherii*; *Popilius gibbosus* no se pudo recolectar para cría debido a la escases en campo de sus grupos familiares.

El consumo de madera por insecto se obtuvo a partir de la diferencia entre la cantidad de madera al inicio y al final del experimento: $WC = W_i - W_f$ (Su y La Fage 1984). La tasa relativa de consumo (RCRI) fue expresada por medio del peso del alimento consumido (I), el peso del insecto (BI) y el periodo de alimentación en días (T): $RCRI = I/(BI)(T)$ (Slansky y Scriber 1982, Castillo y Morón 1992). El alimento consumido se calculó teniendo en cuenta la siguiente formula: $I = F + \bar{B}$. Donde la producción relativa de excremento en unidades de tiempo (días), fue expresada por $F = dF/dT$ y la producción de biomasa relativa $\bar{B} = d\bar{B}/dT$. El peso del insecto se calculó por medio del cambio de la biomasa ganada: $BI = B_f + B_i/T$, donde B_f hizo referencia a la biomasa final y B_i a la biomasa inicial. Adicionalmente, se calculó la eficiencia de destrucción de madera, expresada como $EDM = BI + F + I$ (Preiss y Catts 1968, Castillo y Morón 1992). Se realizó una regresión lineal de RCRI con respecto al peso promedio utilizando el software IBM SPSS Statistics 20. Por otra parte, se tomaron medidas de volumen aproximado de los troncos efectivos muestreados y de las galerías habitadas por grupos familiares de escarabajos pasálicos. Éstas consistieron en la medición de la longitud (L) y el ancho (R) de cada unidad, las cuales se utilizaron en la ecuación $V = \pi * (R/2)^2 * L$, correspondiente al cálculo del volumen de un cilindro (forma generalizada de troncos). La proporción de espacio ocupado se calculó de acuerdo a la ecuación $O = (\bar{X}VTG / \bar{X} VTE) * 100$; donde VTG correspondió al volumen total de las galerías de determinado gremio y VTE hizo referencia al volumen total de troncos efectivos muestreados. Las medidas de volumen de galerías se efectuaron solo para las especies recolectadas en el gradiente altitudinal al interior del PNMRT.

4.4. Resultados.

4.4.1 Ensayos de laboratorio.

Se analizó un total de 36 individuos adultos los cuales pesaron 29.12 g, la suma del sustrato dispuesto correspondió a 3015 g de madera de roble en descomposición; aproximadamente el 30% fue procesado por los escarabajos pasálidos (888 g) y un 16% transformó en detritus (510 g) (Anexo G). Los pasálidos albiduramícolos exhibieron en conjunto la mayor tasa de consumo (Fig. 4.2), sin embargo, la especie generalista *Passalus irregularis* mostró el valor más alto entre especies (Tabla 4.1). Por su parte, la eficiencia de procesamiento de madera obedeció la tendencia observada para las tasas de consumo, donde las tres especies de preferencia albiduramícolos mostraron entre 20 y 30 % de efectividad. La mayor supervivencia de los lotes fue de 72 semanas, la menor fue de 44 semanas, correspondientes a un rango de 12 a 18 meses. En dicho espacio temporal, las tasas de consumo no se mantuvieron constantes, se observa un aumento en los meses iniciales seguido de una serie de oscilaciones (Fig. 4.2). La especie *Passalus* sp1, subcortícola, disminuyó su consumo gradualmente hasta la mitad del tiempo, en los últimos dos meses incrementó levemente el uso del recurso. Por su parte los Passalidae generalistas, *P. irregularis* y *Popilius fisherii*, exhibieron una marcada oscilación en los ocho meses iniciales, precedida por un escalonado decrecimiento del consumo relativo.

Tabla 4.1. Degradación de madera experimental de escarabajos pasálidos de robledal en el PNMRT. Los números entre paréntesis corresponden a la desviación estándar EDM: eficiencia en la destrucción de la madera.

| | Peso promedio (gr) | EDM (%) | Consumo madera (gr) | Detritus (gr) |
|---|--------------------|---------|---------------------|---------------|
| Albiduramícolos | | | | |
| <i>Passalus</i> (Petrejus) <i>curtus</i> | 0,89 (0,04) | 18,2 | 88,5 (3,5) | 64 (1,4) |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) <i>quyefutynsuca</i> | 1,05 (0,11) | 20,4 | 123 (9,8) | 69 (2,8) |
| <i>Passalus</i> (Neleus) sp1 | 1,59 (0,27) | 27,4 | 150 (27,6) | 57,5 (2,1) |
| Generalistas | | | | |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) <i>irregularis</i> | 0,49 (0,05) | 6,88 | 75 (14,1) | 25 (2,8) |
| <i>Popilius fisherii</i> | 0,66 (0,08) | 3,29 | 28 (12,1) | 22 (11,3) |
| Subcortícola | | | | |
| <i>Passalus</i> (Pertinax) sp1 | 0,36 (0,09) | 2,89 | 19,5 (9,2) | 14 (4,9) |

Se observaron dos picos de consumo, al comienzo y al finalizar el experimento, por parte de dos especies albudurámícolas; el consumo de *Passalus* (*Neleus*) sp1, exhibió sólo un primer pico, luego de esto descendió gradualmente. Por otro lado, no se identificó una correlación significativa entre el peso de los organismos y su respectiva tasa de consumo ($R= 0.25$; $df= 1$; $p=0.57$), a pesar de esto, se observa una pequeña tendencia de relación positiva (Fig 4.3). Las variables de humedad y temperatura permanecieron estables durante el experimento, sin embargo durante el comienzo se reconocieron cambios abruptos de los valores promedio en los lotes de cría (Fig. 4.4).

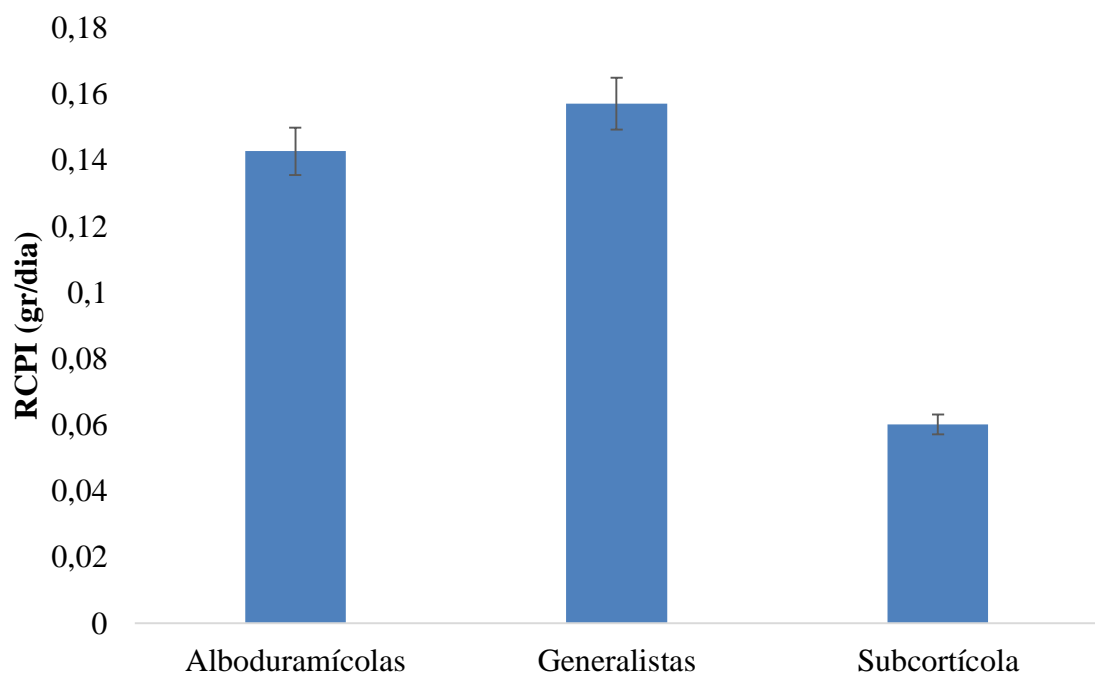


Figura 4.2. Tasa de consumo diario total por parte de los gremios de escarabajos pasálidos de robledal en el PNMRT

4.4.2. Aporte funcional aproximado en campo.

El volumen de galería promedio disminuyó con respecto al incremento en la elevación de los puntos altitudinales. Los mayores valores se observaron a los 3000 msnm, allí el mayor aporte lo realizó *P. irregularis*, especie que elaboró galerías y se alimentó en todas las microzonas al interior del tronco (Anexo H). Similar a dicha tendencia, la única especie con preferencias subcortícolas estrictas, presentó un volumen promedio alto con respecto a *P. irregularis*, quien explotó el microhábitat específico en los puntos altitudinales diferentes a 2500 msnm. El espacio ocupado por galerías elaboradas por Passalidae albudurámícolas mostró valores similares entre puntos altitudinales (Fig. 4.4).

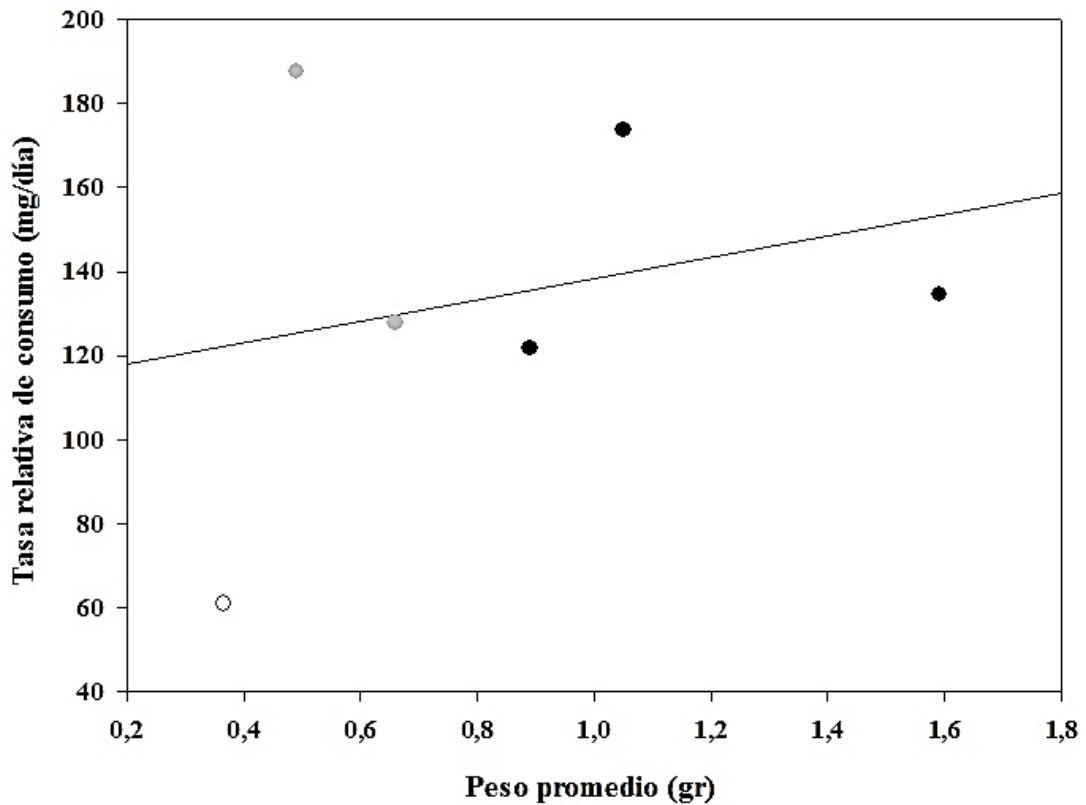


Figura 4.3. Regresión lineal entre tasa de consumo y peso promedio de pasálidos por parte de escarabajos pasálidos de robleal en el PNMRT. Los puntos negros hacen referencia a especies albiduramícolas, los grises corresponden a escarabajos generalistas y los vacíos a subcortícolas.

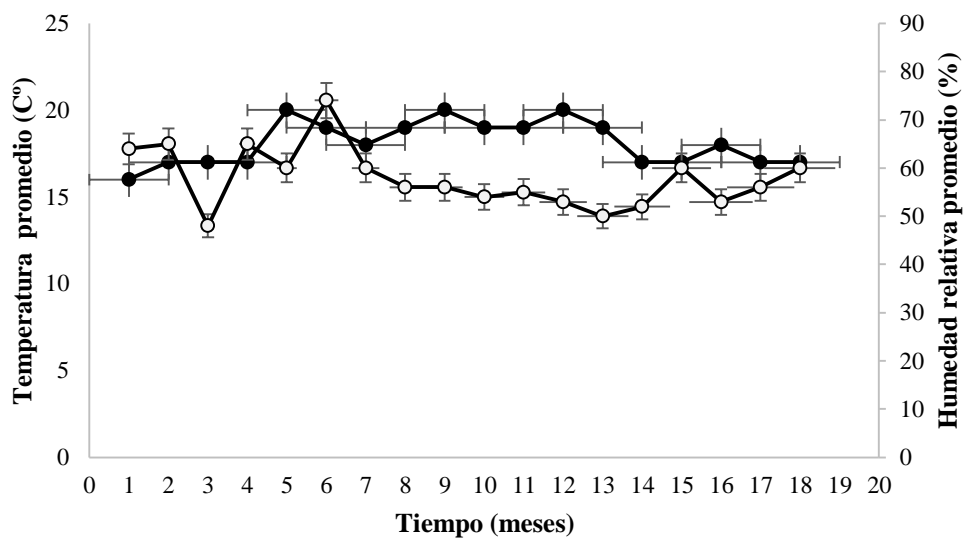


Figura 4.4. Variación de temperatura (puntos negros) y humedad (puntos vacíos) en lotes experimentales de escarabajos pasálidos de robleal en el PNMRT.

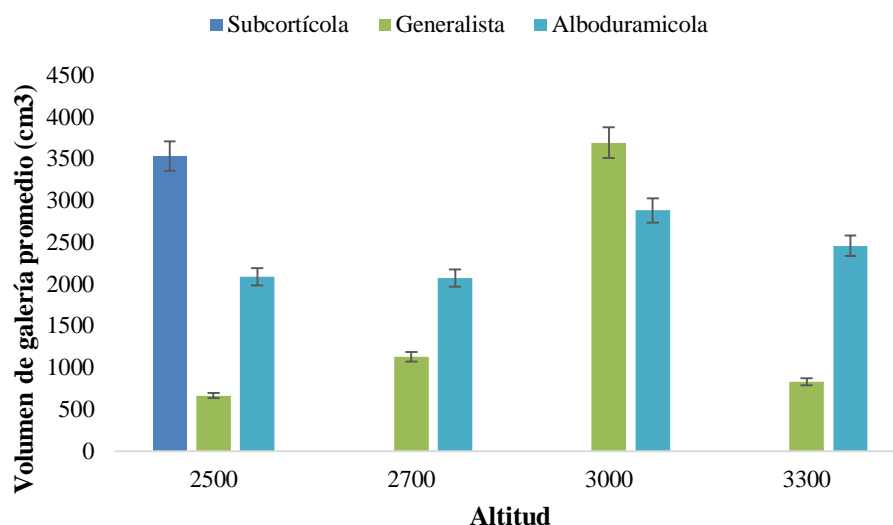


Figura 4.5. Volumen promedio de galerías ocupadas por los gremios de escarabajos pasálidos a lo largo del gradiente altitudinal de robledal en el PNMRT.

5. Discusión.

En los ensayos experimentales de cría de escarabajos pasálidos, se observaron cambios en las tasas relativas de consumo de madera. Dichos cambios obedecieron al tamaño de los escarabajos y el microhábitat en el que se desempeñaron (en campo); de igual forma se observaron variaciones a través del tiempo de duración del experimento. La eficiencia en la destrucción de madera arrojó altos valores para escarabajos albiduramícolos. En las extrapolaciones de consumo de madera en campo, se observaron volúmenes relativamente constantes para albiduramícolos a través del gradiente, mientras que la especie generalista mostró su mayor actividad a los 3000 msnm y la subcortícola a los 2500 msnm. El espacio ocupado por la comunidad de pasálidos, en términos de volumen de sus galerías con respecto al volumen de troncos efectivos, aumentó de acuerdo al incremento de la elevación.

Los troncos en descomposición son elementos importantes en los ecosistemas boscosos (Jonsson y Kruys 2001, Grove 2002), albergan alta diversidad de organismos (Siitonen 2001) y almacenan grandes cantidades de carbono a mediano y largo plazo (Mckensen y Bauhus 1999). Su proceso de descomposición implica la acción conjunta de hongos, microorganismos e invertebrados saproxilófagos, entre otros (Swift 1977, Hanula y Franzreb 1998). A medida que la actividad de degradación avanza, se da la incorporación

de nutrientes al suelo de los bosques, esto ayuda a mantener la cantidad de carbono y materia orgánica en el ecosistema (Tate *et al.* 1993, Harmon 2001). El aporte específico de los insectos saproxilófagos al proceso general se basa en su aceleración y en la facilitación de la acción de otros organismos (Essen *et al.* 1997). Los escarabajos pasálidos, por su parte, disminuyen el tamaño de la madera por la acción de desmenuzamiento, masticación y digestión; esta actividad permite la posterior acción de protozoarios y hongos que desintegran grandes moléculas (Castillo y Morón 1992). A partir de los resultados encontrados, se reconoció una acción metabólica diferencial de los elementos funcionales de la comunidad. Las especies albudurámicas, en condiciones de laboratorio estables, mostraron un mayor consumo diario de madera, junto a una alta eficiencia de destrucción y un significativo consumo total de madera (365.5 g de 3015 g totales). Es posible que esta tendencia de un mayor aprovechamiento del recurso, haya sido influenciada por el tamaño de los escarabajos y su mayor acción mandibular (Reyes y Jarman 1985). Pasálidos con mayores tallas, que se desenvuelven al interior del tronco en descomposición, requieren un mayor espacio para moverse, alimentarse y reproducirse; en respuesta a esto la proporción muscular total y localizada en el área de la cabeza es más alta.

El habitar un microhábitat con mayor estabilidad en tiempo y espacio, implica un mayor gasto energético para su crecimiento, al alcanzar grandes tamaños, y para la acción muscular sectorizada, al alimentarse y desplazarse. Al tener una mayor ingesta de alimento, estos requerimientos pueden ser óptimamente solventados; esto repercute en una mayor actividad de desmenuzamiento de madera y por consiguiente un aporte de detritus significativo. No obstante, al incluir variables propias de su ambiente es posible que la capacidad de remoción de madera encuentre factores reguladores naturales. A nivel experimental, los cambios estocásticos ambientales junto a potenciales interacciones sociales, de competencia y depredación no incidieron en el sistema. Es posible que el efecto de competidores potenciales, tanto otros pasálidos como demás componentes de la comunidad saproxilófaga, junto a la ausencia de un grupo familiar propio, hayan influido el desempeño de Passalidae albudurámicas (Valenzuela y Castillo 1983, Reyes-Castillo y Halffer 1984). De esta forma la mayor parte de la energía consumida se tradujo en transformación directa de la madera. Los constantes valores del volumen de sus galerías encontrados en campo, a través del gradiente, junto a los bajos porcentajes de espacio ocupado pueden dar cuenta del efecto de las

mencionadas variables en su ambiente natural. A pesar de las características de aislamiento propias de los ensayos experimentales llevados a cabo, la oscilación en las tasas de consumo a través del tiempo pueden dar cuenta de que si bien la ausencia de variables reguladoras naturales probablemente influyeron los altos valores de degradación de madera, no se debe dejar de lado un potencial efecto del estrés sobre los lotes.

El microhábitat ubicado en la subcorteza, se caracteriza por ser efímero en el tiempo (Reyes-Castillo y Halffer 1984, Boucher 1991), por lo que las especies que se desempeñan allí exhiben adaptaciones específicas para contrarrestar sus efectos. Dentro éstas, las más relevantes son la forma aplanada de su cuerpo y la mayor capacidad de dispersión (Reyes-Castillo 1970, Lobo y Castillo 1997, Jackson *et al.* 2009). Respecto al procesamiento de madera, Castillo y Morón (1992) reportan una alta tasa de consumo por parte de *Passalus interstitialis*, especie que con hábitos subcortícolas, mostró los mayores valores de consumo con respecto a un total de diez especies (principalmente albudurámícolas). En este sentido, es posible que en respuesta a la corta permanencia de la interfaz entre la corteza y la madera interior, un mayor consumo de alimento por unidad de tiempo constituya una ventaja metabólica para la supervivencia, alimentación y reproducción de pasálidos habitantes de dicha microzona. En contraste, *Passalus* sp1 mostró la tasa de consumo más baja de las seis especies analizadas, no obstante se debe tener en cuenta que el peso de *P. interstitialis*, registrado por los mencionados autores, fue dos veces mayor que el presentado por la especie subcortícola del presente trabajo. Se considera que el efecto de una menor área de corteza disponible durante el experimento afectó tanto la supervivencia como el bajo consumo. Esta comparación se cimienta con el alto volumen de galería observado en campo, uno de los valores más altos calculados durante el estudio altitudinal, junto a una proporción de ocupación del 1% total con respecto a la totalidad de troncos efectivos; ambos datos en el punto altitudinal de los 2500 msnm. En este contexto, se destaca la alta sensibilidad a la disponibilidad de recurso por parte de *Passalus* sp1 debido a su preferencia espacial y alimenticia potencialmente limitada (Hanski 1978, Lawor 1980).

La especie generalista *P. irregularis*, mostró la más alta tasa de consumo en contraste con el bajo volumen de galería encontrado en la mayoría de puntos altitudinales. Es posible que la alta tasa metabólica implique una mayor energía disponible, la cual de acuerdo a su alimentación y ocupación espacial mixtas, permita un mejor

desenvolvimiento a través de los estratos internos del tronco. De acuerdo a esto, es posible que esta especie presente el nicho más amplio con respecto a las especies restantes de la comunidad (Pianka 1974, Smith 1982); en los puntos de superposición con pasálidos especialistas las características de movimiento a nivel de microhábitat y hábitat constituyen un potencial de plasticidad significativo. Lo anterior puede dar cuenta del alto porcentaje de ocupación en robledales ubicados a 3300 msnm, donde su acción de degradación cobra relevancia con respecto a la baja composición funcional, tanto de pasálidos como saproxilófagos, debido a limitaciones ecofisiológicas de alta montaña (Hoodkinson 2005). En estos bosques, el porcentaje de ocupación fue altamente influenciado por las características de los troncos efectivos. Allí el volumen y diámetro promedio fue menor que los demás puntos altitudinales, en este sentido, troncos de mayor tamaño pueden albergar mayor riqueza de organismos saproxilófagos al brindar mayor heterogeneidad de microhábitats (Elton 1966, Kolstrom & Lumatjarvi 2000).

A nivel funcional, las características metabólicas de cada gremio dieron cuenta de que a pesar de que se da una acción de degradación conjunta por parte de la comunidad de pasálidos, el aporte diferencial fue evidente. De igual forma las mediciones experimentales fueron complementadas con extrapolaciones funcionales en campo. En este contexto, el volumen de las galerías elaboradas por los Passalidae expresa una medida potencial de la madera consumida, asimilada y transformada en detritus. Lograr complementar la información ecológica y morfológica de las unidades funcionales, con pruebas de su capacidad de procesamiento del recurso, permite delinear con éxito dichas unidades (Blaum *et al.* 2011). En este sentido, la cuantificación de diferentes aspectos de la transformación de la madera por parte de los escarabajos pasálidos, se traduce en aportes medibles a procesos ecosistémicos relevantes como el reciclaje de nutrientes provenientes de troncos en descomposición. A pesar de que un seguimiento prolongado de dicha actividad proveerá datos de mayor exactitud, la información funcional presentada en este estudio constituye una herramienta palpable para su conservación a partir de sus servicios ambientales. En este caso, en un ecosistema de alta importancia de preservación y aprovechamiento sostenible como es el bosque de roble colombiano (*Quercus humboldtii*).

6. Literatura citada.

AUSMUS, B.S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid populations. En: U. Lohm y T. Persson (eds.). Soil organisms as components of ecosystems. p. 182-190. Swedish Natural Science Research Council Ecological Bulletin 25, Stockholm.

BLAUM, N., E. MOSNER, M. SHWAGER, Y F. JELTSCH. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. Biodiversity and Conservation DOI: 10.1007/s10531-011-9995-1.

BOUCHER, S. 1991. Les Passalides de l' archipel du Vanuatu. Remarques faunistiques et biogéographiques; comparaison avec la Nouvelle-Calédonie (Coleoptera: Passalidae). Annales de la Société entomologique de France (n.s) 27(1): 361-374.

CASTILLO, M.L Y M.A. MORÓN. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de passálidos (Coleoptera: Lamellicornia). Folia Entomológica Mexicana 84:35-44.

CASTILLO, M.L. Y P. REYES-CASTILLO. 2003. Los Passalidae: coleópteros degradadores de troncos de árboles muertos. En. Álvarez-Sánchez J. y Naranjo García E. (eds.). 2003. Ecología del Suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. pp. 237-262.

EDWARDS, C.A., D.E. REICHLER Y D.A. CORSLEY. 1970. The roll of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. En: D.E. Reichle (ed.). 1970. Ecological studies. Analysis and Synthesis, Vol. 1. Springer-Verlag Inc., New York, New York. pp. 147-172.

ELTON, C.S. 1966. The pattern of animal communities. John Wiley y Sons, New York, New York.

ESSEN, P.A., B. EHNSTRÖM, L. ERICSSON Y K. SJÖBERG. 1997. Boreal Forests. Ecological Bulletins 46:16-47.

- GROOVE, S.J. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:1-23.
- HANSKI, I. 1978. Some comments on the measurement of niche metrics. *Ecology* 59:168-174.
- HANULA J.L. Y K. FRANZREB. 1998. Source, distribution and abundance of macroarthropods on the bark of longleaf pine: potential prey of the red-cockaded woodpecker. *Forest Ecological Management* 102:89-102.
- HARMON M.E. 2001. Moving towards a new paradigm for woody detritus management. *Ecological Bulletin* 49:269-78.
- HARMON, M.E. Y J.F. FRANKLIN. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70: 48-59.
- HOODKINSON, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevational gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80:289-513, DOI: 10.1017/S1464793105006767.
- JACKSON, H.B., K. BAUM, T. ROBERT Y J. CRONIN. 2009. Habitat-specific movement and edge-mediated behavior of the saproxylic insect *Odontotaenius disjunctus* (Coleoptera: Pasalidae). *Environmental Entomology* 38(5):1411-1422.
- JHONSON, B.G., N. KRUYYS Y T. RANIUS. 2005. Ecology of species living on dead wood: lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39:289-309.
- JONSELL M, J. WESLIEN Y B. EHNSTROM. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity Conservation*. 7:749-64.
- JONSSON, B.G. Y N. KRUYYS. 2001. Ecology of coarse woody debris in boreal forest: future research directions. *Ecological Bulletins* 49:279-281.
- KOLSTROM M Y J. LUMATJARVI. 2000. Saproxylic beetles on aspen in commercial forests: a simulation approach to species richness. *Forest Ecological Management*. 126:113-20.

- KON, M. Y A. JOHKI. 1987. A new type of microhabitat, the interface between the log and the ground, observed in the passalid beetle of Borneo *Taeniocerus bicanthatus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Ethology* 5:197-198.
- LAWOR, L.R. 1980. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology* 61(2):245-251.
- LOBO, J.M. Y M.L. CASTILLO. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *The Coleopterist Bulletin* 51(2):147-153.
- MACKENSEN J. Y J. BAUHUS. 1999. The decay of coarse woody debris. Canberra, Australia. Australian Greenhouse Office. 41 pp.
- MASER, C.Y J.M. TRAPPE. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. U.S Department of Agriculture. pp.164. Portland.
- MCFEE, W.W. Y E.L. STONE. 1966. The persistence of decaying wood in humus layer of northern forests. *Soil Science Society of America* 30:513-516.
- PETAL, J. 1978. The role of ants in ecosystems. En: M.V. Brian (ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. pp. 293-325. Cambridge University Press, London.
- PIANKA, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71:2141-2145.
- PREISS, F. Y E.P. CATTI. 1968. The mechanical breakdown of hardwood in the laboratory by *Popilius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 41:240-242.
- REYES – CASTILLO, P. Y M. JARMAN. 1985. Mandibular force of adult and larvae Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana (n.s)* 12:13-22.
- REYES-CASTILLO, P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22:1-240.
- REYES-CASTILLO, P. Y G. HALFFTER. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 61:49-72.

- SANCHEZ, E., R. GALLERY Y J.W. DALLING. 2009. Importance of nurse log as a substrate for the regeneration of pioneer tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 25:427-437.
- SIITONEN, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian Boreal forests as an example. *Ecological Bulletin* 49:11-41.
- SLANSKY, F. Y M. SCRIBER. 1982. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects. *Entomological Society of America* 43-55.
- SMITH, E. P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63:1675-1681.
- SU, N.Y. Y J.P. LAFAGE. 1984. Comparison of laboratory methods for estimating wood consumption rates by *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77:125-129.
- SWIFT, M.J. 1977. The ecology of wood decomposition. *Science Progress* 64:175-199.
- TATE K.R., D.J. ROSS, B.J. O'BRIEN Y F.M. KELLIHER. 1993. Carbon storage and turnover, and respiratory activity, in the litter and soil of an old-growth southern beech (*Nothofagus*) forest. *Soil Biology and Biochemistry* 25:1601-12.
- VALENZUELA-GONZALES, J. Y M.L. CASTILLO. 1983. Contribution à l'étude du comportement chez le Passalidae (Col.). *Bulletin de la Société Entomologique du France* 88:607-618.

