

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ

VIVERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA

CARACTERIZACIÓN MORFOMÉTRICA Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE LA
COMUNIDAD DE PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) DE LA ISLA
BARRO COLORADO PANAMÁ.

FRANCISCO ALEJANDRO SERRANO PERAZA

2023

DEDICATORIA

A mi tío

Jaime Francisco Peraza Henríquez (Q.E.P.D.), mis logros son el reflejo de todas sus enseñanzas.

A mi sobrina

Helen Dinora Serrano Vides, que mi esfuerzo llegue a ser un buen ejemplo en su vida.

AGRADECIMIENTO

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por otorgarme la beca, financiar por completo mis estudios en este postgrado.

A la Universidad de Panamá, especialmente a los docentes del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología por compartir sus conocimientos y formarme profesionalmente.

Al Dr. Hector Barrios por su constante guía durante mis estudios en la maestría, su excelente ejemplo como profesional y su paciencia y apoyo la asesoría de este trabajo.

Al Dr. Yves Basset por abrirme las puertas de su laboratorio y colección, además de guiarme y proporcionarme en la obtención de datos para esta investigación.

A todos los miembros del laboratorio del Dr. Yves Basset que su esfuerzo de colecta e identificación hicieron posible esta investigación, especialmente a José Alejandro Ramírez Silva quien con buena voluntad me apoyo que lo que necesitara.

Al Dr. José Loaiza por todo su apoyo y disponibilidad de colaboración como coordinador del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología.

A Viky Perez por su invaluable apoyo en cada trámite administrativo que realice durante el periodo de mi postgrado.

Al Dr. Luis Fernando Chaves por su ayuda mejorando mis habilidades de programación en R y en el entendimiento de la estadística.

Al Dr. Hugo Benítez de la Fuente por compartir conmigo de manera desinteresada sus conocimientos de morfometría geométrica.

A M. Sc. José Miguel Sermeño, Ing. Leopoldo Serrano, Dr. Mario Parada Jaco e Ing. Reina Flor de Serrano por apoyarme antes y durante la realización de postgrado.

A Altagracia de Zepeda por recibirme y hacer de Panamá mi segundo hogar.

A mis amigos Dafna Lorei Díaz, Claudia Carolina Jovel y Joel García por su compañía y apoyo durante toda nuestra estancia en Panamá, todas nuestras aventuras y desventuras fueron una parte muy especial de esta experiencia.

A mis compañeros de Maestría Dilma Castillo, Jean Carlos Abrego, Reina Tuñón, Alieth Sanchez y Brenda Sofia, por su compañerismo el cual hizo de las clases que compartimos juntos una experiencia muy amena.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	1
SUMMARY	2
I. INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	6
HIPÓTESIS	6
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	7
2.1. Distribución temporal.....	7
2.2. Morfometría.....	8
2.3. Passalidae.....	10
2.3.1. Generalidades de la familia	10
2.3.2. Biogeografía neotropical.....	12
2.3.3. Antecedentes de Passalidae en Panamá.....	14
III. METODOLOGÍA	17
3.1. Descripción del sitio.	17
3.2. Colecta del material.....	18
3.3. Procesamiento del material.....	20
3.4. Selección de las muestras.....	23
3.4.3. Parámetros ambientales.....	25
3.5. Obtención de datos.	26
3.5.1. Morfometría geométrica	26
3.5.1.1. Selección de los hitos morfológicos	26
3.5.1.2. Fotografía de las muestras.....	31
3.5.1.2. Digitalización de los hitos morfológicos	32
3.5.2. Morfometría lineal.....	33
3.5.3. Parámetros ambientales.....	34
3.6. Análisis.....	35
3.6.1. Descripción general de la comunidad de pasálidos	35
3.6.1.1. Abundancia y diversidad	35

3.6.1.2. Distribución espacial.....	36
3.6.2. Morfometría geométrica	36
3.6.3. Morfometría lineal.....	37
3.6.4. Aproximación trimestral y estacionalidad de Passalidae.	38
3.6.5. Descripción anual y mensual de las variables ambientales.....	39
3.6.6. Interacción de Passalidae con las variables ambientales	39
IV. RESULTADOS	41
4.1. Generalidades de la población de pasálidos de la Isla Barro Colorado de 2009 a 2019.	41
4.2. Descripción de la distribución espacial de Passalidae.	48
4.3. Morfometría geométrica.	53
4.3.1. Error de medición	53
4.3.2. Análisis de la forma de los elytra vista dorsal.	54
4.3.3. Análisis de la forma del pronoto Vista dorsal.....	61
4.3.4. Análisis de la forma del cuerpo (elytra, mesotórax y metatórax) vista lateral	67
4.4. Morfometría lineal.....	74
4.5. Aproximación trimestral y estacionalidad de Passalidae.	82
4.6. Descripción anual y mensual de las variables ambientales.....	92
4.7. Interacción de Passalidae con las variables ambientales	99
V. DISCUSIÓN	111
5.1. Generalidades	111
5.2. Morfometría	113
5.3. Estacionalidad	117
5.4. Relación de abundancia de Passalidae con variables ambientales	118
VI. CONCLUSIONES	123
VII. RECOMENDACIONES.....	124
VIII. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	125
IX. ANEXOS.....	135

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Especies de pasálidos reportados para Panamá donde las especies marcadas con * tienen por lo menos un reporte para la Isla Barro Colorado y la especie con un ** tiene fecha de colecta anterior a la independencia de Panamá, su colecta fue en Darién sin dejar claro su localidad exacta, aun así su presencia es posible para toda la sierra (Boucher, 2005).....	14
Cuadro 2. Especies y número de individuos de los que se extrajo la información morfométrica.....	24
Cuadro 3. Descripción de los hitos morfológicos dorsales de los elytra de Passalidae, utilizando la numeración de la Fig. 7.....	29
Cuadro 4. Descripción de los hitos morfológicos dorsales del pronoto de Passalidae, utilizando la numeración de la Fig. 8.....	30
Cuadro 5. Descripción de los hitos morfológicos laterales del cuerpo de Passalidae, utilizando la numeración de la Fig. 9.....	31
Cuadro 6. Especies de Passalidae colectadas en la IBC entre 2009 y 2019, las especies marcadas con * no poseen año de colecta específico, pero fueron colectadas entre 2008 y 2019.....	41
Cuadro 7. Error de medición ANOVA de Procrustes para el tamaño de centroide y forma de Passalidae, la suma de los cuadrados (SS) y las medias de los cuadrados (MS) están en unidades de distancias de Procrustes (sin dimensiones). Plano dorsal (D) y plano lateral (L).....	54
Cuadro 8. Correlación cruzada de las series temporales de Passalidae y sus grupos funcionales con las variables ambientales en sus agrupaciones lag0, lag1, lag2. Los números representan los retrasos temporales trimestrales con correlación significativa y el signo entre paréntesis el sentido de la correlación.....	110

INDICE DE FIGURAS

Fig. 1.	Ubicación geográfica de la Isla Barro Colorado y penínsulas circundantes, líneas dentro de la isla representan los senderos de la isla. Mapa realizado en el software QGIS (QGIS Development Team, 2021) utilizando la información presente en: https://stridata-si.opendata.arcgis.com/datasets	17
Fig. 2.	Trampa de Luz utilizada para los muestreos (Fotografía proporcionada por PhD. Yves Basset)	19
Fig. 3.	Ubicación geográfica de las trampas de luz en la Isla Barro Colorado. Mapa realizado en el software QGIS (QGIS Development Team, 2021) utilizando la información presente en: https://stridata-si.opendata.arcgis.com/datasets	20
Fig. 4.	Cladograma generado por medio NJ con las secuencias de la región de barcoding del gen COI de Passalidae de la isla Barro obtenidas de BOLD (Ratnasingham y Hebert, 2007).....	22
Fig. 5.	Mapa de puntos homólogos con descriptores (numerado) de la morfología general de Passalidae donde A) son los puntos dorsales y B) son los puntos laterales (imagen tomada y modificada de Moreno-Fonseca y Amat-García, 2016)	26
Fig. 6.	Ejemplos de montaje de especímenes de <i>Verres sternbergianus</i> donde A) vista dorsal espécimen montado con pronoto con ángulo hacia la derecha de la línea mesal. B) vista dorsal espécimen montado con pronoto con ángulo hacia la izquierda de la línea mesal.....	27
Fig. 7.	Hitos morfológicos dorsales de los elytra de Passalidae.....	28
Fig. 8.	Hitos morfológicos dorsales del pronoto de Passalidae.....	29
Fig. 9.	Hitos morfológicos laterales del cuerpo de Passalidae.....	30
Fig. 10.	Fotografías de un individuo de pasálido y la escala A) Vista dorsal y B) Vista lateral.....	31
Fig. 11.	Montaje para las fotografías de los especímenes de pasálidos A) vista total del montaje, B) vista a detalle de la distancia del espécimen al lente.....	32
Fig. 12.	Medidas morfométricas donde A) Vista dorsal L: Longitud total del cuerpo, EL: Largo de los elytra, EW: Ancho de los elytra y B) Vista lateral H: grosor máximo del cuerpo.....	33

Fig. 13.	Curva de acumulación de especies de Passalidae en la IBC en 47 muestreos realizados entre 2009 y 2019.....	43
Fig. 14.	Abundancia absoluta de las 12 especies de Passalidae en los 47 muestreos entre 2009 y 2019.....	44
Fig. 15.	Abundancia relativa anual de las 12 especies de Passalidae entre 2009 y 2019 y abundancia relativa total.....	45
Fig. 16.	Diversidad alfa anual calculada con el índice de Simpson (1-Simpson) de las 12 especies de Passalidae en los 47 muestreos entre 2009 y 2019.....	46
Fig. 17.	Diversidad alfa mensual calculada con el índice de Simpson (1-Simpson) de las 12 especies de Passalidae en los 47 muestreos entre 2009 y 2019.....	47
Fig. 18.	Dendrograma de diversidad beta de especies de pasálidos en los 47 muestreos entre 2009 y 2019 calculado a partir de las distancias de Sorensen.....	48
Fig. 19.	Abundancia relativa de individuos de Passalidae colectados entre 2009 y 2019 en las 10 trampas de luz en IBC.....	49
Fig. 20.	Abundancia de pasálidos entre 2009 y 2019 en las 10 trampas de luz en IBC, letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon.....	50
Fig. 21.	Ubicación geográfica de las trampas de luz en IBC, del lado izquierdo de cada punto de trampa de luz se encuentra el número total de individuos de Passalidae, del lado derecho el nombre de la trampa y abajo letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon.....	51
Fig. 22.	Abundancia de individuos de las 12 especies de Passalidae en las 10 trampas de luz en IBC colectados entre 2009 y 2019.....	52
Fig. 23.	Diversidad beta de especies de pasálidos colectados en las 10 trampas de luz de IBC entre 2009 y 2019.....	53
Fig. 24.	Regresión multivariada del análisis de la forma de los elytra en vista dorsal, como variable dependiente las distancias de Procrustes (y – Regresion score1) y el tamaño como variable independiente (x – centroid size). Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.....	55
Fig. 25.	Valores de peso de los componentes principales de la forma del elytra en vista dorsal.....	56

- Fig. 26. Análisis de componentes principales de la forma de los elytra desde vista dorsal promedio de las distancias de Procrustes por especie esquemas en cada punto representan la forma promedio de cada especie, de color negro la forma promedio de la especie, de color gris la forma promedio de todas las especies analizadas. Ver codificación de las especies en anexo 1..... 57
- Fig. 27. Análisis de componentes principales de la forma de los elytra desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 58
- Fig. 28. Análisis de variabilidad canónica de la forma de los elytra desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 59
- Fig. 29. Agrupamiento jerárquico de la forma de los elytra en la vista dorsal utilizando los valores de a) las distancias de Mahalanobis b) las distancias de Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1..... 60
- Fig. 30. Regresión multivariada del análisis de la forma del pronoto en vista dorsal, como variable dependiente las distancias de Procrustes (y – Regresion score1) y el tamaño como variable independiente (x – centroid size). Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 61
- Fig. 31. Valores de peso de los componentes principales de la forma del pronoto en vista dorsal..... 62
- Fig. 32. Análisis de componentes principales de la forma del pronoto desde vista dorsal promedio de las distancias de Procrustes por especie esquemas en cada punto representan la forma promedio de cada especie, de color negro la forma promedio de la especie, de color gris la forma promedio de todas las especies analizadas. Ver codificación de las especies en anexo 1..... 64
- Fig. 33. Análisis de componentes principales de la forma del pronoto desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 65

- Fig. 34. Análisis de variabilidad canónica de la forma del pronoto desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 66
- Fig. 35. Agrupamiento jerárquico de la forma del pronoto desde la vista dorsal utilizando los valores de las distancias de A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1..... 67
- Fig. 36. Regresión multivariada del análisis de la forma del cuerpo en vista lateral, como variable dependiente las distancias de Procrustes (y – Regresion score1) y el tamaño como variable independiente (x – centroid size). Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexos..... 68
- Fig. 37. Valores de peso de los componentes principales de la forma del cuerpo en vista lateral..... 69
- Fig. 38. Análisis de componentes principales de la forma del cuerpo en vista lateral promedio de las distancias de Procrustes por especie esquemas en cada punto representan la forma promedio de cada especie, de color negro la forma promedio de la especie, de color gris la forma promedio de todas las especies analizadas. Ver codificación de las especies en anexo 1..... 70
- Fig. 39. Análisis de componentes principales de la forma del cuerpo en vista lateral, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 71
- Fig. 40. Análisis de variabilidad canónica de la forma del cuerpo en vista lateral, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1..... 72
- Fig. 41. Agrupamiento jerárquico de la forma del cuerpo en vista lateral utilizando los valores de las distancias A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1..... 73

- Fig. 42. Diagrama de cajas de los valores de las medidas de las 12 especies de pasálidos siendo A) el largo total (L) B) el grosor máximo (H) C) el ancho de las elytra (EW) y D) el largo de los elytra (EL)..... 75
- Fig. 43. Análisis de componentes principales no escalado y no centrado de las medidas de los pasálidos donde L= Largo máximo, EL= Largo de las elytra, EW= Ancho de las elytra y H= Grosor máximo. Elipses con un 95% de intervalo de confianza..... 76
- Fig. 44. Agrupamiento jerárquico de las medidas morfométricas de los pasálidos analizados utilizando distancias euclidianas..... 77
- Fig. 45. Análisis de componentes principales no escalado y no centrado de las proporciones de los pasálidos donde L= Largo máximo, EL= Largo de las elytra, EW= Ancho de las elytra y H= Grosor máximo..... 78
- Fig. 46. Agrupamiento jerárquico de las proporciones morfométricas de los pasálidos analizados utilizando distancias euclidianas..... 79
- Fig. 47. Relaciones morfométricas de los pasálidos analizados, letras diferentes representan diferencia significativa mediante test Wilcoxon A) Relación EL/L, B) Relación EW/L y C) Relación H/EW..... 81
- Fig. 48. Sumatoria de las especies de pasálidos de los meses marzo, mayo, septiembre y noviembre en el periodo 2009-2019, donde a) *P. interstitialis*, b) *P. punctiger*, c) *P. sp13*, d) *P. sp15*, e) *P. tlascala*, f) *P. leachi*, g) *P. erotylus*, h) *P. sp1*, i) *P. angulatus*, j) *V. hageni*, k) *V. sternbergianus*, l) *V. plathyrrhinus*..... 83
- Fig. 49. Sumatoria de los grupos funcionales de pasálidos de los meses marzo, mayo, septiembre y noviembre en el periodo 2009-2019, donde a) Alboduramícola 1, b) Alboduramícola 2, c) Generalista, d) Hormiguero, e) Subcortícola..... 85
- Fig. 50. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias de la familia Passalidae (922 individuos) decompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos..... 86
- Fig. 51. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias del grupo de subcortícolas (185 individuos) decompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos..... 87
- Fig. 52. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias del grupo de generalistas (361 individuos) decompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos..... 89

- Fig. 53. Serie de tiempo de sumatoria del periodo 2009 a 2019 de las abundancias del grupo de albiduramicolas 1 (93 individuos) decompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos..... 90
- Fig. 54. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias del grupo de albiduramicolas 2 (273 individuos) decompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos..... 91
- Fig. 55. Análisis anual de variables ambientales entre 2009 y 2019, letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon, donde a) Precipitación mensual acumulada, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio..... 93
- Fig. 56. Precipitación acumulada anual en el periodo 2009 a 2019..... 94
- Fig. 57. Análisis mensual de variables ambientales entre 2009 y 2019, letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon, donde a) Precipitación mensual acumulada, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio..... 95
- Fig. 58. Promedio y desviación estándar mensual del periodo 2009 a 2019, donde a) Precipitación mensual acumulada, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio. 96
- Fig. 59. Serie de tiempo aproximada trimestralmente (meses de marzo, mayo, septiembre y noviembre, representación de los lag0, lag1 y lag2 donde, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio..... 97
- Fig. 60. Frecuencia e intensidad del fenómeno del niño entre los años 2009 y 2019..... 98

Fig. 61. RDA de las abundancias de las especies relacionadas con las variables ambientales en su lag0, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia de las especies por las variables ambientales.....	99
Fig. 62. RDA de las abundancias de las especies relacionadas con las variables ambientales en su lag1, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia de las especies por las variables ambientales.....	101
Fig. 63. RDA de las abundancias de las especies relacionadas con las variables ambientales en su lag2, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia de las especies por las variables ambientales.....	102
Fig. 64. RDA de las abundancias de los grupos funcionales relacionados con las variables ambientales en su lag0, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia los grupos funcionales por las variables ambientales.....	104
Fig. 65. RDA de las abundancias de los grupos funcionales relacionados con las variables ambientales en su lag1, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia los grupos funcionales por las variables ambientales.....	105
Fig. 66. RDA de las abundancias de los grupos funcionales relacionados con las variables ambientales en su lag2, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia los grupos funcionales por las variables ambientales.....	106

RESUMEN

Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) es una familia de insectos saproxilófagos que habitan troncos podridos, la forma de su cuerpo influencia directamente la tendencia del aprovechamiento del recurso, estando los deprimidos dorsoventralmente bajo la corteza y los subcilíndricos dentro del tronco. Esta investigación evalúa el plan corporal de Passalidae y su efecto en los eventos de dispersión del grupo, para esto se realizó en la Isla Barro Colorado, entre 2009 y 2019, utilizando 10 trampas de luz, colectando 968 especímenes identificados en 12 especies. Cada especie fue analizada por medio de morfometría geométrica (desde vista dorsal y lateral) y con morfometría lineal (largo, ancho, grosor del cuerpo), siendo la morfometría geométrica la que mejor describe las agrupaciones y generando cuatro grupos funcionales: subcortícola (*Passalus interstitialis* y *Paxillus leachi*, *Passalus tlascala*), generalista (*Passalus punctiger*, *Passalus* sp.15 y *Passalus* sp.13), albuduramícola1 (*Popilius erotylus* y *Popilius* sp.1) y albuduramícola2 (*Verres sterbergianus*, *Veterius platyrhinus* y *Verres hageni*). Los grupos funcionales de Passalidae presentaron algunas diferencias estacionales, pero coincidiendo en un aumento de la abundancia de dispersión en el mes de mayo. Las diferencias estacionales se presentan por una respuesta diferente a las variables ambientales, correlacionándose positivamente la humedad del suelo con la abundancia en dispersión del grupo funcional de subcortícola, tanto los grupos de albuduramícola como generalistas responden a cambios de temperatura. La dispersión de Passalidae responde negativamente a aumentos de viento, pero a largo plazo se ven beneficiados posiblemente por el aumento de material vegetal generado por ramas quebradas por el viento. El niño 2015-2016 influyeron negativamente en la dispersión, solo el grupo funcional de subcortícola presento una respuesta inmediata al fenómeno del niño, esto porque al estar en la parte más externa del tronco son más sensibles a cambios ambientales.