5. Anexos.

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Adultos | Larvas | | | | | | Galería | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|--------|----|----|--------|---------|------|------------|-----|---------|
| | | | | | | | | | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 2500 | 1 | T | 2 | 20 | 58 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 10 | 3 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 1 | T | 2 | 20 | 58 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 2 | T | 2 | 20 | 57 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 3 | T | 2 | 20 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 8 | 3 | 0 | 2 | 2 | 3 | 0 | Albura | 14 | 68 |
| 2500 | 3 | T | 2 | 20 | 67 | <i>Popilius</i> | <i>gibbosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Cadaver | NT | NT |
| 2500 | 4 | 1 | 2 | 19 | 57 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 4 | 1 | 2 | 19 | 57 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 4 | 1 | 2 | 19 | 57 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 10 | 8 | 3 | 1 | 6 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2700 | 1 | T | 3 | 14 | 89 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 15 | 90 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 14 | 89 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 14 | 80 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 14 | 89 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 13 | 87 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 14 | 89 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | Duramen | 12 | 88 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 13 | 89 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 17 | 6 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 90 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 13 | 89 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | Albura | 14 | 80 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 21 | 3 | 21 | 0 | 0 | 0 | 2 | Subcorteza | 17 | 85 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 13 | 84 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Albura | 12 | 88 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 12 | 89 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 4 | 2 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | Albura | 14 | 89 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 84 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 13 | 90 |

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Larvas | | | | | | Galería | | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|----|----|----|--------|---------|---------|-----------------------|-----|---------|
| | | | | | | | | Adultos | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 84 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 7 | 5 | 2 | 3 | 4 | 1 | 0 | Albura | 14 | 80 |
| 3000 | 1 | T | 2 | 15 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 14 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | Todas | NT | NT |
| 3000 | 1 | T | 2 | 15 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura-Duramen | NT | NT |
| 3000 | 2 | T | 1 | 15 | 75 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza- Albura | NT | NT |
| 3000 | 2 | T | 1 | 15 | 64 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 21 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | Albura | NT | NT |
| 3000 | 3 | T | 2 | 15 | 55 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 16 | 12 | 8 | 7 | 13 | 4 | 5 | Subcorteza | 11 | 68 |
| 3000 | 4 | T | 1 | 13 | 60 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 12 | 3 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | Subcorteza- Albura | 11 | 69 |
| 3000 | 4 | T | 1 | 13 | 60 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 8 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Albura | 11 | 69 |
| 3300 | 1 | 1 | 1 | 12 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | Albura | NT | NT |
| 3300 | 1 | 1 | 1 | 12 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | | Albura | NT | NT |
| 3300 | 2 | 1 | 1 | 13 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 1 | 3 | 0 | 6 | 0 | 0 | Subcorteza | NT | NT |
| 3300 | 2 | 1 | 1 | 13 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 4 | 6 | 2 | 3 | 0 | 2 | 0 | Subcorteza | NT | NT |
| 3300 | 3 | T | 1 | 12 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 4 | 1 | 2 | 0 | 0 | Subcorteza | NT | NT |
| 3300 | 4 | 2 | 1 | 12 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | Albura | NT | NT |
| 3300 | 4 | 2 | 1 | 12 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 1 | 2 | 3 | 17 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2 | 4 | 10 | 5 | 0 | 0 | 0 | Albura | 14 | 71 |
| 2500 | 1 | 2 | 3 | 17 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 3 | 3 | 3 | 0 | 15 | 0 | 0 | Subcorteza | 15 | 71 |

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Larvas | | | | | | Galería | | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|----|----|----|--------|---------|---------|-----------------------|-----|---------|
| | | | | | | | | Adultos | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 2500 | 2 | T | 2 | 17 | 79 | <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 15 | 12 | 5 | 7 | 0 | 1 | 3 | Subcorteza | 15 | 76 |
| 2500 | 2 | T | 2 | 17 | 79 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 0 | 3 | 0 | 7 | 1 | 0 | Albura | 15 | 76 |
| 2500 | 3 | 1 | 3 | 19 | 77 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | Albura | 19 | 75 |
| 2500 | 4 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 5 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | Albura | 16 | 60 |
| 2500 | 4 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Popilius</i> | <i>gibbosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | NT | NT |
| 2700 | 1 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 5 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 13 | 83 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 2 | Subcorteza | 14 | 83 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 12 | 10 | 4 | 2 | 0 | 0 | 1 | Albura | 14 | 80 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 5 | 1 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | Albura | 14 | 80 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 7 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | Duramen | 12 | 90 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 5 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | Duramen | 13 | 90 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 6 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 14 | 81 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 7 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | Duramen | 14 | 87 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 6 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | Duramen | 12 | 93 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 10 | 0 | 4 | 3 | 2 | 0 | 4 | Subcorteza | 14 | 80 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | Albura | 13 | 87 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 6 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 16 | 79 |
| 3000 | 1 | 2 | 2 | 14 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 6 | 5 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | Subcorteza- Albura | 11 | 77 |
| 3000 | 1 | 2 | 2 | 14 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 1 | 0 | 1 | 5 | 0 | 0 | Albura | 11 | 75 |
| 3000 | 2 | T | 1 | 13 | 71 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza- Albura | 12 | 77 |
| 3000 | 3 | 2 | 2 | 14 | 68 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza- Albura | NT | NT |

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Larvas | | | | | | Galería | | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|----|----|----|--------|---------|---------|--------------------------|-----|---------|
| | | | | | | | | Adultos | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 3000 | 3 | 2 | 2 | 14 | 68 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 12 | 70 |
| 3000 | 4 | 1 | 2 | 14 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 12 | 74 |
| 3000 | 4 | 1 | 2 | 14 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 4 | 1 | 2 | 4 | 3 | 0 | Subcorteza-Albura | 12 | 77 |
| 3300 | 1 | 1 | 3 | 12 | 68 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | Albura | 10 | 72 |
| 3300 | 2 | 1 | 2 | 14 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | Albura | 10 | 68 |
| 3300 | 3 | 1 | 3 | 12 | 68 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | Albura | 13 | 71 |
| 3300 | 4 | 1 | 2 | 12 | 68 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 11 | 66 |
| 2500 | 1 | 1 | 2 | 16 | 71 | <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 12 | 9 | 1 | 0 | 6 | 1 | 0 | Subcorteza | 14 | 73 |
| 2500 | 1 | 1 | 2 | 16 | 71 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | Albura | 14 | 77 |
| 2500 | 1 | 1 | 2 | 16 | 71 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 82 |
| 2500 | 2 | 2 | 2 | 17 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 5 | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | Subcorteza | 14 | 78 |
| 2500 | 3 | T | 3 | 15 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 14 | 80 |
| 2500 | 3 | T | 3 | 15 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 85 |
| 2500 | 3 | T | 3 | 15 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | Subcorteza-Albura | 14 | 83 |
| 2500 | 4 | 1 | 2 | 17 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 7 | 0 | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 | Subcorteza- Edafícola | 14 | 83 |
| 2500 | 4 | 1 | 2 | 17 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 90 |
| 2700 | 1 | 3 | 3 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | Subcorteza | 14 | 78 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 13 | 82 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 14 | 88 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | Albura | 14 | 91 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | Duramen | 13 | 89 |

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Larvas | | | | | | | Galería | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|----|----|----|--------|---------|------|-----------------------|-----|---------|
| | | | | | | | | Adultos | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 83 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | Duramen | 13 | 85 |
| 2700 | 1 | 3 | 3 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 7 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 13 | 85 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 13 | 82 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 13 | 83 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 5 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 13 | 87 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 8 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 12 | 90 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 83 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 9 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | Duramen | 12 | 93 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 13 | 82 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 3 | 0 | 1 | 0 | 20 | 0 | 0 | Duramen | 13 | 87 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | Albura | 13 | 78 |
| 2700 | 4 | T | 3 | 14 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | Albura | 13 | 84 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 12 | 87 |
| 2700 | 3 | T | 3 | 13 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 3 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | Subcorteza | 13 | 90 |
| 3000 | 1 | T | 2 | 14 | 93 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 11 | 0 | 1 | 7 | 0 | 3 | 0 | Subcorteza- Albura | 11 | 94 |
| 3000 | 2 | 1 | 3 | 13 | 87 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 13 | 4 | 3 | 4 | 1 | 1 | 0 | Albura | 11 | 88 |
| 3000 | 2 | 1 | 3 | 13 | 87 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | Albura-Edaficola | 11 | 89 |
| 3000 | 3 | 2 | 3 | 14 | 91 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | Subcorteza | 12 | 89 |
| 3000 | 4 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 6 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza- Albura | 12 | 89 |
| 3000 | 4 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Popilius</i> | <i>gibbosus</i> | 12 | 0 | 0 | 1 | 6 | 0 | 1 | Albura | 13 | 86 |
| 3000 | 4 | T | 3 | 14 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 12 | 85 |
| 3300 | 1 | 1 | 2 | 26 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 3 | 1 | 0 | 27 | 0 | 0 | Subcorteza | NT | NT |
| 3300 | 1 | 1 | 2 | 26 | 80 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 15 | 44 |

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Larvas | | | | | | | Galería | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|----|----|----|--------|---------|------|----------------------|-----|---------|
| | | | | | | | | Adultos | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 3300 | 2 | T | 3 | 19 | 59 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 5 | 1 | 1 | 0 | 3 | 1 | Sucorteza- Albura | 11 | 51 |
| 3300 | 2 | T | 3 | 19 | 59 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 11 | 45 |
| 3300 | 3 | T | 3 | 15 | 65 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | Albura | NT | NT |
| 3300 | 4 | T | 2 | 15 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 15 | 72 |
| 3300 | 4 | T | 2 | 15 | 70 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 11 | 72 |
| 2500 | 1 | 1 | 4 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 4 | 7 | 1 | 0 | Duramen | 14 | 82 |
| 2500 | 1 | 1 | 4 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 82 |
| 2500 | 2 | 1 | 2 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 2 | 1 | 2 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | NT | NT |
| 2500 | 3 | 1 | 2 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2500 | 4 | 1 | 2 | 14 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 2700 | 1 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 10 | 4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | Subcorteza | 16 | 80 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 4 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | Albura | 14 | 85 |
| 2700 | 1 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | Albura | 14 | 84 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 16 | 91 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 4 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | Albura | 14 | 87 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 4 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 87 |
| 2700 | 2 | T | 3 | 17 | 78 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | Duramen | 12 | 88 |
| 2700 | 3 | 1 | 3 | 16 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | Duramen | 14 | 93 |
| 2700 | 3 | 1 | 3 | 16 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 7 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 14 | 83 |

Anexo A. Datos base de la comunidad de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Altitud | Tronco | Orden | Categoría Descomp. | Temperatura (°C) | Humedad (%) | Género | Especie | Larvas | | | | | | Galería | | | |
|---------|--------|-------|-----------------------|---------------------|----------------|-----------------|--------------------|---------|----|----|----|--------|---------|---------|------------------------|-----|---------|
| | | | | | | | | Adultos | 1o | 2o | 3o | Huevos | Prepupa | Pupa | Microzona | T°C | Humedad |
| 2700 | 3 | 1 | 3 | 16 | 67 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | Duramen | 13 | 82 |
| 2700 | 3 | 1 | 3 | 16 | 67 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 1 | 8 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | Duramen | 14 | 88 |
| 2700 | 4 | 4 | 3 | 15 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 10 | 2 | 3 | 5 | 14 | 2 | 1 | Albura | 13 | 94 |
| 2700 | 4 | 4 | 3 | 15 | 81 | <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 6 | 0 | 4 | 0 | 0 | 4 | 0 | Duramen | 12 | 91 |
| 2700 | 4 | 4 | 3 | 15 | 81 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | Subcorteza | 15 | 80 |
| 3000 | 1 | T | 3 | 14 | 90 | <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 4 | 24 | 9 | 10 | 36 | 0 | 2 | Albura | 15 | 91 |
| 3000 | 2 | 2 | 2 | 14 | 85 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 4 | 3 | 2 | 5 | 0 | 1 | 0 | Subcorteza | 12 | 90 |
| 3000 | 3 | 2 | 2 | 14 | 90 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 5 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Subcorteza | 14 | 89 |
| 3000 | 3 | 2 | 2 | 14 | 90 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | 14 | 88 |
| 3000 | 4 | 1 | 3 | 14 | 83 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 6 | 0 | 1 | 7 | 0 | 0 | Subcorteza- Edáfica | 13 | 81 |
| 3000 | 4 | 1 | 3 | 14 | 83 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 3000 | 4 | 1 | 3 | 14 | 83 | <i>Popilius</i> | <i>gibbosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Duramen | NT | NT |
| 3300 | 1 | T | 2 | 13 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | Subcorteza-Albura | 15 | 77 |
| 3300 | 1 | T | 2 | 13 | 78 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | NT | NT |
| 3300 | 2 | 1 | 3 | 14 | 75 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 12 | 74 |
| 3300 | 3 | T | 2 | 13 | 77 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 1 | 0 | 2 | 1 | 5 | 0 | 0 | Subcorteza | 13 | 78 |
| 3300 | 3 | T | 2 | 13 | 77 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 6 | 0 | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | Subcorteza | 12 | 79 |
| 3300 | 4 | 1 | 3 | 13 | 84 | <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 4 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | Albura | 13 | 84 |
| 3300 | 4 | 1 | 3 | 13 | 84 | <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Subcorteza | 12 | 84 |

Anexo B. Mediciones morfométricas lineales de Passalidae recolectados en el PNMRT.

| Especie | Gremio | Altitud | L | W | H | H/W | BW | W/L |
|-----------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|-------------|-----------|-------------|
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 2,91 | 1,17 | 0,37 | 0,316239316 | 0,87 | 0,402061856 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 3,11 | 1,26 | 0,5 | 0,396825397 | 0,93 | 0,405144695 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 2,81 | 1,1 | 0,5 | 0,454545455 | 0,85 | 0,391459075 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 2,73 | 1,8 | 0,52 | 0,288888889 | 0,76 | 0,659340659 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 2,64 | 1,06 | 0,58 | 0,547169811 | 0,7 | 0,401515152 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 2,84 | 1,12 | 0,5 | 0,446428571 | 0,83 | 0,394366197 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 2,83 | 1,11 | 0,51 | 0,459459459 | 0,823 | 0,392226148 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 2,8 | 1,11 | 0,53 | 0,477477477 | 0,82 | 0,396428571 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 2,78 | 1,17 | 0,51 | 0,435897436 | 0,8 | 0,420863309 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 2,84 | 1,13 | 0,51 | 0,451327434 | 0,84 | 0,397887324 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 2,89 | 1,03 | 0,5 | 0,485436893 | 0,89 | 0,356401384 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 2,71 | 1,22 | 0,51 | 0,418032787 | 0,88 | 0,450184502 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 3,21 | 1 | 0,6 | 0,6 | 0,89 | 0,31152648 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 2,7 | 1,1 | 0,55 | 0,5 | 0,87 | 0,407407407 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 2,62 | 1 | 0,5 | 0,5 | 0,75 | 0,381679389 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 2,98 | 1,2 | 0,6 | 0,5 | 0,85 | 0,402684564 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3.300 | 2,7 | 0,9 | 0,5 | 0,555555556 | 0,91 | 0,333333333 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3.300 | 2,8 | 0,91 | 0,46 | 0,505494505 | 0,94 | 0,325 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3.300 | 2,96 | 0,87 | 0,48 | 0,551724138 | 0,95 | 0,293918919 |

Anexo B. Mediciones morfométricas lineales de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | L | W | H | H/W | BW | W/L |
|----------------------|---------------|----------------|----------|----------|----------|-------------|-----------|-------------|
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.500 | 2 | 0,5 | 0,4 | 0,8 | 0,25 | 0,25 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.500 | 1,9 | 0,59 | 0,38 | 0,644067797 | 0,21 | 0,310526316 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.500 | 1,92 | 0,58 | 0,4 | 0,689655172 | 0,24 | 0,302083333 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.500 | 2 | 0,6 | 0,45 | 0,75 | 0,27 | 0,3 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.500 | 2,1 | 0,61 | 0,45 | 0,737704918 | 0,28 | 0,29047619 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.500 | 2 | 0,6 | 0,44 | 0,733333333 | 0,25 | 0,3 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.700 | 2,1 | 0,51 | 0,37 | 0,725490196 | 0,25 | 0,242857143 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.700 | 1,9 | 0,57 | 0,35 | 0,614035088 | 0,24 | 0,3 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.700 | 1,9 | 0,55 | 0,38 | 0,690909091 | 0,28 | 0,289473684 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.700 | 2 | 0,5 | 0,4 | 0,8 | 0,26 | 0,25 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2.700 | 2,1 | 0,6 | 0,45 | 0,75 | 0,27 | 0,285714286 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,2 | 0,6 | 0,5 | 0,833333333 | 0,27 | 0,272727273 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,1 | 0,53 | 0,48 | 0,905660377 | 0,29 | 0,252380952 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,22 | 0,6 | 0,4 | 0,666666667 | 0,29 | 0,27027027 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,06 | 0,6 | 0,36 | 0,6 | 0,27 | 0,291262136 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,3 | 0,6 | 0,46 | 0,766666667 | 0,3 | 0,260869565 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,1 | 0,7 | 0,4 | 0,571428571 | 0,29 | 0,333333333 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,08 | 0,63 | 0,4 | 0,634920635 | 0,25 | 0,302884615 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.000 | 2,1 | 0,6 | 0,45 | 0,75 | 0,28 | 0,285714286 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.300 | 2,2 | 0,7 | 0,4 | 0,571428571 | 0,35 | 0,318181818 |

Anexo B. Mediciones morfométricas lineales de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | L | W | H | H/W | BW | W/L |
|----------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|-------------|-----------|-------------|
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.300 | 2,1 | 0,7 | 0,4 | 0,571428571 | 0,26 | 0,333333333 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3.300 | 2,43 | 0,7 | 0,35 | 0,5 | 0,43 | 0,288065844 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.500 | 3,5 | 1,34 | 0,63 | 0,470149254 | 1,29 | 0,382857143 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.500 | 3,1 | 1,1 | 0,6 | 0,545454545 | 0,87 | 0,35483871 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.500 | 3,12 | 0,94 | 0,6 | 0,638297872 | 0,96 | 0,301282051 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.500 | 3,2 | 1,2 | 0,64 | 0,533333333 | 1,07 | 0,375 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.500 | 3,5 | 1,34 | 0,63 | 0,470149254 | 1,29 | 0,382857143 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.700 | 3,5 | 1,1 | 0,69 | 0,627272727 | 1,21 | 0,314285714 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.700 | 3,14 | 1,35 | 0,73 | 0,540740741 | 0,84 | 0,429936306 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.700 | 3,28 | 0,99 | 0,65 | 0,656565657 | 1,17 | 0,301829268 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.700 | 3,21 | 1,21 | 0,74 | 0,611570248 | 0,94 | 0,37694704 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2.700 | 3,22 | 1,05 | 0,75 | 0,714285714 | 1,27 | 0,326086957 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 3.000 | 3,32 | 1,05 | 0,8 | 0,761904762 | 1,1 | 0,31626506 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 3.000 | 3,35 | 1 | 0,77 | 0,77 | 1,21 | 0,298507463 |
| <i>P.gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.500 | 2,55 | 0,89 | 0,5 | 0,561797753 | 0,61 | 0,349019608 |
| <i>P.gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.500 | 2,51 | 0,8 | 0,4 | 0,5 | 0,54 | 0,3187251 |
| <i>P.gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.500 | 2,53 | 0,84 | 0,45 | 0,535714286 | 0,59 | 0,33201581 |
| <i>P.gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.700 | 2,61 | 0,81 | 0,5 | 0,617283951 | 0,61 | 0,310344828 |
| <i>P.gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.700 | 2,54 | 0,8 | 0,51 | 0,6375 | 0,6 | 0,31496063 |
| <i>P.gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.700 | 2,57 | 0,87 | 0,54 | 0,620689655 | 0,57 | 0,338521401 |

Anexo B. Mediciones morfométricas lineales de Passalidae recolectados en el PNMRT. Continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | L | W | H | H/W | BW | W/L |
|---------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|-------------|-----------|-------------|
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.700 | 2,56 | 0,8 | 0,51 | 0,6375 | 0,59 | 0,3125 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 2.700 | 2,58 | 0,82 | 0,53 | 0,646341463 | 0,59 | 0,317829457 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3.000 | 2,63 | 0,8 | 0,52 | 0,65 | 0,63 | 0,30418251 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3.000 | 2,48 | 0,8 | 0,5 | 0,625 | 0,62 | 0,322580645 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3.000 | 2,59 | 0,84 | 0,52 | 0,619047619 | 0,64 | 0,324324324 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3.000 | 2,6 | 0,81 | 0,5 | 0,617283951 | 0,62 | 0,311538462 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3.000 | 2,65 | 0,83 | 0,52 | 0,626506024 | 0,67 | 0,313207547 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,75 | 0,4 | 0,3 | 0,75 | 0,15 | 0,228571429 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,8 | 0,4 | 0,3 | 0,75 | 0,17 | 0,222222222 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,76 | 0,4 | 0,3 | 0,75 | 0,17 | 0,227272727 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,72 | 0,4 | 0,2 | 0,5 | 0,15 | 0,23255814 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,68 | 0,4 | 0,3 | 0,75 | 0,17 | 0,238095238 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,82 | 0,46 | 0,32 | 0,695652174 | 0,16 | 0,252747253 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,68 | 0,42 | 0,31 | 0,738095238 | 0,17 | 0,25 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,68 | 0,4 | 0,35 | 0,875 | 0,13 | 0,238095238 |
| <i>Passalus sp1</i> | Suborticola | 2.500 | 1,71 | 0,43 | 0,33 | 0,76744186 | 0,17 | 0,251461988 |

Anexo C. Landmarks ubicados en alas membranas de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 5.

| Especie | Gremio | Altitud | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 |
|----------------------|----------------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 34400000 | 51900000 | 39400000 | 39400000 | 77600000 | 37000000 | 97400000 | 37200000 | 123400000 | 41300000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 34200000 | 63200000 | 38900000 | 51400000 | 73100000 | 36800000 | 92200000 | 37400000 | 115100000 | 40000000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 35100000 | 58000000 | 36900000 | 47800000 | 73100000 | 37900000 | 96600000 | 37000000 | 101500000 | 40100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 35300000 | 57000000 | 37900000 | 47800000 | 74100000 | 37900000 | 96700000 | 37800000 | 102600000 | 41100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 34200000 | 63200000 | 38900000 | 51400000 | 73100000 | 36800000 | 92200000 | 37400000 | 115100000 | 40000000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 35100000 | 58000000 | 36900000 | 47800000 | 73100000 | 37900000 | 96600000 | 37000000 | 101500000 | 40100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 35200000 | 68000000 | 37800000 | 47700000 | 73900000 | 37900000 | 96500000 | 37000000 | 111500000 | 40000000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 35200000 | 58000000 | 37700000 | 47900000 | 74400000 | 37900000 | 96500000 | 37000000 | 111500000 | 40000000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 35900000 | 56100000 | 37000000 | 49500000 | 76700000 | 37200000 | 88300000 | 37500000 | 112900000 | 41100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 29300000 | 62400000 | 31200000 | 54900000 | 71000000 | 42200000 | 85500000 | 37800000 | 110800000 | 42600000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 27200000 | 59200000 | 27400000 | 50800000 | 62200000 | 37200000 | 82700000 | 34800000 | 98100000 | 35700000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 24700000 | 63800000 | 29000000 | 48600000 | 64900000 | 39500000 | 79600000 | 36900000 | 101500000 | 39800000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 27400000 | 59400000 | 33700000 | 50400000 | 74400000 | 39700000 | 94100000 | 35100000 | 121100000 | 38900000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 34100000 | 50700000 | 39500000 | 39200000 | 77600000 | 37000000 | 97400000 | 37200000 | 123400000 | 41300000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 34100000 | 62200000 | 38700000 | 51400000 | 73100000 | 36800000 | 92200000 | 34300000 | 115100000 | 37000000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 35100000 | 59000000 | 36700000 | 47700000 | 73100000 | 40900000 | 88600000 | 37000000 | 101500000 | 40100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 23300000 | 64400000 | 26800000 | 48800000 | 66800000 | 40000000 | 82900000 | 36200000 | 96300000 | 50100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 31900000 | 70600000 | 33500000 | 56700000 | 76400000 | 40400000 | 91100000 | 36000000 | 114800000 | 40900000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 33400000 | 61800000 | 33700000 | 47600000 | 65900000 | 37600000 | 82000000 | 35300000 | 98800000 | 37200000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 34000000 | 59700000 | 32900000 | 47600000 | 62100000 | 37500000 | 76300000 | 35000000 | 94700000 | 35400000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 32800000 | 56500000 | 32500000 | 49900000 | 64600000 | 39100000 | 83600000 | 33800000 | 94600000 | 37200000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 29400000 | 61200000 | 29300000 | 52600000 | 64000000 | 38400000 | 76700000 | 35300000 | 93400000 | 35600000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 31200000 | 62800000 | 30500000 | 49600000 | 59900000 | 40000000 | 77300000 | 34100000 | 96900000 | 34000000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 33700000 | 66500000 | 42300000 | 53300000 | 61500000 | 37500000 | 76300000 | 34300000 | 93700000 | 34800000 |

Anexo C. Landmarks ubicados en alas membranosas de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 5 al 10, continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | x6 | y6 | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 |
|----------------------|----------------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,5E+08 | 46400000 | 1,64E+08 | 54800000 | 1,68E+08 | 68800000 | 1,46E+08 | 85500000 | 69300000 | 50500000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,42E+08 | 45200000 | 1,56E+08 | 54700000 | 1,76E+08 | 64300000 | 1,46E+08 | 88400000 | 64300000 | 55800000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,48E+08 | 42700000 | 1,6E+08 | 48700000 | 1,74E+08 | 57700000 | 1,46E+08 | 82400000 | 66800000 | 55200000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,49E+08 | 44700000 | 1,66E+08 | 47700000 | 1,76E+08 | 57700000 | 1,46E+08 | 82400000 | 66800000 | 55200000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,42E+08 | 45200000 | 1,56E+08 | 54700000 | 1,76E+08 | 64300000 | 1,46E+08 | 88400000 | 64300000 | 55800000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,48E+08 | 42700000 | 1,6E+08 | 48700000 | 1,74E+08 | 57700000 | 1,46E+08 | 82400000 | 66800000 | 55200000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,5E+08 | 46400000 | 1,64E+08 | 54800000 | 1,68E+08 | 68800000 | 1,46E+08 | 85500000 | 69300000 | 50500000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,5E+08 | 46400000 | 1,64E+08 | 54800000 | 1,68E+08 | 68800000 | 1,46E+08 | 85500000 | 69300000 | 50500000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 1,42E+08 | 43500000 | 1,58E+08 | 50500000 | 1,65E+08 | 63700000 | 1,44E+08 | 84300000 | 64400000 | 55800000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 1,44E+08 | 49900000 | 1,67E+08 | 50800000 | 1,84E+08 | 63400000 | 1,59E+08 | 84600000 | 64000000 | 57100000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 1,28E+08 | 37200000 | 1,52E+08 | 44900000 | 1,82E+08 | 59400000 | 1,2E+08 | 86400000 | 58700000 | 54500000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 1,36E+08 | 38700000 | 1,54E+08 | 43800000 | 1,73E+08 | 48300000 | 1,41E+08 | 80100000 | 55800000 | 56700000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3300 | 1,5E+08 | 39800000 | 1,71E+08 | 46000000 | 1,8E+08 | 50500000 | 1,55E+08 | 81700000 | 67100000 | 54200000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,5E+08 | 46300000 | 1,64E+08 | 54200000 | 1,68E+08 | 68800000 | 1,46E+08 | 85500000 | 69300000 | 50500000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,42E+08 | 45200000 | 1,55E+08 | 54500000 | 1,76E+08 | 64300000 | 1,46E+08 | 88400000 | 64300000 | 55800000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,44E+08 | 42300000 | 1,6E+08 | 48300000 | 1,74E+08 | 57700000 | 1,46E+08 | 82400000 | 66800000 | 55200000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,42E+08 | 36000000 | 1,61E+08 | 41100000 | 1,83E+08 | 50400000 | 1,48E+08 | 83700000 | 60300000 | 55200000 |
| <i>P.curtus</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,51E+08 | 41600000 | 1,67E+08 | 46000000 | 1,81E+08 | 52100000 | 1,55E+08 | 84500000 | 69300000 | 59600000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 1,24E+08 | 37900000 | 1,48E+08 | 41400000 | 1,79E+08 | 54200000 | 1,19E+08 | 81600000 | 62100000 | 53000000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 1,21E+08 | 36500000 | 1,51E+08 | 43600000 | 1,71E+08 | 56500000 | 1,16E+08 | 81000000 | 59600000 | 55200000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 1,22E+08 | 36900000 | 1,47E+08 | 46900000 | 1,72E+08 | 53600000 | 1,17E+08 | 81400000 | 60300000 | 55800000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 1,21E+08 | 36800000 | 1,42E+08 | 43500000 | 1,73E+08 | 53900000 | 1,17E+08 | 84200000 | 59400000 | 54900000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 1,21E+08 | 35900000 | 1,45E+08 | 40600000 | 1,74E+08 | 53700000 | 1,16E+08 | 83200000 | 56400000 | 57800000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2500 | 1,2E+08 | 37300000 | 1,41E+08 | 41900000 | 1,72E+08 | 55100000 | 1,14E+08 | 81700000 | 57200000 | 56800000 |