SUMMARY

Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) is a family of saproxylophagous insects that inhabit rotten logs, the shape of their body directly influencing the tendency to use the resource, being the depressed dorsoventrally under the bark and the subcylindrical ones inside the trunk. This research evaluates the body plan of Passalidae and its effect on group dispersal events. It was carried out on Barro Colorado Island, between 2009 and 2019, using 10 light traps, collecting 968 identified specimens in 12 species. Each species was analyzed by means of geometric morphometry (from dorsal and lateral view) and linear morphometry (length, width, thickness of the body), with geometric morphometry being the one that best describes the groupings and generating four functional groups: subcortícola (*Passalus interstitialis* y *Paxillus leachi*, *Passalus tlascala*), generalist (*Passalus punctiger*, *Passalus* sp.15 y *Passalus* sp.13), albuduramícola1 (*Popilius erotylus* y *Popilius* sp.1) and albuduramícola2 (*Verres sterbergianus*, *Veterius platyrhinus* y *Verres hageni*). The functional groups of Passalidae showed some seasonal differences, but coinciding with an increase in dispersal abundance in the month of May. Seasonal differences are contrasted with a different response to environmental variables, positively correlating soil moisture with the abundance in dispersion of the functional group of subcortícola, both albuduramícola and generalist groups respond to changes in temperature. The dispersion of Passalidae responds negatively to increases in wind, but in the long term they are possibly benefited by the increase in dead wood material generated by branches broken by the wind. El Niño 2015-2016 negatively influenced dispersal, only the subcortical functional group presented an immediate response to the El Niño phenomenon, since located in the outermost part of the trunk they are more sensitive to environmental changes.

I. INTRODUCCIÓN

La variación en la especificidad del hospedero y la riqueza de especies de insectos podrían ser esenciales para contribuir al conocimiento sobre la magnitud de la riqueza de especies, así como la estructura y dinámica de las poblaciones de insectos y eventualmente para tomar decisiones en el manejo de los recursos naturales (Ødegaard, 2006). Sin embargo, la dinámica estacional de las especies de insectos tropicales es una de las áreas menos exploradas en el estudio de su ecología (Delinger, 1980; Wolda, 1988; Grimbacher y Stork, 2009) y de los estudios documentados de la dinámica estacional intra e interanual de múltiples especies de insectos, los cuales son importantes porque proveen un conocimiento básico de los procesos ecológicos entre los bosques tropicales (Wolda, 1978; Grimbacher y Stork, 2009).

Considerando que más de la mitad de las especies biológicas descritas en el planeta son insectos, este grupo es de gran importancia para entender patrones en procesos de diversificación biológica (De Vries et al., 1997). El progreso en el área de la diversidad, es importante para la conservación y el desarrollo de estrategias para la selección óptima de áreas protegidas (Novotny y Weiblen, 2005), además cualquier estudio centrado en los patrones estacionales de los insectos en bosques tropicales, es una contribución al conocimiento (Wolda, 1988). Sin embargo, solamente se conoce un estudio reciente de estacionalidad,

que está enfocado en Coleoptera del bosque tropical en Australia (Grimbacher y Stork, 2009) y uno enfocado en Passalidae en Borneo (Ueno et al., 2021).

En las regiones tropicales la adaptabilidad de los organismos se ve influenciada en gran parte por la composición heterogénea de los hábitats que se ven representados. En estos hábitats de manera contraria a los cambios de la estratificación horizontal representa más bien la distribución de los organismos a lo largo del plano vertical (Basset et al., 2003).

Siendo de esta forma el bosque tropical una estructura compleja, que proporciona el ambiente necesario para que muchas especies encuentren las condiciones necesarias para su desarrollo y proliferación; la interacción de estructuras (hojas, ramas, plantas epifitas, trepadoras, musgos, etc.) constituyen un complejo hábitat con gran diversidad de insectos (Diodato y Fuster, 2016). Esta diversidad no refleja necesariamente los cambios en la composición de las especies, ni la función que desempeñan dentro del ecosistema; es por esta razón que trabajos recientes, se enfocan en el estudio de los grupos funcionales de insectos como una medida para evaluar los efectos de la pérdida de hábitat y fragmentación en sus comunidades (Schmidt y Roland, 2006).

Aún en ambientes pocos perturbados las variaciones en las poblaciones de insectos pueden cambiar a través del tiempo ocurriendo fenómenos de colonización y extinción (Wolda, 1992) en los ambientes tropicales las fluctuaciones anuales de temperatura generan poblaciones de insectos con límites térmicos más altos y estrechos (Kaspari et al., 2014) las variaciones en

parámetros ambientales pueden afectar los límites térmicos y de humedad de los pasálidos para su reproducción, emergencia de huevos y emergencia de pupas (Schuster, 1975) el estudio de su distribución temporal y relación con los parámetros ambientales es útil debido a que Passalidae es un grupo caracterizado por su fácil colecta e identificación y ser indicadores de zonas de priorización de conservación (Schuster et al., 2000).

Los escarabajos saproxilófagos son indicadores potenciales, típicos de bosques antiguos semi-naturales (Ribera y Foster, 1997). En Guatemala la distribución de escarabajos de la familia Passalidae se ha utilizado como base para la propuesta de sitios de priorización de conservación (Schuster et al., 2000). Esta investigación espera generar nuevo conocimiento de la distribución temporal de Passalidae el efecto de la estacionalidad y los eventos puntuales de variación climática (por ejemplo, El Niño/La Niña) en la Isla Barro Colorado, permitiendo así conocer el papel del clima en los cambios de composición de especies y grupos morfométricos discretos. Así como también se espera que la metodología de la morfometría utilizada nos ayude a entender mejor los cambios funcionales en las comunidades de Passalidae.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar la relación de los factores ambientales con la distribución temporal de Passalidae y sus grupos morfométricos en la Isla Barro Colorado entre 2009 y 2019 capturados en trampas de luz.

Objetivos específicos

- Categorizar grupos morfométricos de Passalidae.
- Describir la distribución temporal de los pasálidos y sus grupos morfométricos.
- Relacionar los factores ambientales con la distribución temporal de los pasálidos y sus grupos morfométricos.

HIPÓTESIS

H1: La distribución temporal de Passalidae variara de acuerdo a sus grupos morfométricos, debido a los diferentes requerimientos ambientales que estos precisan.

H0: La distribución temporal de Passalidae no variara de acuerdo a sus grupos morfométricos.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Distribución temporal.

El tiempo es una variable importante en el cambio constante de las interacciones en las dinámicas de las comunidades de organismos, captar ese cambio ha sido un reto durante décadas para los estudios de ecología y conservación (Price et al., 2011). Los patrones estacionales climáticos, como los cambios en la temperatura y la lluvia entre las estaciones son traducidos a patrones de actividades estacionales en los organismos vivientes (Wolda, 1988).

Los fenómenos como la abundancia en la actividad de los insectos, incremento en la actividad reproductiva o la dispersión ocurre solo en ciertas épocas del año, esto es el patrón de un comportamiento estacional el que en su máxima expresión ocurre en el mismo momento del año, cada año (Wolda, 1988), para poder observar si una especie o un grupo tiene un comportamiento estacional, es necesario hacer análisis de varios años (Wolda, 1978).

En los trópicos las tendencias de cambios estacionales en las fluctuaciones de temperatura es mínima o ausente, en comparación a los climas templados donde las estaciones tienen abruptos cambios en las temperaturas. En los trópicos la humedad y la lluvia pueden ser buenos predictores de la estacionalidad de los insectos (Wolda, 1988), La lluvia es la señal más importante para las actividades estacionales de los insectos tropicales (Kishimoto-Yamada y Itioka, 2015).

Regularmente en Panamá los insectos tienden a tener un aumento de abundancia al inicio de la época lluviosa, el resto de su comportamiento durante la época lluviosa depende de su grupo trófico (Erwin y Scott, 1980).

El Niño-Oscilación del Sur (ENSO: abreviación en inglés) es uno de los mayores precursores de la variabilidad climática en los trópicos (Bjerknes, 1969). La fase fría de ENSO (La Niña) provoca un aumento en la precipitación en la región tropical americana y durante su fase cálida (El Niño) la precipitación disminuye muy por debajo del promedio (Foley et al., 2002). Existe una gran variabilidad en la frecuencia de los episodios del El Niño, esta puede tener sus picos en el rango de dos a diez años, hay décadas donde el niño es más frecuente que en otras (Philander, 1990). Los eventos de aumentos de temperatura y variabilidad en la precipitación disminuyen la sobrevivencia y la reproducción de las especies de animales terrestres, aumentando la competencia inter e intra específica (Dueñas et al., 2021),

2.2. Morfometría.

El análisis de la forma tiene un papel fundamental en muchos estudios biológicos, la comparación de elementos anatómicos es un tema central en la taxonomía para la clasificación de especies, y del entendimiento de la diversidad biológica (Adams et al., 2004). La integración morfológica se subduce en la idea de la modularidad donde las variaciones morfológicas se organizan en módulos, estos pueden variar y evolucionar de manera independiente mientras mantienen una unidad funcional o de desarrollo, este enfoque de análisis examinando estas

unidades por separado es importante para el estudio de la evolución morfológica (Goswami y Polly, 2010).

Normalmente la morfometría usa medidas de distancia linear y algunas veces usa conteos, relaciones (ratios) y ángulos, a estas bases de datos se les es aplicada una gran serie de análisis multivariados (Adams et al., 2004), estos no suelen representar una relación correcta de la geometría de la estructura a representar, es difícil tener una idea de los cambios morfológicos, debido a que muchas veces los análisis de estas mediciones se desarrollan en tablas poco intuitivas (Benítez y Püschel, 2014), para corregir la variación de tamaño se utilizan diferentes metodologías las cuales en general suelen otorgar resultados diferentes, las distancias lineales no suelen ser homologas y dos formas diferentes podrían dar datos de mediciones iguales, por ejemplo, largo y ancho de una estructura en forma de gota, similar al de un eclipse (Adams et al., 2004).

La morfometría geométrica es una herramienta que presenta algunas ventajas cuando se compara con la morfometría lineal, presentando una precisa descripción de las formas biológicas (Zelditch et al., 2004), lo que permite identificar diferencias entre formas complejas, en conjunto a pruebas de hipótesis sustentadas con una buena base matemática (Benítez y Püschel, 2014). El papel fundamental de la morfometría geométrica lo tienen los hitos morfológicos (Landmark) estos son puntos anatómicos discretos que pueden ser reconocidos en todos los especímenes en estudio, siendo su selección e identificación una labor de vital importancia (Zelditch et al., 2004), los hitos morfológicos se someten

a un ajuste de superposición denominado análisis de Procrustes el cual se encarga de eliminar los efectos de la escala, la traslación y la rotación de los datos similares, utilizando para ello álgebra matricial (Rohlf y Slice, 1990).

2.3. Passalidae

2.3.1. Generalidades de la familia

Passalidae es una familia de agrupación natural, que posee características morfológicas y biológicas muy homogéneas (Reyes Castillo, 1970), taxonómicamente se encuentra en el orden Coleoptera, el suborden Polyphaga y la superfamilia Scarabaeoidea (Zhang et al., 2018; Cai et al., 2022). La familia se caracteriza por un cuerpo aplanado, alargado, de color negro o café oscuro, no posee dimorfismo sexual externo, los ojos separados por un canthus ocular, las antenas poseen diez segmentos, con una maza antenal en su ápice de segmentos deprimidos no laminares, toda la antena es capaz de doblarse por un pequeño enrollamiento, protórax semi cuadrangular, separado del resto del cuerpo por un pedúnculo mesotorácico, elytra cubre totalmente el abdomen (Reyes Castillo, 1970).

La familia Passalidae posee 930 especies descritas a nivel mundial (Boucher, 2005), está especializada para el consumo de madera en estado de descomposición la cual también les sirve como refugio y es el lugar donde desarrollan de su ciclo de vida (Castillo y Reyes-Castillo, 2009), no hay una preferencia de colonización en las especies arbóreas, no obstante presentan una predilección a colonizar troncos de árboles que presentan un estado de

descomposición avanzado (Reyes-Castillo y Halffter, 1984). Dentro de las tendencias de aprovechamiento del recurso pueden distinguirse un grupo subcortícola, adaptado para vivir inmediatamente debajo de la corteza, otro albiduramícola que puede establecerse dentro del tronco alimentándose de la albura y duramen del mismo (Reyes-Castillo y Halffter, 1984; Castillo y Reyes-Castillo, 1997). Estos hábitos se expresan como agrupaciones de especies que adquieren energía del ecosistema aprovechando recursos similares de manera similar, pueden ser clasificados como grupos funcionales (Moreno et al., 2007).

Los pasálidos con hábitos subcortícolas se caracterizan por tener un plan corporal deprimido dorsoventralmente en un mayor grado que los de hábitos duramícolas cuyo plan corporal es subcilíndrico en algunas especies además de una modificación en las alas disminuyendo su tamaño y venaciones para su modificación como órganos estridulatorios, otras especies con hábitos generalistas poseen la capacidad de aprovechar los recursos de ambos grupos y presentan características morfométricas intermedias o compartidas con los otros grupos (Johki y Kon, 1987; Lobo y Castillo, 1997; Moreno-Fonseca y Amat-García, 2016).

Existe segregación ecológica interespecífica representada por las variaciones morfométricas en Passalidae, que se sugiere, pudieron presentarse muy temprano en la historia evolutiva del grupo, presentando diferencias en el grosor del cuerpo entre los grupos basales filogenéticamente a los grupos más evolucionados sin importar su distribución biogeográfica (Lobo y Castillo, 1997),

en las etapas de sucesión ecológica la segregación morfológica explica las formas de colonización del tronco en descomposición donde los pasálidos con hábitos subcortícolos los primeros en colonizar en estados tempranos de descomposición, posteriormente cuando la descomposición avanza inicia la colonización de albiduramícolos (Castillo, 1987; Reyes-Castillo, 2000).

2.3.2. Biogeografía neotropical

En Guatemala se describen a los pasálidos como presentan una tendencia al endemismos, eso sumado a la facilidad de los métodos de colecta y que se pueden coleccionar ininterrumpidamente todo el año, los convierte en buenos indicadores para la priorización de conservación en bosques nubosos (Schuster et al., 2000). Este patrón elevado de endemismo se debe a fluctuaciones climáticas del Pleistoceno tardío que favorecieron eventos recurrentes de conexión y aislamiento geográfico entre volcanes (MacVean y Schuster, 1981).

Los pasálidos presentan dispersión bastante limitada, ellos en su búsqueda por colonización de nuevos troncos se dispersan volando cortas distancias y caminando, esta dispersión es importante para el comportamiento de la metapoblación aislada geográficamente en islas (Galindo-Cardona et al., 2007), este efecto no se ha estudiado en el neotrópico, es importante debido a que ese aislamiento puede generar una tendencia endémica similar a la de los bosques nubosos.

El endemismo de pasálidos neotropicales también puede presentarse en islas, en Cuba se estima que el 30% de los insectos pasálidos son endémicos,

dentro de estos se encuentra *Passallus pelliculatus* (Peck, 2005). Aunque normalmente la fauna de pasálidos insulares es similar a la fauna de pasálidos continentales (Peck, 2006). Por ejemplo en las islas Galápagos donde se encuentra *Passalus punctiger* el cual es un espécimen muy común en el continente distribuyéndose desde México hasta Panamá (Schuster, 1983).

El trabajo de Reyes-Castillo y Halffter, 1984, resume los principales rasgos de ecología y comportamiento de la familia Pasálidae, específicamente resalta la elevada fidelidad del grupo con su hábitat o tronco hospedero hasta completar las etapas avanzadas de desarrollo. Esto resulta en la dispersión solo de los organismos juveniles y un elevado grado de aislamiento geográfico. Schuster y colaboradores (2000) apoyan estos resultados señalando que existen especies endémicas en regiones montañosas de Centroamérica debido a la escasa dispersión espacial entre volcanes. Finalmente, Galindo-Cardona y colaboradores 2007, comprueban que los patrones de dispersión de *Spassalus crenatus* (Mac Leay, 1819) en los trabajos semi-experimentales en bosques subtropicales están determinados por la disponibilidad de recurso y por preferencia a ciertos tipos de troncos hospederos colonizados por Passalidae. Debido a estas particularidades los pasálidos de sistemas cerrados como islas pudieran estar sujetos a cambios de metapoblación debido a su poca dispersión.

2.3.3. Antecedentes de Passalidae en Panamá

En el panorama actual de investigación en Panamá se reportan 47 especies de pasálidos (Cuadro 1) este número debe ser tomado con cuidado debido a que solamente por documentos bibliográficos, algunos trabajos deben ser revisados de manera más minuciosa, debido a la fluctuante taxonomía del grupo (Ratcliffe, 2002), debido a esto es importante una revisión de los especímenes anteriormente identificados y reportados, para actualizarlos taxonómicamente.

Cuadro 1. Especies de pasálidos reportados para Panamá donde las especies marcadas con * tienen por lo menos un reporte para la Isla Barro Colorado y la especie con un ** tiene fecha de colecta anterior a la independencia de Panamá, su colecta fue en Darién sin dejar claro su localidad exacta, aun así su presencia es posible para toda la sierra (Boucher, 2005) (continua en las siguientes paginas).

Espece	Fuente
<i>Heliscus eclipticus</i> (Truqui 1857)	Ratcliffe, 2002, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Gillogly, 2005, Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Onore et al., 2003
<i>Heliscus rotundicornis</i> (Luederwaldt)	Schuster, 1991, Gillogly, 2005
<i>Odontotaenius striatopuctatus</i> (Percheron 1835)	Ratcliffe, 2002, Villegas-Guzmán et al., 2011
<i>Oileus sargi</i> (Kaup 1871)	Ratcliffe, 2002, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Passalus (Passalus) interruptus</i> (Linnaeus, 1758)	Reyes-Castillo, 2004, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Onore et al., 2003, Gillogly, 2005, Luederwaldt, 1931, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Passalus) interstitialis</i> Eschscholtz, 1829	Reyes-Castillo, 1973, Reyes-Castillo, 2004
<i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lepeletier y Serville, 1825	Reyes-Castillo, 1973, Reyes-Castillo, 2004, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) beneshi</i> Hincks, 1950	Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Onore et al., 2003, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) caelatus</i> Erichson 1847	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Reyes-Castillo, 2004, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) clypeoneleus</i> (Kuwert)	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002, Luederwaldt, 1931

<i>Passalus (Pertinax) cognatus</i> Truqui, 1857	Reyes-Castillo, 2004
<i>Passalus (Pertinax) cuneatus</i> Hinks 1950	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002, Gillogly, 2005
<i>Passalus (Pertinax) incertus</i> Percheron, 1841	Upegui Vélez, 2008, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Reyes-Castillo, 2004, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) interstitialis</i> Eschscholtz 1829	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) maillei</i> Percheron, 1841	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002,
<i>Passalus (Pertinax) punctatostratus</i> Percheron, 1835	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Reyes-Castillo, 2004, Upegui Vélez, 2008, Luederwaldt, 1931, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) punctulatus</i> (Kaup, 1869)	Reyes-Castillo, 2004, Upegui Vélez, 2008, Luederwaldt, 1931
<i>Passalus (Pertinax) spiniger</i> (Bates, 1886)	Onore et al., 2003, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Ratcliffe, 2002
<i>Passalus (Pertinax) spinosus</i> (Kuwert, 1898)	Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Passalus unicornis</i> Saint-Fargeau and Serville 1825	Peck, 2006
<i>Paxillus leachi</i> Mac Leay, 1819	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002, Reyes-Castillo, 2004, Luederwaldt, 1931
<i>Petrejoides panamae</i> Schuster 1991	Ratcliffe, 2002, Schuster 1991
<i>Petrejoides subrecticornis</i> (Kuwert 1897)	Ratcliffe, 2002, Villegas-Guzmán et al., 2011
<i>Petrejoides tenuis</i> Kuwert 1897	Ratcliffe, 2002, Gillogly, 2005, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Popilius erotylus</i> Reyes-Castillo and Castillo, 1992 *	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002, Gillogly, 2005, Jiménez-Ferbans y Amat-García, 2009, Boucher, 2005
<i>Popilius punctatissimus</i> Luederwaldt	Gillogly, 2005
<i>Ptichopus angulatus</i> (Percheron, 1835)	Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Reyes-Castillo, 2004, Ratcliffe, 2002
<i>Spurius bicornis</i> (Truqui 1857)	Ratcliffe, 2002, Gillogly, 2005, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Verres arion</i> Marshall 2000	Marshall, 2000
<i>Verres cavicollis</i> Bates 1886	Marshall, 2000, Ratcliffe, 2002
<i>Verres deficiens</i> Kuwert 1898	Ratcliffe, 2002, Marshall, 2000
<i>Verres gilloglyi</i> Marshall 2000	Marshall, 2000
<i>Verres hageni</i> Kaup 1871*	Marshall, 2000, Ratcliffe, 2002, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Verres sternbergianus</i> (Zang 1905) *	Marshall, 2000, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002
<i>Veterius (Publius) solisi</i> Boucher, 2005	Boucher, 2005
<i>Veterius (Publius) talamacaensis</i> Boucher, 2005	Boucher, 2005

<i>Veturius (Ouayana) cirratus</i> Bates 1886	Boucher, 2005, Ratcliffe, 2002, Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Onore et al., 2003, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Veturius (Ouayana) ptichopoides</i> Boucher, 2005	Boucher, 2005
<i>Veturius (Veturius) aquilonalis</i> Boucher, 2005	Boucher, 2005
<i>Veturius (Veturius) caquetaensis</i> Boucher 1988 **	Boucher, 2005
<i>Veturius (Veturius) petteri</i> Boucher, 2005	Boucher, 2005
<i>Veturius (Veturius) schusteri</i> Boucher, 2005	Boucher, 2005
<i>Veturius (Veturius) sinuatocollis</i> Kuwert 1890	Boucher, 2005, Ratcliffe, 2002, Reyes-Castillo y Amat-García, 2003, Onore et al., 2003, Reyes-Castillo y Castillo, 1992
<i>Veturius (Veturius) tuberculifrons</i> Kuwert 1981	Boucher, 2005, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002
<i>Veturius criniceps</i> Kuwert 1891	Luederwaldt, 1931
<i>Veturius platyrhinus</i> (Westwood 1845)	Luederwaldt, 1931, Reyes-Castillo y Castillo, 1992, Ratcliffe, 2002

De la literatura consultada en el Cuadro 1 es importante recalcar que tres especies son reportadas para la Isla Barro Colorado, siendo esta el lugar de colecta del holotipo *Popilius erotylus* que se creía era endémico de la zona central de Panamá y San Blas (Reyes-Castillo y Castillo, 1992), sin embargo actualmente su distribución se extiende al caribe colombiano siendo una parte importante de la fauna de pasálidos de la zona (Jiménez-Ferbans y Amat-García, 2009) y también hay un reporte para Venezuela (Gillogly, 2005). *Verres hageni* es una especie de amplia distribución neotropical desde México hasta Colombia (Jiménez-Ferbans y Amat-García, 2009; Reyes Castillo, 1970), *Verres sterberngianus* es una especie colectada comúnmente en la Isla Barro Colorado, se conoce su distribución para Panamá, Colombia y Venezuela (Marshall, 2000).

III. METODOLOGÍA

3.1. Descripción del sitio.

Este estudio se realizó en la Isla Barro Colorado (IBC), la cual posee una superficie de 15 km², aislada del continente por el río Chagres (Fig. 1) (Leigh, 1999), la isla está ubicada geográficamente en la latitud 09°15 N longitud 79°85 W, posee una elevación entre 120 a 160 msnm, con un promedio anual de precipitación de 2,662 mm, una temperatura del aire máxima de 31°C y mínima de 23.6°C (https://biogeodb.stri.si.edu/physical_monitoring/research/barrocolorado).

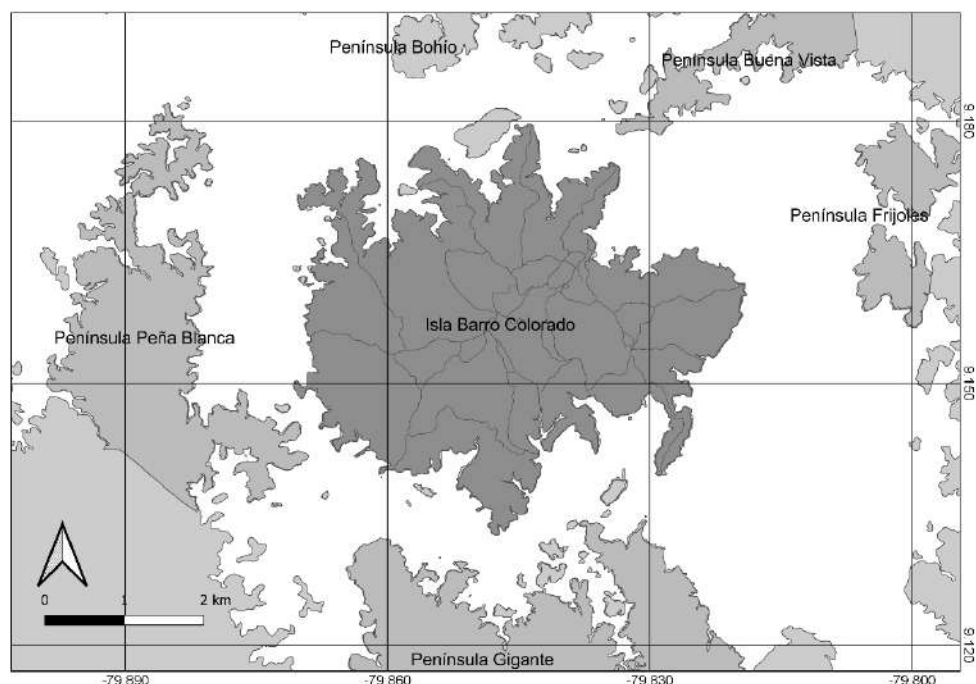


Fig. 1. Ubicación geográfica de la Isla Barro Colorado y penínsulas circundantes, líneas dentro de la isla representan los senderos de la isla. Mapa realizado en el software QGIS (QGIS Development Team, 2021) utilizando la información presente en: <https://stridata-si.opendata.arcgis.com/datasets>.

La Isla Barro Colorado posee una estacionalidad marcada donde la mayor parte de la precipitación se acumula en una época lluviosa que va regularmente desde mayo a inicios de diciembre, mientras que desde finales de diciembre hasta abril se presenta una época seca (Windsor, 1990). La isla está cubierta en su totalidad por vegetación, con excepción de pequeños claros generados por el ser humano, como por ejemplo donde se ubican los laboratorios. Casi todas las plantas presentes en la isla son perennifolias con pocas excepciones. La mitad noroeste del bosque se está recuperando de la tala generada a finales del siglo XIX mientras que la otra mitad ha sido poco perturbada, algunas partes de este bosque han permanecido sin perturbaciones desde hace más de 1500 años (Leigh, 1999).

3.2. Colecta del material.

La colecta de pasálidos fue realizada por ForestGEO Arthropod Initiative Monitoring del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales entre el 2009 y 2019. Cada año de muestro cuenta cuatro muestreos uno en época seca (marzo), tres en época lluviosa, al inicio (mayo), al medio (septiembre) y al final (noviembre). La base de datos cuenta con fechas de colecta adicionales que son: enero 2009, febrero 2010, agosto 2011, abril 2014 y agosto 2016.

La metodología de colecta fue por medio de trampas de luz, estas poseían tubos de luz negra de 10W (F10T8BL de 33 cm de largo, 2.55 cm de diámetro y 0.23 amperios) los cuales eran alimentados por una batería de 12V DC sellada de 12 Ah (Lucas et al., 2016), estos tubos colocados en una trampa tipo cubeta la

cual estaba equipada con paneles de intersección de acrílicos (42 cm de alto y 30 cm de ancho) y para proteger las muestras de la lluvia un techo de acrílico (50 cm de diámetro) (Kitching et al., 2001). Los paneles de intersección se encajan en un embudo de 30 cm de diámetro, 11 cm de profundidad y con una abertura inferior de 6 cm, este se conecta con un balde cilíndrico (21 cm de diámetro, 31 cm de altura) (Fig. 2), las trampas poseían un temporizador que las encendía a las 18:00 horas hasta aproximadamente las 6:00 (Lucas et al., 2016).



Fig. 2. Trampa de Luz utilizada para los muestreos (Fotografía proporcionada por PhD. Yves Basset).

Las trampas se colocaron en el sotobosque, en 10 ubicaciones dentro y cerca de la parcela de 50 hectáreas de ForestGEO (Forest Global Earth

Observatory del Instituto Smithsonian), en la nomenclatura de las trampas se utilizó una codificación alfa numérica dependiendo del sendero donde fueron colocadas, donde WHE = Wheeler, BAL= Balboa, DRA= Drayton, ARM= Armour y ZET= Zetek y el número corresponde al correlativo de la trampa en el sendero (Fig. 3).

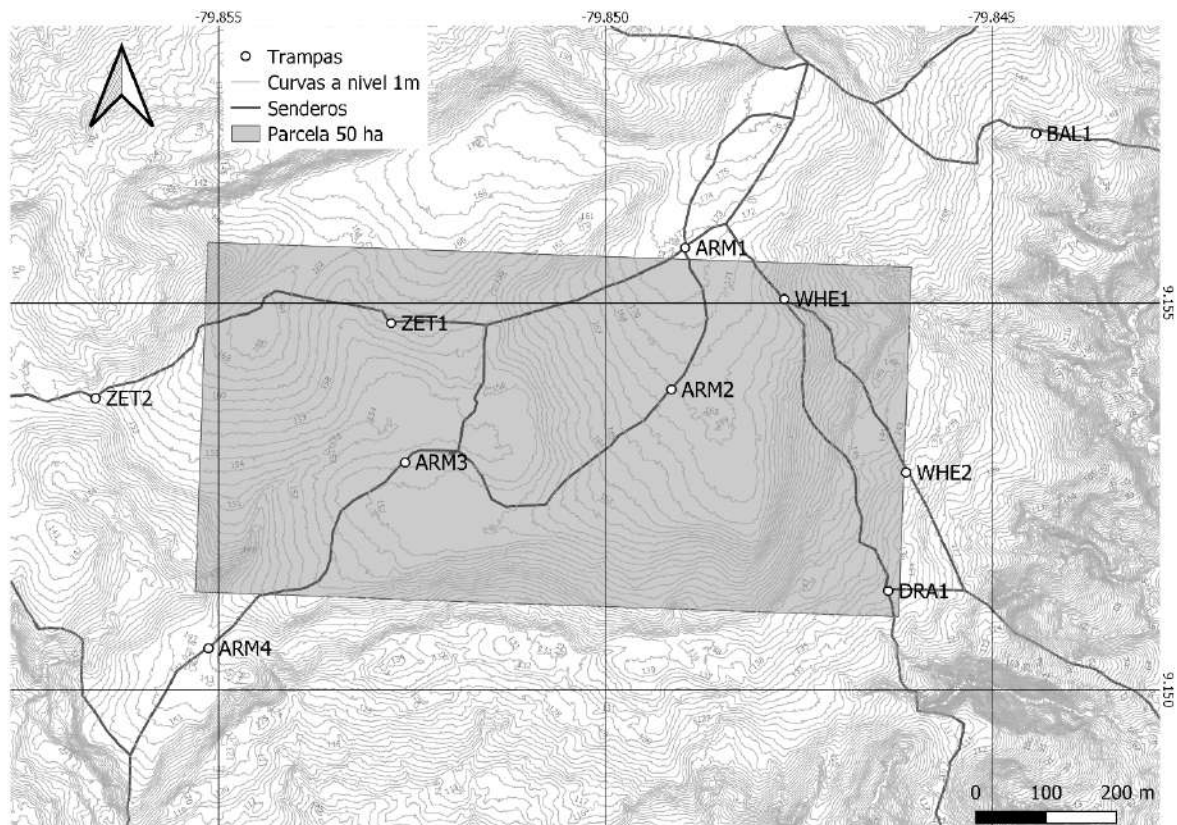


Fig. 3. Ubicación geográfica de las trampas de luz en la Isla Barro Colorado. Mapa realizado en el software QGIS (QGIS Development Team, 2021) utilizando la información presente en: <https://stridata-si.opendata.arcgis.com/datasets>.

3.3. Procesamiento del material.

Los pasálidos colectados fueron identificados morfológicamente a nivel de especie mediante el uso de claves taxonómicas (Reyes-Castillo y Castillo, 1992)

y organizados por medio del algoritmo del vecino más cercano (NJ) (Saitou y Nei, 1987) usando los datos obtenidos por la técnica de códigos barras moleculares o de ADN mediante bases de datos moleculares con secuencias de la región de Barcoding del gen COI (Fig. 4), identificándose así 21 especies de pasálidos, estas poseen individuos los cuales se encuentran en montajes en alfileres entomológicos en la colección de referencia de ForestGEO Arthropod Initiative.

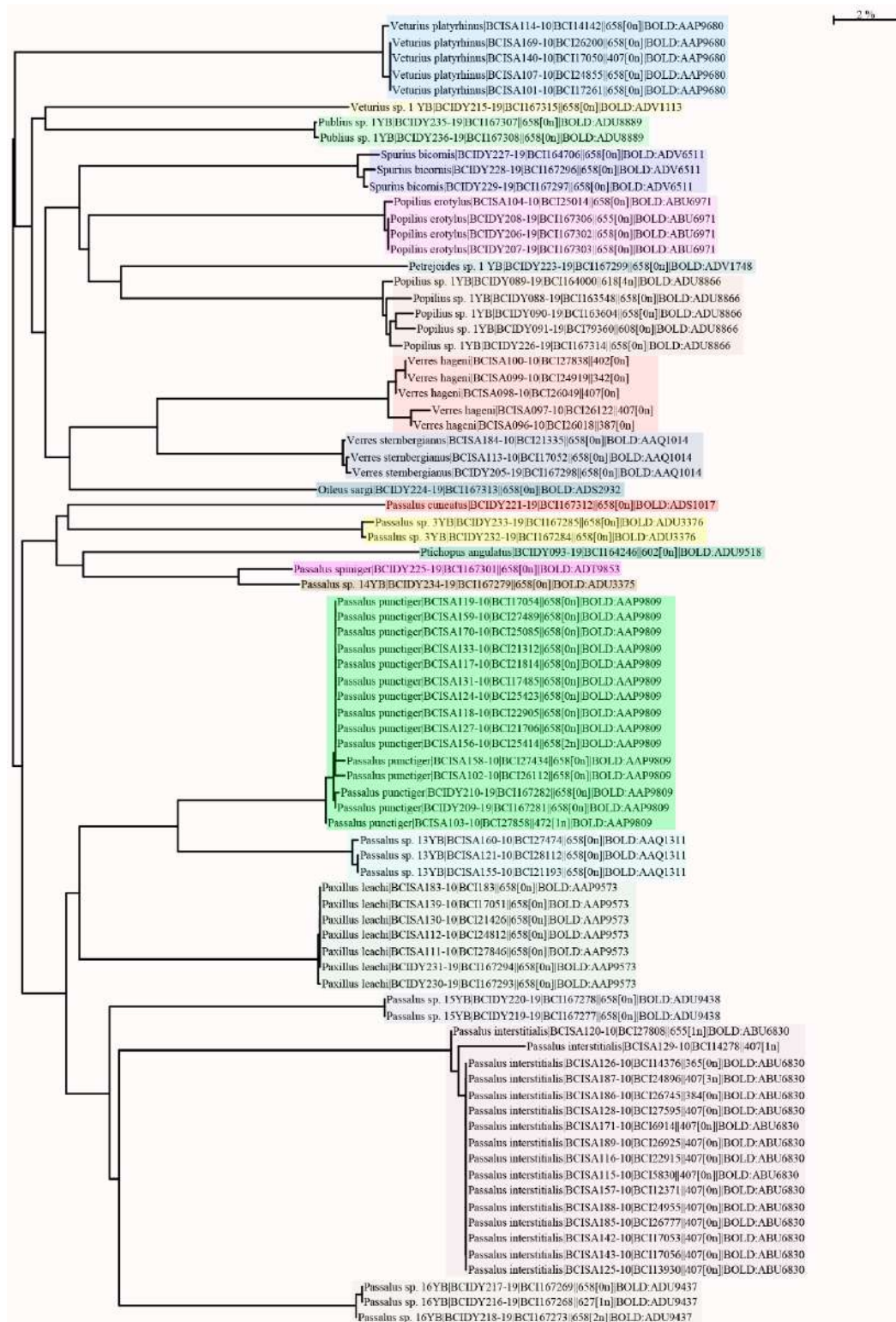


Fig. 4. Cladograma generado por medio NJ con las secuencias de la región de barcoding del gen COI de Passalidae de la isla Barro obtenidas de BOLD (Ratnasingham y Hebert, 2007), colores diferentes representan especies diferentes.

3.4. Selección de las muestras

3.4.1. Selección de los datos de la base de datos de colecta.

Se depuró la base de datos de colecta entre 2009 y 2019 de pasálidos colectados en la Isla Barro Colorado, tomando encuenta solo aquellos que se colectaron en trampas.

La abundancia de los grupos funcionales de pasálidos, generados por los análisis de morfometría y seleccionando la agrupación morfométrica más concordante con la literatura. El análisis de las series de tiempo requiere que los datos presenten una dependencia hacia el tiempo, para esto es fundamental que los datos se colecten de manera repetitiva y equidistante en el tiempo (Shumway y Stoffer, 2006) con este objetivo se homogenizó los intervalos temporales (los meses de colecta) de manera trimestral tomando el mes más representativo de cada trimestre (marzo, mayo, septiembre y noviembre).