Anexo C. Landmarks ubicados en alas membranosas de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1al 5, continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | x1 | y1 | x2 | y2 | x2 | y2 | x3 | y3 | x14 | y4 |
|----------------------|----------------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 29800000 | 61200000 | 29300000 | 52600000 | 64000000 | 38500000 | 76700000 | 35300000 | 93400000 | 35600000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 26500000 | 65600000 | 25500000 | 56500000 | 60900000 | 38400000 | 79500000 | 34800000 | 96200000 | 34800000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 24000000 | 64700000 | 32700000 | 47600000 | 62100000 | 37500000 | 76300000 | 35000000 | 94700000 | 35400000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 33600000 | 62100000 | 33700000 | 47700000 | 65700000 | 37600000 | 82300000 | 35300000 | 98800000 | 35200000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 28800000 | 72300000 | 31000000 | 62100000 | 57100000 | 42500000 | 76600000 | 37000000 | 92400000 | 36000000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 29900000 | 67900000 | 32900000 | 55100000 | 63400000 | 41600000 | 82000000 | 36600000 | 103100000 | 36300000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 27100000 | 67600000 | 27700000 | 58400000 | 62400000 | 42600000 | 81800000 | 36000000 | 97900000 | 35900000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 22800000 | 70000000 | 21500000 | 55200000 | 56700000 | 45200000 | 79400000 | 34700000 | 97100000 | 35400000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 22800000 | 69000000 | 21700000 | 58700000 | 55300000 | 41600000 | 75100000 | 36500000 | 93000000 | 35400000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 26500000 | 65600000 | 25500000 | 56500000 | 60900000 | 38400000 | 79500000 | 34800000 | 96200000 | 34800000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 20500000 | 69400000 | 23100000 | 60900000 | 56500000 | 40600000 | 75100000 | 35400000 | 91200000 | 34600000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 16500000 | 68100000 | 16100000 | 56700000 | 57100000 | 36500000 | 75500000 | 34600000 | 93300000 | 35900000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3300 | 27800000 | 60200000 | 29400000 | 49600000 | 37000000 | 64300000 | 81700000 | 34800000 | 102200000 | 36000000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3300 | 21700000 | 67400000 | 23600000 | 51100000 | 56500000 | 40600000 | 76000000 | 34700000 | 97500000 | 35600000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 35900000 | 55500000 | 37800000 | 47000000 | 70400000 | 35600000 | 84900000 | 35000000 | 103500000 | 38100000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 36600000 | 50700000 | 34700000 | 65600000 | 63000000 | 41600000 | 81000000 | 33500000 | 101600000 | 36500000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 36500000 | 62400000 | 36700000 | 48500000 | 66600000 | 39800000 | 82700000 | 35700000 | 101800000 | 37200000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 32600000 | 58300000 | 32900000 | 43900000 | 65700000 | 36900000 | 84900000 | 35600000 | 99300000 | 35700000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2700 | 36500000 | 55700000 | 36700000 | 45600000 | 63700000 | 37600000 | 82600000 | 35300000 | 101600000 | 36400000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2700 | 36500000 | 55500000 | 36700000 | 45600000 | 63800000 | 37400000 | 87600000 | 35900000 | 101900000 | 36700000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 3000 | 25300000 | 65400000 | 25800000 | 57000000 | 65600000 | 39800000 | 84200000 | 36300000 | 106400000 | 35700000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 3000 | 23000000 | 64300000 | 25500000 | 50100000 | 66500000 | 38700000 | 79100000 | 40100000 | 97900000 | 37000000 |

Anexo C. Landmarks ubicados en alas membranosas de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 5 al 10, continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | x6 | y6 | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 |
|----------------------|----------------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 1,21E+08 | 36800000 | 1,42E+08 | 43500000 | 1,73E+08 | 53900000 | 1,17E+08 | 84200000 | 59400000 | 54900000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 1,25E+08 | 35600000 | 1,48E+08 | 38700000 | 1,82E+08 | 51000000 | 1,2E+08 | 83700000 | 57500000 | 58100000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 1,21E+08 | 36500000 | 1,51E+08 | 43600000 | 1,71E+08 | 56500000 | 1,16E+08 | 81000000 | 59600000 | 55200000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 2700 | 1,23E+08 | 37900000 | 1,48E+08 | 41400000 | 1,79E+08 | 54200000 | 1,19E+08 | 81600000 | 62100000 | 53000000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,22E+08 | 35300000 | 1,45E+08 | 38800000 | 1,81E+08 | 47000000 | 1,21E+08 | 84000000 | 55800000 | 63000000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,33E+08 | 38800000 | 1,57E+08 | 43300000 | 1,9E+08 | 55600000 | 1,26E+08 | 86400000 | 61500000 | 57700000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,29E+08 | 35000000 | 1,53E+08 | 38900000 | 1,89E+08 | 55100000 | 1,26E+08 | 85200000 | 59900000 | 61100000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,27E+08 | 37300000 | 1,55E+08 | 40600000 | 1,92E+08 | 58900000 | 1,23E+08 | 88600000 | 56400000 | 59300000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,23E+08 | 35400000 | 1,47E+08 | 40000000 | 1,81E+08 | 53900000 | 1,18E+08 | 84800000 | 54500000 | 60500000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,25E+08 | 35600000 | 1,48E+08 | 38700000 | 1,82E+08 | 51000000 | 1,2E+08 | 83700000 | 57500000 | 58100000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,21E+08 | 35400000 | 1,44E+08 | 39400000 | 1,76E+08 | 52700000 | 1,17E+08 | 84500000 | 54300000 | 58900000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3000 | 1,25E+08 | 36500000 | 1,47E+08 | 38700000 | 1,81E+08 | 47700000 | 1,19E+08 | 88700000 | 51700000 | 59200000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3300 | 1,3E+08 | 39500000 | 1,56E+08 | 45100000 | 1,9E+08 | 66900000 | 1,23E+08 | 88400000 | 58000000 | 55300000 |
| <i>P.irregularis</i> | Generalista | 3300 | 1,27E+08 | 37200000 | 1,53E+08 | 43500000 | 1,9E+08 | 57100000 | 1,2E+08 | 88600000 | 51500000 | 58700000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,32E+08 | 42900000 | 1,49E+08 | 52400000 | 1,75E+08 | 65700000 | 1,22E+08 | 85200000 | 64900000 | 54500000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,32E+08 | 38400000 | 1,5E+08 | 42300000 | 1,82E+08 | 53900000 | 1,25E+08 | 86100000 | 60800000 | 57400000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,31E+08 | 39400000 | 1,51E+08 | 45500000 | 1,81E+08 | 57500000 | 1,23E+08 | 85500000 | 64900000 | 56200000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2500 | 1,29E+08 | 43900000 | 1,49E+08 | 52600000 | 1,75E+08 | 68200000 | 1,18E+08 | 88600000 | 58900000 | 56500000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,32E+08 | 39400000 | 1,51E+08 | 44300000 | 1,82E+08 | 58900000 | 1,25E+08 | 87100000 | 60700000 | 57100000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,31E+08 | 39100000 | 1,51E+08 | 44300000 | 1,82E+08 | 58900000 | 1,25E+08 | 87100000 | 60700000 | 57100000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,37E+08 | 36500000 | 1,58E+08 | 40000000 | 1,92E+08 | 51400000 | 1,33E+08 | 87400000 | 62700000 | 60200000 |
| <i>P.rex</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,32E+08 | 40600000 | 1,55E+08 | 48200000 | 1,83E+08 | 64900000 | 1,24E+08 | 87400000 | 57200000 | 60300000 |

Anexo C. Landmarks ubicados en alas membranas de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1al 5, continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 |
|---------------------|----------------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 1,25E+08 | 38100000 | 1,55E+08 | 39400000 | 1,89E+08 | 55300000 | 1,22E+08 | 85100000 | 56400000 | 59000000 |
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 1,23E+08 | 35300000 | 1,43E+08 | 36500000 | 1,77E+08 | 50500000 | 1,19E+08 | 81000000 | 57800000 | 57800000 |
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 1,21E+08 | 44100000 | 1,43E+08 | 48600000 | 1,74E+08 | 64600000 | 1,15E+08 | 88900000 | 55500000 | 61600000 |
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 1,26E+08 | 38800000 | 1,47E+08 | 44500000 | 1,82E+08 | 65300000 | 1,17E+08 | 83600000 | 57500000 | 55500000 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3000 | 1,29E+08 | 37600000 | 1,57E+08 | 43900000 | 1,91E+08 | 57100000 | 1,25E+08 | 92200000 | 59600000 | 61200000 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,29E+08 | 37700000 | 1,56E+08 | 43000000 | 1,91E+08 | 57800000 | 1,25E+08 | 93110000 | 59600000 | 61800000 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 2700 | 1,28E+08 | 37700000 | 1,55E+08 | 43700000 | 1,9E+08 | 56600000 | 1,26E+08 | 92700000 | 59800000 | 61100000 |

Anexo C. Landmarks ubicados en alas membranas de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 5 al 10, continuación.

| Especie | Gremio | Altitud | x6 | y6 | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 |
|---------------------|----------------|----------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 25800000 | 69500000 | 23100000 | 58100000 | 60000000 | 37000000 | 76900000 | 35600000 | 99700000 | 34700000 |
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 29100000 | 65900000 | 27200000 | 57400000 | 63500000 | 36800000 | 78600000 | 34800000 | 95600000 | 35400000 |
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 28500000 | 66500000 | 28700000 | 57200000 | 61900000 | 41000000 | 77500000 | 40000000 | 94300000 | 40100000 |
| <i>Passalus sp1</i> | Subcorticola | 2500 | 28800000 | 59000000 | 29300000 | 49800000 | 64600000 | 36500000 | 77700000 | 37200000 | 98800000 | 35700000 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 3000 | 24600000 | 69400000 | 24600000 | 58900000 | 63800000 | 37300000 | 77700000 | 36600000 | 94400000 | 34800000 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 2700 | 25000000 | 69300000 | 25000000 | 54900000 | 62900000 | 37700000 | 77500000 | 36000000 | 95100000 | 34800000 |
| <i>P. gibbosus</i> | Alboduramicola | 2700 | 24800000 | 68700000 | 25000000 | 58000000 | 63100000 | 36900000 | 77900000 | 36100000 | 94700000 | 34700000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 6. AD: albiduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas.

| Especie | Altitud | Gremio | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 | x6 | y6 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 39000000 | 58700000 | 41400000 | 37600000 | 54700000 | 34600000 | 69100000 | 36900000 | 80100000 | 37200000 | 114900000 | 33700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 38600000 | 53100000 | 41400000 | 31600000 | 54600000 | 29200000 | 68500000 | 31500000 | 77200000 | 31900000 | 116700000 | 26700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 38900000 | 49300000 | 42300000 | 27700000 | 54800000 | 26000000 | 68700000 | 28100000 | 79700000 | 27300000 | 118500000 | 22700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38700000 | 57300000 | 45300000 | 38400000 | 56600000 | 34900000 | 70000000 | 37300000 | 79500000 | 40500000 | 111800000 | 34500000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38600000 | 57100000 | 44600000 | 36200000 | 58600000 | 33100000 | 71100000 | 36200000 | 82900000 | 38400000 | 116500000 | 34200000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38700000 | 47800000 | 43000000 | 28900000 | 56800000 | 26400000 | 70700000 | 30100000 | 79500000 | 27600000 | 119300000 | 22400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38900000 | 49300000 | 42300000 | 27700000 | 54800000 | 26000000 | 68700000 | 28100000 | 79700000 | 27300000 | 118500000 | 22700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38700000 | 57800000 | 42000000 | 28800000 | 57800000 | 26400000 | 71000000 | 32100000 | 79000000 | 37600000 | 119100000 | 22400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 39000000 | 55700000 | 41900000 | 39100000 | 53400000 | 36400000 | 64100000 | 38000000 | 74200000 | 38400000 | 111800000 | 34100000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 38700000 | 57300000 | 45300000 | 38400000 | 56600000 | 34900000 | 70000000 | 37300000 | 79500000 | 40500000 | 111800000 | 34500000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 38500000 | 55800000 | 42900000 | 36500000 | 53100000 | 34000000 | 67100000 | 35400000 | 79600000 | 37600000 | 114300000 | 34400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 39000000 | 58700000 | 41300000 | 37600000 | 54700000 | 34600000 | 69100000 | 36900000 | 80100000 | 37200000 | 114900000 | 33700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 38600000 | 57100000 | 44600000 | 36200000 | 58600000 | 33100000 | 71100000 | 36200000 | 82900000 | 38400000 | 116500000 | 34200000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 38600000 | 53100000 | 41400000 | 31600000 | 54600000 | 29200000 | 68500000 | 31500000 | 77200000 | 31900000 | 116700000 | 26700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 38200000 | 53500000 | 39300000 | 34500000 | 53000000 | 29900000 | 66400000 | 31600000 | 78300000 | 32400000 | 115500000 | 25900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 38700000 | 54300000 | 44200000 | 35200000 | 56700000 | 32400000 | 69700000 | 34400000 | 79200000 | 33100000 | 113100000 | 27900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 38700000 | 47800000 | 43000000 | 28900000 | 56800000 | 26400000 | 70700000 | 30100000 | 79500000 | 27600000 | 119300000 | 22400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 38900000 | 49300000 | 42300000 | 27700000 | 54800000 | 26000000 | 68700000 | 28100000 | 79700000 | 27300000 | 118500000 | 22700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 39100000 | 50900000 | 40200000 | 32700000 | 52600000 | 29300000 | 65900000 | 30400000 | 74100000 | 31200000 | 113100000 | 26100000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 7 al 13. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 | x11 | y11 | x12 | y12 | x13 | y13 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,41E+08 | 35000000 | 1,62E+08 | 58700000 | 1,38E+08 | 80400000 | 1,14E+08 | 81900000 | 79600000 | 77100000 | 70800000 | 77900000 | 56400000 | 80300000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,4E+08 | 27700000 | 1,62E+08 | 53500000 | 1,38E+08 | 77800000 | 1,16E+08 | 78800000 | 76000000 | 72400000 | 68000000 | 73500000 | 53100000 | 74400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,48E+08 | 26800000 | 1,64E+08 | 51400000 | 1,44E+08 | 74700000 | 1,15E+08 | 75800000 | 78500000 | 69400000 | 67600000 | 71000000 | 54000000 | 71800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,41E+08 | 35300000 | 1,62E+08 | 56900000 | 1,38E+08 | 80800000 | 1,11E+08 | 82400000 | 81400000 | 78400000 | 67200000 | 79800000 | 54800000 | 79800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,43E+08 | 37300000 | 1,62E+08 | 59900000 | 1,39E+08 | 82800000 | 1,14E+08 | 83400000 | 82500000 | 79000000 | 70500000 | 80200000 | 58200000 | 81800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,44E+08 | 25200000 | 1,63E+08 | 48000000 | 1,42E+08 | 72000000 | 1,19E+08 | 74700000 | 79500000 | 69900000 | 66800000 | 68100000 | 53900000 | 69700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,48E+08 | 26800000 | 1,64E+08 | 51400000 | 1,44E+08 | 74700000 | 1,15E+08 | 75800000 | 78500000 | 69400000 | 67600000 | 71000000 | 54000000 | 71800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,44E+08 | 25200000 | 1,63E+08 | 48000000 | 1,42E+08 | 72100000 | 1,19E+08 | 74700000 | 79500000 | 69900000 | 66800000 | 68100000 | 53900000 | 69700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,41E+08 | 34400000 | 1,62E+08 | 58000000 | 1,39E+08 | 79400000 | 1,11E+08 | 81500000 | 72600000 | 75900000 | 63500000 | 74200000 | 51800000 | 73000000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,41E+08 | 35300000 | 1,62E+08 | 56900000 | 1,38E+08 | 80800000 | 1,11E+08 | 82400000 | 80400000 | 78400000 | 67200000 | 79800000 | 54600000 | 79800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,43E+08 | 37400000 | 1,62E+08 | 59700000 | 1,39E+08 | 84300000 | 1,13E+08 | 84400000 | 77700000 | 78000000 | 66800000 | 77100000 | 52600000 | 78700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,41E+08 | 35000000 | 1,62E+08 | 58700000 | 1,38E+08 | 80400000 | 1,14E+08 | 81900000 | 79600000 | 77100000 | 70800000 | 77900000 | 56400000 | 80300000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,43E+08 | 37300000 | 1,62E+08 | 59900000 | 1,39E+08 | 82800000 | 1,14E+08 | 83400000 | 82500000 | 79000000 | 70500000 | 80200000 | 58200000 | 81800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,4E+08 | 27700000 | 1,62E+08 | 53500000 | 1,38E+08 | 77800000 | 1,16E+08 | 78800000 | 76000000 | 72400000 | 68000000 | 73500000 | 53100000 | 74400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,46E+08 | 29600000 | 1,62E+08 | 51000000 | 1,44E+08 | 74000000 | 1,16E+08 | 76700000 | 79500000 | 72400000 | 69900000 | 73400000 | 54800000 | 75600000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,38E+08 | 27500000 | 1,63E+08 | 51700000 | 1,36E+08 | 77900000 | 1,13E+08 | 78200000 | 80100000 | 74700000 | 68400000 | 75600000 | 55600000 | 77900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,44E+08 | 25200000 | 1,63E+08 | 48000000 | 1,42E+08 | 72000000 | 1,19E+08 | 74700000 | 79500000 | 69900000 | 66800000 | 68100000 | 53900000 | 69700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,48E+08 | 26800000 | 1,64E+08 | 51400000 | 1,44E+08 | 74700000 | 1,15E+08 | 75800000 | 78500000 | 69400000 | 67600000 | 71000000 | 54000000 | 71800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,42E+08 | 28500000 | 1,62E+08 | 50600000 | 1,41E+08 | 71900000 | 1,14E+08 | 73800000 | 74800000 | 69800000 | 65100000 | 70500000 | 52000000 | 71000000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 14 al 19. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcortícolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x14 | y14 | x15 | y15 | x16 | y16 | x17 | y17 | x18 | y18 | x19 | y19 |
|----------------------|---------|--------|----------|----------|-------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 42600000 | 77800000 | 6E+07 | 59100000 | 73200000 | 58500000 | 78700000 | 58500000 | 113300000 | 59000000 | 139000000 | 59000000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 41100000 | 71800000 | 5E+07 | 53300000 | 71700000 | 53300000 | 75700000 | 52700000 | 116600000 | 52900000 | 139100000 | 53300000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 42200000 | 68600000 | 5E+07 | 49700000 | 71300000 | 50900000 | 78800000 | 50100000 | 115800000 | 50900000 | 145200000 | 52100000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 43800000 | 76800000 | 6E+07 | 58200000 | 71100000 | 58700000 | 79200000 | 59300000 | 111700000 | 61000000 | 141200000 | 59800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 44200000 | 78800000 | 6E+07 | 58300000 | 75100000 | 58500000 | 82100000 | 58100000 | 115400000 | 59100000 | 140600000 | 59800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 40900000 | 65470000 | 5E+07 | 48800000 | 71300000 | 48900000 | 78700000 | 49300000 | 118900000 | 50400000 | 142600000 | 50800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 42200000 | 68600000 | 5E+07 | 49700000 | 72300000 | 50900000 | 78800000 | 50100000 | 115800000 | 50900000 | 145200000 | 52600000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 40900000 | 65400000 | 5E+07 | 48800000 | 71300000 | 48900000 | 78700000 | 49300000 | 118900000 | 50400000 | 142600000 | 50800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 42500000 | 70600000 | 5E+07 | 57400000 | 69200000 | 59200000 | 75700000 | 58500000 | 113600000 | 60400000 | 141600000 | 60700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 43800000 | 76800000 | 6E+07 | 58200000 | 71100000 | 58700000 | 79200000 | 59300000 | 111700000 | 60700000 | 139200000 | 59800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 41000000 | 75200000 | 5E+07 | 56600000 | 72300000 | 56900000 | 78400000 | 57300000 | 113800000 | 58300000 | 141000000 | 59500000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 42600000 | 77800000 | 6E+07 | 59100000 | 73200000 | 58500000 | 78700000 | 58500000 | 113300000 | 59000000 | 139000000 | 59500000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 44200000 | 78800000 | 6E+07 | 58300000 | 75100000 | 58500000 | 82100000 | 58100000 | 115400000 | 59100000 | 140600000 | 59800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 41100000 | 71800000 | 5E+07 | 53300000 | 71700000 | 53300000 | 75700000 | 52700000 | 116600000 | 52900000 | 139100000 | 53300000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 43000000 | 73800000 | 5E+07 | 53800000 | 72000000 | 52900000 | 78900000 | 53000000 | 115800000 | 54200000 | 143700000 | 53400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 43100000 | 73800000 | 6E+07 | 55100000 | 72100000 | 55500000 | 79200000 | 55700000 | 112600000 | 54300000 | 137500000 | 53700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 40900000 | 65400000 | 5E+07 | 48800000 | 71300000 | 48900000 | 78700000 | 49300000 | 118900000 | 50400000 | 142600000 | 50800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 42200000 | 68600000 | 5E+07 | 49700000 | 73300000 | 50900000 | 78800000 | 50100000 | 115800000 | 50900000 | 145200000 | 52600000 |
| <i>P.irregularis</i> | 2500 | GE | 40500000 | 68600000 | 5E+07 | 50800000 | 70700000 | 50200000 | 75700000 | 50400000 | 114600000 | 52100000 | 141400000 | 52100000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 6. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcortícolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 | x6 | y6 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 38300000 | 54200000 | 41500000 | 37000000 | 53500000 | 33200000 | 63400000 | 34200000 | 74100000 | 33100000 | 115300000 | 27700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 38900000 | 50900000 | 40200000 | 32300000 | 52600000 | 28300000 | 66300000 | 29600000 | 76800000 | 32500000 | 109400000 | 26800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 39400000 | 52200000 | 41800000 | 34900000 | 51600000 | 31900000 | 62000000 | 32400000 | 74300000 | 32400000 | 108500000 | 27700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 36900000 | 51700000 | 40700000 | 34000000 | 51200000 | 31900000 | 62300000 | 32900000 | 73700000 | 32500000 | 111300000 | 27600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 39500000 | 50200000 | 41500000 | 34000000 | 52300000 | 30000000 | 64800000 | 30000000 | 75700000 | 30900000 | 114100000 | 26800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 38400000 | 54300000 | 41500000 | 37000000 | 52500000 | 33200000 | 63400000 | 34200000 | 74100000 | 33100000 | 115300000 | 27700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 36900000 | 52100000 | 40700000 | 34000000 | 51200000 | 31900000 | 62300000 | 32900000 | 73700000 | 32500000 | 112300000 | 27600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 38700000 | 54200000 | 41500000 | 37000000 | 53500000 | 32200000 | 63400000 | 34200000 | 74100000 | 33110000 | 115300000 | 27700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 39400000 | 52200000 | 41500000 | 35000000 | 51300000 | 30100000 | 64800000 | 30000000 | 75700000 | 30900000 | 116100000 | 26800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 39400000 | 51400000 | 41500000 | 35000000 | 52000000 | 30000000 | 64800000 | 30000000 | 75700000 | 30900000 | 112100000 | 26800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 38600000 | 58900000 | 41800000 | 39700000 | 54600000 | 37800000 | 67600000 | 41200000 | 75100000 | 40100000 | 109500000 | 34600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39400000 | 54600000 | 43300000 | 37400000 | 54600000 | 35300000 | 66400000 | 37800000 | 76100000 | 37700000 | 111900000 | 33600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 38900000 | 53700000 | 41400000 | 37800000 | 53400000 | 34800000 | 65000000 | 35300000 | 77100000 | 36500000 | 112100000 | 34900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 38900000 | 53700000 | 42200000 | 36100000 | 53600000 | 33200000 | 65200000 | 34600000 | 76400000 | 36600000 | 115500000 | 33100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39800000 | 58600000 | 39500000 | 40600000 | 51400000 | 37800000 | 64400000 | 38200000 | 74800000 | 37200000 | 112900000 | 34200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 38900000 | 53500000 | 40900000 | 37800000 | 52800000 | 34800000 | 64600000 | 35600000 | 76000000 | 37300000 | 112300000 | 34500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39100000 | 54300000 | 43300000 | 36400000 | 54000000 | 33700000 | 65200000 | 35300000 | 76500000 | 37700000 | 115000000 | 33600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39300000 | 59800000 | 40700000 | 40000000 | 50700000 | 35300000 | 62800000 | 37600000 | 71200000 | 36900000 | 102600000 | 33500000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 7 al 13. AD: albiduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 | x11 | y11 | x12 | y12 | x13 | y13 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,4E+08 | 27300000 | 1,62E+08 | 48200000 | 1,4E+08 | 71400000 | 1,15E+08 | 73800000 | 76100000 | 72200000 | 63900000 | 73100000 | 53400000 | 73400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,36E+08 | 26500000 | 1,62E+08 | 50100000 | 1,35E+08 | 73500000 | 1,1E+08 | 73900000 | 76800000 | 70300000 | 68700000 | 69800000 | 55900000 | 72000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,37E+08 | 28000000 | 1,62E+08 | 49200000 | 1,39E+08 | 70600000 | 1,06E+08 | 72700000 | 75900000 | 68900000 | 66400000 | 69800000 | 52200000 | 70600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,42E+08 | 27900000 | 1,63E+08 | 48400000 | 1,42E+08 | 71600000 | 1,12E+08 | 73600000 | 76300000 | 70100000 | 63200000 | 70100000 | 50800000 | 71100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,43E+08 | 29300000 | 1,62E+08 | 49000000 | 1,39E+08 | 72200000 | 1,11E+08 | 72400000 | 76800000 | 68200000 | 65800000 | 67800000 | 54400000 | 69400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,4E+08 | 27300000 | 1,62E+08 | 48200000 | 1,4E+08 | 71400000 | 1,15E+08 | 73800000 | 76100000 | 72200000 | 63900000 | 73100000 | 53400000 | 73400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,42E+08 | 27900000 | 1,61E+08 | 48400000 | 1,42E+08 | 71600000 | 1,12E+08 | 73600000 | 76300000 | 70100000 | 63200000 | 70100000 | 50800000 | 71100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,41E+08 | 27300000 | 1,62E+08 | 48200000 | 1,4E+08 | 71400000 | 1,16E+08 | 73900000 | 76100000 | 72200000 | 63900000 | 72100000 | 53400000 | 63400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,43E+08 | 29400000 | 1,62E+08 | 49100000 | 1,38E+08 | 72400000 | 1,11E+08 | 72400000 | 76800000 | 69200000 | 65800000 | 67700000 | 54500000 | 69400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,42E+08 | 29300000 | 1,62E+08 | 48800000 | 1,39E+08 | 72200000 | 1,11E+08 | 72400000 | 76800000 | 68700000 | 64400000 | 67800000 | 54400000 | 69400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,35E+08 | 34500000 | 1,62E+08 | 59000000 | 1,33E+08 | 82700000 | 1,09E+08 | 82200000 | 75500000 | 77800000 | 65600000 | 77500000 | 52800000 | 78600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,38E+08 | 34500000 | 1,62E+08 | 60200000 | 1,36E+08 | 80000000 | 1,1E+08 | 79500000 | 75700000 | 74000000 | 64300000 | 74700000 | 52200000 | 74800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,44E+08 | 38200000 | 1,62E+08 | 60100000 | 1,39E+08 | 80200000 | 1,08E+08 | 80000000 | 74900000 | 73900000 | 64000000 | 74000000 | 52300000 | 75100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,41E+08 | 35400000 | 1,63E+08 | 58600000 | 1,42E+08 | 79200000 | 1,12E+08 | 80300000 | 76100000 | 75400000 | 63200000 | 75400000 | 52200000 | 74800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,4E+08 | 35600000 | 1,62E+08 | 57000000 | 1,39E+08 | 79800000 | 1,11E+08 | 80200000 | 74800000 | 76300000 | 66700000 | 76400000 | 53600000 | 78000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,39E+08 | 36200000 | 1,62E+08 | 58700000 | 1,39E+08 | 79900000 | 1,09E+08 | 79500000 | 74700000 | 73400000 | 65200000 | 72600000 | 51900000 | 74200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,42E+08 | 35600000 | 1,63E+08 | 58200000 | 1,41E+08 | 80800000 | 1,13E+08 | 81000000 | 76300000 | 75200000 | 64200000 | 75400000 | 54000000 | 75200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,38E+08 | 35000000 | 1,62E+08 | 59300000 | 1,39E+08 | 81500000 | 1,01E+08 | 80300000 | 73500000 | 77600000 | 62000000 | 78800000 | 51100000 | 80300000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 14 al 19. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcortícolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x14 | y14 | x15 | y15 | x16 | y16 | x17 | y17 | x18 | y18 | x19 | y19 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|-------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 43000000 | 71400000 | 5E+07 | 54100000 | 68300000 | 53700000 | 76000000 | 53300000 | 114600000 | 52400000 | 139200000 | 52100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 41800000 | 69400000 | 5E+07 | 50200000 | 71600000 | 49700000 | 79300000 | 50500000 | 113100000 | 50900000 | 140200000 | 51300000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 42700000 | 68600000 | 5E+07 | 53400000 | 69500000 | 53000000 | 76700000 | 52100000 | 107000000 | 51400000 | 138300000 | 51400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 41000000 | 69000000 | 5E+07 | 52400000 | 67100000 | 52400000 | 75700000 | 52000000 | 111900000 | 51300000 | 141900000 | 50900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 42700000 | 67100000 | 5E+07 | 49600000 | 69900000 | 49600000 | 77500000 | 48900000 | 113000000 | 49200000 | 139500000 | 48900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 43000000 | 71400000 | 5E+07 | 54100000 | 68300000 | 53700000 | 76000000 | 53300000 | 114600000 | 52400000 | 139200000 | 52100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 41000000 | 69000000 | 5E+07 | 52400000 | 67100000 | 52400000 | 75700000 | 52000000 | 111900000 | 51300000 | 141900000 | 50900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 43000000 | 71400000 | 5E+07 | 54000000 | 68300000 | 53700000 | 76000000 | 53300000 | 114600000 | 52400000 | 149200000 | 51100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 42700000 | 67100000 | 5E+07 | 49600000 | 68500000 | 49600000 | 77500000 | 48900000 | 113100000 | 49200000 | 139500000 | 48900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 45700000 | 67100000 | 5E+07 | 50600000 | 69900000 | 49600000 | 77500000 | 48900000 | 117000000 | 50100000 | 129500000 | 50700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 40900000 | 75800000 | 5E+07 | 59100000 | 71300000 | 60200000 | 75600000 | 60200000 | 110200000 | 61100000 | 133200000 | 62100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 41400000 | 72300000 | 5E+07 | 55000000 | 68700000 | 55700000 | 76400000 | 55800000 | 111100000 | 57100000 | 138200000 | 57800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 41100000 | 72600000 | 5E+07 | 54100000 | 69300000 | 54300000 | 76800000 | 54600000 | 109400000 | 57500000 | 140200000 | 59800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 42300000 | 72200000 | 5E+07 | 54500000 | 69900000 | 54700000 | 76100000 | 55500000 | 113300000 | 57100000 | 142300000 | 58900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 41000000 | 75100000 | 5E+07 | 58500000 | 70700000 | 57800000 | 75900000 | 57700000 | 112600000 | 57000000 | 139400000 | 57500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 41400000 | 71600000 | 5E+07 | 54200000 | 68900000 | 54100000 | 76700000 | 54700000 | 110100000 | 56900000 | 140800000 | 59000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 42300000 | 72400000 | 6E+07 | 54500000 | 69500000 | 55100000 | 76800000 | 55300000 | 112600000 | 57300000 | 141100000 | 58600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 42300000 | 78400000 | 5E+07 | 59100000 | 67700000 | 58100000 | 74400000 | 57800000 | 102000000 | 58900000 | 138800000 | 60300000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 6. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 | x6 | y6 |
|-----------------------|----------------|---------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 39000000 | 58700000 | 42200000 | 39200000 | 53800000 | 37600000 | 65600000 | 40600000 | 74000000 | 39000000 | 110900000 | 33600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 38600000 | 56900000 | 41100000 | 39400000 | 53100000 | 35300000 | 64000000 | 37600000 | 75600000 | 36900000 | 113100000 | 33500000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 39100000 | 53900000 | 40900000 | 36500000 | 52200000 | 31700000 | 64200000 | 33200000 | 75100000 | 32400000 | 106900000 | 28500000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 38900000 | 54300000 | 41000000 | 36600000 | 52200000 | 32000000 | 64700000 | 33600000 | 72700000 | 31700000 | 106700000 | 27900000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 37900000 | 55300000 | 39300000 | 35700000 | 53000000 | 31100000 | 65200000 | 33800000 | 74400000 | 32400000 | 107800000 | 29500000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 38700000 | 56600000 | 41400000 | 40500000 | 52300000 | 35200000 | 66300000 | 35000000 | 76300000 | 37200000 | 109400000 | 33500000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 38900000 | 54300000 | 41000000 | 36600000 | 52200000 | 32000000 | 64700000 | 33600000 | 72700000 | 31700000 | 106700000 | 27900000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 39300000 | 59300000 | 42500000 | 40500000 | 54000000 | 36800000 | 64800000 | 37200000 | 75100000 | 38500000 | 111800000 | 34600000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 38700000 | 56600000 | 41400000 | 40500000 | 52300000 | 35200000 | 66300000 | 35000000 | 76300000 | 37200000 | 109400000 | 33500000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39700000 | 50500000 | 41800000 | 34100000 | 53400000 | 31600000 | 65400000 | 31300000 | 76300000 | 31700000 | 108200000 | 28500000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39100000 | 48500000 | 42300000 | 31300000 | 54300000 | 29900000 | 67200000 | 31200000 | 75900000 | 31200000 | 106600000 | 27900000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39000000 | 52600000 | 41100000 | 37700000 | 54400000 | 32800000 | 66800000 | 34900000 | 74800000 | 33700000 | 99300000 | 30000000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 38700000 | 50600000 | 43300000 | 36000000 | 55100000 | 33200000 | 65800000 | 34200000 | 74900000 | 34800000 | 107800000 | 30300000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 38900000 | 48800000 | 41100000 | 31100000 | 51400000 | 29200000 | 65100000 | 30400000 | 73700000 | 29700000 | 105700000 | 25700000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39300000 | 49300000 | 42300000 | 31600000 | 51800000 | 30800000 | 65600000 | 30800000 | 74000000 | 31600000 | 103800000 | 27500000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39400000 | 50900000 | 40300000 | 34400000 | 52600000 | 29600000 | 65200000 | 30300000 | 76000000 | 29200000 | 108900000 | 25500000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 39700000 | 58300000 | 42300000 | 38400000 | 54700000 | 34900000 | 64000000 | 38300000 | 74500000 | 37000000 | 110800000 | 33500000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 39500000 | 58800000 | 42900000 | 38500000 | 54100000 | 34000000 | 67100000 | 38400000 | 74600000 | 37600000 | 110300000 | 33400000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 3000 | AD | 39400000 | 58600000 | 42500000 | 38500000 | 54300000 | 36000000 | 65900000 | 38200000 | 74100000 | 37700000 | 109000000 | 33500000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 7 al 13. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 | x11 | y11 | x12 | y12 | x13 | y13 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 1,42E+08 | 35400000 | 1,62E+08 | 59000000 | 1,4E+08 | 80200000 | 1,09E+08 | 80300000 | 74400000 | 75000000 | 64800000 | 75200000 | 51800000 | 76300000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 1,37E+08 | 34200000 | 1,63E+08 | 55800000 | 1,34E+08 | 77900000 | 1,12E+08 | 77100000 | 74500000 | 70300000 | 64600000 | 73200000 | 52400000 | 74300000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 1,33E+08 | 28500000 | 1,61E+08 | 53700000 | 1,33E+08 | 78300000 | 1,06E+08 | 78200000 | 75600000 | 73500000 | 67100000 | 73600000 | 53900000 | 74800000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 1,39E+08 | 30100000 | 1,63E+08 | 53500000 | 1,38E+08 | 76000000 | 1,06E+08 | 77600000 | 72700000 | 73200000 | 66500000 | 73500000 | 53800000 | 74300000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 1,45E+08 | 33500000 | 1,62E+08 | 57700000 | 1,46E+08 | 77400000 | 1,05E+08 | 80600000 | 72900000 | 75100000 | 66300000 | 72600000 | 53600000 | 75400000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 1,38E+08 | 35600000 | 1,61E+08 | 57700000 | 1,35E+08 | 79900000 | 1,08E+08 | 80000000 | 76000000 | 75000000 | 67900000 | 76000000 | 53100000 | 77000000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 1,39E+08 | 30100000 | 1,63E+08 | 53500000 | 1,38E+08 | 76000000 | 1,06E+08 | 77600000 | 72700000 | 73200000 | 66500000 | 73500000 | 53800000 | 74300000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 1,36E+08 | 34400000 | 1,62E+08 | 58600000 | 1,36E+08 | 82600000 | 1,11E+08 | 82600000 | 75300000 | 78800000 | 67600000 | 78400000 | 53500000 | 79900000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 1,38E+08 | 35600000 | 1,61E+08 | 57700000 | 1,35E+08 | 79900000 | 1,08E+08 | 80000000 | 76000000 | 75000000 | 67900000 | 76000000 | 53100000 | 77000000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,38E+08 | 28800000 | 1,63E+08 | 48800000 | 1,4E+08 | 71400000 | 1,07E+08 | 73000000 | 77100000 | 70600000 | 67100000 | 68500000 | 52800000 | 70500000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,38E+08 | 28500000 | 1,63E+08 | 51700000 | 1,34E+08 | 73200000 | 1,05E+08 | 72800000 | 76000000 | 68900000 | 65000000 | 69400000 | 51000000 | 69100000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,3E+08 | 29200000 | 1,63E+08 | 50200000 | 1,31E+08 | 72300000 | 99700000 | 73900000 | 76300000 | 71100000 | 65800000 | 71400000 | 53000000 | 71300000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,36E+08 | 30500000 | 1,63E+08 | 51200000 | 1,34E+08 | 73000000 | 1,07E+08 | 73800000 | 75500000 | 70900000 | 64700000 | 68700000 | 53200000 | 69900000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,39E+08 | 26000000 | 1,63E+08 | 47300000 | 1,38E+08 | 68500000 | 1,05E+08 | 70500000 | 75500000 | 67400000 | 65500000 | 66500000 | 51900000 | 67800000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,37E+08 | 27200000 | 1,62E+08 | 49300000 | 1,37E+08 | 70900000 | 1,04E+08 | 70900000 | 76100000 | 68200000 | 66700000 | 67500000 | 53600000 | 69300000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,41E+08 | 27300000 | 1,62E+08 | 49800000 | 1,4E+08 | 68900000 | 1,08E+08 | 70100000 | 76400000 | 66600000 | 67600000 | 66900000 | 54400000 | 67900000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 1,41E+08 | 35300000 | 1,62E+08 | 56900000 | 1,38E+08 | 80800000 | 1,11E+08 | 82400000 | 76400000 | 78400000 | 67200000 | 77800000 | 54600000 | 79800000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 1,43E+08 | 36400000 | 1,62E+08 | 59700000 | 1,39E+08 | 84300000 | 1,03E+08 | 82000000 | 77700000 | 78000000 | 65800000 | 78000000 | 53600000 | 78700000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 3000 | AD | 1,41E+08 | 35700000 | 1,62E+08 | 58500000 | 1,39E+08 | 80300000 | 1,09E+08 | 82600000 | 75600000 | 80300000 | 65500000 | 77900000 | 54800000 | 79600000 |

Anexo D. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 14 al 19. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcortícolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x14 | y14 | x15 | y15 | x16 | y16 | x17 | y17 | x18 | y18 | x19 | y19 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|-------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 41000000 | 73800000 | 5E+07 | 58900000 | 70100000 | 59300000 | 75500000 | 58700000 | 110300000 | 58300000 | 141600000 | 59700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 43300000 | 72300000 | 5E+07 | 56700000 | 67500000 | 56200000 | 75100000 | 55800000 | 114300000 | 56300000 | 133800000 | 57400000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 42500000 | 72300000 | 5E+07 | 54600000 | 69900000 | 54200000 | 76700000 | 53900000 | 106100000 | 54700000 | 137200000 | 55300000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 42300000 | 70700000 | 5E+07 | 54200000 | 69900000 | 54200000 | 73900000 | 54500000 | 106700000 | 55000000 | 138300000 | 55900000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 41100000 | 71800000 | 5E+07 | 55300000 | 70000000 | 55700000 | 74500000 | 55700000 | 105100000 | 55400000 | 142800000 | 56700000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 43400000 | 73900000 | 5E+07 | 56200000 | 70100000 | 56200000 | 77600000 | 56300000 | 108500000 | 58200000 | 134300000 | 59400000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 42300000 | 70700000 | 5E+07 | 54200000 | 69900000 | 54200000 | 73900000 | 54500000 | 106700000 | 55000000 | 138300000 | 55900000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 43300000 | 77200000 | 5E+07 | 59000000 | 69500000 | 58500000 | 77300000 | 58900000 | 109500000 | 58300000 | 135600000 | 58300000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 43400000 | 73900000 | 5E+07 | 56200000 | 70100000 | 56200000 | 77600000 | 56300000 | 108500000 | 58200000 | 134300000 | 59400000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 41000000 | 67100000 | 5E+07 | 50000000 | 69700000 | 50200000 | 78500000 | 50000000 | 107300000 | 51000000 | 139600000 | 50600000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 40200000 | 66600000 | 5E+07 | 49600000 | 71100000 | 50200000 | 76400000 | 50200000 | 106100000 | 50600000 | 134800000 | 50800000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 41700000 | 68300000 | 5E+07 | 52900000 | 69600000 | 52700000 | 75600000 | 53000000 | 98800000 | 52700000 | 130300000 | 52000000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 41300000 | 66300000 | 5E+07 | 51300000 | 69500000 | 51600000 | 76700000 | 52500000 | 108100000 | 53000000 | 137800000 | 51800000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 41400000 | 65900000 | 5E+07 | 48200000 | 69600000 | 48800000 | 76000000 | 49000000 | 106300000 | 48800000 | 136800000 | 48400000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 42200000 | 65900000 | 5E+07 | 50000000 | 68900000 | 50200000 | 75200000 | 50400000 | 103400000 | 50000000 | 138800000 | 49700000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 42700000 | 65100000 | 5E+07 | 50000000 | 70300000 | 49200000 | 76100000 | 48900000 | 108100000 | 49300000 | 140700000 | 49300000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 43800000 | 76800000 | 6E+07 | 58200000 | 68100000 | 58700000 | 79200000 | 59300000 | 111700000 | 60700000 | 139200000 | 59800000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 41000000 | 75200000 | 5E+07 | 56600000 | 69300000 | 59900000 | 75400000 | 59300000 | 113800000 | 57300000 | 144000000 | 59500000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 3000 | AD | 42200000 | 76300000 | 5E+07 | 59700000 | 68700000 | 59000000 | 75900000 | 59400000 | 108500000 | 59700000 | 139200000 | 59800000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 6. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas.

| Especie | Altitud | Gremio | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 | x6 | y6 |
|----------------------|----------------|---------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 42300000 | 60900000 | 39700000 | 50500000 | 50200000 | 50000000 | 61800000 | 52100000 | 78700000 | 48400000 | 104900000 | 46000000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 41400000 | 59500000 | 41100000 | 51200000 | 54800000 | 50900000 | 65400000 | 55500000 | 78100000 | 48000000 | 96400000 | 44600000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 42600000 | 68700000 | 39700000 | 61800000 | 51000000 | 59000000 | 64600000 | 62600000 | 77200000 | 54500000 | 92600000 | 51000000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 43900000 | 67900000 | 39100000 | 59100000 | 50700000 | 59100000 | 61500000 | 63800000 | 80700000 | 56600000 | 97200000 | 52500000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 42200000 | 55900000 | 39300000 | 48000000 | 50200000 | 46600000 | 60200000 | 48400000 | 75700000 | 43600000 | 94000000 | 39800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38900000 | 58100000 | 43700000 | 45800000 | 51800000 | 43400000 | 61200000 | 43300000 | 74300000 | 41000000 | 94900000 | 37700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 37000000 | 58200000 | 38200000 | 49000000 | 46300000 | 48600000 | 58000000 | 50800000 | 78300000 | 49300000 | 99000000 | 47400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 38900000 | 58200000 | 41100000 | 53700000 | 52200000 | 52000000 | 63100000 | 54500000 | 73900000 | 49800000 | 94100000 | 47800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 41000000 | 58500000 | 43300000 | 43400000 | 55100000 | 42000000 | 66000000 | 43200000 | 79100000 | 48200000 | 107700000 | 43400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 41400000 | 59500000 | 41100000 | 51200000 | 54800000 | 50900000 | 65400000 | 55500000 | 78100000 | 48000000 | 96400000 | 44600000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 39400000 | 58500000 | 41400000 | 52500000 | 50000000 | 52900000 | 60300000 | 54900000 | 76500000 | 50100000 | 96800000 | 46200000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 42300000 | 60900000 | 39700000 | 50500000 | 50200000 | 50000000 | 61800000 | 52100000 | 78700000 | 48400000 | 104900000 | 46000000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 40200000 | 63000000 | 40300000 | 54900000 | 54800000 | 53700000 | 67200000 | 58600000 | 79700000 | 51200000 | 108500000 | 48000000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 40300000 | 60100000 | 39300000 | 53100000 | 51900000 | 51700000 | 67900000 | 55500000 | 79700000 | 48900000 | 96400000 | 45000000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 36600000 | 62300000 | 39700000 | 46500000 | 50300000 | 45700000 | 63400000 | 47200000 | 80400000 | 51300000 | 100500000 | 47600000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 39400000 | 59400000 | 41000000 | 48600000 | 51500000 | 48800000 | 65100000 | 51400000 | 80700000 | 51000000 | 102600000 | 44000000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 39700000 | 60600000 | 39400000 | 50900000 | 50200000 | 51200000 | 63100000 | 53400000 | 85800000 | 49700000 | 110900000 | 48100000 |
| <i>P.irregularis</i> | 2500 | AD | 37000000 | 58200000 | 38200000 | 49000000 | 46300000 | 48600000 | 58000000 | 50800000 | 78300000 | 49300000 | 99000000 | 47400000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 7 al 12. AD: albudura micolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 | x11 | y11 | x12 | y12 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,41E+08 | 47400000 | 1,62E+08 | 46000000 | 1,41E+08 | 37600000 | 1,05E+08 | 34600000 | 79100000 | 38100000 | 52700000 | 38100000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,32E+08 | 46500000 | 1,62E+08 | 47800000 | 1,32E+08 | 35200000 | 96100000 | 34600000 | 77900000 | 37300000 | 54700000 | 36100000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,21E+08 | 52100000 | 1,62E+08 | 52700000 | 1,22E+08 | 40200000 | 92800000 | 40800000 | 78800000 | 44200000 | 52800000 | 43800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,33E+08 | 52000000 | 1,63E+08 | 55000000 | 1,33E+08 | 40100000 | 98100000 | 42000000 | 80000000 | 47000000 | 53400000 | 43200000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,18E+08 | 40800000 | 1,62E+08 | 45800000 | 1,19E+08 | 35000000 | 94600000 | 35400000 | 76300000 | 34900000 | 49200000 | 36400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,29E+08 | 39300000 | 1,62E+08 | 48200000 | 1,29E+08 | 35400000 | 94900000 | 33600000 | 74700000 | 36500000 | 51900000 | 40400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,33E+08 | 47800000 | 1,65E+08 | 44900000 | 1,33E+08 | 35200000 | 99200000 | 37800000 | 77300000 | 39200000 | 49000000 | 39400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,28E+08 | 48600000 | 1,63E+08 | 43300000 | 1,29E+08 | 35300000 | 94400000 | 35800000 | 74000000 | 37000000 | 51000000 | 39200000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,37E+08 | 42200000 | 1,62E+08 | 43300000 | 1,37E+08 | 35800000 | 1,08E+08 | 34000000 | 79200000 | 40200000 | 55500000 | 34800000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,32E+08 | 46500000 | 1,62E+08 | 47800000 | 1,32E+08 | 35200000 | 96100000 | 34600000 | 77900000 | 37300000 | 54700000 | 36100000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,42E+08 | 45600000 | 1,62E+08 | 45300000 | 1,41E+08 | 36400000 | 97300000 | 36800000 | 76900000 | 39200000 | 52000000 | 40000000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,41E+08 | 47400000 | 1,62E+08 | 46000000 | 1,41E+08 | 37600000 | 1,05E+08 | 34600000 | 79100000 | 38100000 | 52700000 | 38100000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,42E+08 | 47300000 | 1,62E+08 | 45400000 | 1,42E+08 | 37700000 | 1,08E+08 | 36600000 | 80400000 | 38400000 | 55900000 | 38200000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,32E+08 | 47200000 | 1,63E+08 | 45000000 | 1,32E+08 | 30000000 | 96400000 | 33500000 | 79100000 | 36900000 | 54400000 | 36400000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,41E+08 | 52000000 | 1,61E+08 | 52500000 | 1,4E+08 | 37600000 | 1,01E+08 | 37400000 | 80800000 | 36200000 | 50800000 | 38100000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,42E+08 | 46500000 | 1,64E+08 | 46000000 | 1,42E+08 | 36800000 | 1,03E+08 | 36500000 | 80500000 | 38500000 | 51600000 | 37700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,43E+08 | 47000000 | 1,62E+08 | 46000000 | 1,42E+08 | 34800000 | 1,11E+08 | 34800000 | 85500000 | 37000000 | 53500000 | 37300000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | AD | 1,33E+08 | 47800000 | 1,65E+08 | 44900000 | 1,33E+08 | 35200000 | 99200000 | 37800000 | 77300000 | 39200000 | 49000000 | 39400000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 13 al 17. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x13 | y13 | x14 | y14 | x15 | y15 | x16 | y16 | x17 | y17 |
|-----------------------|----------------|---------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,4E+08 | 66100000 | 1,05E+08 | 66200000 | 82900000 | 64200000 | 75100000 | 62700000 | 53900000 | 63900000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,32E+08 | 66500000 | 97200000 | 65300000 | 79500000 | 62200000 | 71300000 | 63000000 | 54600000 | 62700000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,22E+08 | 73000000 | 97600000 | 72000000 | 79700000 | 69900000 | 73600000 | 70300000 | 54600000 | 71400000 |
| <i>P.curtus</i> | 2500 | AD | 1,36E+08 | 72400000 | 99400000 | 73100000 | 83100000 | 71500000 | 74900000 | 72400000 | 57500000 | 71800000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,23E+08 | 60500000 | 96600000 | 58300000 | 81100000 | 57500000 | 70700000 | 57300000 | 52400000 | 57500000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,28E+08 | 61500000 | 94400000 | 60200000 | 74000000 | 57400000 | 70100000 | 57800000 | 53400000 | 60300000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,33E+08 | 64200000 | 98600000 | 64500000 | 78100000 | 63100000 | 70100000 | 62600000 | 49800000 | 62500000 |
| <i>P.curtus</i> | 2700 | AD | 1,29E+08 | 63400000 | 94100000 | 61800000 | 74100000 | 59300000 | 68300000 | 60100000 | 52700000 | 60900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,37E+08 | 65300000 | 1,07E+08 | 66700000 | 84800000 | 66500000 | 76900000 | 63800000 | 57800000 | 64900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,32E+08 | 66500000 | 97200000 | 65300000 | 79500000 | 62200000 | 71300000 | 63000000 | 54600000 | 62700000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,42E+08 | 64300000 | 96500000 | 67000000 | 79300000 | 65000000 | 71700000 | 67100000 | 51900000 | 64600000 |
| <i>P.curtus</i> | 3300 | AD | 1,4E+08 | 66100000 | 1,05E+08 | 66200000 | 82900000 | 64200000 | 75100000 | 62700000 | 53900000 | 63900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,42E+08 | 65700000 | 1,08E+08 | 68600000 | 82000000 | 65300000 | 75100000 | 64300000 | 55000000 | 66900000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,33E+08 | 64900000 | 97300000 | 65000000 | 81100000 | 61300000 | 77100000 | 62200000 | 57800000 | 65500000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,4E+08 | 69800000 | 98500000 | 68900000 | 80800000 | 63700000 | 76000000 | 63900000 | 53000000 | 68100000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,41E+08 | 65500000 | 1,03E+08 | 66700000 | 82800000 | 66100000 | 73900000 | 63700000 | 51500000 | 64500000 |
| <i>P.curtus</i> | 3000 | AD | 1,42E+08 | 64900000 | 1,11E+08 | 67700000 | 84100000 | 65800000 | 75900000 | 64100000 | 53900000 | 65000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | AD | 1,33E+08 | 64200000 | 98600000 | 64500000 | 78100000 | 63100000 | 70100000 | 62600000 | 49800000 | 62500000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 6. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 | x6 | y6 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 38100000 | 57700000 | 39300000 | 48600000 | 49500000 | 46600000 | 62200000 | 49700000 | 75600000 | 48500000 | 94500000 | 44000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 39000000 | 56300000 | 38300000 | 46400000 | 48600000 | 46000000 | 59100000 | 48200000 | 77100000 | 50800000 | 101200000 | 47600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 39100000 | 58700000 | 42100000 | 54600000 | 49500000 | 54200000 | 57400000 | 55100000 | 73700000 | 51000000 | 93200000 | 47700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 38200000 | 56500000 | 39100000 | 47600000 | 47100000 | 46400000 | 61600000 | 49300000 | 74400000 | 46200000 | 96900000 | 44500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 40200000 | 58900000 | 40300000 | 55700000 | 48300000 | 57000000 | 57500000 | 59400000 | 76000000 | 51800000 | 93800000 | 48100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 40300000 | 57700000 | 40900000 | 44900000 | 49500000 | 45400000 | 60000000 | 48600000 | 77200000 | 47300000 | 97000000 | 44000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 40600000 | 61800000 | 39900000 | 51000000 | 49900000 | 53000000 | 59500000 | 53900000 | 77500000 | 49300000 | 97300000 | 46400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 39500000 | 61700000 | 40500000 | 52600000 | 47600000 | 52000000 | 57200000 | 51700000 | 76100000 | 48100000 | 95200000 | 44900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 39000000 | 56300000 | 38300000 | 46400000 | 48600000 | 46000000 | 59100000 | 48200000 | 77100000 | 50800000 | 101200000 | 47600000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 39100000 | 58700000 | 42100000 | 54600000 | 49500000 | 54200000 | 57400000 | 55100000 | 73700000 | 51000000 | 93200000 | 47700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 38900000 | 58200000 | 41100000 | 53700000 | 52200000 | 52000000 | 63100000 | 54500000 | 73900000 | 49800000 | 94100000 | 47800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 44300000 | 52900000 | 43500000 | 46600000 | 55600000 | 46500000 | 67600000 | 51400000 | 77600000 | 47400000 | 101700000 | 44200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 41900000 | 53000000 | 40200000 | 46100000 | 51100000 | 46000000 | 61500000 | 52100000 | 78100000 | 46000000 | 102400000 | 44500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 41400000 | 63500000 | 40500000 | 52400000 | 49600000 | 50200000 | 61800000 | 52100000 | 74500000 | 46400000 | 97800000 | 44800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39900000 | 53700000 | 41100000 | 44200000 | 49600000 | 44400000 | 59000000 | 45800000 | 75600000 | 44000000 | 102100000 | 40900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39900000 | 55100000 | 40900000 | 46600000 | 51600000 | 44800000 | 60800000 | 50900000 | 76900000 | 47700000 | 99200000 | 44000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39700000 | 55400000 | 41300000 | 47000000 | 49900000 | 46200000 | 61200000 | 49700000 | 77900000 | 46200000 | 95700000 | 43300000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 39000000 | 61100000 | 42200000 | 52500000 | 52200000 | 50200000 | 62700000 | 51400000 | 74300000 | 49400000 | 95400000 | 44900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 38900000 | 58100000 | 43700000 | 45800000 | 51800000 | 43400000 | 61200000 | 43300000 | 74300000 | 41000000 | 94900000 | 37700000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 7 al 12. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 | x11 | y11 | x12 | y12 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,32E+08 | 44500000 | 1,62E+08 | 45600000 | 1,32E+08 | 36800000 | 94600000 | 36900000 | 75600000 | 40800000 | 51100000 | 39000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,32E+08 | 48100000 | 1,63E+08 | 45200000 | 1,32E+08 | 36200000 | 1,01E+08 | 37000000 | 77500000 | 39000000 | 49200000 | 37400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,28E+08 | 48200000 | 1,62E+08 | 45600000 | 1,28E+08 | 35700000 | 94800000 | 37000000 | 74500000 | 40800000 | 50300000 | 41200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,26E+08 | 48100000 | 1,64E+08 | 47200000 | 1,28E+08 | 35600000 | 97000000 | 35600000 | 75500000 | 36200000 | 47500000 | 38000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,2E+08 | 48400000 | 1,61E+08 | 44800000 | 1,22E+08 | 39000000 | 94100000 | 39400000 | 77100000 | 41200000 | 51100000 | 45700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,26E+08 | 45300000 | 1,62E+08 | 49800000 | 1,25E+08 | 41600000 | 97300000 | 40200000 | 78500000 | 43600000 | 50400000 | 40500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,21E+08 | 47300000 | 1,63E+08 | 51300000 | 1,21E+08 | 41200000 | 97300000 | 41200000 | 77900000 | 42200000 | 50300000 | 46000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,28E+08 | 45600000 | 1,62E+08 | 49400000 | 1,28E+08 | 40900000 | 94600000 | 39700000 | 76400000 | 40400000 | 50000000 | 44500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,32E+08 | 48100000 | 1,63E+08 | 45200000 | 1,32E+08 | 36200000 | 1,01E+08 | 37000000 | 77500000 | 39000000 | 49200000 | 37400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,28E+08 | 48200000 | 1,62E+08 | 45600000 | 1,28E+08 | 35700000 | 94800000 | 37000000 | 74500000 | 40800000 | 50300000 | 41200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,28E+08 | 48600000 | 1,63E+08 | 43300000 | 1,29E+08 | 35300000 | 94400000 | 35800000 | 74000000 | 37000000 | 51000000 | 39200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,34E+08 | 44500000 | 1,62E+08 | 41200000 | 1,35E+08 | 35400000 | 1,02E+08 | 34100000 | 80100000 | 35000000 | 55800000 | 34400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,36E+08 | 42400000 | 1,62E+08 | 39300000 | 1,36E+08 | 35000000 | 1,01E+08 | 34200000 | 78100000 | 37200000 | 51500000 | 35700000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,26E+08 | 45000000 | 1,62E+08 | 43700000 | 1,27E+08 | 35400000 | 97300000 | 34500000 | 75200000 | 39000000 | 49600000 | 43200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,35E+08 | 41600000 | 1,62E+08 | 41400000 | 1,35E+08 | 36100000 | 1,02E+08 | 33600000 | 76100000 | 36900000 | 51900000 | 36100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,28E+08 | 44100000 | 1,62E+08 | 43800000 | 1,29E+08 | 35000000 | 99800000 | 34500000 | 78100000 | 37700000 | 53100000 | 38400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,28E+08 | 41600000 | 1,62E+08 | 40100000 | 1,28E+08 | 35200000 | 94800000 | 34900000 | 78800000 | 37200000 | 53000000 | 36500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,26E+08 | 44800000 | 1,62E+08 | 39300000 | 1,27E+08 | 34600000 | 95800000 | 35200000 | 74300000 | 37000000 | 53400000 | 40900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 1,29E+08 | 39300000 | 1,62E+08 | 48200000 | 1,29E+08 | 35400000 | 94900000 | 33600000 | 74700000 | 36500000 | 51900000 | 40400000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 13 al 17. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x13 | y13 | x14 | y14 | x15 | y15 | x16 | y16 | x17 | y17 |
|-----------------------|----------------|---------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,31E+08 | 64600000 | 95300000 | 64900000 | 76900000 | 62200000 | 69100000 | 62700000 | 49900000 | 61500000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,33E+08 | 65700000 | 1,01E+08 | 65000000 | 77200000 | 62300000 | 69100000 | 62100000 | 49800000 | 59900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,28E+08 | 64300000 | 92600000 | 63900000 | 76300000 | 62100000 | 69200000 | 62200000 | 50600000 | 62200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,28E+08 | 65500000 | 96100000 | 62900000 | 74900000 | 59800000 | 67900000 | 60200000 | 48400000 | 59400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2500 | GE | 1,22E+08 | 63800000 | 94200000 | 64300000 | 76900000 | 62900000 | 68900000 | 63000000 | 49900000 | 62900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,3E+08 | 64900000 | 98900000 | 65800000 | 77300000 | 63400000 | 68900000 | 63800000 | 52400000 | 61800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,25E+08 | 63800000 | 97200000 | 63700000 | 77500000 | 62700000 | 71500000 | 63100000 | 53400000 | 63400000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,29E+08 | 62600000 | 95700000 | 62500000 | 78000000 | 61900000 | 70900000 | 62900000 | 50600000 | 63000000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,33E+08 | 65700000 | 1,01E+08 | 65000000 | 77200000 | 62300000 | 69100000 | 62100000 | 49800000 | 59900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 2700 | GE | 1,28E+08 | 64300000 | 92600000 | 63900000 | 76300000 | 62100000 | 69200000 | 62200000 | 50600000 | 62200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,29E+08 | 63400000 | 94100000 | 61800000 | 74100000 | 59300000 | 68300000 | 60100000 | 52700000 | 60900000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,36E+08 | 60500000 | 1,01E+08 | 59800000 | 79200000 | 57000000 | 72100000 | 56300000 | 55800000 | 55800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,36E+08 | 59700000 | 1,05E+08 | 60500000 | 78700000 | 58500000 | 70100000 | 58500000 | 51800000 | 56100000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,27E+08 | 62900000 | 97800000 | 62900000 | 76300000 | 60200000 | 72400000 | 61000000 | 51200000 | 63800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,38E+08 | 60100000 | 1,04E+08 | 60600000 | 78000000 | 57900000 | 69300000 | 58300000 | 50000000 | 56200000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,3E+08 | 61000000 | 99400000 | 60900000 | 78500000 | 58700000 | 71500000 | 59800000 | 54000000 | 60300000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,29E+08 | 60600000 | 97000000 | 61500000 | 78400000 | 59100000 | 69900000 | 60600000 | 52700000 | 59300000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3000 | GE | 1,25E+08 | 61400000 | 96200000 | 61500000 | 74800000 | 59900000 | 69200000 | 60200000 | 52300000 | 61800000 |
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 1,28E+08 | 61500000 | 94400000 | 60200000 | 74000000 | 57400000 | 70100000 | 57800000 | 53400000 | 60300000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 1 al 6. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x1 | y1 | x2 | y2 | x3 | y3 | x4 | y4 | x5 | y5 | x6 | y6 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 43700000 | 56200000 | 39000000 | 43300000 | 49000000 | 42200000 | 59000000 | 46100000 | 76400000 | 42600000 | 97700000 | 37800000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | GE | 41100000 | 67100000 | 40100000 | 57100000 | 49500000 | 55000000 | 61000000 | 54600000 | 77600000 | 53100000 | 95600000 | 50400000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 40600000 | 68700000 | 38600000 | 59000000 | 47600000 | 56700000 | 59000000 | 55700000 | 78500000 | 52200000 | 95200000 | 48100000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 42600000 | 68700000 | 39700000 | 61800000 | 51000000 | 59000000 | 64600000 | 62600000 | 77200000 | 54500000 | 92600000 | 51000000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 43900000 | 67900000 | 39100000 | 59100000 | 50700000 | 59100000 | 61500000 | 63800000 | 80700000 | 56600000 | 97200000 | 52500000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 43700000 | 56200000 | 39000000 | 43300000 | 49000000 | 42200000 | 59000000 | 46100000 | 76400000 | 42600000 | 97700000 | 37800000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 41100000 | 67100000 | 40100000 | 57100000 | 49500000 | 55000000 | 61000000 | 54600000 | 77600000 | 53100000 | 95600000 | 50400000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 40200000 | 62200000 | 40600000 | 55000000 | 49600000 | 55300000 | 58000000 | 56200000 | 75500000 | 51000000 | 96600000 | 45300000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 41500000 | 58700000 | 40700000 | 46900000 | 50700000 | 45000000 | 60600000 | 46900000 | 78100000 | 48500000 | 98100000 | 45400000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 42200000 | 55900000 | 39300000 | 48000000 | 50200000 | 46600000 | 60200000 | 48400000 | 75700000 | 43600000 | 94000000 | 39800000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39500000 | 55700000 | 40600000 | 47700000 | 51000000 | 47000000 | 62000000 | 50000000 | 78500000 | 45200000 | 99300000 | 42100000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 41700000 | 54200000 | 40600000 | 48500000 | 49800000 | 48200000 | 58400000 | 49700000 | 78000000 | 46200000 | 97800000 | 42900000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39100000 | 61000000 | 40700000 | 55400000 | 49400000 | 56100000 | 57500000 | 57700000 | 78400000 | 54900000 | 94600000 | 51400000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 39000000 | 60700000 | 40600000 | 52700000 | 49600000 | 53300000 | 60300000 | 54900000 | 78000000 | 50400000 | 93400000 | 46400000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 40300000 | 57700000 | 40900000 | 44900000 | 49500000 | 45400000 | 60000000 | 48600000 | 77200000 | 47300000 | 97000000 | 44000000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 40600000 | 61800000 | 39900000 | 51000000 | 49900000 | 53000000 | 59500000 | 53900000 | 77500000 | 49300000 | 97300000 | 46400000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | AD | 39500000 | 61700000 | 40500000 | 52600000 | 47600000 | 52000000 | 57200000 | 51700000 | 76100000 | 48100000 | 95200000 | 44900000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 36600000 | 62300000 | 39700000 | 46500000 | 50300000 | 45700000 | 63400000 | 47200000 | 80400000 | 51300000 | 100500000 | 47600000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 39400000 | 59400000 | 41000000 | 48600000 | 51500000 | 48800000 | 65100000 | 51400000 | 80700000 | 51000000 | 102600000 | 44000000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 3000 | AD | 41300000 | 61700000 | 41900000 | 49800000 | 53500000 | 48000000 | 64000000 | 51400000 | 79300000 | 46600000 | 99800000 | 43300000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 7 al 12. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcortícolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x7 | y7 | x8 | y8 | x9 | y9 | x10 | y10 | x11 | y11 | x12 | y12 |
|-----------------------|---------|--------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 1,32E+08 | 37400000 | 1,63E+08 | 43700000 | 1,33E+08 | 34600000 | 97800000 | 32500000 | 77100000 | 36600000 | 48600000 | 36600000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | GE | 1,27E+08 | 51000000 | 1,61E+08 | 47700000 | 1,27E+08 | 37700000 | 95700000 | 38400000 | 76700000 | 40600000 | 52400000 | 41200000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 1,23E+08 | 47800000 | 1,62E+08 | 44900000 | 1,24E+08 | 37700000 | 97000000 | 37200000 | 79200000 | 42800000 | 51900000 | 42000000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 1,21E+08 | 52100000 | 1,62E+08 | 52700000 | 1,22E+08 | 40200000 | 92800000 | 40800000 | 78800000 | 44200000 | 52800000 | 43800000 |
| <i>P. rex</i> | 2500 | AD | 1,33E+08 | 52000000 | 1,63E+08 | 55000000 | 1,33E+08 | 40100000 | 98100000 | 42000000 | 80000000 | 47000000 | 53400000 | 43200000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 1,32E+08 | 37400000 | 1,63E+08 | 43700000 | 1,33E+08 | 34600000 | 97800000 | 32500000 | 77100000 | 36600000 | 48600000 | 36600000 |
| <i>P. rex</i> | 2700 | AD | 1,27E+08 | 51000000 | 1,61E+08 | 47700000 | 1,27E+08 | 37700000 | 95700000 | 38400000 | 76700000 | 40600000 | 52400000 | 41200000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 1,29E+08 | 46900000 | 1,62E+08 | 46600000 | 1,29E+08 | 33200000 | 98100000 | 34100000 | 76000000 | 37400000 | 50200000 | 39200000 |
| <i>P. rex</i> | 3000 | AD | 1,28E+08 | 51000000 | 1,62E+08 | 48200000 | 1,29E+08 | 34900000 | 98900000 | 35700000 | 80000000 | 38600000 | 51800000 | 38200000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,18E+08 | 40800000 | 1,62E+08 | 45800000 | 1,19E+08 | 35000000 | 94600000 | 35400000 | 76300000 | 34900000 | 49200000 | 36400000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,26E+08 | 44800000 | 1,62E+08 | 46600000 | 1,27E+08 | 37800000 | 99800000 | 36100000 | 79600000 | 36900000 | 50800000 | 38500000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,31E+08 | 47200000 | 1,63E+08 | 49300000 | 1,31E+08 | 38200000 | 98400000 | 36900000 | 79100000 | 39300000 | 50800000 | 40800000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,21E+08 | 51800000 | 1,63E+08 | 53800000 | 1,21E+08 | 44000000 | 94500000 | 44100000 | 80300000 | 44800000 | 49400000 | 45800000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,21E+08 | 48800000 | 1,61E+08 | 51300000 | 1,2E+08 | 42400000 | 94500000 | 41700000 | 78700000 | 43300000 | 50700000 | 45300000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,26E+08 | 45300000 | 1,62E+08 | 49800000 | 1,25E+08 | 41600000 | 97300000 | 40200000 | 78500000 | 43600000 | 50400000 | 40500000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | SU | 1,21E+08 | 47300000 | 1,63E+08 | 51300000 | 1,21E+08 | 41200000 | 97300000 | 41200000 | 77900000 | 42200000 | 50300000 | 46000000 |
| <i>Passalus sp1</i> | 2500 | AD | 1,28E+08 | 45600000 | 1,62E+08 | 49400000 | 1,28E+08 | 40900000 | 94600000 | 39700000 | 76400000 | 40400000 | 50000000 | 44500000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 1,41E+08 | 52000000 | 1,61E+08 | 52500000 | 1,4E+08 | 37600000 | 1,01E+08 | 37400000 | 80800000 | 36200000 | 50800000 | 38100000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 1,42E+08 | 46500000 | 1,64E+08 | 46000000 | 1,42E+08 | 36800000 | 1,03E+08 | 36500000 | 80500000 | 38500000 | 51600000 | 37700000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 3000 | AD | 1,31E+08 | 44900000 | 1,63E+08 | 48600000 | 1,3E+08 | 34400000 | 1,01E+08 | 34000000 | 80400000 | 37600000 | 53000000 | 37000000 |