3.4.2. Selección de los especímenes de la colección

De los especímenes depositados en la colección de referencia de ForestGEO Arthropod Initiative se seleccionarán un máximo de 10 individuos por especie, analizando en total 110 individuos, detallados los individuos por especie en la cuadro 2, para tener una muestra representativa de la población y presentando un tamaño de muestra mayor a la cantidad de hitos morfológicos a analizar (Toro Ibacache et al., 2010), se analizaron solo las especies que fueron atraídas a trampas de luz en el muestreo, se utilizaron individuos de ambos sexos debido a que en esta familia no existen dimorfismo sexual (Reyes Castillo, 1970).

Cuadro 2. Especies y número de individuos de los que se extrajo la información morfométrica.

Especie	Número de individuos
<i>Passalus</i> sp. 13YB near <i>punctiger</i> BOLD: AAP9809	10
<i>Passalus</i> sp. 15YB BOLD: ADU9438	9
<i>Passalus interstitialis</i>	10
<i>Passalus punctiger</i>	10
<i>Passalus tlascala</i>	7
<i>Popilius erotylus</i>	10
<i>Popilius</i> sp. 1YB BOLD: ADU8866	10
<i>Paxillus leachi</i>	10
<i>Spurius bicornis</i>	5
<i>Verres hageni</i>	10
<i>Veterius platyrhinus</i>	10
<i>Verres sternbergianus</i>	9

Además se añadió a *Spurius bicornis* para tener una especie control de pasálido con preferencia de hábitat albuduramícola (Castillo, 1987), en cuanto a *Ptichopus angulatus* a pesar de haber sido atraído a las trampas de luz fue excluido del análisis de morfometría porque su ecología difiere del resto de pasálidos siendo el único que no está asociado con troncos podridos, sino que está asociado a basureros de las hormigas arrieras *Atta* sp. (Hendrichs y Reyes-Castillo, 1963; Reyes Castillo, 1970), su forma puede generar varianza no comparable con el resto de especies incluidas en este análisis.

3.4.3. Parámetros ambientales.

Los parámetros ambientales fueron tomados del conjunto de datos proporcionado por el programa de seguimiento físico del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (http://biogeodb.stri.si.edu/physical_monitoring/research/barrocolorado) (Paton, 2019), para esta investigación los parámetros ambientales que se tomaran en cuenta son: precipitación, humedad relativa, humedad del suelo (H₂O wet) a profundidad de 10 centímetros, Temperatura máxima del aire a un metro de altura, Temperatura promedio del aire a un metro de altura, Temperatura máxima del aire a un metro de altura, velocidad del viento promedio a 48 metros de altura y velocidad del viento máxima a 48 metros de altura.

Se tomó en cuenta el índice oceánico del niño (ONI) los cuales son el resultante de la temperatura promedio de cada tres meses consecutivos en la región 5°N-5°S 120°-170°W, monitoreada por la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA), los datos fueron tomados de la página web: https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php en estos un valor superior de 0.5 representa la presencia del fenómeno del niño y un valor inferior a -0,5 la presencia del fenómeno de la niña.

3.5. Obtención de datos.

3.5.1. Morfometría geométrica

3.5.1.1. Selección de los hitos morfológicos

Para la selección de los hitos morfológicos se siguió los puntos homólogos propuestos por Moreno-Fonseca y Amat-García, 2016, con las siguientes modificaciones, en la vista dorsal, se eliminaron los puntos en la línea mesal de los elytra (puntos 18 y 19 en Fig. 5 A) debido a que no se define a que estructura morfológica están ligados y en la vista lateral se eliminó el punto del abdomen (punto 9 en Fig. 5 B) debido a que algunos montajes no permitían la observación correcta del abdomen por la contracción del mismo en el secado del espécimen.

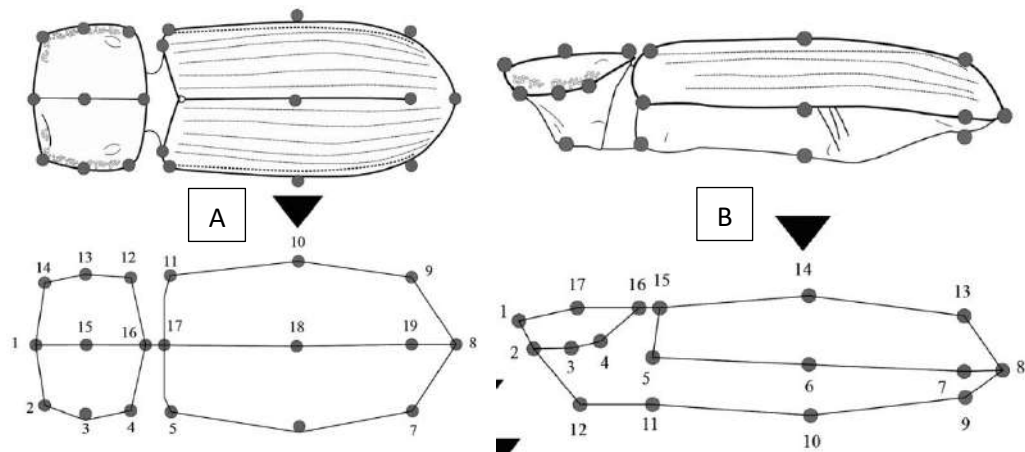


Fig. 5. Mapa de puntos homólogos con descriptores (numerado) de la morfología general de Passalidae donde A) son los puntos dorsales y B) son los puntos laterales (imagen tomada y modificada de Moreno-Fonseca y Amat-García, 2016).

Debido a inconsistencias en el montaje (Fig. 6) donde el protórax no se encuentra alineado con el resto del cuerpo, esto provoca en su vista dorsal que se tengan que analizar separados los elytra y el pronoto. En vista lateral provoca

deformaciones en la geometría del protórax, por lo que, para no incurrir en un error sistemático, el protórax (puntos 1, 2, 3, 4, 12, 16 y 17 de la Fig. 5 B) no fue incluido en la vista lateral, analizando solamente el resto del cuerpo (abdomen, mesotórax y metatórax).

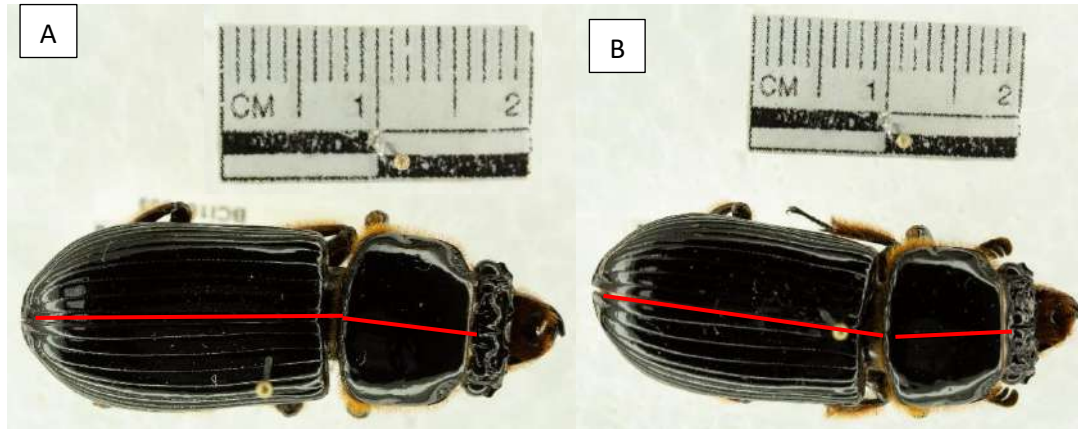


Fig. 6. Ejemplos de montaje de especímenes de *Verres sternbergianus* donde A) vista dorsal espécimen montado con pronoto con ángulo hacia la derecha de la línea mesal. B) vista dorsal espécimen montado con pronoto con ángulo hacia la izquierda de la línea mesal.

En este trabajo se analizarán 8 hitos dorsales en los elytra (Fig. 7) 9 hitos dorsales en el pronoto (Fig. 8) y 9 hitos laterales en el cuerpo (Fig. 9), los puntos homologos a los cuales están vinculados estos hitos morfológicos se distinguen en los cuadros 3, 4 y 5, respectivamente.

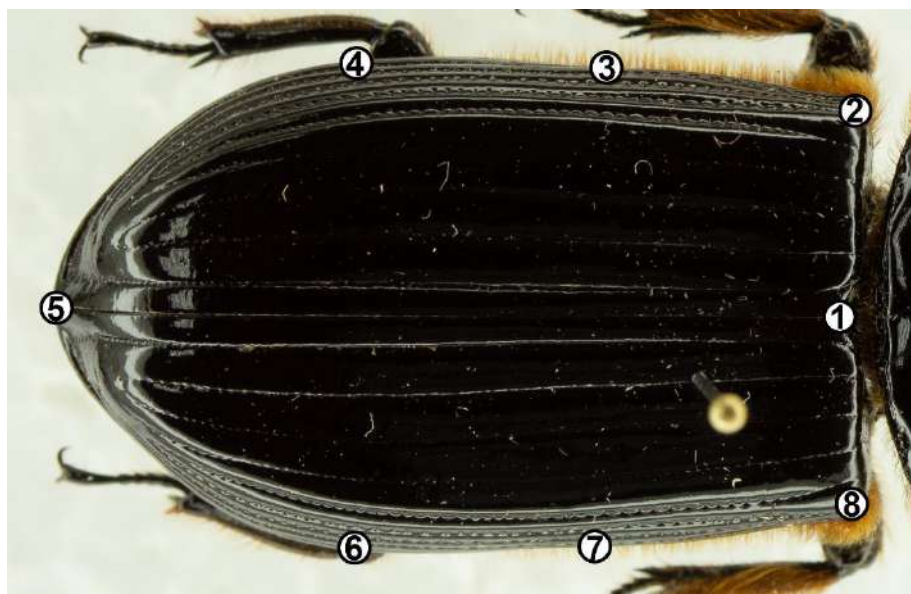


Fig. 7. Hitos morfológicos dorsales de los elytra de Passalidae.

Cuadro 3. Descripción de los hitos morfológicos dorsales de los elytra de Passalidae, utilizando la numeración de la Fig. 7.

Hito morfológico	Estructura
1	Punto de unión de los elytra en el margen anterior
2	Ángulo del margen anterior del elytron izquierdo
3	Punto medio lateral entre el ángulo del margen anterior del elytron e inicio del declive lateral posterior del elytron izquierdo
4	Inicio del declive lateral posterior del elytron izquierdo
5	Punto de unión de los elytra en el margen posterior
6	Inicio del declive lateral posterior del elytron derecho
7	Punto medio lateral entre el ángulo del margen anterior del elytron e inicio del declive lateral posterior del elytron derecho
8	Ángulo del margen anterior del elytron izquierdo

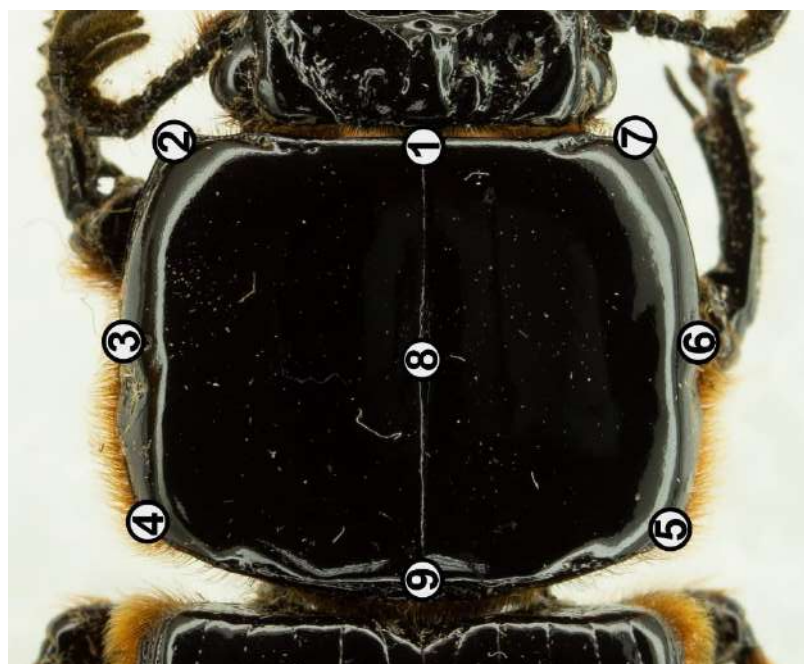


Fig. 8. Hitos morfológicos dorsales del pronoto de Passalidae.

Cuadro 4. Descripción de los hitos morfológicos dorsales del pronoto de Passalidae, utilizando la numeración de la Fig. 8.

Hito morfológico	Estructura
1	Punto de unión entre el surco medio y el margen anterior
2	Ángulo del margen anterior izquierdo del pronoto
3	Punto medio lateral entre el ángulo del margen anterior y ángulo del margen posterior del lado izquierdo del pronoto
4	Ángulo del margen posterior izquierdo del pronoto
5	Ángulo del margen posterior derecho del pronoto
6	Punto medio lateral entre el ángulo del margen anterior y ángulo del margen posterior del lado derecho del pronoto
7	Ángulo del margen anterior derecho del pronoto
8	Punto medio en el surco medio entre el margen anterior y margen posterior del pronoto
9	Punto de unión entre el surco medio y el margen posterior

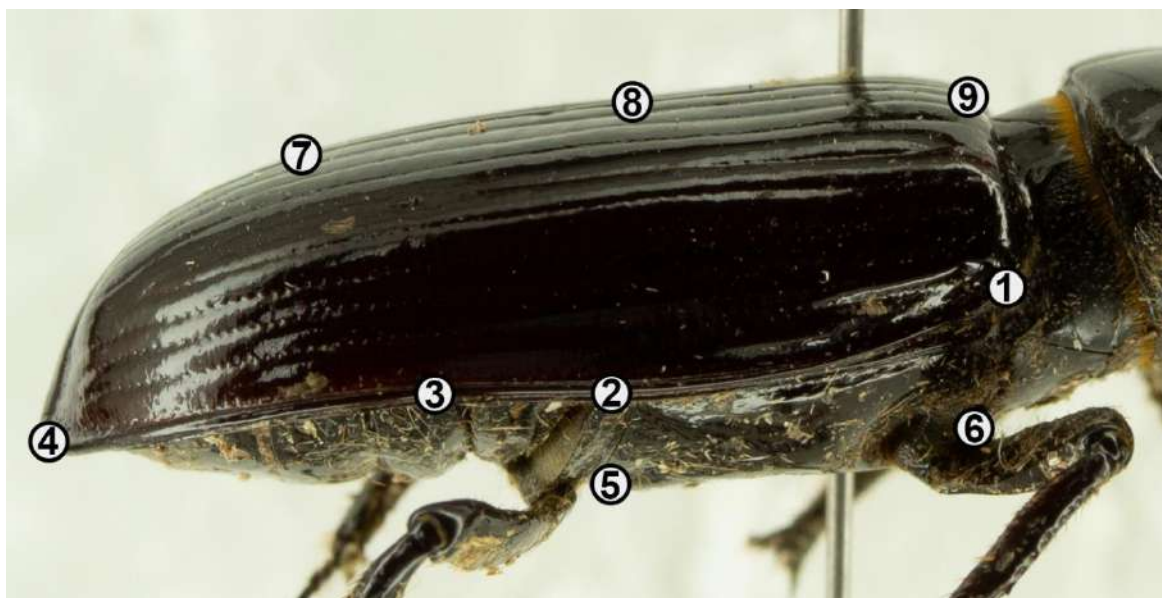


Fig. 9. Hitos morfológicos laterales del cuerpo de Passalidae.

Cuadro 5. Descripción de los hitos morfológicos laterales del cuerpo de Passalidae, utilizando la numeración de la Fig. 9.

Hito morfológico	Estructura
1	Ángulo del margen anteroinferior del elytron
2	Inicio de la pendiente media del margen inferior del elytron
3	Final de la pendiente media del margen inferior del elytron
4	Ángulo del margen posteroinferior del elytron
5	Proyección ventral del margen posterior del mesosternón
6	Margen anterior del mesosternón entre las coxas
7	Inicio del declive superior posterior del elytron
8	Punto medio entre el inicio del declive superior posterior y el ángulo del margen anterosuperior del elytron
9	Ángulo del margen anterosuperior del elytron

3.5.1.2. Fotografía de las muestras

Para la realización de los análisis de morfometría geométrica y la obtención de los datos de los hitos morfológicos se hicieron fotografías de los individuos en una vista dorsal y en vista lateral (Fig. 10 A y B respectivamente) estas fueron tomadas con el espécimen junto a una escala de dos centímetros en blanco y negro.

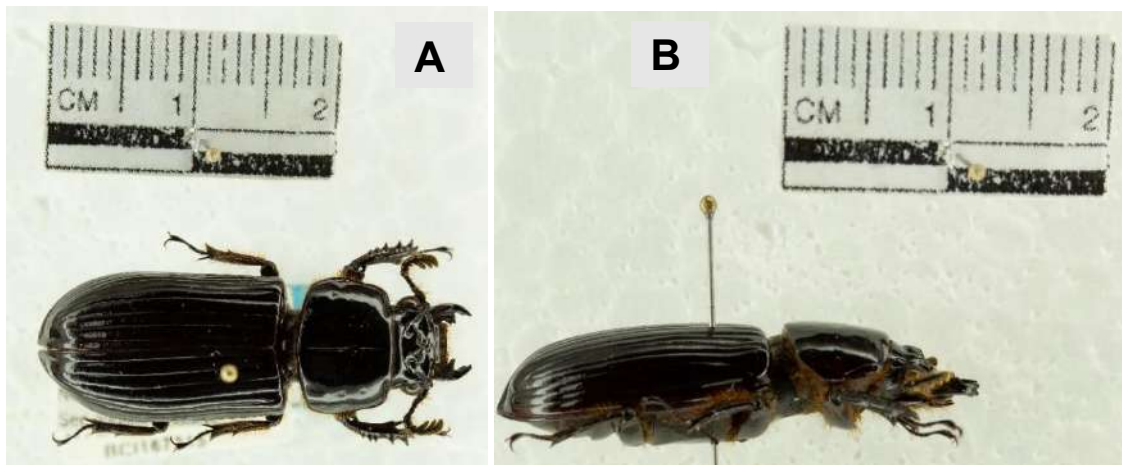


Fig. 10. Fotografías de un individuo de pasálido y la escala A) Vista dorsal y B) Vista lateral.

Los especímenes se colocaron en base de hielo seco sobre una base usando la técnica de macrofotografía con luz artificial (Fig. 11 A), donde las fotografías se tomaron con una cámara Canon EOS 3000D y un lente Canon macro de 60mm, la cámara se colocó fija en la base y suspendida horizontalmente a 24 centímetros de los especímenes (Fig. 11 B), las fotografías se tomaron con una velocidad ISO de 100, un punto F de 9 y un tiempo de exposición de 1/8s.

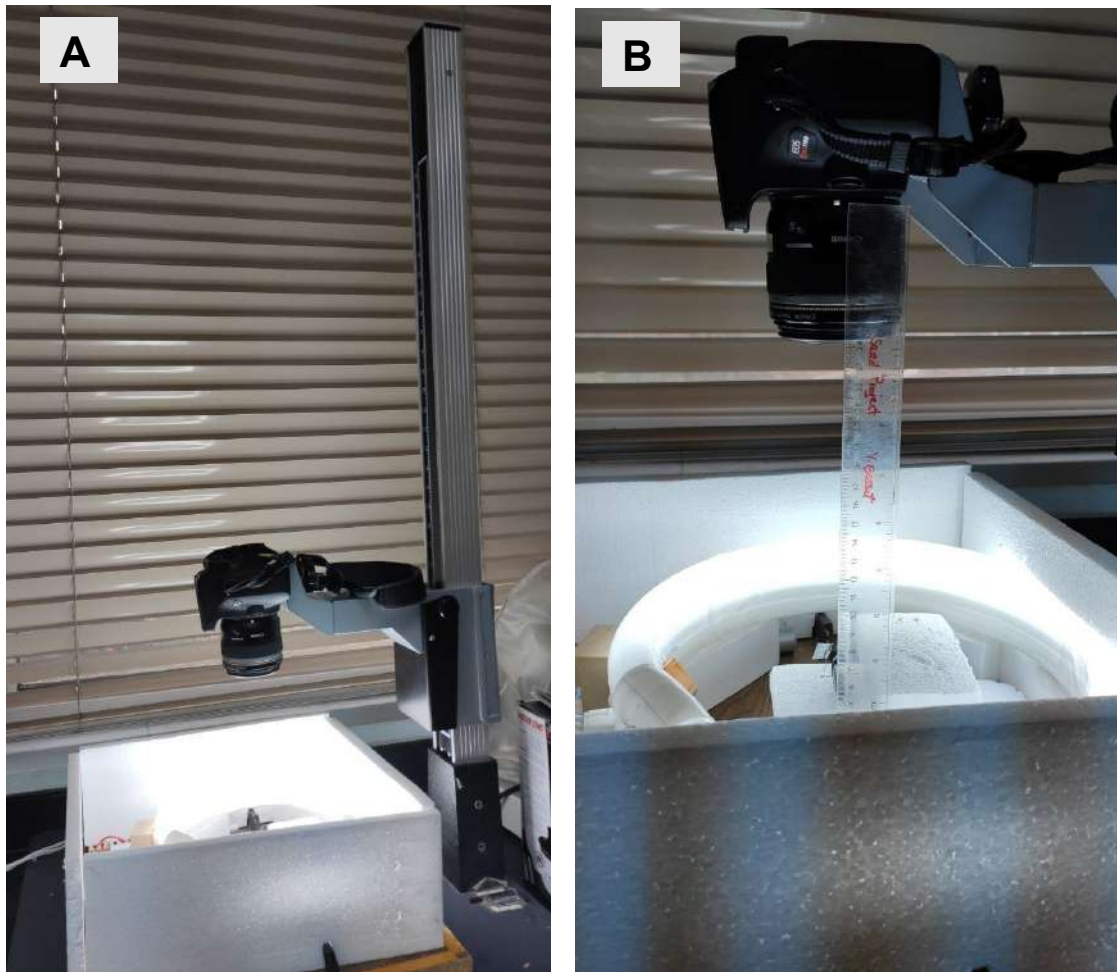


Fig. 11. Montaje para las fotografías de los especímenes de pasálidos A) vista total del montaje, B) vista a detalle de la distancia del espécimen al lente.

3.5.1.2. Digitalización de los hitos morfológicos

Las fotografías obtenidas fueron transportadas a un archivo formato tps mediante el software tpsUtil64 (Rohlf, 2017) exportándose así 110 fotografías de los especímenes en vista dorsal y 110 en vista lateral. Los hitos morfológicos fueron digitalizados en el software tpsDig232 (Rohlf, 2017) donde en cada fotografía se ajustó la escala utilizando la referencia colocada en las fotografías con el fin de hacer la relación pixeles a milímetro, posteriormente los hitos

morfológicos fueron digitalizados en el orden presentado en las Fig. 7, 8 y 9, los hitos morfológicos se digitalizaron por duplicado en archivos tps diferentes con el objetivo de calcular el error en la digitalización.

3.5.2. Morfometría lineal

Se utilizó un calibrador digital marca Stanley con precisión de 0.01 mm para realizar las mediciones corporales de cada espécimen del Cuadro 2, estas fueron la de largo total (L), ancho de los elytra (EW), largo de los elytra (EL) y grosor máximo del cuerpo (H), el grosor máximo se encuentra normalmente en una proyección mesotorácica cercano al margen posterior desde una vista ventral (Fig. 12) (Lobo y Castillo, 1997).

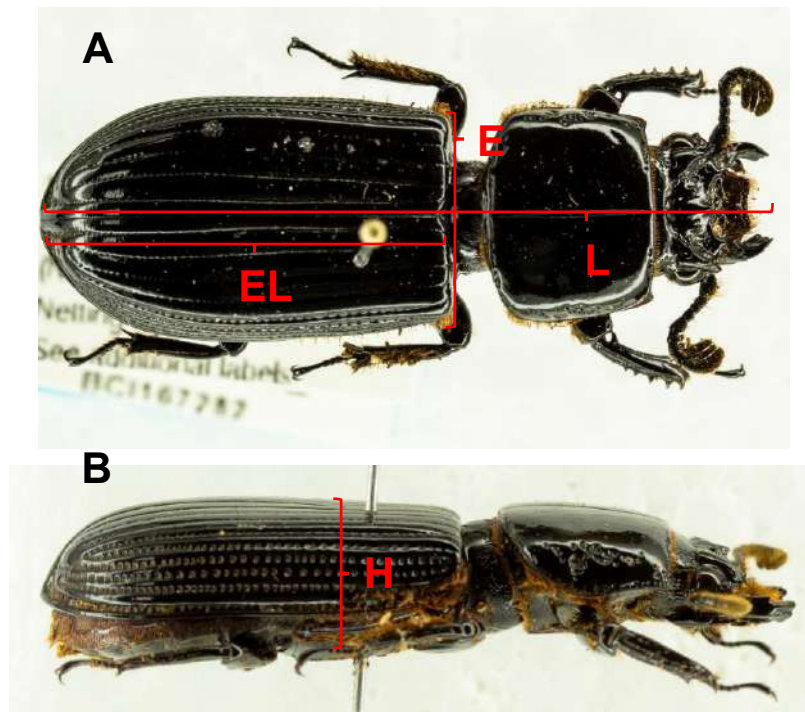


Fig. 12. Medidas morfométricas donde A) Vista dorsal L: Longitud total del cuerpo, EL: Largo de los elytra, EW: Ancho de los elytra y B) Vista lateral H: grosor máximo del cuerpo.

3.5.3. Parámetros ambientales

Con el objetivo que la regularidad temporal de la toma de datos de los parámetros ambientales sean concordantes con la homogenización trimestral de los datos de colecta de Passalidae planteada anteriormente, se realizaron tres grupos de datos:

El primero denominado lag0 donde se tomaron los promedios mensuales los parámetros ambientales, con excepción de la precipitación donde se tomó el valor de la precipitación mensual acumulada, todo esto coincidente con los meses de aproximación trimestral de Passalidae (marzo, mayo, septiembre, noviembre).

El segundo denominado lag1 donde se tomaron los datos del lag0 y se promediaron con los datos del mes anterior de la aproximación trimestral (marzo con febrero, mayo con abril, septiembre con agosto y noviembre con octubre), todo esto con excepción de la precipitación la cual se tomó el valor acumulado del mes de la aproximación trimestral con el mes anterior.

El tercero denominado lag2 donde se utilizó la matriz de datos de lag0 y se promediaron los valores de la aproximación trimestral con los valores de dos meses anteriores (marzo con febrero y enero, mayo con abril y marzo, septiembre con agosto y julio y noviembre con octubre y septiembre) con excepción de la precipitación donde se tomó la sumatoria de los tres meses.

Los ordenamientos del lag1 y lag2 se realizaron con el objetivo de incluir dentro de los análisis trimestrales los datos ambientales de los meses anteriores

al lag0 y observar las respuestas de los promedios de estos factores ambientales tanto bimestrales (lag1) y trimestrales (lag0) en las colectas de Passalidae. De esta manera se observa en el lag0 la influencia puntual de los parámetros ambientales en la abundancia de Passalidae y en el lag1 y lag2 la influencia indirecta de las variaciones con los meses anteriores.

3.6. Análisis.

3.6.1. Descripción general de la comunidad de pasálidos

3.6.1.1. Abundancia y diversidad

La variabilidad de la riqueza y abundancia en los muestreos tanto temporalmente como espacialmente están representadas por medio de graficas de barra y barras apiladas. Para la confección de las gráficas de rarefacción se utilizó cada meses de muestreo como unidad de esfuerzo de muestreo, la estimación del número máximo de especies se realizó con el índice de Jackknife 1 (Krebs, 1998) utilizando el paquete 'vegan' en el software R.

Se calculó la diversidad mensual y anual por medio del índice de diversidad de Simpson con el paquete 'vegan' y se graficó en un gráfico de líneas. Se realizaron dendrogramas de diversidad beta temporal (meses de muestreo) en el software R por medio de la elaboración de dendrogramas en base al índice de similitud de Sorensen calculado en el paquete 'vegan', el cual va de 0 a 1 y los valores con mayor valor indican una mayor disimilaridad en las fechas de colecta (Krebs, 1998).

3.6.1.2. Distribución espacial

Se evaluó la proporción anual del número de especímenes colectados por cada una de las trampas, se analizó la abundancia anual de las trampas y las diferencias entre ellos por medio de un análisis de Kruskal Wallis, posteriormente un análisis de Wilcoxon, análisis realizados en el software R, para observar las diferencias entre la abundancia anual de las trampas.

El recambio de especies entre las trampas se describió por medio de un dendrograma, basado en los valores del índice de similitud de Sorensen, este se calculó en el paquete 'vegan' utilizando el software R.

3.6.2. Morfometría geométrica

Todos los análisis de morfometría geométrica se realizaron utilizando el paquete de software MorphoJ (Klingenberg, 2011) en el cual los datos fueron sometidos a un análisis de Procrustes, para eliminar los efectos de la escala, la traslación y la rotación de los datos originales (Rohlf y Slice, 1990), por medio de la comparación de los archivos tps duplicados mediante una ANOVA de Procrustes se calculó el error en la digitalización, en este si la suma de los cuadrados del error supera a la suma de los cuadrados de los individuos esto demuestra un error en la digitalización de los hitos morfológicos (Benítez et al., 2014).

Después de realizado el ajuste por medio del análisis de Procrustes los datos se representaron gráficamente la relación entre las especies por medio de

un PCA y se aumenta el efecto de la varianza por medio de un Análisis de variable Canónica (CVA) (Zelditch et al., 2012). Se analizó la diferencia de forma de las especies dentro de agrupamientos jerárquicos utilizando las distancias de Mahalanobis y las distancias de Procrustes utilizando 10000 iteraciones de la prueba de permutación para distancia por pares (Adams y Collyer, 2015; Collyer et al., 2015).

De los agrupamientos resultantes de los análisis de morfometría geométrica y morfometría tradicional se eligió el que mejor representara las preferencia de hábitat mediante la comparación de las especies las cuales su preferencia de hábitat ya es conocida, *P. leachi* y *P. insterstitialis* subcortícola, *P. punctiger* generalista y *S. bicornis* albuduramícola (Castillo, 1987).

3.6.3. Morfometría lineal

Las mediciones cuantificadas permitieron realizar un análisis de componentes principales (PCA) utilizando el paquete 'vegan' (Oksanen et al., 2019) del software R (R Core Team, 2021), este no fue escalado ni centrado, debido a que todas las medidas están en la misma escala (milímetros), este análisis se realizó para observar los aportes de las mediciones a la varianza de las especies, además se realizó un cladograma utilizando las distancias euclidianas, con el paquete 'vegan', para observar los agrupamientos que las especies genera y se contrastó ese agrupamiento con la literatura, al igual que todos los agrupamientos posteriores, esto con el fin de poder definir el

agrupamiento que responda mejor a la ecología de preferencia de hábitat de Passalidae.

Con las mediciones realizadas se calcularon las relaciones entre E/L , $EW/$ y H/EW esto para usarlo como un índice de aproximación de la forma del cuerpo (Johki y Kon, 1987), estas relaciones fueron sometidas a un PCA no escalado ni centrado, utilizando el paquete 'vegan' para observar la contribución de las relaciones a la varianza de las especies y se realizó un cladograma utilizando las distancias euclidianas para agrupar las especies.

En cada relación se aplicó una prueba de Kruskal Wallis para observar si hay diferencia en las especies y cuando las hubo se realizó una prueba de Wilcoxon para determinar las diferencias entre las especies, estos análisis se realizaron en el software R.

3.6.4. Aproximación trimestral y estacionalidad de Passalidae.

Las aproximaciones trimestrales de las abundancias se presentan como histogramas los que presentan la sumatoria de los individuos colectados representantes de cada grupo funcional. La abundancia es descrita por medio de series temporales donde se descompuso las series temporales para observar la tendencia y la estacionalidad de la abundancia, la estacionalidad fue analizada por medio de autocorrelaciones y autocorrelaciones parciales (Box et al., 2016).

3.6.5. Descripción anual y mensual de las variables ambientales

Los parámetros ambientales fueron descritos por medio de gráficos de cajas y bigotes, donde se realizó una prueba de Kruskal Wallis para la diferencia de cada valor tanto anual como la mensual, en los casos donde se encontraron diferencias se realizó una prueba de Wilcoxon para observar la variación estacional, todos estos análisis se realizaron en el paquete de software R (R Core Team, 2021).

3.6.6. Interacción de Passalidae con las variables ambientales

Se realizó un Análisis de Redundancia (RDA) con datos centrados y escalados (Boccard et al., 2011), para explicar que parámetro ambiental influye en la abundancia de Passalidae, para esto se analizaron por separado la matriz de datos de aproximación trimestral de la abundancia de especies y de las aproximaciones trimestrales de sumatoria de abundancia de grupos funcionales. Se añadió al análisis como grupo funcional independiente al denominado “hormigueros” conformado por la especie *Ptichopus angulatus*.

La abundancia de los grupos funcionales se analizó contra las matrices de parámetros ambientales lag0, lag1 y lag2, para estas bases de datos. También se calculó cuál de las variables ambientales tiene mayor significancia por medio del método de permutaciones utilizando 999 permutaciones (Legendre et al., 2011) todos los análisis fueron realizados en el paquete de software R (R Core Team, 2021) y utilizando el paquete ‘vegan’ (Oksanen et al., 2019).

Realizando la sumatoria de la abundancia de las aproximaciones trimestrales de todas las especies se calculó la abundancia total de la familia Passalidae y se analizó como una serie de tiempo, esta fue correlacionada con las series de tiempo de los lag0, lag1 y lag2 mediante una correlación cruzada de series de tiempo (Shumway y Stoffer, 2006) al igual que las series de tiempo de los grupos funcionales (Exceptuando los hormigueros debido a su poca abundancia).

La serie de tiempo de ONI al no tener una estacionalidad anual cíclica se correlaciono la tendencia de abundancia de las series de tiempo de la familia Passalidae y sus divisiones en grupos funcionales, esta tendencia es extraída de la descomposición en el software R. La descomposición determina la tendencia de la serie de tiempo original mediante un modelo aditivo utilizando de medias móviles, y extrayéndola en esta se elimina el efecto de la estacionalidad anual (Kendall y Stuart, 1983).

IV. RESULTADOS

4.1. Generalidades de la población de pasálidos de la Isla Barro Colorado de 2009 a 2019.

En los muestreos realizados en las fechas señaladas se encontraron un total de 1138 individuos de la familia Passalidae en la IBC estos identificados en 32 especies de las tribus Passalini y Proculini (Cuadro 6). De estas especies fueron colectadas manualmente 20 especies (57 individuos) y en trampas de luz 12 especies (1081 individuos, de estos, 113 identificados hasta el taxon de familia los cuales no serán tomados en cuenta para los análisis posteriores).

Cuadro 6. Especies de Passalidae colectadas en la IBC entre 2009 y 2019, las especies marcadas con * no poseen año de colecta específico, pero fueron colectadas entre 2008 y 2019 (continúa en página siguiente).

Método de colecta	Tribu	Especie	Abundancia
Trampa de Luz	-	-	113
Trampa de Luz	Passalini	<i>Passalus interstitialis</i>	126
Trampa de Luz	Passalini	<i>Passalus punctiger</i>	318
Trampa de Luz	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 13YB near <i>punctiger</i> BOLD: AAQ1311	58
Trampa de Luz	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 15YB BOLD: ADU9438	8
Trampa de Luz	Passalini	<i>Passalus tlascala</i>	10
Trampa de Luz	Passalini	<i>Paxillus leachi</i>	59
Trampa de Luz	Proculini	<i>Popilius erotylus</i>	5
Trampa de Luz	Proculini	<i>Popilius</i> sp. 1YB BOLD: ADU8866	91
Trampa de Luz	Passalini	<i>Ptichopus angulatus</i>	10
Trampa de Luz	Proculini	<i>Verres hageni</i>	197
Trampa de Luz	Proculini	<i>Verres sternbergianus</i>	16
Trampa de Luz	Proculini	<i>Veterius platyrhinus</i>	70
Colecta manual	Proculini	<i>Oileus</i> near <i>sargi</i> * BOLD: ADS2932	1

Colecta manual	Passalini	<i>Passalus interstitialis</i> *	6
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus near cuneatus</i> *	1
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus near spiniger</i> *	1
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus punctiger</i> *	2
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 13YB near <i>punctiger</i> * BOLD: AAQ1311	3
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 14YB* BOLD: ADU3375	1
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 15YB* BOLD: ADU9438	5
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 16YB* BOLD: ADU9437	3
Colecta manual	Passalini	<i>Passalus</i> sp. 3YB* BOLD: ADU3376	5
Colecta manual	Passalini	<i>Paxillus leachi</i> *	2
Colecta manual	Proculini	<i>Petrejoides</i> sp.1 YB* BOLD: ADV1748	2
Colecta manual	Proculini	<i>Popilius erotylus</i> *	5
Colecta manual	Proculini	<i>Popilius</i> sp. 1YB* BOLD: ADU8866	1
Colecta manual	Passalini	<i>Ptichopus angulatus</i>	4
Colecta manual	Proculini	<i>Publius</i> sp. 1YB* BOLD: ADU8889	5
Colecta manual	Proculini	<i>Spurius bicornis</i> *	5
Colecta manual	Proculini	<i>Verres hageni</i>	3
Colecta manual	Proculini	<i>Verres sternbergianus</i> *	1
Colecta manual	Proculini	<i>Veterius</i> sp.1 YB* BOLD: ADV1113	1

En los 47 muestreos realizados con trampas de luz entre los años de 2009 a 2019 se estima según Chao y Jackknife 2 una riqueza de 12 especies (ambos estimadores con desviación estándar = 0), esta riqueza de especies es alcanzada en el muestreo numero 26 (Fig. 13). Obteniendo de esta manera un 100% de las especies estimadas con la metodología de colecta por trampas de luz.