Anexo E. Landmarks ubicados dorsalmente en el cuerpo de Passalidae recolectados en el PNMRT, puntos del 13 al 17. AD: albuduramicolas, GE: generalistas, SU: subcorticolas. Continuación.

| Especie | Altitud | Gremio | x13 | y13 | x14 | y14 | x15 | y15 | x16 | y16 | x17 | y17 |
|-----------------------|----------------|---------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| <i>P. irregularis</i> | 3300 | GE | 1,34E+08 | 60100000 | 98600000 | 60600000 | 78800000 | 59000000 | 69600000 | 59300000 | 54200000 | 58500000 |
| <i>P.rex</i> | 2500 | GE | 1,3E+08 | 70100000 | 98100000 | 69700000 | 80000000 | 68200000 | 75200000 | 68100000 | 53000000 | 69700000 |
| <i>P.rex</i> | 2500 | AD | 1,28E+08 | 68300000 | 98800000 | 69000000 | 82800000 | 69000000 | 74300000 | 69100000 | 55000000 | 71500000 |
| <i>P.rex</i> | 2500 | AD | 1,22E+08 | 73000000 | 97600000 | 72000000 | 79700000 | 69900000 | 73600000 | 70300000 | 54600000 | 71400000 |
| <i>P.rex</i> | 2500 | AD | 1,36E+08 | 72400000 | 99400000 | 73100000 | 83100000 | 71500000 | 74900000 | 72400000 | 57500000 | 71800000 |
| <i>P.rex</i> | 2700 | AD | 1,34E+08 | 60100000 | 98600000 | 60600000 | 78800000 | 59000000 | 69600000 | 59300000 | 54200000 | 58500000 |
| <i>P.rex</i> | 2700 | AD | 1,3E+08 | 70100000 | 98100000 | 69700000 | 80000000 | 68200000 | 75200000 | 68100000 | 53000000 | 69700000 |
| <i>P.rex</i> | 3000 | AD | 1,34E+08 | 67700000 | 99000000 | 66700000 | 81200000 | 65400000 | 72700000 | 66600000 | 52000000 | 67000000 |
| <i>P.rex</i> | 3000 | AD | 1,3E+08 | 67500000 | 99400000 | 65900000 | 82000000 | 63800000 | 75900000 | 63400000 | 56300000 | 63800000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,23E+08 | 60500000 | 96600000 | 58300000 | 81100000 | 57500000 | 70700000 | 57300000 | 52400000 | 57500000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,3E+08 | 61700000 | 99800000 | 59700000 | 78700000 | 57900000 | 70400000 | 59000000 | 52800000 | 58200000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,32E+08 | 62300000 | 98000000 | 61100000 | 80000000 | 59700000 | 72300000 | 58900000 | 55500000 | 58900000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,23E+08 | 67500000 | 95600000 | 66900000 | 77100000 | 66200000 | 67700000 | 65700000 | 50200000 | 64600000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,24E+08 | 66100000 | 94400000 | 65400000 | 77900000 | 65000000 | 68900000 | 64100000 | 50300000 | 63100000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,3E+08 | 64900000 | 98900000 | 65800000 | 77300000 | 63400000 | 68900000 | 63800000 | 52400000 | 61800000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | SU | 1,25E+08 | 63800000 | 97200000 | 63700000 | 77500000 | 62700000 | 71500000 | 63100000 | 53400000 | 63400000 |
| <i>Passalus spl</i> | 2500 | AD | 1,29E+08 | 62600000 | 95700000 | 62500000 | 78000000 | 61900000 | 70900000 | 62900000 | 50600000 | 63000000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 1,4E+08 | 69800000 | 98500000 | 68900000 | 80800000 | 63700000 | 76000000 | 63900000 | 53000000 | 68100000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 2700 | AD | 1,41E+08 | 65500000 | 1,03E+08 | 66700000 | 82800000 | 66100000 | 73900000 | 63700000 | 51500000 | 64500000 |
| <i>P. gibbosus</i> | 3000 | AD | 1,32E+08 | 67500000 | 97600000 | 67100000 | 80100000 | 65700000 | 72400000 | 65900000 | 55000000 | 66300000 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica.