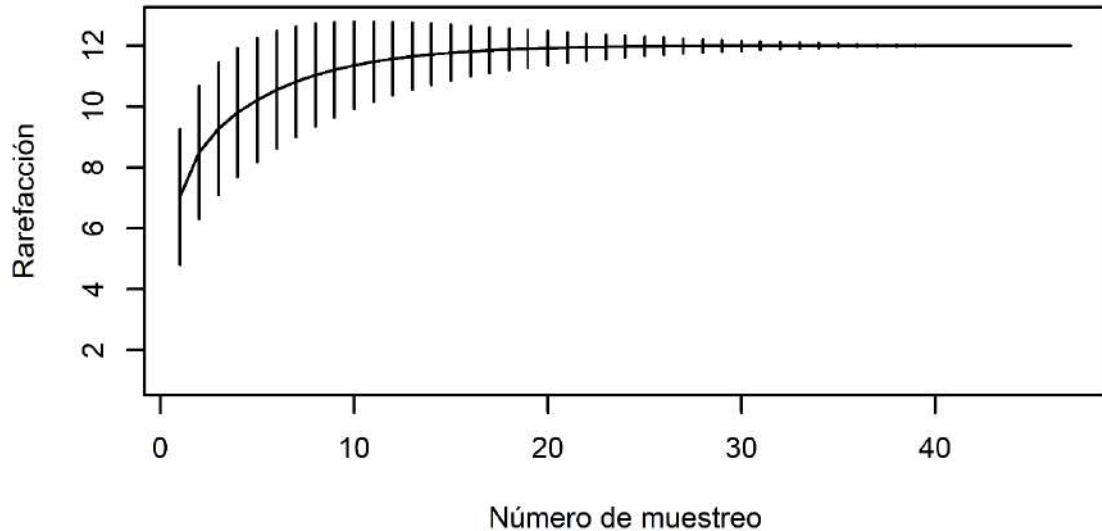


Fig. 13. Curva de acumulación de especies de Passalidae en la IBC en 47 muestreos realizados entre 2009 y 2019.

De los 1081 pasálidos colectados en tramas de luz (Cuadro 6) se excluyen aquellos que no fueron identificados hasta especie (113) los cuales fueron capturados en los primeros dos trimestres de 2009, resultando así 968 pasálidos colectados en las trampas de luz, de estos el año que presento una mayor abundancia de pasálidos colectados fue el 2018 con 193 especímenes, el segundo en presentar una mayor abundancia de pasálidos es el 2019 con 98 especímenes colectados, el tercero el 2012 con 92 individuos, en cuanto al mes con menores colectas este es el mes de enero con 47 individuos colectados, aunque es importante tomar en cuenta que este solo incluye colectas realizadas en tres meses comparado con el resto de años que regularmente contienen colectas de tres meses o más, el segundo año con el menor número de individuos

colectados es el 2016 con 63 especímenes y el tercer año con el menor número de colectas es el 2011 con 64 especímenes (Fig. 14).

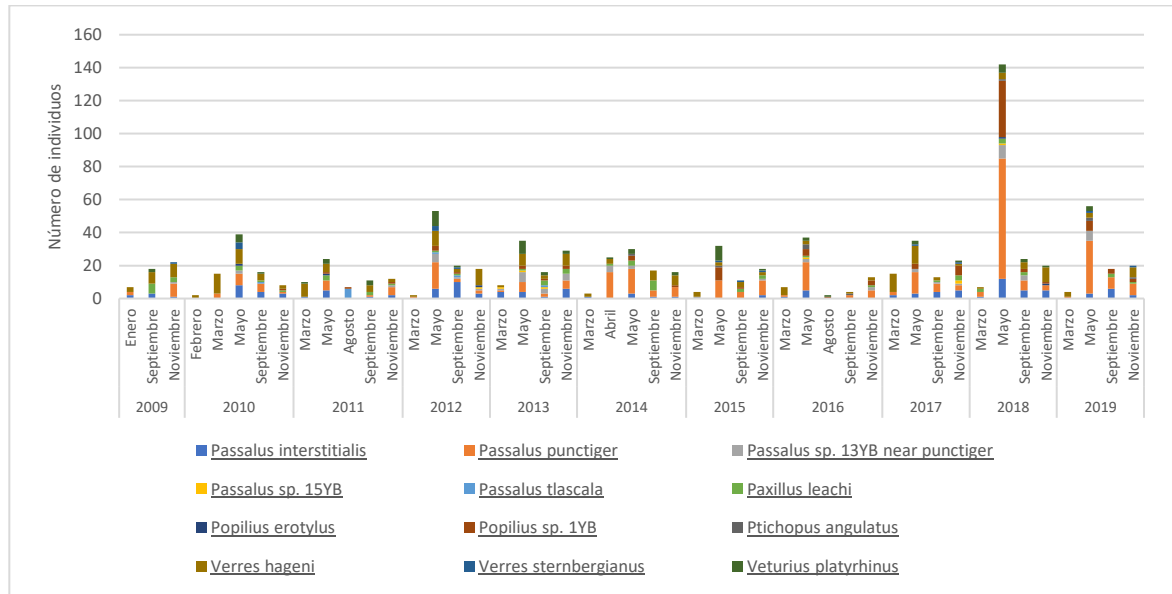


Fig. 14. Abundancia absoluta de las 12 especies de Passalidae en los 47 muestreos entre 2009 y 2019.

El mes con mayor número de colectas es mayo de 2018 en donde se colectaron 142 especímenes, posterior a este se encuentra mayo 2019 con 56 especímenes y en tercer lugar mayo de 2012 donde se colectaron 53 individuos, en general, dentro de cada año es mayo el mes en que se colectan la mayor cantidad de individuos (Fig. 14).

La especie de Passalidae de la cual se colectaron más individuos es *P. punctiger* del cual entre 2009 y 2019 se colectaron 318 especímenes (32.85% del total de pasálidos colectados), seguido de *V. hageni* con 197 individuos colectados (20.35%) y en tercer lugar *P. interstitialis* con 126 especímenes (13.01%), estas tres especies corresponden al 66.21% de los individuos colectados en este

periodo de tiempo. Mientras que las especies con menor número de colectas es *P. erotylus* con cinco individuos (0.51%), seguido de *P. sp.15* con ocho individuos (0.82%) y en tercero *P. tlascala* con 10 individuos colectados (0.103%). La tendencia de las especies con mayores colectas se mantiene a través de los años, con excepciones en 2009, 2010, 2011, 2012, 2013 y 2017 en los cuales se colectaron más individuos de *V. hageni* que *P. punctiger* (Fig. 15).

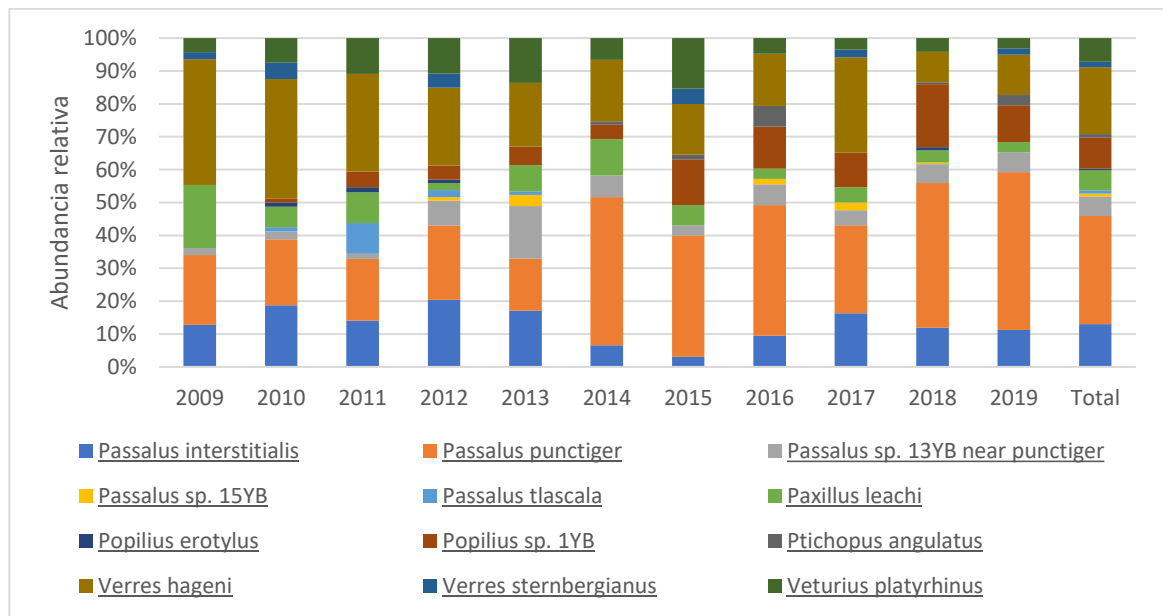


Fig. 15. Abundancia relativa anual de las 12 especies de Passalidae entre 2009 y 2019 y abundancia relativa total.

En el periodo de 2009 a 2019 la diversidad anual fue alta (1-Simpson $\bar{x}=0.78$ d.e.= ± 0.04) el año con un mayor valor de diversidad fue el 2013 (1-Simpson = 0.853), seguido del 2012 (1-Simpson = 0.829) y por último 2011 (1-Simpson = 0.824), mientras el año con menor diversidad fue el 2019 (1-Simpson = 0.722), seguido del 2014 (1-Simpson = 0.734) (Fig.16).

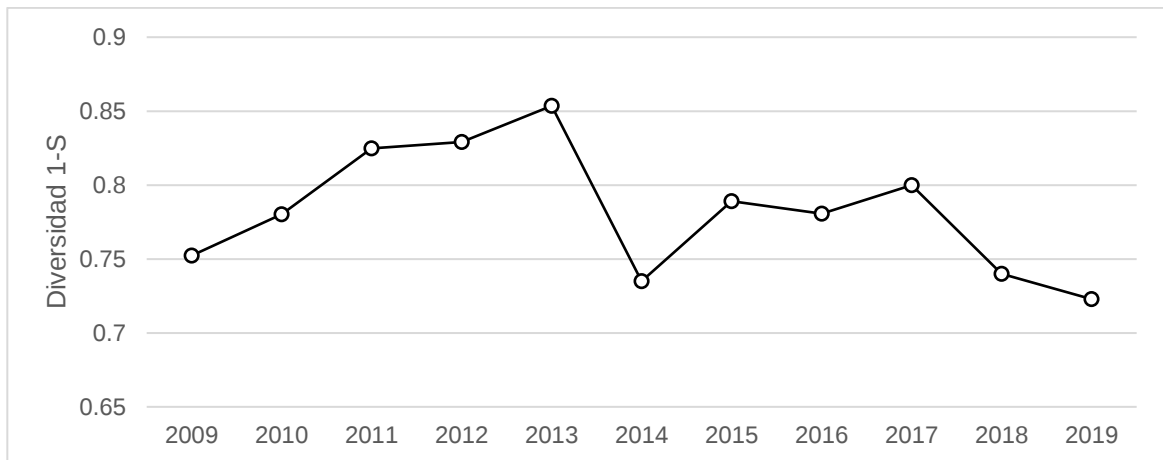


Fig. 16. Diversidad alfa anual calculada con el índice de Simpson (1-Simpson) de las 12 especies de Passalidae en los 47 muestreos entre 2009 y 2019.

En promedio la diversidad durante los 47 muestreos fue alta (1-Simpson $\bar{x}=0.64$ d.e.= ± 0.18), los meses con mayor diversidad en orden descendente en septiembre 2013 (1-Simpson = 0.86), mayo 2010 (1-Simpson = 0.836), noviembre 2017 (1-Simpson = 0.835), mayo 2013 (1-Simpson = 0.831), noviembre 2013 (1-Simpson = 0.829), septiembre 2018 (1-Simpson = 0.829), mayo 2012 (1-Simpson = 0.822). Mientras que el mes que posee una menor diversidad fue febrero de 2010 en el cual se colectaron dos individuos de *V. hageni*. Se observa que en general el mes de marzo tiende a poseer una diversidad menor que el resto de los años, exceptuando cuando se muestrea febrero o agosto que también tienen una tendencia a baja diversidad, por ejemplo, en el año 2011 donde la diversidad de marzo (1-Simpson = 0.34) es mayor que la de agosto (1-Simpson = 0.24) (Fig. 17).

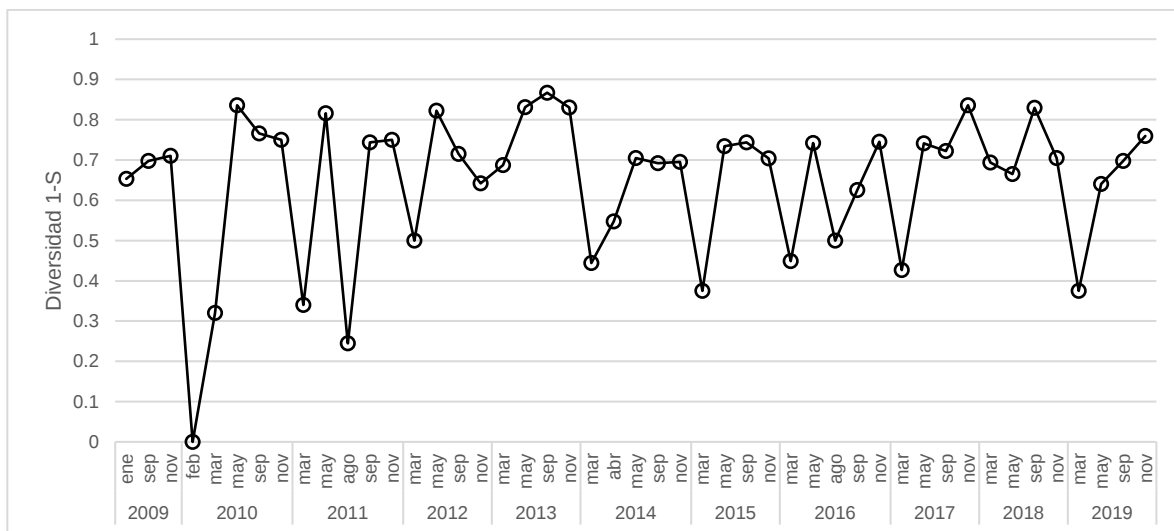


Fig. 17. Diversidad alfa mensual calculada con el índice de Simpson (1-Simpson) de las 12 especies de Passalidae en los 47 muestreos entre 2009 y 2019.

El análisis del recambio de especies entre los meses y años genera tres agrupaciones principalmente (Fig. 18). La primera agrupación conformada los meses de agosto de los años 2011 y 2016, siendo los únicos muestreos que se realizaron en ese mes. La segunda agrupación está conformada por los meses que corresponden al primer trimestre del año, con excepción de febrero 2016, estos caracterizados normalmente por poseer pocas especies en algunos casos representados por *V. hageni* (Fig. 14). La tercera agrupación más amplia incluye los meses del segundo, tercer y cuarto trimestre del año, exceptuando agosto que está incluido en la primera agrupación, y de igual manera exceptuando marzo de 2011 y marzo 2013 (Fig. 17), esta agrupación se caracteriza por poseer meses en los que se colectaron todas o casi todas las especies del muestreo (Fig. 14).

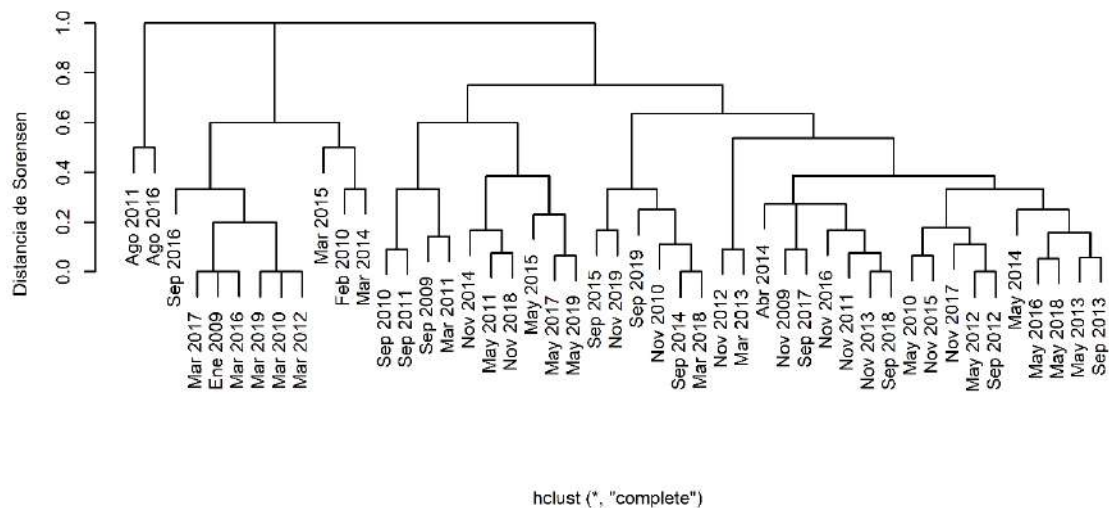


Fig. 18. Dendrograma de diversidad beta de especies de pasálidos en los 47 muestreos entre 2009 y 2019 calculado a partir de las distancias de Sorensen.

4.2. Descripción de la distribución espacial de Passalidae.

En el periodo 2009 a 2019 anualmente todas las trampas colectaron efectivamente pasálidos, aún si fueron en proporciones desiguales (Fig. 19), en el periodo de muestreo ARM2 fue la única trampa que no presento resultados en 2009.

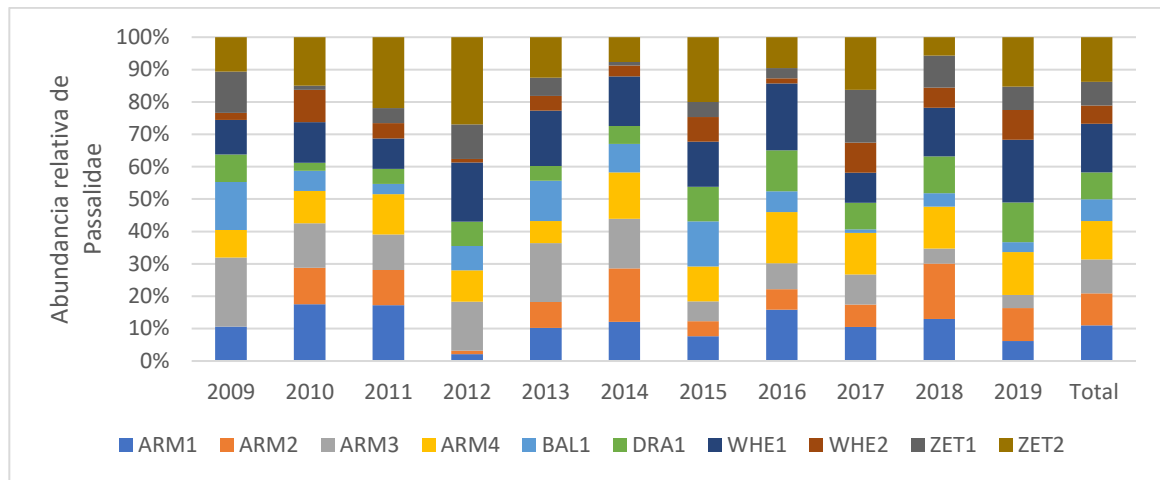


Fig. 19. Abundancia relativa de individuos de Passalidae colectados entre 2009 y 2019 en las 10 trampas de luz en IBC.