| <i>P.curtus 2500</i> | | | | | <i>P.curtus 2500</i> | | | | | <i>P.curtus 2700</i> | | | | |
|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,36E-08 | 2,17E-09 | 2,86E+06 | 1 | 1,00E+07 | -6,23E-11 | 1,03E-11 | 2,72E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,56E-08 | 7,34E-10 | 2,98E+06 |
| 2 | 5,03E+05 | 2,13E+05 | -8,74E+04 | -3,06E+05 | 2 | -4,40E+05 | -3,00E+05 | -1,60E+05 | 2,10E+05 | 2 | 6,51E+05 | 4,57E+05 | -1,59E+05 | -1,96E+05 |
| 3 | 8,89E+05 | -6,27E+04 | 3,17E+05 | 4,13E+05 | 3 | 9,32E+05 | -8,79E+04 | 3,01E+05 | 3,68E+05 | 3 | 9,85E+05 | -1,48E+04 | 2,42E+05 | 3,86E+05 |
| 4 | 1,79E+05 | 1,01E+05 | 1,14E+04 | 4,38E+04 | 4 | 5,33E+04 | -7,65E+04 | -4,87E+04 | -1,25E+05 | 4 | 7,15E+04 | 9,10E+04 | 3,88E+04 | 9,79E+04 |
| 5 | 1,89E+05 | -1,20E+05 | -5,77E+04 | 2,26E+05 | 5 | 3,08E+05 | -1,30E+05 | -5,44E+04 | 2,36E+05 | 5 | 2,94E+05 | -7,30E+04 | -8,31E+04 | 1,89E+05 |
| 6 | 1,25E+05 | 1,39E+05 | 8,87E+04 | -6,12E+04 | 6 | -1,02E+05 | -8,16E+04 | -2,00E+04 | 9,50E+04 | 6 | 8,43E+04 | 1,46E+05 | 5,57E+04 | -1,04E+05 |
| 7 | 7,30E+04 | -8,55E+03 | 5,33E+04 | 1,15E+05 | 7 | 1,56E+04 | -8,82E+04 | 4,89E+04 | 2,25E+05 | 7 | 2,89E+04 | -3,53E+04 | 1,20E+05 | 1,65E+05 |
| 8 | 1,39E+05 | -1,63E+04 | -1,04E+05 | 1,93E+04 | 8 | -1,40E+05 | -2,96E+04 | 5,84E+04 | 1,85E+04 | 8 | 1,66E+05 | 5,52E+04 | -1,07E+05 | -1,92E+04 |
| 9 | -3,39E+04 | 4,00E+04 | 8,29E+04 | 5,28E+04 | 9 | 6,54E+03 | -1,34E+04 | 4,08E+04 | 3,56E+04 | 9 | -3,12E+04 | 3,98E+04 | 9,54E+04 | 1,11E+05 |
| 10 | 1,02E+05 | 6,13E+03 | 2,31E+04 | 5,47E+04 | 10 | -8,64E+04 | 1,34E+04 | -2,43E+04 | -4,55E+04 | 10 | 1,13E+05 | -2,57E+04 | 4,13E+04 | 2,80E+04 |
| 11 | -3,46E+04 | 3,82E+04 | -7,92E+04 | 7,69E+04 | 11 | -2,71E+04 | -3,45E+04 | -1,56E+05 | 9,40E+04 | 11 | -4,88E+04 | 5,21E+04 | -1,22E+05 | 8,45E+04 |
| 12 | 9,36E+04 | -2,14E+03 | 5,29E+04 | -6,77E+04 | 12 | -8,78E+04 | -6,58E+04 | -9,17E+04 | -2,52E+04 | 12 | 5,84E+04 | 1,80E+04 | 6,51E+04 | 3,82E+03 |
| 13 | -6,05E+04 | 1,01E+03 | -1,31E+05 | 7,07E+04 | 13 | -2,90E+04 | -7,03E+04 | -7,48E+04 | -4,93E+04 | 13 | -3,33E+04 | 1,54E+04 | -3,17E+04 | 3,23E+04 |
| 14 | 6,65E+04 | 1,46E+04 | 6,68E+04 | 4,59E+04 | 14 | -6,51E+04 | -4,42E+04 | 7,34E+04 | -4,79E+04 | 14 | 7,86E+04 | 7,41E+03 | -4,06E+04 | -2,49E+04 |
| 15 | -3,27E+04 | 1,32E+04 | -2,36E+04 | -1,01E+05 | 15 | -1,33E+04 | 1,43E+03 | 2,11E+04 | -9,05E+04 | 15 | -6,82E+04 | 1,73E+04 | -5,43E+04 | 3,73E+04 |
| 16 | 4,80E+04 | -9,34E+03 | -1,22E+04 | 4,77E+04 | 16 | -3,36E+04 | 8,30E+03 | 4,95E+04 | -8,23E+03 | 16 | 6,08E+04 | -2,99E+03 | 9,24E+04 | 4,30E+04 |
| 17 | -2,06E+04 | 1,03E+04 | -1,73E+04 | -6,43E+03 | 17 | -2,20E+04 | 3,05E+03 | -2,28E+04 | 1,17E+04 | 17 | -2,89E+04 | 2,41E+04 | -7,22E+04 | -1,06E+05 |
| 18 | 2,12E+04 | -1,51E+03 | 1,64E+04 | 1,78E+04 | 18 | -2,88E+04 | -1,79E+04 | -8,87E+04 | 1,48E+04 | 18 | 1,21E+04 | -7,28E+03 | -4,59E+04 | 6,56E+04 |
| 19 | -3,13E+03 | 1,04E+04 | 2,87E+04 | -2,78E+03 | 19 | -2,76E+04 | -2,94E+04 | -7,62E+03 | -5,51E+04 | 19 | -1,06E+03 | 1,74E+04 | 3,37E+04 | 2,62E+04 |
| 20 | 1,85E+04 | -8,52E+03 | -3,68E+04 | -1,28E+04 | 20 | -2,54E+04 | -1,87E+04 | 2,99E+04 | -2,68E+04 | 20 | 6,96E+03 | -8,97E+03 | 5,42E+03 | -2,12E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P.curtus 3000</i> | | | | | <i>P.curtus 3000</i> | | | | | <i>P.curtus 3000</i> | | | | |
|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,46E-08 | -7,52E-10 | 2,99E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,36E-08 | 2,17E-09 | 2,86E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,48E-08 | 1,03E-09 | 3,09E+06 |
| 2 | 5,13E+05 | 4,24E+05 | 6,55E+04 | -2,32E+05 | 2 | 5,03E+05 | 2,13E+05 | -8,74E+04 | -3,06E+05 | 2 | 7,16E+05 | 8,45E+05 | -3,83E+05 | -1,66E+05 |
| 3 | 9,73E+05 | -1,09E+05 | 3,34E+05 | 3,33E+05 | 3 | 8,89E+05 | -6,27E+04 | 3,17E+05 | 4,13E+05 | 3 | 1,02E+06 | -1,11E+05 | 1,97E+05 | 2,81E+05 |
| 4 | 5,71E+04 | 1,46E+05 | -7,56E+04 | 1,71E+05 | 4 | 1,79E+05 | 1,01E+05 | 1,14E+04 | 4,38E+04 | 4 | 1,52E+05 | 3,10E+05 | -1,34E+05 | 1,43E+05 |
| 5 | 2,61E+05 | -8,30E+04 | -5,97E+04 | 1,62E+05 | 5 | 1,89E+05 | -1,20E+05 | -5,77E+04 | 2,26E+05 | 5 | 2,10E+05 | -1,08E+05 | -1,23E+05 | 1,40E+05 |
| 6 | 1,10E+05 | 1,33E+05 | 3,96E+04 | -6,58E+04 | 6 | 1,25E+05 | 1,39E+05 | 8,87E+04 | -6,12E+04 | 6 | 1,68E+05 | 1,78E+05 | -1,03E+05 | -3,38E+04 |
| 7 | 6,33E+04 | -4,29E+04 | 4,09E+04 | 1,55E+05 | 7 | 7,30E+04 | -8,55E+03 | 5,33E+04 | 1,15E+05 | 7 | 8,08E+03 | -2,64E+04 | 3,26E+04 | 2,74E+04 |
| 8 | 1,11E+05 | 5,38E+04 | -9,09E+04 | -3,20E+04 | 8 | 1,39E+05 | -1,63E+04 | -1,04E+05 | 1,93E+04 | 8 | 1,34E+05 | 5,59E+04 | -8,18E+04 | 5,27E+04 |
| 9 | -1,11E+04 | 1,06E+04 | 3,30E+04 | 5,53E+04 | 9 | -3,39E+04 | 4,00E+04 | 8,29E+04 | 5,28E+04 | 9 | -1,38E+04 | 2,98E+04 | -6,68E+04 | -4,64E+03 |
| 10 | 9,62E+04 | 2,99E+04 | 4,07E+04 | 2,28E+04 | 10 | 1,02E+05 | 6,13E+03 | 2,31E+04 | 5,47E+04 | 10 | 1,06E+05 | 1,19E+04 | 4,76E+04 | -5,85E+04 |
| 11 | -4,52E+04 | -8,11E+03 | -1,50E+05 | 3,27E+04 | 11 | -3,46E+04 | 3,82E+04 | -7,92E+04 | 7,69E+04 | 11 | -6,87E+04 | -4,93E+03 | -1,47E+05 | 1,27E+05 |
| 12 | 8,78E+04 | 7,57E+04 | 1,16E+05 | -2,22E+04 | 12 | 9,36E+04 | -2,14E+03 | 5,29E+04 | -6,77E+04 | 12 | 1,24E+05 | 7,04E+04 | 1,54E+05 | -3,89E+04 |
| 13 | -2,44E+04 | -6,47E+04 | -1,28E+05 | -5,87E+04 | 13 | -6,05E+04 | 1,01E+03 | -1,31E+05 | 7,07E+04 | 13 | -5,68E+04 | -4,25E+04 | -1,36E+05 | -1,35E+05 |
| 14 | 2,96E+04 | 5,22E+04 | -1,84E+04 | 9,18E+04 | 14 | 6,65E+04 | 1,46E+04 | 6,68E+04 | 4,59E+04 | 14 | 4,91E+04 | 3,90E+04 | 1,89E+04 | 1,65E+05 |
| 15 | -1,83E+04 | 2,69E+03 | 7,97E+04 | -5,62E+04 | 15 | -3,27E+04 | 1,32E+04 | -2,36E+04 | -1,01E+05 | 15 | 3,69E+03 | 2,30E+04 | 4,34E+04 | -6,18E+04 |
| 16 | 4,85E+04 | 8,25E+03 | -1,42E+04 | -3,54E+04 | 16 | 4,80E+04 | -9,34E+03 | -1,22E+04 | 4,77E+04 | 16 | 4,37E+04 | 6,67E+03 | 2,17E+04 | -6,16E+04 |
| 17 | -2,11E+04 | -7,07E+02 | -5,36E+04 | -2,81E+04 | 17 | -2,06E+04 | 1,03E+04 | -1,73E+04 | -6,43E+03 | 17 | -1,14E+04 | -3,83E+03 | -7,49E+04 | -1,14E+04 |
| 18 | 3,02E+04 | 1,44E+04 | 1,69E+04 | 3,38E+04 | 18 | 2,12E+04 | -1,51E+03 | 1,64E+04 | 1,78E+04 | 18 | 2,62E+04 | 1,73E+04 | -3,13E+04 | 6,18E+04 |
| 19 | -1,36E+04 | -3,79E+03 | 2,52E+04 | -8,37E+03 | 19 | -3,13E+03 | 1,04E+04 | 2,87E+04 | -2,78E+03 | 19 | -1,38E+04 | 1,19E+04 | 2,57E+04 | 2,20E+04 |
| 20 | 3,34E+04 | 1,23E+04 | 3,65E+02 | -5,09E+03 | 20 | 1,85E+04 | -8,52E+03 | -3,68E+04 | -1,28E+04 | 20 | 1,93E+04 | 4,93E+03 | 5,11E+04 | 5,64E+03 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P.curtus 3000</i> | | | | | <i>P.curtus 3300</i> | | | | | <i>P.curtus 3300</i> | | | | |
|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,56E-08 | 7,34E-10 | 2,98E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,55E-08 | -5,63E-10 | 2,96E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,63E-08 | -2,17E-09 | 2,98E+06 |
| 2 | 6,51E+05 | 4,57E+05 | -1,59E+05 | -1,96E+05 | 2 | 6,98E+05 | 2,88E+05 | -1,12E+05 | -2,48E+05 | 2 | 6,54E+05 | 4,08E+05 | -1,92E+05 | -2,44E+05 |
| 3 | 9,85E+05 | -1,48E+04 | 2,42E+05 | 3,86E+05 | 3 | 9,50E+05 | 1,83E+04 | 3,61E+05 | 3,16E+05 | 3 | 9,20E+05 | -1,36E+05 | 2,41E+05 | 3,38E+05 |
| 4 | 7,15E+04 | 9,10E+04 | 3,88E+04 | 9,79E+04 | 4 | 6,14E+04 | 9,08E+04 | 4,57E+04 | 1,24E+04 | 4 | 1,06E+05 | 1,69E+05 | -1,24E+04 | 3,95E+04 |
| 5 | 2,94E+05 | -7,30E+04 | -8,31E+04 | 1,89E+05 | 5 | 3,16E+05 | -8,79E+04 | -1,43E+04 | 2,48E+05 | 5 | 2,49E+05 | -5,80E+04 | -3,68E+04 | 1,31E+05 |
| 6 | 8,43E+04 | 1,46E+05 | 5,57E+04 | -1,04E+05 | 6 | 1,42E+05 | 1,78E+05 | 4,82E+04 | -6,83E+04 | 6 | 1,69E+05 | 1,27E+05 | 3,27E+04 | -5,03E+04 |
| 7 | 2,89E+04 | -3,53E+04 | 1,20E+05 | 1,65E+05 | 7 | -1,48E+04 | -4,93E+04 | 1,07E+05 | 2,05E+05 | 7 | 3,97E+04 | -1,53E+04 | 7,34E+04 | 1,15E+05 |
| 8 | 1,66E+05 | 5,52E+04 | -1,07E+05 | -1,92E+04 | 8 | 1,67E+05 | 3,78E+04 | -1,06E+05 | 3,16E+04 | 8 | 1,24E+05 | 2,96E+04 | -5,67E+04 | 8,36E+04 |
| 9 | -3,12E+04 | 3,98E+04 | 9,54E+04 | 1,11E+05 | 9 | -4,33E+04 | 4,66E+04 | 5,24E+03 | 9,36E+04 | 9 | 4,04E+03 | 6,04E+04 | 2,79E+04 | -6,00E+03 |
| 10 | 1,13E+05 | -2,57E+04 | 4,13E+04 | 2,80E+04 | 10 | 1,04E+05 | 1,59E+04 | 9,36E+04 | 1,42E+03 | 10 | 6,95E+04 | -1,26E+04 | -1,56E+04 | 3,16E+04 |
| 11 | -4,88E+04 | 5,21E+04 | -1,22E+05 | 8,45E+04 | 11 | -2,99E+04 | -5,97E+04 | -2,38E+05 | 2,63E+04 | 11 | -2,48E+04 | 6,79E+04 | -4,85E+04 | 1,18E+05 |
| 12 | 5,84E+04 | 1,80E+04 | 6,51E+04 | 3,82E+03 | 12 | 5,42E+04 | 8,87E+04 | 1,10E+05 | 8,28E+04 | 12 | 1,05E+05 | -1,55E+04 | 4,95E+04 | -1,37E+05 |
| 13 | -3,33E+04 | 1,54E+04 | -3,17E+04 | 3,23E+04 | 13 | -2,33E+04 | -4,33E+04 | 6,73E+03 | -8,30E+04 | 13 | -7,98E+04 | 6,91E+03 | -1,48E+05 | 6,11E+04 |
| 14 | 7,86E+04 | 7,41E+03 | -4,06E+04 | -2,49E+04 | 14 | 7,43E+04 | 3,15E+04 | -7,40E+04 | 6,44E+04 | 14 | 6,95E+04 | 1,82E+04 | 9,74E+04 | 8,09E+04 |
| 15 | -6,82E+04 | 1,73E+04 | -5,43E+04 | 3,73E+04 | 15 | -2,66E+04 | 8,93E+03 | -3,04E+03 | -2,92E+04 | 15 | -1,39E+04 | 2,99E+04 | -3,53E+04 | -9,23E+04 |
| 16 | 6,08E+04 | -2,99E+03 | 9,24E+04 | 4,30E+04 | 16 | 3,41E+04 | 7,58E+03 | 1,09E+03 | 1,50E+04 | 16 | 2,42E+04 | -1,15E+04 | 3,48E+03 | 6,04E+02 |
| 17 | -2,89E+04 | 2,41E+04 | -7,22E+04 | -1,06E+05 | 17 | -1,12E+04 | -8,13E+03 | -4,59E+04 | 4,38E+03 | 17 | -6,61E+03 | 1,91E+04 | -5,99E+04 | 1,35E+04 |
| 18 | 1,21E+04 | -7,28E+03 | -4,59E+04 | 6,56E+04 | 18 | 1,60E+04 | 3,62E+04 | 1,06E+03 | -4,82E+03 | 18 | 2,89E+04 | 4,19E+03 | 2,77E+04 | -1,52E+03 |
| 19 | -1,06E+03 | 1,74E+04 | 3,37E+04 | 2,62E+04 | 19 | -2,06E+04 | -2,11E+04 | 2,89E+04 | -6,52E+03 | 19 | -1,20E+04 | 9,88E+03 | 7,66E+03 | -1,57E+04 |
| 20 | 6,96E+03 | -8,97E+03 | 5,42E+03 | -2,12E+04 | 20 | 3,61E+04 | 2,09E+04 | -2,53E+03 | -1,42E+04 | 20 | 2,01E+04 | -1,13E+04 | -1,80E+04 | 1,85E+03 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P.curtus 3300</i> | | | | | <i>P.curtus 3300</i> | | | | | <i>P.curtus 3300</i> | | | | |
|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,33E-08 | 1,48E-10 | 3,01E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,42E-08 | 7,51E-10 | 3,15E+06 | 1 | 1,00E+07 | -6,23E-11 | 1,03E-11 | 2,72E+06 |
| 2 | 5,27E+05 | 3,57E+05 | -2,17E+05 | -1,27E+05 | 2 | 6,27E+05 | 3,31E+05 | -1,80E+05 | -2,36E+05 | 2 | -4,40E+05 | -3,00E+05 | -1,60E+05 | 2,10E+05 |
| 3 | 8,87E+05 | -1,45E+05 | 2,34E+05 | 3,87E+05 | 3 | 9,97E+05 | -1,19E+04 | 2,45E+05 | 4,01E+05 | 3 | 9,32E+05 | -8,79E+04 | 3,01E+05 | 3,68E+05 |
| 4 | 7,82E+04 | 1,98E+05 | -1,63E+05 | 1,78E+05 | 4 | -2,31E+04 | 1,29E+05 | -3,31E+04 | 6,33E+04 | 4 | 5,33E+04 | -7,65E+04 | -4,87E+04 | -1,25E+05 |
| 5 | 2,85E+05 | -9,73E+04 | -6,63E+04 | 1,32E+05 | 5 | 2,97E+05 | -1,16E+05 | -1,04E+05 | 2,24E+05 | 5 | 3,08E+05 | -1,30E+05 | -5,44E+04 | 2,36E+05 |
| 6 | 8,54E+04 | 8,83E+04 | -7,98E+04 | -5,08E+04 | 6 | 1,11E+05 | 1,25E+05 | -6,75E+04 | -9,44E+04 | 6 | -1,02E+05 | -8,16E+04 | -2,00E+04 | 9,50E+04 |
| 7 | 4,54E+04 | -5,89E+04 | 4,38E+04 | 1,96E+05 | 7 | -8,81E+03 | -4,71E+04 | 6,65E+04 | 1,60E+05 | 7 | 1,56E+04 | -8,82E+04 | 4,89E+04 | 2,25E+05 |
| 8 | 1,03E+05 | 5,93E+04 | -8,59E+04 | -2,87E+04 | 8 | 1,36E+05 | 9,89E+03 | -8,61E+04 | 2,72E+04 | 8 | -1,40E+05 | -2,96E+04 | 5,84E+04 | 1,85E+04 |
| 9 | 1,84E+04 | -3,88E+04 | -3,20E+04 | 3,33E+04 | 9 | 1,58E+03 | 1,94E+02 | -5,49E+04 | -1,81E+04 | 9 | 6,54E+03 | -1,34E+04 | 4,08E+04 | 3,56E+04 |
| 10 | 6,77E+04 | 8,44E+03 | -8,94E+03 | 3,32E+04 | 10 | 3,80E+04 | -1,38E+03 | 2,16E+04 | 3,46E+04 | 10 | -8,64E+04 | 1,34E+04 | -2,43E+04 | -4,55E+04 |
| 11 | -2,19E+04 | -2,15E+04 | -9,05E+04 | 5,93E+04 | 11 | -2,42E+04 | -5,26E+04 | -1,23E+05 | 1,05E+05 | 11 | -2,71E+04 | -3,45E+04 | -1,56E+05 | 9,40E+04 |
| 12 | 7,61E+04 | 4,22E+04 | 1,15E+05 | -3,04E+04 | 12 | 9,32E+04 | 6,79E+04 | 1,02E+05 | -4,93E+04 | 12 | -8,78E+04 | -6,58E+04 | -9,17E+04 | -2,52E+04 |
| 13 | -1,73E+04 | -6,28E+04 | -9,25E+04 | -3,22E+04 | 13 | -3,43E+04 | -1,01E+05 | -1,17E+05 | -1,08E+05 | 13 | -2,90E+04 | -7,03E+04 | -7,48E+04 | -4,93E+04 |
| 14 | 3,24E+04 | 4,46E+04 | 3,10E+03 | 1,16E+05 | 14 | 2,98E+04 | 9,02E+03 | -5,51E+04 | 1,73E+05 | 14 | -6,51E+04 | -4,42E+04 | 7,34E+04 | -4,79E+04 |
| 15 | 9,30E+02 | -2,25E+04 | 4,59E+04 | -7,77E+04 | 15 | 1,64E+04 | -1,26E+04 | 5,23E+04 | -6,94E+04 | 15 | -1,33E+04 | 1,43E+03 | 2,11E+04 | -9,05E+04 |
| 16 | 1,40E+04 | -8,56E+02 | -2,44E+04 | 5,94E+04 | 16 | 9,23E+03 | -4,57E+03 | 2,75E+04 | -1,89E+04 | 16 | -3,36E+04 | 8,30E+03 | 4,95E+04 | -8,23E+03 |
| 17 | -2,48E+03 | 9,21E+03 | 2,69E+04 | -1,12E+04 | 17 | 1,29E+04 | -4,59E+04 | -3,52E+04 | -3,77E+03 | 17 | -2,20E+04 | 3,05E+03 | -2,28E+04 | 1,17E+04 |
| 18 | 2,39E+04 | -4,12E+03 | 1,17E+04 | -1,31E+03 | 18 | 3,55E+04 | 2,71E+04 | 8,15E+03 | -2,33E+04 | 18 | -2,88E+04 | -1,79E+04 | -8,87E+04 | 1,48E+04 |
| 19 | -1,03E+04 | -9,06E+03 | -4,25E+04 | 2,51E+03 | 19 | -1,45E+04 | -4,13E+04 | -7,64E+03 | 5,48E+02 | 19 | -2,76E+04 | -2,94E+04 | -7,62E+03 | -5,51E+04 |
| 20 | 1,73E+04 | 8,47E+03 | 6,06E+03 | 6,18E+04 | 20 | 3,22E+04 | -1,75E+03 | 8,38E+03 | 3,58E+04 | 20 | -2,54E+04 | -1,87E+04 | 2,99E+04 | -2,68E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P. irregularis</i> 2500 | | | | | <i>P. irregularis</i> 2500 | | | | | <i>P. irregularis</i> 2500 | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,38E-08 | 7,48E-10 | 2,80E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,45E-08 | 1,03E-09 | 3,00E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,56E-08 | -8,11E-10 | 3,01E+06 |
| 2 | 5,84E+05 | 5,72E+05 | -8,11E+03 | -2,31E+05 | 2 | 7,54E+05 | 5,39E+05 | -2,41E+05 | -2,20E+05 | 2 | 5,79E+05 | 5,80E+05 | -2,35E+05 | -1,13E+05 |
| 3 | 1,00E+06 | -5,85E+04 | 2,65E+05 | 3,98E+05 | 3 | 8,66E+05 | -1,23E+05 | 3,14E+05 | 3,29E+05 | 3 | 9,62E+05 | 3,96E+03 | 3,01E+05 | 3,74E+05 |
| 4 | 7,77E+04 | 2,19E+05 | -1,17E+03 | 7,59E+04 | 4 | 1,24E+05 | 1,88E+05 | -1,51E+05 | 1,30E+05 | 4 | 1,30E+05 | 1,45E+05 | -1,73E+05 | 7,52E+04 |
| 5 | 2,98E+05 | -9,89E+04 | -1,46E+05 | 2,13E+05 | 5 | 2,50E+05 | -6,71E+04 | -4,01E+03 | 9,92E+04 | 5 | 1,97E+05 | -7,63E+04 | -1,18E+05 | 1,43E+05 |
| 6 | 1,12E+05 | 1,84E+05 | -1,19E+04 | -1,27E+05 | 6 | 1,53E+05 | 1,03E+05 | -9,72E+03 | -2,36E+04 | 6 | 1,38E+05 | 1,39E+05 | -5,76E+04 | -5,77E+04 |
| 7 | 1,25E+04 | -7,20E+03 | 3,25E+04 | 1,38E+05 | 7 | 1,39E+04 | 2,18E+04 | 6,32E+04 | 2,07E+05 | 7 | 1,91E+04 | -2,53E+04 | 2,48E+04 | 1,62E+05 |
| 8 | 1,62E+05 | 5,23E+04 | -1,10E+05 | -9,71E+04 | 8 | 1,49E+05 | -1,71E+03 | -7,92E+04 | -1,31E+04 | 8 | 1,41E+05 | 2,24E+04 | -1,04E+05 | -3,67E+03 |
| 9 | -5,31E+04 | 2,42E+04 | 1,40E+04 | 1,12E+04 | 9 | -4,47E+04 | 7,30E+04 | -3,24E+04 | 1,06E+05 | 9 | -4,87E+04 | 3,88E+04 | -2,68E+04 | 3,73E+04 |
| 10 | 7,36E+04 | 4,89E+04 | 8,37E+04 | 7,09E+04 | 10 | 1,13E+05 | -2,60E+04 | 6,66E+04 | -2,25E+03 | 10 | 1,38E+05 | -2,95E+03 | 8,77E+04 | -5,76E+04 |
| 11 | 3,36E+03 | 2,64E+04 | -2,08E+04 | -3,03E+04 | 11 | -6,36E+04 | 1,35E+04 | -2,27E+05 | 7,16E+04 | 11 | -5,02E+04 | -3,41E+04 | -2,68E+05 | -3,07E+03 |
| 12 | 9,26E+04 | 1,29E+04 | -1,22E+04 | -1,23E+05 | 12 | 7,25E+04 | 4,61E+04 | 1,58E+05 | 5,05E+03 | 12 | 7,05E+04 | 5,52E+04 | 1,08E+05 | 1,22E+05 |
| 13 | -7,11E+04 | -6,54E+03 | -1,43E+05 | 1,04E+05 | 13 | -1,27E+04 | -1,72E+04 | -1,15E+05 | -7,91E+04 | 13 | -8,93E+03 | -2,60E+04 | 2,18E+04 | -8,54E+04 |
| 14 | 8,92E+04 | 4,40E+04 | 8,93E+04 | 7,84E+04 | 14 | 3,61E+04 | -1,98E+04 | -6,29E+04 | 6,16E+04 | 14 | 6,64E+04 | -5,79E+03 | -4,92E+04 | 2,04E+04 |
| 15 | -3,15E+04 | 1,75E+04 | -4,52E+03 | -1,43E+05 | 15 | -4,00E+04 | 3,92E+04 | 3,96E+04 | 2,51E+04 | 15 | -3,96E+04 | 1,18E+04 | -2,80E+04 | -4,13E+04 |
| 16 | 3,42E+04 | 7,82E+03 | -7,38E+03 | 6,33E+04 | 16 | 4,83E+04 | -2,03E+04 | 5,00E+04 | -4,41E+04 | 16 | 4,25E+04 | 7,63E+03 | 4,67E+04 | 4,37E+04 |
| 17 | -3,72E+03 | 2,74E+04 | -1,73E+04 | -6,23E+04 | 17 | -1,49E+04 | 1,05E+04 | -7,75E+04 | -1,26E+04 | 17 | 7,85E+03 | 9,93E+03 | -1,59E+04 | -3,34E+04 |
| 18 | 1,93E+04 | 8,53E+03 | -3,79E+04 | -1,07E+03 | 18 | 2,42E+04 | -1,96E+03 | 4,99E+03 | -1,69E+03 | 18 | 2,85E+04 | 2,13E+01 | 2,10E+04 | -3,88E+04 |
| 19 | -9,92E+03 | 6,73E+03 | 1,59E+03 | 3,65E+04 | 19 | -1,77E+04 | 1,95E+02 | -2,93E+02 | 3,59E+04 | 19 | -2,02E+04 | -1,03E+04 | -3,12E+04 | 2,02E+04 |
| 20 | 3,10E+04 | 3,06E+03 | -6,29E+03 | -1,98E+04 | 20 | 2,35E+04 | -5,08E+03 | 6,88E+03 | -1,53E+03 | 20 | 3,86E+04 | 1,70E+04 | 2,77E+04 | 2,77E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P. irregularis 2500</i> | | | | | <i>P. irregularis 2700</i> | | | | | <i>P. irregularis 2700</i> | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,39E-08 | -5,78E-10 | 2,79E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,65E-08 | -1,18E-09 | 2,83E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,42E-08 | 5,99E-10 | 2,57E+06 |
| 2 | 6,36E+05 | 6,47E+05 | -2,74E+05 | -2,60E+05 | 2 | 7,49E+05 | 6,12E+05 | -2,89E+05 | -2,20E+05 | 2 | 4,07E+05 | 3,55E+05 | 1,13E+05 | -2,22E+05 |
| 3 | 1,01E+06 | -5,43E+04 | 3,41E+05 | 2,93E+05 | 3 | 9,18E+05 | -7,86E+04 | 3,09E+05 | 3,68E+05 | 3 | 9,37E+05 | -5,05E+04 | 3,49E+05 | 3,00E+05 |
| 4 | 1,02E+05 | 2,04E+05 | -4,36E+03 | 4,23E+04 | 4 | 1,84E+05 | 2,27E+05 | -8,32E+04 | 1,45E+05 | 4 | 2,09E+04 | 9,47E+04 | 9,78E+04 | 5,97E+04 |
| 5 | 3,04E+05 | -1,10E+05 | -2,29E+04 | 1,56E+05 | 5 | 1,92E+05 | -1,00E+05 | -8,79E+04 | 1,70E+05 | 5 | 1,62E+05 | -1,25E+05 | -6,23E+04 | 2,83E+05 |
| 6 | 1,40E+05 | 1,92E+05 | 2,46E+04 | -8,29E+04 | 6 | 1,90E+05 | 1,42E+05 | -8,50E+03 | -5,18E+02 | 6 | 1,34E+05 | 7,08E+04 | 3,00E+04 | -5,26E+04 |
| 7 | 2,53E+04 | -2,76E+02 | 1,06E+05 | 2,36E+05 | 7 | -4,64E+04 | 5,61E+03 | 2,30E+04 | 2,08E+05 | 7 | -2,08E+04 | -7,70E+04 | 1,06E+05 | 2,25E+05 |
| 8 | 1,49E+05 | 7,55E+04 | -1,30E+05 | -1,15E+04 | 8 | 1,93E+05 | 6,59E+04 | -2,18E+04 | 5,15E+04 | 8 | 1,56E+05 | -2,35E+04 | -8,88E+04 | 9,69E+03 |
| 9 | -2,71E+04 | 5,69E+04 | -2,51E+03 | 4,08E+04 | 9 | -6,23E+04 | 7,93E+03 | -1,31E+05 | -3,89E+03 | 9 | -5,66E+04 | -3,47E+04 | -1,09E+05 | 7,73E+04 |
| 10 | 7,54E+04 | 1,05E+04 | -1,91E+04 | 1,45E+04 | 10 | 9,12E+04 | 1,82E+04 | 6,62E+04 | 1,02E+05 | 10 | 1,25E+05 | 2,00E+04 | 1,29E+05 | 5,00E+04 |
| 11 | -4,19E+04 | 4,32E+04 | -8,70E+04 | 1,06E+05 | 11 | -6,63E+04 | 8,14E+03 | -1,29E+05 | 6,65E+04 | 11 | -2,90E+04 | -1,00E+05 | -1,87E+05 | -5,10E+04 |
| 12 | 1,14E+05 | 4,72E+04 | 1,29E+05 | -1,43E+05 | 12 | 1,19E+05 | 5,46E+04 | 1,47E+05 | -4,09E+04 | 12 | 6,83E+04 | 5,05E+04 | -1,60E+04 | 7,25E+04 |
| 13 | -5,96E+04 | -3,89E+04 | -1,62E+05 | -3,35E+04 | 13 | -6,29E+04 | -5,45E+04 | -1,35E+05 | -1,02E+05 | 13 | -1,38E+04 | -4,11E+04 | 5,27E+04 | -4,72E+04 |
| 14 | 4,77E+04 | 4,05E+04 | -1,30E+04 | 1,67E+05 | 14 | 4,68E+04 | 3,74E+04 | -3,95E+04 | 1,67E+05 | 14 | 8,80E+04 | -5,85E+03 | -4,88E+04 | -2,91E+04 |
| 15 | -2,36E+04 | 4,50E+04 | 6,41E+04 | -4,24E+04 | 15 | -2,06E+04 | 1,87E+04 | 8,21E+04 | -4,95E+04 | 15 | -2,62E+04 | -2,03E+04 | -7,30E+04 | -5,18E+04 |
| 16 | 2,69E+04 | -1,73E+04 | 1,58E+04 | 5,22E+03 | 16 | 2,49E+04 | -4,98E+02 | 1,39E+04 | -3,04E+04 | 16 | 4,79E+04 | 1,44E+04 | 3,92E+04 | 3,64E+04 |
| 17 | -1,12E+04 | 2,95E+04 | -4,92E+04 | -3,20E+04 | 17 | -7,17E+03 | 7,65E+03 | -2,95E+04 | 1,38E+04 | 17 | -3,10E+03 | -2,06E+04 | 3,98E+03 | -9,56E+03 |
| 18 | 2,01E+04 | 4,99E+03 | -1,33E+04 | -2,56E+04 | 18 | 1,87E+04 | 1,20E+04 | 6,80E+03 | -5,12E+04 | 18 | 3,91E+04 | 2,11E+04 | 2,79E+04 | -4,33E+04 |
| 19 | -2,29E+04 | 6,33E+03 | -3,19E+04 | 1,53E+04 | 19 | -2,14E+04 | -3,98E+03 | -3,63E+04 | 1,96E+04 | 19 | -1,97E+04 | -2,72E+04 | -5,05E+02 | -3,58E+04 |
| 20 | 3,37E+04 | 3,92E+03 | 8,85E+03 | 1,96E+04 | 20 | 2,19E+04 | 1,21E+04 | 3,98E+03 | 3,29E+04 | 20 | 1,79E+04 | 1,28E+04 | -1,48E+04 | 2,15E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P. irregularis 3000</i> | | | | | <i>P. irregularis 3000</i> | | | | | <i>P. irregularis 3000</i> | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,37E-08 | 1,09E-09 | 2,80E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,61E-08 | -1,92E-09 | 2,94E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,46E-08 | 3,61E-10 | 2,89E+06 |
| 2 | 6,57E+05 | 4,83E+05 | -2,67E+05 | -1,59E+05 | 2 | 5,64E+05 | 2,90E+05 | -1,57E+05 | -3,30E+05 | 2 | 5,63E+05 | 5,08E+05 | -2,20E+05 | -8,67E+04 |
| 3 | 9,57E+05 | -9,81E+04 | 2,39E+05 | 2,74E+05 | 3 | 9,98E+05 | 8,54E+04 | 2,86E+05 | 3,57E+05 | 3 | 9,75E+05 | -1,09E+05 | 1,56E+05 | 4,32E+05 |
| 4 | 7,43E+04 | 1,28E+05 | -6,96E+04 | 1,09E+05 | 4 | 7,46E+04 | 8,34E+04 | -4,72E+04 | 8,55E+04 | 4 | 1,01E+05 | 1,64E+05 | -9,75E+04 | 8,68E+04 |
| 5 | 2,95E+05 | -7,59E+04 | -4,33E+04 | 1,34E+05 | 5 | 3,54E+05 | -5,33E+04 | -1,24E+05 | 1,75E+05 | 5 | 1,94E+05 | -1,33E+05 | -1,46E+05 | 2,43E+05 |
| 6 | 1,53E+05 | 1,20E+05 | 1,57E+03 | -6,18E+04 | 6 | 4,42E+04 | 1,59E+05 | 1,05E+05 | -4,99E+04 | 6 | 1,42E+05 | 1,32E+05 | -6,28E+04 | -4,98E+04 |
| 7 | 2,37E+04 | -2,43E+04 | 7,01E+04 | 2,05E+05 | 7 | 1,00E+05 | -5,96E+04 | 9,56E+03 | 1,96E+05 | 7 | 2,22E+03 | -4,03E+04 | 4,04E+04 | 1,52E+05 |
| 8 | 1,84E+05 | 7,24E+04 | -6,04E+04 | 1,36E+04 | 8 | 1,08E+05 | 9,43E+04 | -6,92E+04 | -2,77E+03 | 8 | 1,52E+05 | 8,27E+03 | -1,03E+05 | -1,31E+04 |
| 9 | -4,02E+04 | 1,78E+04 | -3,78E+04 | 4,38E+04 | 9 | -3,94E+04 | -2,62E+04 | -2,13E+04 | 7,93E+04 | 9 | -6,29E+04 | -7,59E+03 | -6,59E+04 | 8,27E+04 |
| 10 | 9,19E+04 | 1,46E+04 | 5,05E+04 | 6,38E+04 | 10 | 6,30E+04 | 9,34E+04 | 1,02E+05 | 1,52E+05 | 10 | 1,16E+05 | 4,45E+04 | 1,13E+05 | 1,56E+04 |
| 11 | -5,55E+04 | -1,31E+04 | -1,93E+05 | 5,93E+04 | 11 | 5,44E+04 | -5,45E+04 | -9,11E+04 | -1,82E+05 | 11 | -6,20E+04 | -7,62E+04 | -1,64E+05 | -3,02E+03 |
| 12 | 6,51E+04 | 8,81E+04 | 1,47E+05 | 4,82E+04 | 12 | -3,09E+04 | 5,73E+04 | -8,99E+04 | 1,22E+05 | 12 | 5,88E+04 | 6,84E+04 | 5,79E+04 | 1,26E+05 |
| 13 | -4,49E+03 | -6,88E+04 | -6,33E+04 | -1,27E+05 | 13 | 3,37E+04 | -4,70E+04 | 4,30E+04 | 5,28E+04 | 13 | -1,93E+04 | -3,10E+04 | 5,04E+04 | -1,29E+05 |
| 14 | 3,91E+04 | 2,61E+04 | -9,87E+04 | 7,12E+04 | 14 | 8,20E+03 | 6,54E+04 | -2,93E+04 | 1,48E+04 | 14 | 4,18E+04 | -1,57E+04 | -6,94E+04 | 5,44E+04 |
| 15 | -3,64E+04 | 1,03E+04 | 2,74E+04 | 4,73E+03 | 15 | -3,49E+03 | -3,13E+04 | 5,61E+04 | -1,72E+04 | 15 | -3,36E+04 | -5,00E+03 | -6,18E+04 | 2,21E+04 |
| 16 | 5,11E+04 | 2,37E+03 | 5,45E+04 | 1,05E+04 | 16 | 1,07E+04 | 2,78E+04 | -5,05E+04 | 6,25E+03 | 16 | 1,31E+04 | 1,24E+04 | 6,97E+04 | 4,90E+04 |
| 17 | -1,69E+04 | -3,94E+03 | -5,39E+04 | -2,63E+04 | 17 | 9,14E+03 | -6,74E+03 | -2,62E+04 | -1,09E+04 | 17 | -1,27E+04 | -2,67E+04 | 7,87E+03 | -1,63E+04 |
| 18 | 1,27E+04 | 2,68E+04 | 3,19E+04 | 1,79E+04 | 18 | -1,78E+04 | 1,87E+04 | 1,47E+03 | 3,90E+04 | 18 | 2,03E+04 | 1,04E+04 | -1,30E+04 | -3,22E+04 |
| 19 | -9,80E+03 | -2,71E+04 | -2,53E+04 | -1,28E+04 | 19 | 2,76E+04 | -2,26E+04 | 6,46E+03 | -1,30E+04 | 19 | -3,03E+04 | -1,78E+04 | -3,67E+04 | -2,00E+04 |
| 20 | 2,29E+04 | 2,53E+04 | -2,13E+04 | 1,41E+04 | 20 | -2,99E+04 | 2,35E+04 | -3,28E+04 | -3,07E+03 | 20 | 1,28E+04 | 3,35E+03 | -4,27E+03 | 6,21E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P. irregularis 3000</i> | | | | | <i>P. irregularis 3000</i> | | | | | <i>P. irregularis 3000</i> | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,34E-08 | 5,79E-10 | 2,85E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,47E-08 | -2,88E-10 | 2,94E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,43E-08 | 1,77E-09 | 3,00E+06 |
| 2 | 5,72E+05 | 3,92E+05 | -2,59E+05 | -3,02E+05 | 2 | 5,28E+05 | 3,14E+05 | -1,62E+05 | -2,20E+05 | 2 | 4,30E+05 | 1,40E+05 | 1,02E+04 | -2,28E+05 |
| 3 | 9,88E+05 | -1,47E+03 | 2,79E+05 | 3,70E+05 | 3 | 9,87E+05 | -5,26E+04 | 2,46E+05 | 3,94E+05 | 3 | 9,64E+05 | -9,75E+03 | 2,49E+05 | 4,20E+05 |
| 4 | 4,84E+04 | 9,38E+04 | -1,46E+05 | 7,92E+04 | 4 | 4,21E+04 | 4,91E+04 | -8,60E+04 | 1,44E+05 | 4 | 1,59E+04 | 2,10E+04 | -1,20E+05 | 1,21E+05 |
| 5 | 3,20E+05 | -3,79E+04 | -9,45E+04 | 1,38E+05 | 5 | 2,78E+05 | -6,96E+04 | -1,36E+05 | 1,43E+05 | 5 | 3,26E+05 | -5,10E+04 | -9,96E+04 | 1,89E+05 |
| 6 | 8,80E+04 | 1,38E+05 | 3,10E+04 | -5,72E+04 | 6 | 1,16E+05 | 1,12E+05 | 1,02E+04 | -2,49E+04 | 6 | 7,77E+04 | 7,94E+04 | 5,18E+04 | -1,47E+05 |
| 7 | 7,23E+04 | -6,07E+04 | -6,73E+03 | 1,84E+05 | 7 | 3,73E+04 | -9,44E+04 | -4,64E+04 | 1,92E+05 | 7 | 8,72E+04 | -5,46E+04 | 3,47E+04 | 1,81E+05 |
| 8 | 1,23E+05 | 8,12E+04 | -7,55E+04 | -5,76E+04 | 8 | 1,41E+05 | 7,74E+04 | -3,65E+04 | -4,51E+04 | 8 | 1,15E+05 | 4,16E+04 | -3,94E+04 | -9,69E+04 |
| 9 | -1,24E+04 | -1,89E+04 | -2,48E+04 | 3,05E+04 | 9 | -2,23E+04 | -5,08E+04 | -4,81E+04 | 6,30E+01 | 9 | -5,83E+03 | -3,18E+03 | 5,18E+04 | 1,14E+05 |
| 10 | 9,89E+04 | 4,15E+04 | 4,10E+04 | 6,16E+04 | 10 | 9,83E+04 | 4,75E+04 | 8,68E+04 | 7,91E+04 | 10 | 7,95E+04 | 1,39E+04 | 7,53E+04 | 1,70E+04 |
| 11 | -4,35E+03 | -4,32E+04 | -1,63E+05 | -6,74E+04 | 11 | 7,43E+03 | -7,79E+04 | -1,08E+05 | -1,15E+05 | 11 | -1,18E+04 | -2,78E+04 | -9,76E+04 | 5,11E+04 |
| 12 | 1,61E+04 | 8,50E+04 | 1,02E+05 | 1,31E+05 | 12 | 1,41E+04 | 7,98E+04 | 3,14E+04 | 1,53E+05 | 12 | 5,47E+04 | 6,17E+04 | 1,02E+05 | 8,65E+04 |
| 13 | 4,33E+04 | -5,31E+04 | 4,15E+04 | -1,04E+05 | 13 | 2,09E+04 | -4,71E+04 | 9,15E+04 | -3,36E+04 | 13 | -3,11E+03 | -4,92E+04 | -6,24E+04 | -3,54E+04 |
| 14 | 2,97E+04 | 4,67E+04 | -9,91E+04 | -9,13E+03 | 14 | 5,20E+04 | 3,52E+04 | -7,01E+04 | -4,08E+04 | 14 | 3,17E+04 | 3,36E+04 | -8,59E+04 | 4,34E+04 |
| 15 | -1,98E+04 | -2,44E+04 | 1,30E+04 | 3,78E+04 | 15 | -2,68E+04 | -4,15E+04 | -4,21E+04 | 4,90E+03 | 15 | -1,84E+04 | -5,05E+03 | 4,81E+04 | 1,79E+04 |
| 16 | 5,01E+04 | 3,58E+04 | 1,86E+04 | 5,57E+04 | 16 | 3,44E+04 | 2,76E+04 | 4,11E+03 | 8,46E+04 | 16 | 2,84E+04 | 4,30E+03 | 2,61E+04 | -1,19E+04 |
| 17 | 3,18E+03 | -1,86E+04 | 2,82E+03 | -4,76E+04 | 17 | 1,31E+04 | -2,44E+04 | 1,26E+04 | -5,89E+04 | 17 | -1,87E+04 | -5,83E+03 | -3,46E+04 | -3,35E+04 |
| 18 | 8,78E+02 | 2,67E+04 | -8,31E+03 | 3,28E+04 | 18 | 5,95E+03 | 1,70E+04 | -5,40E+03 | 5,66E+03 | 18 | 2,38E+04 | 9,97E+03 | -8,07E+03 | 4,42E+04 |
| 19 | 1,88E+04 | -2,09E+04 | -2,70E+04 | 1,68E+04 | 19 | 1,33E+04 | -2,15E+04 | -2,94E+03 | -8,43E+03 | 19 | -1,20E+04 | -1,88E+04 | 9,48E+03 | 7,54E+03 |
| 20 | 9,25E+02 | 3,58E+04 | -2,95E+03 | 2,52E+04 | 20 | 9,66E+03 | 2,25E+04 | -1,63E+04 | 1,49E+04 | 20 | 2,19E+04 | 1,22E+04 | -6,20E+03 | 9,26E+03 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P. irregularis 3000</i> | | | | | <i>P. irregularis 3000</i> | | | | | <i>P. irregularis 3300</i> | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,45E-08 | 6,83E-10 | 2,68E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,64E-08 | -5,07E-10 | 2,66E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,35E-08 | 1,46E-09 | 3,11E+06 |
| 2 | 5,48E+05 | 3,85E+05 | -3,57E+05 | -1,77E+05 | 2 | 5,45E+05 | 2,79E+05 | -8,88E+04 | -3,15E+05 | 2 | 5,69E+05 | 7,68E+05 | -3,24E+05 | -9,36E+04 |
| 3 | 9,26E+05 | -4,98E+04 | 2,58E+05 | 3,50E+05 | 3 | 1,02E+06 | 1,05E+05 | 1,48E+05 | 2,59E+05 | 3 | 9,66E+05 | 3,21E+04 | 3,03E+05 | 3,75E+05 |
| 4 | 1,24E+05 | 1,48E+05 | -1,20E+05 | 7,86E+04 | 4 | 8,26E+04 | 1,06E+05 | 9,71E+04 | 6,23E+04 | 4 | 7,00E+04 | 3,05E+05 | -7,08E+04 | 1,47E+05 |
| 5 | 2,55E+05 | -8,27E+04 | -5,70E+04 | 1,31E+05 | 5 | 3,22E+05 | -5,69E+04 | -1,82E+05 | 1,91E+05 | 5 | 2,17E+05 | -6,89E+04 | -9,17E+04 | 1,94E+05 |
| 6 | 1,36E+05 | 1,09E+05 | 4,41E+03 | -5,06E+04 | 6 | 1,36E+05 | 1,85E+05 | 9,75E+04 | -1,45E+05 | 6 | 1,11E+05 | 1,49E+05 | -1,94E+05 | -1,12E+05 |
| 7 | 1,79E+04 | -1,57E+04 | 4,30E+04 | 1,70E+05 | 7 | 4,01E+04 | -8,92E+04 | -1,10E+03 | 1,96E+05 | 7 | -2,99E+04 | 4,87E+04 | 1,09E+05 | 1,88E+05 |
| 8 | 1,54E+05 | 3,07E+04 | -5,64E+04 | -3,27E+04 | 8 | 1,48E+05 | 1,26E+05 | -5,00E+04 | 2,66E+04 | 8 | 1,20E+05 | -1,10E+04 | -1,39E+05 | -2,27E+04 |
| 9 | -5,40E+04 | -5,87E+03 | -7,12E+04 | 1,08E+05 | 9 | -2,09E+04 | -2,99E+04 | 1,22E+04 | 5,77E+02 | 9 | -4,95E+04 | 8,47E+04 | -7,39E+04 | 9,66E+03 |
| 10 | 1,12E+05 | 8,25E+04 | 1,90E+05 | 6,25E+04 | 10 | 6,80E+04 | 9,71E+04 | 7,02E+04 | 1,19E+05 | 10 | 7,38E+04 | -1,43E+04 | 3,53E+04 | -6,30E+03 |
| 11 | -6,00E+03 | -6,78E+04 | -1,88E+05 | -1,02E+05 | 11 | 1,81E+04 | -3,48E+04 | -7,33E+04 | -3,84E+04 | 11 | -4,61E+04 | 3,84E+04 | -1,14E+05 | 1,30E+05 |
| 12 | 4,18E+04 | 5,24E+04 | -1,47E+04 | 1,21E+05 | 12 | 4,20E+04 | 9,35E+04 | 3,02E+04 | 5,84E+03 | 12 | 9,15E+04 | 1,51E+03 | 6,80E+04 | -1,11E+05 |
| 13 | -3,44E+04 | -1,60E+04 | 2,10E+04 | 3,45E+04 | 13 | -5,06E+03 | -7,14E+04 | -7,42E+04 | -1,77E+04 | 13 | -6,81E+04 | 2,43E+04 | -1,55E+05 | -2,91E+04 |
| 14 | 5,91E+04 | 2,60E+04 | -1,07E+03 | 3,04E+04 | 14 | 2,30E+04 | 7,90E+04 | -6,70E+04 | 1,30E+05 | 14 | 6,47E+04 | -1,97E+04 | 3,12E+04 | 8,63E+04 |
| 15 | -3,22E+04 | -8,61E+03 | -1,73E+04 | -4,69E+04 | 15 | 3,83E+03 | -2,14E+04 | 1,22E+05 | -2,48E+04 | 15 | -1,09E+04 | 3,76E+04 | -3,70E+04 | -7,43E+04 |
| 16 | 3,18E+04 | 1,12E+04 | 7,84E+03 | 3,45E+04 | 16 | 5,91E+03 | 3,16E+04 | -3,31E+04 | -4,05E+04 | 16 | 8,26E+03 | -1,15E+04 | -7,92E+01 | 1,08E+02 |
| 17 | -2,26E+04 | -1,65E+04 | -5,33E+04 | 1,93E+03 | 17 | 7,30E+03 | 1,30E+03 | -4,73E+04 | 1,85E+04 | 17 | 1,53E+04 | 3,88E+04 | 5,23E+04 | 4,84E+04 |
| 18 | 2,48E+04 | 2,30E+04 | 2,89E+04 | 2,77E+04 | 18 | 5,14E+03 | 2,83E+04 | 1,93E+04 | 1,27E+04 | 18 | 4,90E+04 | -3,21E+04 | 2,00E+04 | -1,26E+05 |
| 19 | -1,98E+04 | -2,16E+04 | -8,54E+02 | -1,77E+04 | 19 | 7,95E+03 | -1,43E+04 | -1,45E+04 | -1,05E+04 | 19 | -3,31E+04 | 2,35E+04 | -7,36E+04 | -1,62E+04 |
| 20 | 1,12E+04 | 1,63E+04 | -2,48E+04 | 2,16E+04 | 20 | -9,67E+02 | 1,84E+04 | -2,73E+04 | 2,07E+04 | 20 | 3,33E+04 | -1,94E+04 | -1,27E+04 | 7,76E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P. irregularis 3300</i> | | | | | <i>P. rex 2500</i> | | | | | <i>P. rex 2500</i> | | | | |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,49E-08 | 7,76E-10 | 2,65E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,57E-08 | -1,77E-09 | 2,65E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,49E-08 | -1,72E-09 | 2,78E+06 |
| 2 | 6,17E+05 | 6,17E+05 | -3,23E+05 | -8,52E+04 | 2 | 5,13E+05 | 6,62E+05 | -4,72E+04 | -1,72E+05 | 2 | 4,07E+05 | 1,40E+05 | 5,13E+04 | -4,56E+04 |
| 3 | 9,85E+05 | -2,70E+04 | 4,16E+05 | 3,26E+05 | 3 | 1,04E+06 | -1,25E+05 | 3,56E+05 | 3,57E+05 | 3 | 9,92E+05 | -7,36E+04 | 3,34E+05 | 4,54E+05 |
| 4 | 8,93E+04 | 1,28E+05 | -5,01E+04 | 1,70E+05 | 4 | 5,29E+04 | 1,20E+05 | -1,23E+05 | 1,59E+05 | 4 | -3,47E+04 | -7,29E+03 | -7,06E+03 | 2,41E+05 |
| 5 | 2,76E+05 | -9,28E+04 | -3,70E+04 | 1,91E+05 | 5 | 2,68E+05 | -1,04E+05 | -3,14E+03 | 1,75E+05 | 5 | 3,10E+05 | -1,77E+05 | -1,98E+05 | 3,18E+05 |
| 6 | 1,41E+05 | 7,99E+04 | -3,79E+04 | -9,59E+04 | 6 | 9,85E+04 | 1,40E+05 | -3,84E+04 | -1,93E+04 | 6 | 1,22E+05 | 2,75E+04 | -1,13E+05 | -1,25E+05 |
| 7 | -3,13E+04 | -3,80E+04 | 5,26E+04 | 2,62E+05 | 7 | 9,08E+04 | -3,60E+04 | 3,32E+04 | 2,14E+05 | 7 | 2,90E+04 | -6,04E+04 | 7,73E+03 | 1,97E+05 |
| 8 | 1,85E+05 | 8,01E+03 | -8,58E+04 | -3,26E+04 | 8 | 1,03E+05 | 4,71E+04 | -1,99E+05 | -2,47E+04 | 8 | 1,70E+05 | -8,10E+03 | -1,16E+05 | -1,25E+05 |
| 9 | -6,72E+04 | 5,95E+04 | -1,77E+04 | 8,85E+04 | 9 | 2,79E+03 | 3,29E+04 | 5,74E+04 | 9,55E+03 | 9 | -5,71E+03 | -1,36E+03 | -2,65E+04 | -3,67E+04 |
| 10 | 1,34E+05 | -3,35E+04 | 6,68E+04 | -8,13E+03 | 10 | 7,00E+04 | -2,99E+04 | -1,41E+05 | -1,38E+04 | 10 | 7,14E+04 | 1,09E+04 | 1,15E+05 | -1,14E+04 |
| 11 | -3,80E+04 | 5,16E+03 | -2,29E+05 | 6,14E+04 | 11 | -1,65E+04 | 7,29E+04 | 2,48E+04 | 3,91E+04 | 11 | -2,39E+04 | -4,88E+04 | -4,30E+04 | 8,74E+03 |
| 12 | 7,42E+04 | 3,67E+04 | 1,23E+05 | 1,97E+04 | 12 | 7,99E+04 | -1,44E+04 | 5,61E+04 | -1,73E+05 | 12 | 8,14E+04 | 2,22E+04 | 8,74E+04 | -1,90E+04 |
| 13 | -1,32E+04 | -2,03E+04 | -8,98E+04 | -8,56E+04 | 13 | -3,49E+04 | 9,24E+03 | -1,35E+05 | 8,40E+04 | 13 | -6,84E+04 | -6,19E+04 | -1,63E+04 | 4,14E+04 |
| 14 | 5,26E+04 | -1,47E+04 | -7,07E+04 | 1,98E+04 | 14 | 4,82E+04 | 1,52E+04 | 8,26E+04 | 2,34E+04 | 14 | 7,40E+04 | 9,10E+03 | 4,91E+04 | 1,35E+05 |
| 15 | -3,14E+04 | 6,04E+04 | 3,21E+04 | -7,09E+03 | 15 | -1,01E+04 | 8,68E+03 | 5,83E+03 | -3,49E+04 | 15 | 4,73E+02 | -1,33E+04 | 2,97E+04 | -1,03E+05 |
| 16 | 6,10E+04 | -3,90E+04 | 5,98E+04 | -6,62E+04 | 16 | 2,19E+04 | -3,92E+04 | -4,56E+04 | 1,60E+04 | 16 | 3,78E+04 | -1,68E+04 | -6,37E+04 | 2,49E+04 |
| 17 | -2,58E+04 | 1,24E+04 | -8,61E+04 | 6,18E+03 | 17 | -3,93E+03 | 3,29E+04 | -4,58E+04 | 2,78E+04 | 17 | -1,37E+04 | -9,08E+03 | -2,70E+04 | 5,58E+04 |
| 18 | 1,55E+04 | 1,02E+04 | 6,42E+04 | 1,46E+04 | 18 | 1,90E+04 | -2,60E+04 | 3,64E+04 | 1,64E+04 | 18 | 5,07E+04 | 2,13E+04 | 4,42E+04 | -1,29E+04 |
| 19 | -7,69E+03 | -9,86E+03 | 3,11E+04 | 1,22E+04 | 19 | 1,81E+04 | 1,48E+04 | -1,24E+04 | -1,21E+04 | 19 | -4,44E+04 | -1,11E+04 | 1,95E+03 | -2,07E+04 |
| 20 | 2,78E+04 | -2,58E+03 | -2,13E+04 | -2,18E+04 | 20 | 1,31E+04 | -1,45E+04 | -2,80E+04 | -5,49E+04 | 20 | 3,63E+04 | 1,46E+04 | 2,15E+04 | 2,50E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P.rex 2500</i> | | | | | <i>P.rex 2500</i> | | | | | <i>P.rex 3000</i> | | | | |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,57E-08 | -1,80E-09 | 2,70E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,61E-08 | -1,95E-09 | 2,78E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,29E-08 | 2,17E-09 | 3,11E+06 |
| 2 | 6,94E+05 | 1,00E+06 | -2,52E+05 | -1,45E+05 | 2 | 6,46E+05 | 5,58E+05 | -1,72E+05 | -5,78E+04 | 2 | 5,41E+05 | 4,26E+05 | -6,55E+04 | -7,43E+04 |
| 3 | 1,07E+06 | -6,69E+04 | 3,55E+05 | 2,60E+05 | 3 | 1,04E+06 | 7,33E+04 | 3,47E+05 | 2,57E+05 | 3 | 1,10E+06 | -5,73E+04 | 6,39E+04 | 2,79E+05 |
| 4 | 1,56E+05 | 2,82E+05 | -1,15E+05 | 1,57E+05 | 4 | 1,46E+05 | 2,87E+05 | 5,20E+04 | 5,96E+04 | 4 | 3,72E+04 | 1,69E+05 | 1,09E+05 | -1,09E+04 |
| 5 | 1,92E+05 | -5,17E+04 | -2,21E+04 | 2,49E+05 | 5 | 2,97E+05 | -1,09E+05 | -1,08E+05 | 2,72E+05 | 5 | 1,31E+05 | -1,34E+05 | -1,91E+04 | 4,31E+05 |
| 6 | 1,97E+05 | 1,36E+05 | -7,45E+04 | -1,47E+04 | 6 | 1,88E+05 | 1,25E+05 | -1,04E+05 | -7,33E+04 | 6 | 1,99E+05 | 1,36E+05 | -3,18E+04 | -3,97E+04 |
| 7 | -2,65E+03 | 6,71E+04 | 1,13E+05 | 1,03E+05 | 7 | -4,25E+04 | 7,40E+04 | 1,98E+05 | 1,60E+05 | 7 | -1,64E+04 | -1,13E+03 | 1,54E+05 | 1,07E+05 |
| 8 | 1,03E+05 | -3,02E+04 | -2,10E+05 | 1,00E+05 | 8 | 1,58E+05 | -2,23E+04 | -1,08E+05 | 3,17E+04 | 8 | 1,05E+05 | 1,30E+04 | 6,21E+04 | 6,23E+04 |
| 9 | 5,59E+03 | 1,41E+05 | 1,93E+03 | 4,16E+04 | 9 | -2,08E+04 | 1,35E+05 | -3,39E+04 | 9,26E+04 | 9 | -2,62E+04 | -2,93E+04 | -1,65E+05 | 9,49E+04 |
| 10 | 3,35E+04 | -6,23E+04 | -5,02E+04 | -6,61E+04 | 10 | 8,83E+04 | -2,31E+04 | 7,05E+04 | -7,13E+04 | 10 | 7,93E+04 | 5,91E+04 | 4,15E+04 | 1,14E+04 |
| 11 | -2,12E+04 | 1,04E+05 | -8,33E+04 | 1,53E+05 | 11 | -7,47E+04 | 6,64E+04 | -1,63E+05 | 1,76E+05 | 11 | -8,57E+04 | -2,47E+04 | -3,10E+04 | 1,33E+05 |
| 12 | 5,35E+04 | -4,28E+04 | 1,44E+04 | -1,55E+05 | 12 | 1,32E+05 | -7,09E+03 | 8,14E+04 | -4,75E+04 | 12 | 1,24E+05 | 2,15E+03 | 6,59E+04 | 5,82E+04 |
| 13 | -2,49E+04 | 7,91E+04 | -6,54E+04 | 4,90E+04 | 13 | -7,77E+04 | 4,64E+04 | -1,24E+05 | -8,46E+04 | 13 | -7,85E+04 | -2,71E+04 | -1,38E+05 | -1,22E+05 |
| 14 | 2,62E+04 | -6,05E+04 | 4,78E+04 | -3,16E+04 | 14 | 1,96E+04 | -4,04E+04 | -4,28E+04 | 1,41E+05 | 14 | 2,70E+04 | 3,56E+04 | -1,37E+04 | 1,43E+05 |
| 15 | 5,28E+03 | 5,66E+04 | -9,75E+04 | 1,36E+04 | 15 | 5,99E+03 | 7,93E+04 | 3,58E+04 | 9,45E+03 | 15 | -2,79E+03 | -2,01E+04 | 3,76E+04 | 2,13E+04 |
| 16 | -1,11E+04 | -9,78E+03 | 7,93E+04 | 1,19E+04 | 16 | 1,69E+04 | -3,08E+04 | 2,49E+04 | -8,03E+04 | 16 | 3,60E+04 | -7,26E+03 | -4,56E+04 | -7,37E+04 |
| 17 | 3,81E+04 | 1,02E+04 | 5,15E+03 | -4,35E+04 | 17 | -2,38E+04 | 2,55E+04 | -5,99E+04 | 2,57E+04 | 17 | -4,65E+04 | 8,38E+02 | -3,27E+04 | 1,09E+04 |
| 18 | -3,52E+04 | -2,51E+04 | -1,21E+05 | -2,02E+04 | 18 | 2,50E+04 | -3,55E+04 | -4,38E+04 | 2,40E+04 | 18 | 2,91E+04 | -2,27E+03 | 5,65E+03 | 2,70E+04 |
| 19 | 1,80E+04 | 5,59E+04 | 4,22E+04 | 8,87E+04 | 19 | -2,21E+04 | 4,96E+04 | 7,39E+03 | 2,26E+04 | 19 | -7,57E+03 | 4,42E+03 | 5,58E+03 | -1,40E+04 |
| 20 | 2,24E+03 | -3,70E+04 | 6,16E+04 | -3,83E+04 | 20 | 5,02E+03 | -3,76E+04 | 3,17E+04 | -4,96E+02 | 20 | 1,12E+04 | -4,04E+03 | -5,40E+03 | -2,96E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>P.rex 3000</i> | | | | | <i>Passalus sp1 2500</i> | | | | | <i>Passalus sp1 2500</i> | | | | |
|-------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|--------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,42E-08 | -1,63E-10 | 3,02E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,56E-08 | -1,75E-09 | 2,89E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,63E-08 | -2,01E-09 | 2,83E+06 |
| 2 | 4,92E+05 | 2,03E+05 | -2,13E+04 | -1,89E+05 | 2 | 7,17E+05 | 2,86E+05 | -1,24E+05 | -2,70E+05 | 2 | 5,75E+05 | 6,64E+05 | -3,33E+05 | -7,44E+03 |
| 3 | 9,72E+05 | 7,37E+04 | 1,95E+05 | 2,80E+05 | 3 | 1,07E+06 | -1,56E+05 | 3,60E+05 | 2,91E+05 | 3 | 9,01E+05 | -1,96E+05 | 1,72E+05 | 4,54E+05 |
| 4 | 4,77E+04 | 1,12E+05 | 1,15E+05 | 1,02E+05 | 4 | 1,16E+05 | 2,09E+05 | 1,81E+05 | 3,75E+04 | 4 | 1,44E+05 | 1,93E+05 | -2,16E+05 | 1,38E+05 |
| 5 | 3,28E+05 | -1,50E+05 | -1,28E+05 | 2,57E+05 | 5 | 1,38E+05 | -1,08E+05 | -1,70E+04 | 3,48E+05 | 5 | 2,09E+05 | -6,72E+04 | 1,46E+04 | 7,87E+04 |
| 6 | 7,55E+04 | 1,74E+05 | 3,63E+04 | -1,14E+05 | 6 | 2,55E+05 | 1,71E+05 | -2,49E+04 | -6,26E+04 | 6 | 1,36E+05 | 1,01E+05 | -6,30E+04 | 3,03E+04 |
| 7 | 6,99E+04 | -3,86E+04 | 1,04E+05 | 1,87E+05 | 7 | -3,88E+04 | -3,60E+04 | 6,87E+04 | 5,58E+04 | 7 | 3,50E+04 | -9,42E+03 | 3,35E+04 | 1,34E+05 |
| 8 | 1,16E+05 | 3,86E+04 | -7,83E+04 | -1,31E+04 | 8 | 1,54E+05 | 6,37E+04 | 6,49E+04 | 1,35E+05 | 8 | 1,15E+05 | 3,35E+04 | -8,42E+04 | 4,81E+04 |
| 9 | 1,96E+04 | 1,51E+04 | -4,82E+04 | 4,41E+04 | 9 | 1,86E+03 | -6,32E+04 | -1,17E+05 | -3,68E+04 | 9 | -3,35E+04 | 1,98E+04 | -1,03E+04 | 8,16E+04 |
| 10 | 6,43E+04 | 3,51E+04 | 8,49E+04 | 6,42E+04 | 10 | 7,97E+04 | 1,05E+05 | 6,82E+04 | 8,89E+04 | 10 | 9,08E+04 | 1,80E+04 | 3,82E+04 | 4,03E+04 |
| 11 | -1,58E+04 | -4,92E+04 | -1,60E+05 | 4,80E+04 | 11 | -4,94E+04 | -4,58E+04 | 1,32E+03 | 6,32E+04 | 11 | -4,44E+04 | -3,36E+03 | -1,42E+05 | 4,79E+04 |
| 12 | 6,41E+04 | 9,61E+04 | 5,52E+04 | 6,11E+04 | 12 | 1,05E+05 | 5,88E+04 | 6,14E+03 | 2,36E+04 | 12 | 4,93E+04 | 1,33E+04 | 7,07E+04 | 1,47E+03 |
| 13 | -2,00E+04 | -6,35E+04 | 4,79E+04 | -1,15E+05 | 13 | -2,67E+04 | -4,13E+04 | -8,81E+04 | -8,51E+04 | 13 | -4,93E+04 | -1,73E+04 | -1,08E+05 | 4,54E+04 |
| 14 | 3,94E+04 | 5,27E+04 | -1,35E+05 | 2,38E+04 | 14 | 1,24E+04 | 5,23E+04 | 9,69E+03 | 1,60E+05 | 14 | 4,44E+04 | 2,96E+04 | 8,23E+04 | 2,06E+04 |
| 15 | -3,53E+03 | -2,25E+04 | 3,57E+04 | -2,94E+03 | 15 | 1,77E+04 | -2,66E+04 | 8,00E+04 | -3,62E+04 | 15 | -2,24E+04 | -2,94E+04 | -9,09E+04 | -8,40E+04 |
| 16 | 1,08E+04 | 3,71E+04 | 2,80E+04 | 1,02E+04 | 16 | 2,26E+04 | 3,17E+04 | -8,03E+04 | -5,47E+04 | 16 | 8,14E+03 | 3,75E+03 | 8,11E+03 | 9,85E+04 |
| 17 | 6,62E+03 | -2,48E+04 | 3,30E+04 | -3,18E+04 | 17 | -6,65E+03 | 2,24E+03 | -1,72E+04 | 4,83E+04 | 17 | -7,08E+03 | 1,15E+04 | 4,28E+04 | -3,93E+04 |
| 18 | 1,81E+04 | 2,79E+04 | -2,19E+04 | -8,41E+03 | 18 | 1,00E+04 | 3,70E+03 | 2,56E+04 | 2,90E+04 | 18 | 2,83E+04 | -1,63E+04 | 1,10E+04 | -6,43E+04 |
| 19 | -1,10E+04 | -1,12E+04 | -2,46E+03 | 5,51E+03 | 19 | 1,89E+04 | 2,36E+03 | -2,67E+04 | -1,21E+04 | 19 | -2,80E+04 | -1,51E+04 | -6,41E+04 | 4,53E+04 |
| 20 | 1,49E+04 | 1,42E+04 | 1,93E+04 | 3,78E+04 | 20 | -1,45E+04 | 1,83E+04 | 1,40E+04 | -1,12E+04 | 20 | 1,84E+04 | 1,31E+04 | 5,52E+04 | 3,05E+04 |