En una sumatoria total, cada trampa colectó en promedio un 10% (d.e.=± 3.02%) de la abundancia total (968 individuos) la trampa que colectó más individuos fue WHE1 (145 individuos, 14.5% del total) y ZET2 (133 individuos, 13.7% del total), mientras que la trampa que colectó menos individuos fue WHE2 (55 individuos, 5.68% del total) (Fig. 19), esto se puede evidenciar por diferencias estadísticas las cuales tienen la misma tendencia anteriormente mencionada (Fig. 16) en las cuales las abundancias anuales de las trampas ARM1 (individuos colectados anualmente, $\bar{x}=9.72$ d.e.=± 6.11), ARM2 ($\bar{x}=9.72$ d.e.=± 6.11), ARM3 ($\bar{x}=9.27$ d.e.=± 4.17) y ARM4 ($\bar{x}=10.43$ d.e.=± 5.59) no presentan diferencia significativa con las trampas WHE1 ($\bar{x}=13.18$ d.e.=± 6.89) y ZET2 ($\bar{x}=12.1$ d.e.=± 5.47). Mientras las trampas BAL1 ($\bar{x}=5.91$ d.e.=± 3.14), DRA1 ($\bar{x}=7.36$ d.e.=± 5.59) y ARM2 ($\bar{x}=9.5$ d.e.=± 9.14) no presentan una diferencia significativa en las abundancias anuales con WHE2 ($\bar{x}=5$ d.e.=± 3.74).

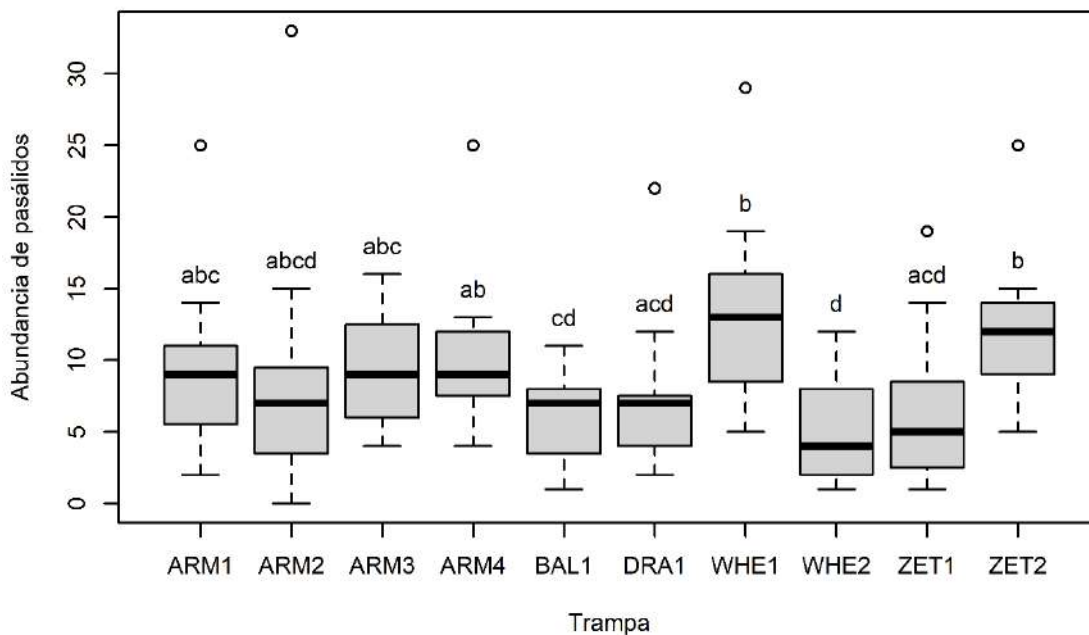


Fig. 20. Abundancia de pasálidos entre 2009 y 2019 en las 10 trampas de luz en IBC, letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon.

Espacialmente las trampas que presentan una mayor abundancia se encuentran entre zonas con pendientes y de zonas amplia con poca pendiente (Fig. 21), ZET2 tiene zonas de pendiente tanto al norte y al sur, mientras al oeste se encuentra con una zona amplia de poca pendiente, mientras que WHE1 al norte, oeste y sur tiene zonas de pendiente y al este una amplia zona con poca pendiente. La trampa con menor abundancia WHE2 se encuentra con pendientes cercanas en todos los puntos cardinales, además al este se encuentra con una pendiente ascendente y al oeste con una pendiente descendente, por lo tanto, se podría considerar que se encuentra en un punto medio de una pendiente, contrario a las trampas con mayor abundancia que se encuentran en el ápice de las pendientes (Fig. 21).

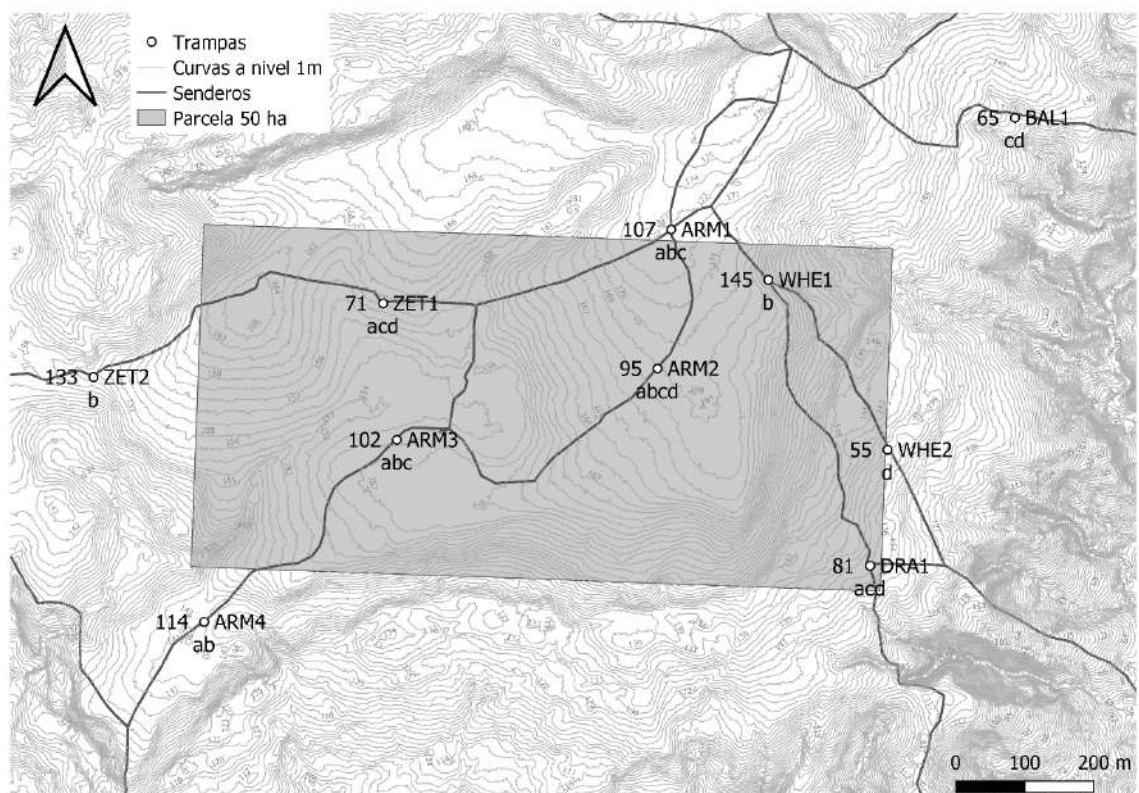


Fig. 21. Ubicación geográfica de las trampas de luz en IBC, del lado izquierdo de cada punto de trampa de luz se encuentra el número total de individuos de Passalidae, del lado derecho el nombre de la trampa y abajo letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon.

En el periodo de muestreo las trampas fueron capaces de capturar todas las especies con excepción de aquellas especies que en general presentaron una abundancia baja *V. sternbergianus*, *P. sp15*, *P. tlascala* y *P. angulatus* (Fig. 22), la proporción de colecta de cada especie es similar a la proporción general, detallada anteriormente en la Fig. 15.

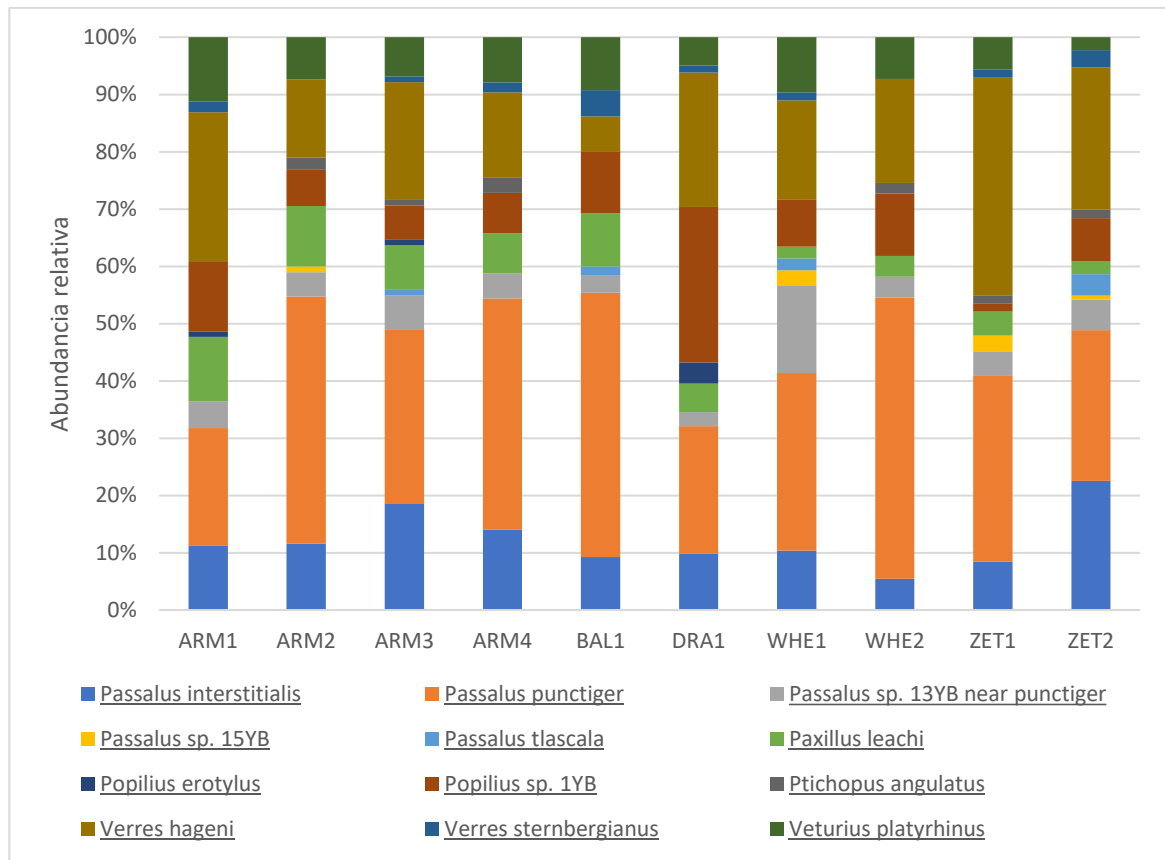


Fig. 22. Abundancia de individuos de las 12 especies de Passalidae en las 10 trampas de luz en IBC colectados entre 2009 y 2019.

Debido a que cada trampa colecto la mayoría de especies de pasálidos encontrados en el periodo de muestreo su recambio de especies entre trampas fue bastante alto (Fig. 23) no existiendo diferencia entre las trampas en cuanto a la riqueza de las especies.

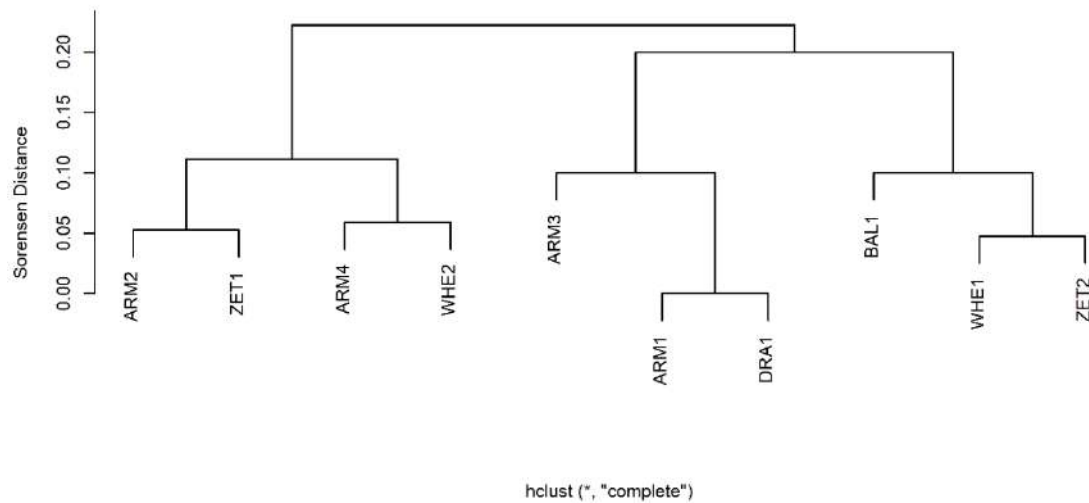


Fig. 23. Diversidad beta de especies de pasálidos colectados en las 10 trampas de luz de IBC entre 2009 y 2019.

4.3. Morfometría geométrica.

4.3.1. Error de medición

El error de medición fue descartado por los resultados de ANOVA de Procrustes para los datos de los hitos morfológicos tanto de las imágenes procesadas de la vista lateral como de la vista dorsal de los pasálidos, donde la media del cuadrado de los individuos excede al error de medición en las dos bases de datos (Cuadro 7).

Cuadro 7. Error de medición ANOVA de Procrustes para el tamaño de centroide y forma de Passalidae, la suma de los cuadrados (SS) y las medias de los cuadrados (MS) están en unidades de distancias de Procrustes (sin dimensiones). Plano dorsal (D) y plano lateral (L).

Tamaño de centroide							
Efecto	SS	MS	df	F	P (Param.)		
Individuos (D)	22203.9066	1057.328888	21	1993.26	<.0001		
Error 1 (D)	11.669972	0.530453	22	0.08	1.0000		
Individuos (L)	18132.5341	863.454005	21	12165.01	<.0001		
Error 1 (L)	1.561526	0.070978	22	0.01	1.0000		
Forma							
Efecto	SS	MS	df	F	P (Param.)	Pillai tr.	P (Param.)
Individuos (D)	0.28991464	0.000460182	630	13.81	<.0001		
Error 1 (D)	0.02199998	0.000033333	660	0.76	1.000	1.26	1.0000
Individuos (L)	0.78227252	0.001330395	588	12.9	<.0001		
Error 1 (L)	0.06352376	0.000103123	616	1.27	<.0001	1.71	1.0000

4.3.2. Análisis de la forma de los elytra vista dorsal.

La influencia del efecto de la alometría en los elytra desde la vista dorsal se observa en la Fig. 24, en esta el efecto tiene un 11.68% descartando una influencia alométrica en esta estructura.

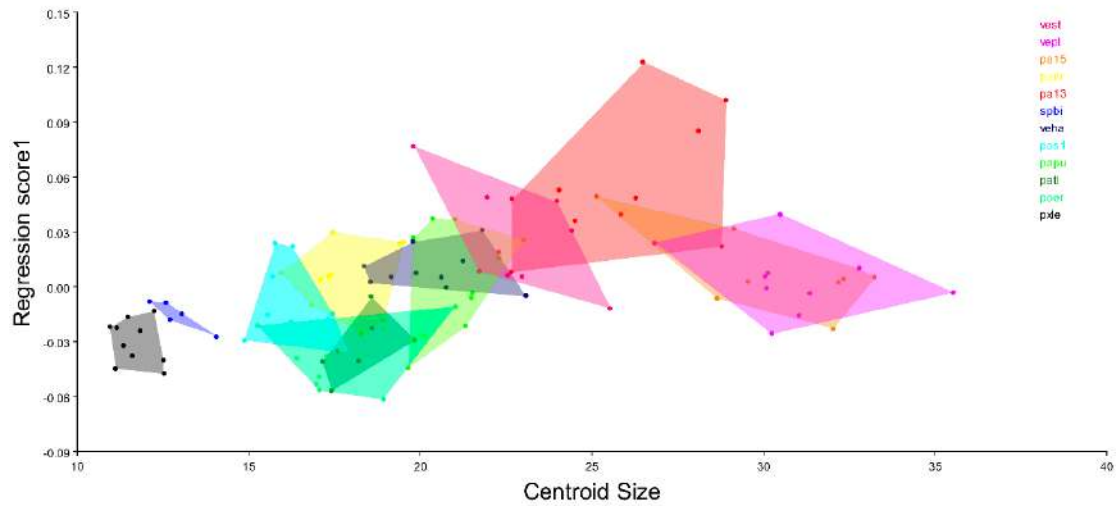


Fig. 24. Regresión multivariada del análisis de la forma de los elytra en vista dorsal, como variable dependiente las distancias de Procrustes (y – Regresion score1) y el tamaño como variable independiente (x – centroid size). Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

El análisis de componentes principales muestra la mayor variación de la forma explicada en sus primeros tres componentes acumulando un 85.55% de la variación (Componente principal 1: 63.987%, Componente principal 2: 14.815%, Componente principal 3: 6.753%) (Fig. 25).

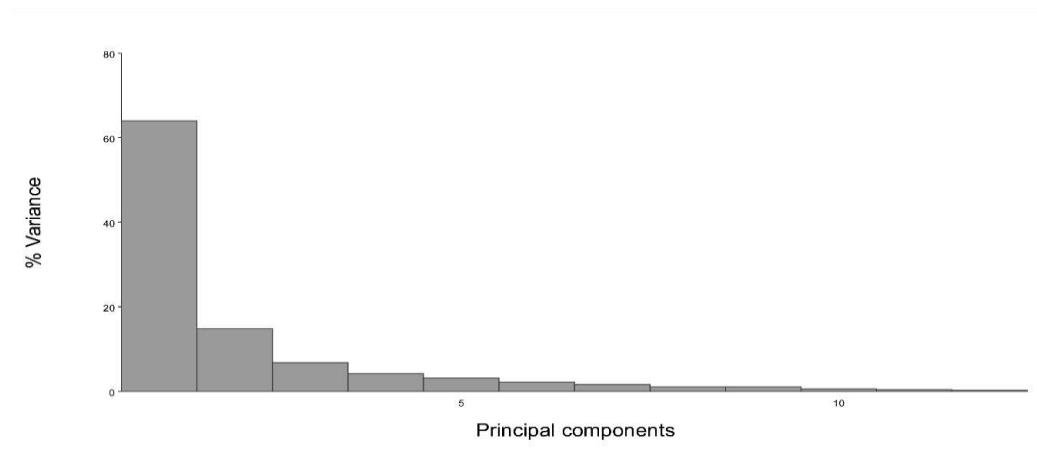


Fig. 25. Valores de peso de los componentes principales de la forma del elytra en vista dorsal.