Anexo F. Harmónicas base de análisis de descriptores de Fourier para contornos de tibias de Passalidae recolectados en el PNMRT. H: harmónica. Continuación.

| <i>Passalus sp1 2500</i> | | | | | <i>P.gibbosus 2700</i> | | | | | <i>P.gibbosus 3000</i> | | | | |
|--------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| H | a | b | c | d | H | a | b | c | d | H | a | b | c | d |
| 1 | 1,00E+07 | 1,56E-08 | -1,75E-09 | 2,89E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,61E-08 | -1,95E-09 | 2,78E+06 | 1 | 1,00E+07 | 1,57E-08 | -1,77E-09 | 2,65E+06 |
| 2 | 7,17E+05 | 2,86E+05 | -1,24E+05 | -2,70E+05 | 2 | 6,46E+05 | 5,58E+05 | -1,72E+05 | -5,78E+04 | 2 | 5,13E+05 | 6,62E+05 | -4,72E+04 | -1,72E+05 |
| 3 | 1,07E+06 | -1,56E+05 | 3,60E+05 | 2,91E+05 | 3 | 1,04E+06 | 7,33E+04 | 3,47E+05 | 2,57E+05 | 3 | 1,04E+06 | -1,25E+05 | 3,56E+05 | 3,57E+05 |
| 4 | 1,16E+05 | 2,09E+05 | 1,81E+05 | 3,75E+04 | 4 | 1,46E+05 | 2,87E+05 | 5,20E+04 | 5,96E+04 | 4 | 5,29E+04 | 1,20E+05 | -1,23E+05 | 1,59E+05 |
| 5 | 1,38E+05 | -1,08E+05 | -1,70E+04 | 3,48E+05 | 5 | 2,97E+05 | -1,09E+05 | -1,08E+05 | 2,72E+05 | 5 | 2,68E+05 | -1,04E+05 | -3,14E+03 | 1,75E+05 |
| 6 | 2,55E+05 | 1,71E+05 | -2,49E+04 | -6,26E+04 | 6 | 1,88E+05 | 1,25E+05 | -1,04E+05 | -7,33E+04 | 6 | 9,85E+04 | 1,40E+05 | -3,84E+04 | -1,93E+04 |
| 7 | -3,88E+04 | -3,60E+04 | 6,87E+04 | 5,58E+04 | 7 | -4,25E+04 | 7,40E+04 | 1,98E+05 | 1,60E+05 | 7 | 9,08E+04 | -3,60E+04 | 3,32E+04 | 2,14E+05 |
| 8 | 1,54E+05 | 6,37E+04 | 6,49E+04 | 1,35E+05 | 8 | 1,58E+05 | -2,23E+04 | -1,08E+05 | 3,17E+04 | 8 | 1,03E+05 | 4,71E+04 | -1,99E+05 | -2,47E+04 |
| 9 | 1,86E+03 | -6,32E+04 | -1,17E+05 | -3,68E+04 | 9 | -2,08E+04 | 1,35E+05 | -3,39E+04 | 9,26E+04 | 9 | 2,79E+03 | 3,29E+04 | 5,74E+04 | 9,55E+03 |
| 10 | 7,97E+04 | 1,05E+05 | 6,82E+04 | 8,89E+04 | 10 | 8,83E+04 | -2,31E+04 | 7,05E+04 | -7,13E+04 | 10 | 7,00E+04 | -2,99E+04 | -1,41E+05 | -1,38E+04 |
| 11 | -4,94E+04 | -4,58E+04 | 1,32E+03 | 6,32E+04 | 11 | -7,47E+04 | 6,64E+04 | -1,63E+05 | 1,76E+05 | 11 | -1,65E+04 | 7,29E+04 | 2,48E+04 | 3,91E+04 |
| 12 | 1,05E+05 | 5,88E+04 | 6,14E+03 | 2,36E+04 | 12 | 1,32E+05 | -7,09E+03 | 8,14E+04 | -4,75E+04 | 12 | 7,99E+04 | -1,44E+04 | 5,61E+04 | -1,73E+05 |
| 13 | -2,67E+04 | -4,13E+04 | -8,81E+04 | -8,51E+04 | 13 | -7,77E+04 | 4,64E+04 | -1,24E+05 | -8,46E+04 | 13 | -3,49E+04 | 9,24E+03 | -1,35E+05 | 8,40E+04 |
| 14 | 1,24E+04 | 5,23E+04 | 9,69E+03 | 1,60E+05 | 14 | 1,96E+04 | -4,04E+04 | -4,28E+04 | 1,41E+05 | 14 | 4,82E+04 | 1,52E+04 | 8,26E+04 | 2,34E+04 |
| 15 | 1,77E+04 | -2,66E+04 | 8,00E+04 | -3,62E+04 | 15 | 5,99E+03 | 7,93E+04 | 3,58E+04 | 9,45E+03 | 15 | -1,01E+04 | 8,68E+03 | 5,83E+03 | -3,49E+04 |
| 16 | 2,26E+04 | 3,17E+04 | -8,03E+04 | -5,47E+04 | 16 | 1,69E+04 | -3,08E+04 | 2,49E+04 | -8,03E+04 | 16 | 2,19E+04 | -3,92E+04 | -4,56E+04 | 1,60E+04 |
| 17 | -6,65E+03 | 2,24E+03 | -1,72E+04 | 4,83E+04 | 17 | -2,38E+04 | 2,55E+04 | -5,99E+04 | 2,57E+04 | 17 | -3,93E+03 | 3,29E+04 | -4,58E+04 | 2,78E+04 |
| 18 | 1,00E+04 | 3,70E+03 | 2,56E+04 | 2,90E+04 | 18 | 2,50E+04 | -3,55E+04 | -4,38E+04 | 2,40E+04 | 18 | 1,90E+04 | -2,60E+04 | 3,64E+04 | 1,64E+04 |
| 19 | 1,89E+04 | 2,36E+03 | -2,67E+04 | -1,21E+04 | 19 | -2,21E+04 | 4,96E+04 | 7,39E+03 | 2,26E+04 | 19 | 1,81E+04 | 1,48E+04 | -1,24E+04 | -1,21E+04 |
| 20 | -1,45E+04 | 1,83E+04 | 1,40E+04 | -1,12E+04 | 20 | 5,02E+03 | -3,76E+04 | 3,17E+04 | -4,96E+02 | 20 | 1,31E+04 | -1,45E+04 | -2,80E+04 | -5,49E+04 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|-------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 19 | 59 | ABRIL | 0,57 | 0,20 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 19,2 | 59,6 | MAYO | 0,67 | 1,30 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 19,5 | 55 | JUNIO | 0,74 | 2,05 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17,7 | 54,57 | JULIO | 0,75 | 1,74 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 61,5 | AGOSTO | 0,76 | 1,80 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 18 | 64,3 | SEPTIEMBRE | 0,75 | 1,39 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 18 | 63,1 | OCTUBRE | 0,72 | 1,70 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17,5 | 64,2 | NOVIEMBRE | 0,72 | 1,58 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 16,8 | 60,4 | DICIEMBRE | 0,55 | 1,25 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 16,4 | 62 | ENERO | 0,60 | 1,00 |
| 1 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 16,2 | 62 | FEBRERO | 0,55 | 1,00 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 16,3 | 64 | ABRIL | 0,54 | 0,81 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 64 | MAYO | 0,57 | 0,97 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 16 | 64 | JUNIO | 0,59 | 1,20 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 16 | 63 | JULIO | 0,61 | 1,78 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 18 | 62 | AGOSTO | 0,76 | 2,40 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 64 | SEPTIEMBRE | 0,76 | 2,70 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 60 | OCTUBRE | 0,75 | 1,84 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 60 | NOVIEMBRE | 0,72 | 1,45 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 59 | DICIEMBRE | 0,64 | 1,58 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 60 | ENERO | 0,59 | 1,44 |
| 2 | <i>P.fisherii</i> | 2500 | 17 | 50 | FEBRERO | 0,59 | 1,51 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|----------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 16 | 64 | ABRIL | 0,48 | 1,43 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 17 | 65 | MAYO | 0,42 | 1,09 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 17 | 48 | JUNIO | 0,39 | 0,79 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 17 | 65 | JULIO | 0,39 | 0,88 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 20 | 60 | AGOSTO | 0,40 | 0,88 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 74 | SEPTIEMBRE | 0,39 | 1,16 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 18 | 60 | OCTUBRE | 0,39 | 0,95 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 56 | NOVIEMBRE | 0,39 | 0,81 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 20 | 56 | DICIEMBRE | 0,40 | 0,66 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 54 | ENERO | 0,38 | 0,71 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 55 | FEBRERO | 0,39 | 0,73 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 20 | 53 | MARZO | 0,26 | 0,48 |
| 1 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 50 | ABRIL | 0,10 | 0,32 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 17 | 60 | ABRIL | 0,51 | 1,21 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 16 | 59 | MAYO | 0,49 | 1,10 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 16 | 60 | JUNIO | 0,49 | 0,97 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 18 | 50 | JULIO | 0,46 | 0,99 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 17 | 64 | AGOSTO | 0,47 | 0,99 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 20 | 65 | SEPTIEMBRE | 0,44 | 0,88 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 48 | OCTUBRE | 0,41 | 0,87 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 18 | 65 | NOVIEMBRE | 0,40 | 0,94 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 60 | DICIEMBRE | 0,40 | 0,97 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|-----------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 20 | 74 | ENERO | 0,38 | 0,84 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 60 | FEBRERO | 0,39 | 0,81 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 56 | MARZO | 0,39 | 0,80 |
| 2 | <i>P.sp1</i> | 2500 | 19 | 56 | ABRIL | 0,39 | 0,80 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 58 | ABRIL | 0,29 | 0,59 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 20 | 53 | MAYO | 0,32 | 1,32 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 51 | JUNIO | 0,28 | 1,62 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 18 | 52 | JULIO | 0,29 | 1,47 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 17 | 61 | AGOSTO | 0,29 | 1,38 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 17 | 69 | SEPTIEMBRE | 0,30 | 2,10 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 18 | 70 | OCTUBRE | 0,29 | 1,67 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 18 | 58 | NOVIEMBRE | 0,29 | 1,68 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 67 | DICIEMBRE | 0,29 | 1,64 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 20 | 58 | ENERO | 0,28 | 1,32 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 18 | 62 | FEBRERO | 0,29 | 1,49 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 18 | 60 | MARZO | 0,28 | 1,48 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 64 | ABRIL | 0,28 | 1,56 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 64 | JUNIO | 0,28 | 1,70 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 64 | JULIO | 0,28 | 1,65 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 56 | AGOSTO | 0,16 | 1,42 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 56 | SEPTIEMBRE | 0,16 | 1,44 |
| 1 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 56 | OCTUBRE | 0,16 | 1,22 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|-----------------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 16 | 70 | ABRIL | 0,27 | 0,53 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 17 | 65 | MAYO | 0,28 | 0,87 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 60 | JUNIO | 0,28 | 1,20 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 17 | 65 | JULIO | 0,28 | 1,04 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 20 | 59 | AGOSTO | 0,28 | 1,21 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 67 | SEPTIEMBRE | 0,31 | 1,21 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 66 | OCTUBRE | 0,29 | 1,34 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 58 | NOVIEMBRE | 0,29 | 2,12 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 20 | 55 | DICIEMBRE | 0,28 | 1,41 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 54 | ENERO | 0,26 | 1,21 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 58 | FEBRERO | 0,26 | 1,54 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 20 | 53 | MARZO | 0,26 | 1,61 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 51 | ABRIL | 0,27 | 1,45 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 64 | JUNIO | 0,26 | 1,25 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 64 | JULIO | 0,26 | 1,23 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 56 | AGOSTO | 0,26 | 1,20 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 56 | SEPTIEMBRE | 0,26 | 1,04 |
| 2 | <i>P. irregularis</i> | 3000 | 19 | 56 | OCTUBRE | 0,26 | 1,04 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 16 | 70 | ABRIL | 1,89 | 0,81 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 17 | 65 | MAYO | 2,03 | 0,87 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 60 | JUNIO | 2,02 | 2,67 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 17 | 65 | JULIO | 2,11 | 3,33 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|-----------------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 59 | AGOSTO | 2,12 | 3,05 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 67 | SEPTIEMBRE | 1,53 | 3,12 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 66 | OCTUBRE | 1,42 | 3,21 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | NOVIEMBRE | 1,44 | 3,40 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 55 | DICIEMBRE | 1,51 | 3,27 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 54 | ENERO | 1,45 | 3,31 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | FEBRERO | 1,44 | 3,28 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 53 | MARZO | 1,45 | 3,30 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 51 | ABRIL | 1,42 | 3,12 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 64 | JUNIO | 1,42 | 3,14 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 64 | JULIO | 1,42 | 3,16 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | AGOSTO | 1,42 | 3,20 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | SEPTIEMBRE | 1,42 | 3,31 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | OCTUBRE | 1,42 | 3,30 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | NOVIEMBRE | 1,42 | 3,30 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 67 | ABRIL | 2,12 | 1,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 66 | MAYO | 2,01 | 1,42 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | JUNIO | 1,90 | 2,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 55 | JULIO | 1,90 | 2,74 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 54 | AGOSTO | 1,90 | 2,74 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | SEPTIEMBRE | 1,91 | 2,58 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 53 | OCTUBRE | 1,91 | 3,20 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|-----------------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 59 | AGOSTO | 2,12 | 3,05 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 67 | SEPTIEMBRE | 1,53 | 3,12 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 66 | OCTUBRE | 1,42 | 3,21 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | NOVIEMBRE | 1,44 | 3,40 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 55 | DICIEMBRE | 1,51 | 3,27 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 54 | ENERO | 1,45 | 3,31 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | FEBRERO | 1,44 | 3,28 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 53 | MARZO | 1,45 | 3,30 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 51 | ABRIL | 1,42 | 3,12 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 64 | JUNIO | 1,42 | 3,14 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 64 | JULIO | 1,42 | 3,16 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | AGOSTO | 1,42 | 3,20 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | SEPTIEMBRE | 1,42 | 3,31 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | OCTUBRE | 1,42 | 3,30 |
| 1 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | NOVIEMBRE | 1,42 | 3,30 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 67 | ABRIL | 2,12 | 1,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 66 | MAYO | 2,01 | 1,42 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | JUNIO | 1,90 | 2,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 55 | JULIO | 1,90 | 2,74 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 54 | AGOSTO | 1,90 | 2,74 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 58 | SEPTIEMBRE | 1,91 | 2,58 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 53 | OCTUBRE | 1,91 | 3,20 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|-----------------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 51 | NOVIEMBRE | 1,91 | 3,15 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 64 | DICIEMBRE | 1,89 | 3,01 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 64 | ENERO | 1,89 | 3,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | FEBRERO | 1,89 | 3,29 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | MARZO | 1,92 | 3,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 56 | ABRIL | 1,78 | 3,14 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 16 | 70 | JUNIO | 1,80 | 3,30 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 17 | 65 | JULIO | 1,81 | 3,03 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 60 | AGOSTO | 1,80 | 3,10 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 17 | 65 | SEPTIEMBRE | 1,78 | 3,10 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 20 | 59 | OCTUBRE | 1,78 | 3,10 |
| 2 | <i>P. passalus (Neleus)</i> | 2500 | 19 | 67 | NOVIEMBRE | 1,78 | 3,10 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 17 | 69 | ABRIL | 0,85 | 2,56 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 70 | MAYO | 0,82 | 2,34 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 58 | JUNIO | 0,84 | 2,81 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 67 | JULIO | 0,84 | 2,78 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 20 | 58 | AGOSTO | 0,86 | 2,94 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 62 | SEPTIEMBRE | 0,86 | 3,01 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 60 | OCTUBRE | 0,87 | 3,12 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 55 | NOVIEMBRE | 0,89 | 2,86 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 20 | 51 | DICIEMBRE | 0,90 | 3,21 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 54 | ENERO | 0,91 | 3,77 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 55 | FEBRERO | 0,89 | 3,62 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 20 | 51 | MARZO | 0,93 | 3,57 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 53 | ABRIL | 0,93 | 2,04 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 64 | JUNIO | 0,94 | 4,48 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 64 | JULIO | 1,00 | 4,23 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 56 | AGOSTO | 0,94 | 5,23 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 56 | SEPTIEMBRE | 0,94 | 5,34 |
| 1 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 56 | OCTUBRE | 0,94 | 5,47 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 64 | ABRIL | 0,88 | 2,12 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 64 | MAYO | 0,88 | 2,14 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 56 | JUNIO | 0,87 | 2,04 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 56 | JULIO | 0,84 | 2,54 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 56 | AGOSTO | 0,88 | 2,18 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 16 | 70 | SEPTIEMBRE | 0,88 | 2,19 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 17 | 65 | OCTUBRE | 0,89 | 3,26 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 60 | NOVIEMBRE | 0,90 | 3,04 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 17 | 65 | DICIEMBRE | 0,91 | 3,45 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 20 | 59 | ENERO | 0,91 | 3,19 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 67 | FEBRERO | 0,90 | 3,27 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 17 | 69 | MARZO | 0,91 | 4,01 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 70 | ABRIL | 0,92 | 3,63 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 58 | JUNIO | 0,92 | 3,55 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|------------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 19 | 67 | JULIO | 0,92 | 3,51 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 20 | 58 | AGOSTO | 0,92 | 3,54 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 62 | SEPTIEMBRE | 0,93 | 3,07 |
| 2 | <i>P. curtus</i> | 3000 | 18 | 60 | OCTUBRE | 0,97 | 3,00 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 16 | 71 | ABRIL | 0,68 | 5,21 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 17 | 68 | MAYO | 1,01 | 4,12 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 50 | JUNIO | 1,02 | 4,14 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 66 | JULIO | 1,01 | 4,31 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 57 | AGOSTO | 1,01 | 5,12 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 61 | SEPTIEMBRE | 1,04 | 4,17 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 18 | 57 | OCTUBRE | 1,05 | 4,78 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 54 | NOVIEMBRE | 1,04 | 5,36 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 51 | DICIEMBRE | 1,07 | 5,40 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 52 | ENERO | 1,06 | 5,12 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 53 | FEBRERO | 1,07 | 4,78 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 50 | MARZO | 1,07 | 4,45 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 54 | ABRIL | 1,08 | 4,23 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 64 | JUNIO | 1,07 | 4,21 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 64 | JULIO | 1,05 | 4,57 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 62 | AGOSTO | 1,17 | 6,20 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 62 | SEPTIEMBRE | 1,18 | 5,40 |
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 62 | OCTUBRE | 1,19 | 6,60 |

Anexo G. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT criados experimentalmente. Continuación.

| Lote | Especie | Altitud | T | H | Mes | Peso prom. | Excretas prom. |
|-------------|----------------|----------------|----------|----------|------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 62 | NOVIEMBRE | 1,19 | 6,40 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 17 | 69 | ABRIL | 0,78 | 3,54 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 18 | 70 | MAYO | 0,84 | 3,07 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 18 | 58 | JUNIO | 0,86 | 3,00 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 67 | JULIO | 0,91 | 5,21 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 58 | AGOSTO | 0,91 | 4,12 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 18 | 62 | SEPTIEMBRE | 0,92 | 4,14 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 18 | 60 | OCTUBRE | 0,94 | 4,31 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 16 | 71 | NOVIEMBRE | 0,97 | 5,12 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 17 | 68 | DICIEMBRE | 1,01 | 4,17 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 50 | ENERO | 1,01 | 4,78 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 66 | FEBRERO | 1,00 | 5,36 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 57 | MARZO | 1,03 | 5,40 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 61 | ABRIL | 1,07 | 5,12 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 18 | 57 | JUNIO | 1,12 | 4,78 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 54 | JULIO | 1,12 | 4,45 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 51 | AGOSTO | 1,14 | 4,84 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 52 | SEPTIEMBRE | 1,14 | 4,34 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 19 | 53 | OCTUBRE | 1,13 | 4,12 |
| 2 | <i>P. rex</i> | 3000 | 20 | 50 | NOVIEMBRE | 1,13 | 4,61 |

Anexo H. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT en campo.

| Género | Especie | Altitud | Largo | Ancho | Volumen cm ³ | T°C | Humedad | Microzona | Tronco/orden | Categoría des. | Largo | Ancho | Volumen cm ³ |
|-----------------|--------------------|---------|-------|-------|----------------------------|-----|---------|-----------|--------------|-------------------|-------|-------|----------------------------|
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2500 | 110 | 4 | 5104,359953 | 15 | 76 | AB | T | 2 | 350 | 60 | 243617,1796 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2500 | 100 | 3 | 3480,245423 | 19 | 75 | AB | T | 2 | 600 | 100 | 696049,0845 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2500 | 135 | 4 | 6264,441761 | 16 | 60 | AB | 2 | 3 | 140 | 30 | 48723,43592 |
| <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 2500 | 69 | 12 | 9605,477366 | 14 | 73 | SU | T | 2 | 400 | 120 | 556839,2676 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2500 | 44 | 4 | 2041,743981 | 14 | 77 | AB | 1 | 3 | 100 | 22 | 25521,79977 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2500 | 46 | 4 | 2134,550526 | 14 | 82 | DU | T | 3 | 700 | 150 | 1218085,898 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2500 | 100 | 4 | 4640,32723 | 14 | 78 | SU | 1 | 2 | 194 | 56 | 126031,2876 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2500 | 40 | 4 | 1856,130892 | 14 | 80 | AB | 2 | 2 | 107 | 28 | 34756,05095 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2500 | 60 | 4 | 2784,196338 | 14 | 85 | DU | T | 3 | 821 | 78 | 742893,1879 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2500 | 20 | 2 | 464,032723 | 14 | 83 | SU | 1 | 2 | 260 | 60 | 180972,762 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2500 | 25 | 3 | 870,0613556 | 14 | 90 | DU | 1 | 2 | 120 | 100 | 139209,8169 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 12 | 2 | 278,4196338 | 15 | 90 | AB | T | 3 | 100 | 99 | 114848,0989 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 8 | 2,5 | 232,0163615 | 14 | 80 | AB | T | 3 | 100 | 99 | 114848,0989 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 40 | 3 | 1392,098169 | 13 | 87 | AB | T | 3 | 100 | 99 | 114848,0989 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 25 | 4,5 | 1305,092033 | 12 | 88 | DU | T | 3 | 100 | 99 | 114848,0989 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 20 | 3 | 696,0490845 | 14 | 90 | DU | T | 3 | 99 | 78 | 89581,51718 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 30 | 4 | 1392,098169 | 14 | 80 | AB | T | 3 | 99 | 78 | 89581,51718 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 60 | 5 | 3480,245423 | 17 | 85 | SU | T | 3 | 97 | 88 | 99024,58309 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 20 | 5 | 1160,081808 | 13 | 84 | DU | T | 3 | 97 | 88 | 99024,58309 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 12 | 2 | 278,4196338 | 12 | 88 | AB | T | 3 | 97 | 88 | 99024,58309 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 40 | 3 | 1392,098169 | 12 | 89 | DU | T | 3 | 97 | 88 | 99024,58309 |

Anexo H. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT en campo. Consumo.

| Género | Especie | Altitud | Largo | Ancho | Volumen cm ³ | T°C | Humedad | Microzona | Tronco/orden | Categoría des. | Largo | Ancho | Volumen cm ³ |
|-----------------|--------------------|---------|-------|-------|----------------------------|-----|---------|-----------|--------------|-------------------|-------|-------|----------------------------|
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 75 | 3 | 2610,184067 | 14 | 89 | AB | T | 3 | 90 | 85 | 88746,25828 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 40 | 4,5 | 2088,147254 | 13 | 90 | DU | T | 3 | 90 | 85 | 88746,25828 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 57 | 4 | 2644,986521 | 12 | 84 | DU | T | 3 | 90 | 85 | 88746,25828 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 30 | 4 | 1392,098169 | 14 | 80 | AB | T | 3 | 140 | 80 | 129929,1624 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 50 | 5 | 2900,204519 | 13 | 83 | SU | T | 3 | 140 | 80 | 129929,1624 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 35 | 1,5 | 609,042949 | 14 | 83 | SU | T | 3 | 140 | 80 | 129929,1624 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 20 | 4 | 928,065446 | 14 | 80 | AB | T | 3 | 140 | 80 | 129929,1624 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 22 | 4 | 1020,871991 | 14 | 80 | AB | T | 3 | 100 | 74 | 85846,05376 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 43 | 3 | 1496,505532 | 12 | 90 | DU | T | 3 | 140 | 80 | 129929,1624 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 17 | 2,5 | 493,0347682 | 13 | 90 | DU | T | 3 | 140 | 80 | 129929,1624 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 28 | 4,5 | 1461,703077 | 14 | 81 | SU | T | 3 | 100 | 74 | 85846,05376 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 60 | 5 | 3480,245423 | 14 | 87 | DU | T | 3 | 201 | 92 | 214522,3278 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 30 | 5 | 1740,122711 | 12 | 93 | DU | T | 3 | 201 | 92 | 214522,3278 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 80 | 4 | 3712,261784 | 14 | 80 | SU | T | 3 | 201 | 92 | 214522,3278 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 7 | 3 | 243,6171796 | 13 | 87 | AB | T | 3 | 400 | 62 | 287700,2883 |
| <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 2700 | 24 | 3 | 835,2589014 | 16 | 79 | SU | T | 3 | 400 | 62 | 287700,2883 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 205 | 1 | 2378,167705 | 14 | 78 | SU | 3 | 3 | 302 | 35 | 122620,6471 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 70 | 1,5 | 1218,085898 | 14 | 88 | AB | T | 3 | 486 | 110 | 620179,7343 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 16 | 2,5 | 464,032723 | 14 | 91 | AB | T | 3 | 321 | 94 | 350043,0846 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 30 | 0,7 | 243,6171796 | 13 | 89 | DU | T | 3 | 270 | 66 | 206726,5781 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 29 | 0,5 | 168,2118621 | 13 | 85 | DU | T | 3 | 270 | 66 | 206726,5781 |

Anexo H. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT en campo. Consumo.

| Género | Especie | Altitud | Largo | Ancho | Volumen cm ³ | T°C | Humedad | Microzona | Tronco/orden | Categoría des. | Largo | Ancho | Volumen cm ³ |
|-----------------|--------------------|---------|-------|-------|----------------------------|-----|---------|-----------|--------------|-------------------|-------|-------|----------------------------|
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 44 | 5 | 2552,179977 | 13 | 85 | AB | 3 | 3 | 302 | 35 | 122620,6471 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 43 | 5 | 2494,175886 | 13 | 83 | SU | T | 3 | 486 | 110 | 620179,7343 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 52 | 3 | 1809,72762 | 13 | 87 | AB | T | 3 | 321 | 94 | 350043,0846 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 22 | 2,5 | 638,0449941 | 12 | 90 | DU | T | 3 | 270 | 66 | 206726,5781 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 20 | 3 | 696,0490845 | 12 | 93 | DU | T | 3 | 270 | 66 | 206726,5781 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 14 | 4 | 649,6458122 | 13 | 87 | DU | T | 3 | 486 | 110 | 620179,7343 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 56 | 5 | 3248,229061 | 13 | 78 | AB | T | 3 | 321 | 94 | 350043,0846 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 36 | 4 | 1670,517803 | 13 | 84 | AB | T | 3 | 270 | 66 | 206726,5781 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 23 | 1,5 | 400,2282236 | 12 | 87 | DU | T | 3 | 321 | 94 | 350043,0846 |
| <i>Passalus</i> | <i>sp1</i> | 2700 | 30 | 4 | 1392,098169 | 13 | 90 | SU | T | 3 | 321 | 94 | 350043,0846 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 40 | 0,5 | 232,0163615 | 16 | 80 | SU | T | 3 | 400 | 62 | 287700,2883 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 62 | 5 | 3596,253603 | 14 | 85 | AB | T | 3 | 400 | 62 | 287700,2883 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 77 | 5 | 4466,314959 | 14 | 84 | AB | T | 3 | 400 | 62 | 287700,2883 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 72 | 2,5 | 2088,147254 | 16 | 91 | AB | T | 3 | 253 | 56 | 164360,3905 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 50 | 5 | 2900,204519 | 14 | 87 | AB | T | 3 | 253 | 56 | 164360,3905 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 40 | 4 | 1856,130892 | 14 | 87 | DU | T | 3 | 253 | 56 | 164360,3905 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 8 | 2,5 | 232,0163615 | 12 | 88 | DU | T | 3 | 253 | 56 | 164360,3905 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 51 | 3 | 1774,925166 | 14 | 93 | DU | 1 | 3 | 168 | 29 | 56519,18566 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 80 | 4 | 3712,261784 | 14 | 83 | AB | 1 | 3 | 168 | 29 | 56519,18566 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 14 | 3 | 487,2343592 | 13 | 82 | DU | 1 | 3 | 168 | 29 | 56519,18566 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 2700 | 30 | 2,5 | 870,0613556 | 14 | 88 | DU | 1 | 3 | 168 | 29 | 56519,18566 |

Anexo H. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT en campo. Consumo.

| Género | Especie | Altitud | Largo | Ancho | Volumen cm ³ | T°C | Humedad | Microzona | Tronco/orden | Categoría des. | Largo | Ancho | Volumen cm ³ |
|-----------------|--------------------|---------|-------|-------|----------------------------|-----|---------|-----------|--------------|-------------------|-------|-------|----------------------------|
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 2700 | 49 | 1 | 568,4400857 | 13 | 94 | AB | 4 | 3 | 56 | 31 | 20139,02018 |
| <i>Popilis</i> | <i>gibbosus</i> | 2700 | 21 | 3,5 | 852,6601285 | 12 | 91 | DU | 4 | 3 | 56 | 31 | 20139,02018 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 2700 | 23 | 1 | 266,8188157 | 15 | 80 | SU | 4 | 3 | 56 | 31 | 20139,02018 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3000 | 18 | 3 | 626,4441761 | 11 | 69 | AB | T | 2 | 400 | 200 | 928065,446 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 28 | 1,5 | 487,2343592 | 11 | 77 | AB | T | 1 | 450 | 60 | 313222,088 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3000 | 85 | 1,5 | 1479,104305 | 11 | 75 | AB | T | 2 | 200 | 70 | 162411,4531 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 12 | 1 | 139,2098169 | 12 | 77 | AB | T | 1 | 450 | 23 | 120068,4671 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3000 | 12 | 2 | 278,4196338 | 12 | 70 | AB | 2 | 2 | 173 | 44 | 88305,42719 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 14 | 2 | 324,8229061 | 12 | 70 | SU | T | 1 | 550 | 94 | 599762,2945 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 10 | 1,7 | 197,2139073 | 12 | 74 | SU | 2 | 2 | 142 | 38 | 62598,01433 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3000 | 80 | 2,1 | 1948,937437 | 12 | 77 | AB | 1 | 2 | 220 | 58 | 148026,4386 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 125 | 4 | 5800,409038 | 11 | 94 | AB | T | 2 | 500 | 110 | 638044,9941 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 70 | 30 | 24361,71796 | 11 | 94 | AB | 1 | 3 | 420 | 43 | 209510,7744 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 52 | 17 | 10255,12318 | 11 | 88 | AB | 2 | 3 | 177 | 31 | 63653,68878 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3000 | 102 | 4 | 4733,133775 | 11 | 89 | ED | T | 3 | 204 | 102 | 241389,8225 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 11 | 1 | 127,6089988 | 12 | 89 | SU | T | 3 | 550 | 80 | 510435,9953 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3000 | 42 | 4 | 1948,937437 | 12 | 89 | AB | 2 | 2 | 250 | 31 | 89906,34008 |
| <i>Popilius</i> | <i>gibbosus</i> | 3000 | 160 | 5 | 9280,65446 | 13 | 86 | AB | 1 | 3 | 120 | 85 | 118328,3444 |
| <i>Passalus</i> | <i>rex</i> | 3000 | 61 | 4 | 2830,59961 | 12 | 85 | DU | 1 | 3 | 120 | 85 | 118328,3444 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 60 | 3 | 2088,147254 | 10 | 72 | AB | 1 | 1 | 450 | 30 | 156611,044 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 95 | 3 | 3306,233151 | 10 | 68 | AB | 1 | 1 | 270 | 50 | 156611,044 |

Anexo H. Medidas de consumo por parte de Passalidae recolectados en el PNMRT en campo. Consumo.

| Género | Especie | Altitud | Largo | Ancho | Volumen cm3 | T°C | Humedad | Microzona | Tronco/orden | Categoría des. | Largo | Ancho | Volumen cm3 |
|-----------------|--------------------|---------|-------|-------|----------------|-----|---------|-----------|--------------|-------------------|-------|-------|----------------|
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 22 | 3 | 765,653993 | 13 | 71 | AB | 2 | 1 | 251 | 25 | 72795,13342 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 160 | 3,5 | 6496,458122 | 11 | 66 | AB | 1 | 3 | 235 | 25 | 68154,80619 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 54 | 5 | 3132,22088 | 13 | 71 | SU | 1 | 2 | 300 | 30 | 104407,3627 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 36 | 3 | 1252,888352 | 15 | 44 | AB | 1 | 3 | 200 | 20 | 46403,2723 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3300 | 34 | 3 | 1183,283444 | 15 | 72 | AB | 1 | 2 | 160 | 30 | 55683,92676 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 49 | 3 | 1705,320257 | 11 | 72 | AB | 1 | 2 | 156 | 60 | 108583,6572 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3300 | 38 | 2 | 881,6621737 | 11 | 94 | SU | T | 3 | 300 | 90 | 313222,088 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3300 | 45 | 2,5 | 1305,092033 | 11 | 88 | SU | T | 3 | 127 | 80 | 117864,3116 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3300 | 61 | 2 | 1415,299805 | 11 | 89 | SU | T | 2 | 100 | 60 | 69604,90845 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3300 | 23 | 2 | 533,6376315 | 12 | 89 | SU | T | 2 | 200 | 60 | 139209,8169 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 37 | 3 | 1287,690806 | 12 | 89 | AB | 1 | 3 | 150 | 45 | 78305,52201 |
| <i>Passalus</i> | <i>curtus</i> | 3300 | 78 | 3,5 | 3167,023335 | 13 | 86 | AB | T | 2 | 350 | 52 | 211134,889 |
| <i>Passalus</i> | <i>irregularis</i> | 3300 | 69 | 2 | 1600,912894 | 12 | 85 | SU | 1 | 3 | 300 | 45 | 156611,044 |