El componente principal 1 (Fig. 26) describe la forma donde en su escala positiva los elytra tiende a poseer una ubicación de sus hitos morfológicos comprimida en comparación a la forma promedio de todas las familias analizadas además de presentar la curvatura del declive lateral posterior de los elytra más corta que la forma promedio, lo que indica una forma de los elytra un poco cuadrangular, mientras que a medida avanza en su escala negativa la ubicación de los hitos morfológicos tiene a extenderse en comparación a la forma promedio y el declive lateral posterior de los elytra tiende a ser más pronunciado, dándole de esta forma un aspecto más redondeado a los elytra.

El componente principal 2 (Fig. 26) en su escala positiva describe una poca variabilidad en la forma de los elytra en comparación al promedio, esto debido a la escala máxima alcanzada por las especies analizadas, las especies en la escala positiva tienden a tener una forma similar al promedio siendo ligeramente más comprimidas que este. En cuanto a la escala negativa esta representa una

expansión de los hitos morfológicos laterales en comparación al promedio y una contracción en la curvatura del declive lateral posterior de los elytra.

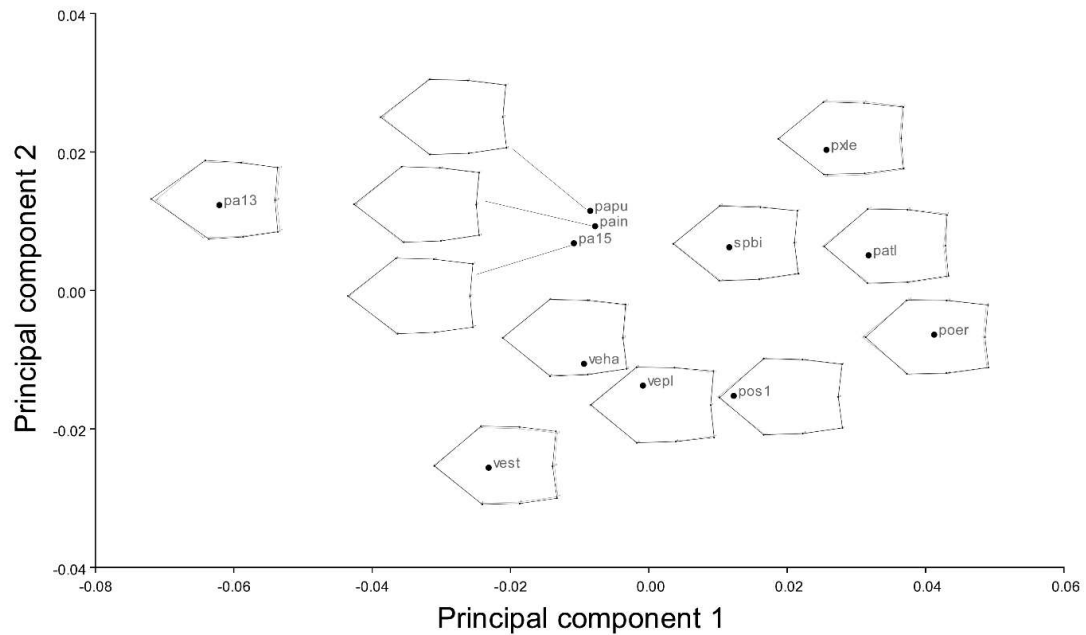


Fig. 26. Análisis de componentes principales de la forma de los elytra desde vista dorsal promedio de las distancias de Procrustes por especie esquemas en cada punto representan la forma promedio de cada especie, de color negro la forma promedio de la especie, de color gris la forma promedio de todas las especies analizadas. Ver codificación de las especies en anexo 1.

El análisis de componentes principales (Fig. 27) presenta a *P. sp13* y a *P. sp14* como las especies más variables en su forma, teniendo especímenes en una amplia área alrededor de los componentes principales. No se observan agrupaciones claras entre el resto de individuos aun así es posible separar las formas de algunas especies como por ejemplo *P. leachi* es diferente a *Po. erotilus* diferenciadas ligeramente en el componente principal 2 o *S. bicornis* y *P. sp13* diferenciadas ligeramente en el componente principal 1.

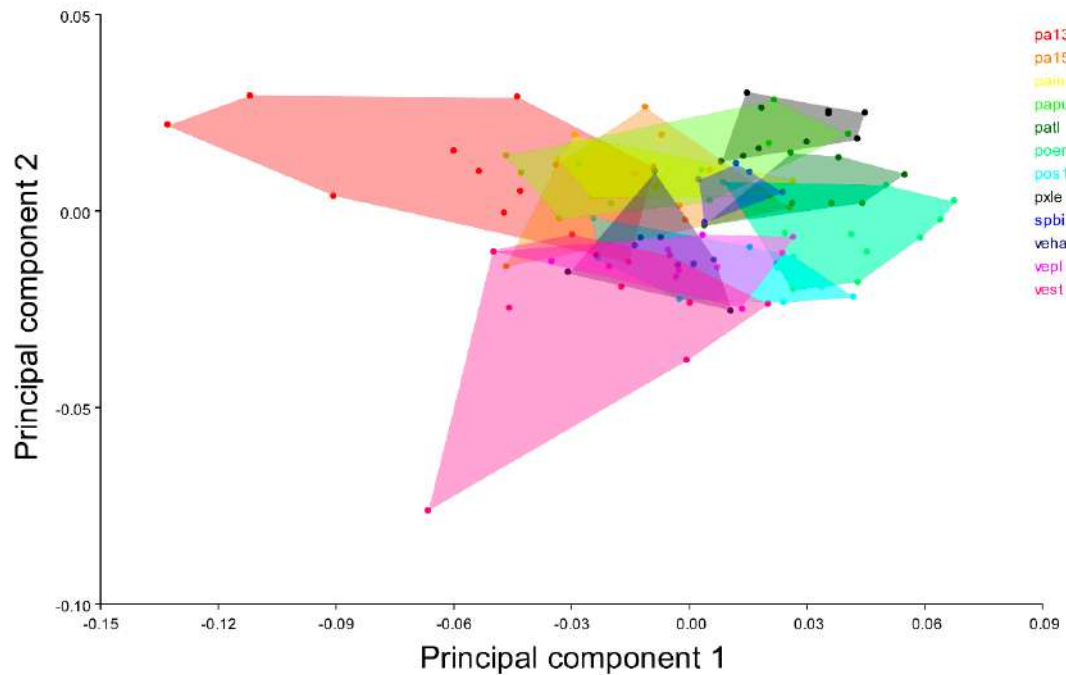


Fig. 27. Análisis de componentes principales de la forma de los elytra desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

Al maximizar la varianza de las distancias de Procrustes (Fig. 28) por medio del análisis de varianza canónica tampoco es posible apreciar una agrupación a simple vista de las especies analizadas, es posible diferenciar la forma de algunas especies como *P. leachi* de *P. sp1*, *V. hageni*.

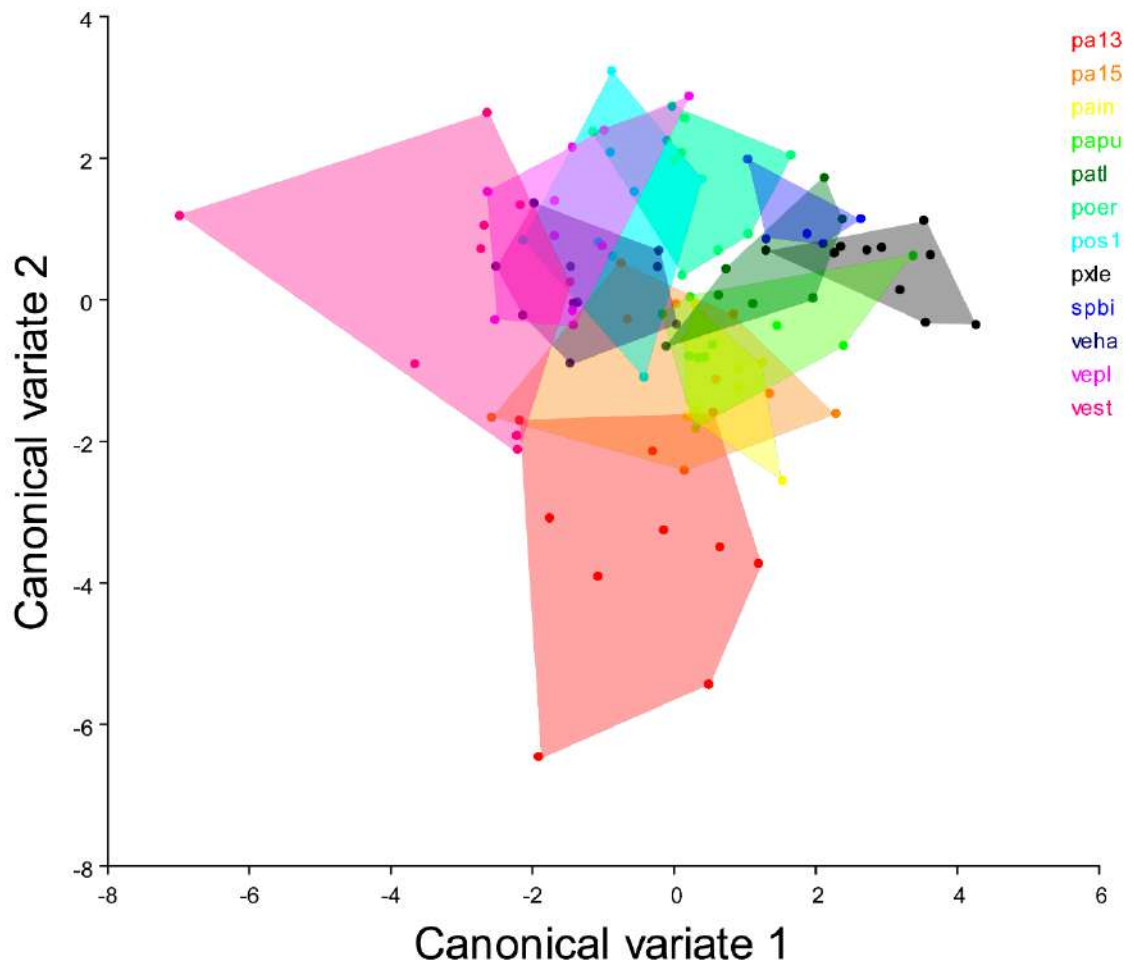


Fig. 28. Análisis de variabilidad canónica de la forma de los elytra desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

El agrupamiento jerárquico de la forma de los elytra reconoce, según las distancias de Mahalanobis las cuales maximizan la varianza (Fig. 29 A, Anexo 2 A), la formación de tres agrupaciones, la primera que incluye a *P. sp 13* y *P. interstitialis* el segundo por *V. sterbergianus*, *Popilius sp 1* y *V. hageni*. Por último,

el tercer grupo formado por *P. tlascala*, *P. erotylus*, *V. platyrhinus*, *S. bicornis*, *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. leachi*.

Mientras que el agrupamiento jerárquico de la forma de los elytra, según las distancias de Procrustes (Fig. 29 B, Anexo 2 B), reconoce la formación de 4 grupos, en el primero se aísla la especie *P. sp 13* la cual desde el análisis de componentes principales (Fig. 27) se ve aislada siendo la especie que posee un declive lateral de los élitros bastante más amplio que la forma promedio. El segundo grupo formado por *P. tlascala*, *P. erotylus* y *V. platyrhinus*, el tercero formado por *V. sterbergianus*, *Popilius* sp 1 y *V. hageni* este último grupo coincidiendo con el segundo grupo formado por las distancias de Mahalanobis, y el cuarto grupo formado por *S. bicornis*, *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. leachi*.

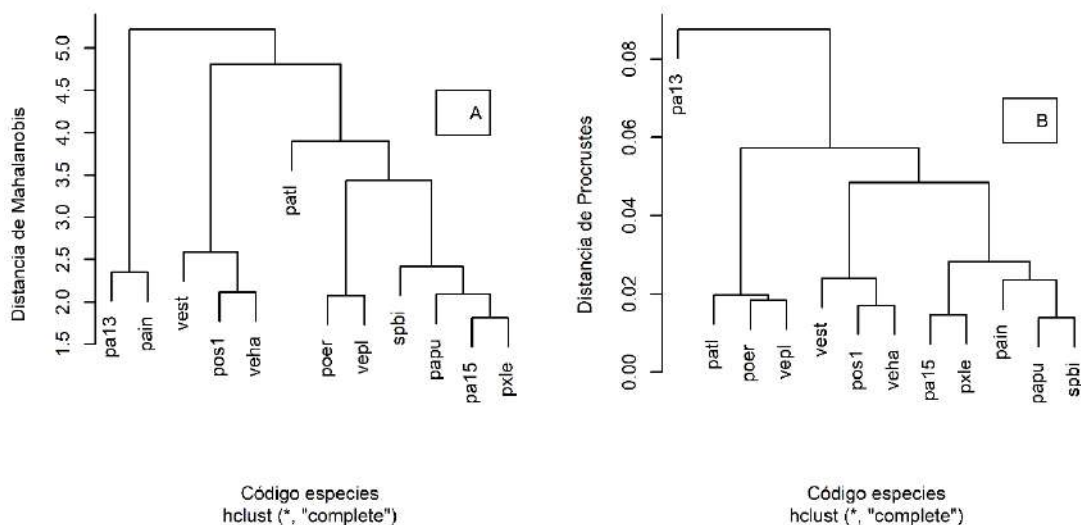


Fig. 29. Agrupamiento jerárquico de la forma de los elytra en la vista dorsal utilizando los valores de a) las distancias de Mahalanobis b) las distancias de Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1.

4.3.3. Análisis de la forma del pronoto Vista dorsal.

La regresión múltiple multivariada (Fig. 30) representa el efecto de alometría en esta estructura, siendo este efecto representando por un 4.26% se descarta que esta estructura sea influenciada por la alometría en los datos analizados.

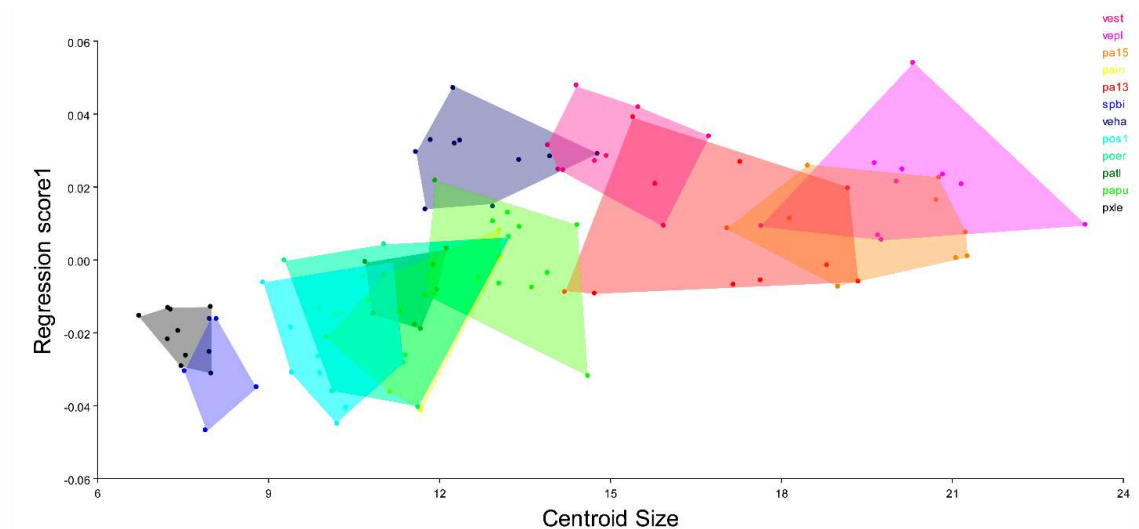


Fig. 30. Regresión multivariada del análisis de la forma del pronoto en vista dorsal, como variable dependiente las distancias de Procrustes (y – Regression score1) y el tamaño como variable independiente (x – centroid size). Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

Del análisis de componentes principales los primeros tres componentes acumulan la mayor parte de la variación (83.35%), de estos componentes, el que representa una mayor variabilidad es el componente principal 1 (55.77%), seguido del componente principal 2 (14.81%) y por último el componente principal 3 (12.761%) (Fig. 31).

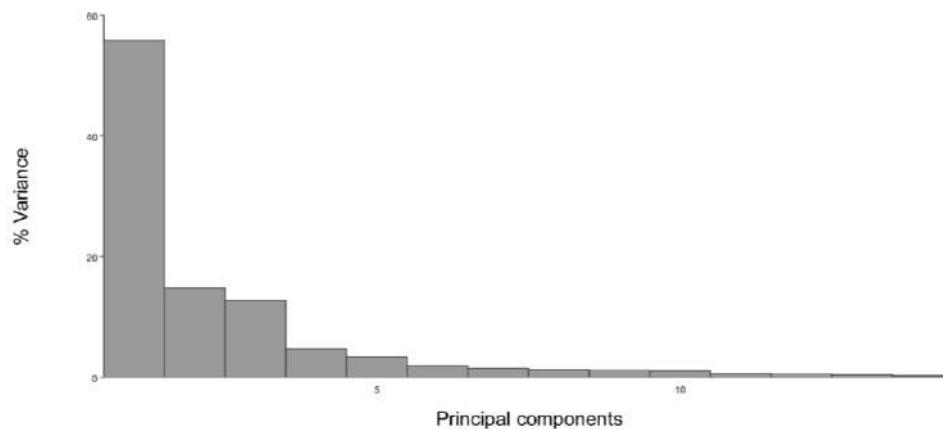


Fig. 31. Valores de peso de los componentes principales de la forma del pronoto en vista dorsal.

Las variaciones de la forma en el componente principal 1 están definidas por la forma de los ángulos del margen anterior del pronoto, estos en su escala positiva tienden a ser más pronunciados, quedando ligeramente más orientados hacia la parte anterior del cuerpo que el punto de unión entre el surco medio y el margen anterior del pronoto, además de tender a que los márgenes laterales del pronoto sean más deprimidos en comparación a la forma promedio. Mientras en la escala negativa se encuentran especies las cuales los ángulos del margen anterior del pronoto tienden a retraerse, quedando ligeramente más orientados hacia la parte posterior del cuerpo que el punto de unión entre el surco medio y el margen anterior del pronoto, además los márgenes laterales del pronoto tienden a expandirse más en comparación de la forma promedio (Fig. 32).

El componente principal 2 presenta una variación, en su escala positiva, definida por el punto de unión entre el surco medio y el margen anterior del pronoto proyectado hacia la parte anterior del cuerpo, en cuanto a los ángulos del margen anterior del pronoto estos tienden a contraerse en dirección a la línea mesal y de

en mayor proporción que el promedio, los tres puntos pertenecientes al margen posterior del pronoto (el punto de unión entre el surco medio y el margen anterior y los puntos de los ángulos del margen anterior del pronoto) tienden a una forma casi recta en ángulo de 180° . En su escala negativa el componente principal 2 se define por la tendencia de unión entre el surco medio y el margen anterior proyectado ligeramente hacia la parte posterior del cuerpo, los ángulos del margen anterior se extienden ligeramente más que la forma promedio, y se ubican en una posición más anterior que la del punto medio en el surco medio entre el margen anterior y margen posterior. El punto unión entre el surco medio y el margen posterior tiende a proyectarse hacia la parte posterior del cuerpo mientras que los puntos correspondientes a los ángulos del margen posterior tienden a contraerse en dirección a la línea mesal, esta contracción es ligeramente mayor que el promedio (Fig. 32).

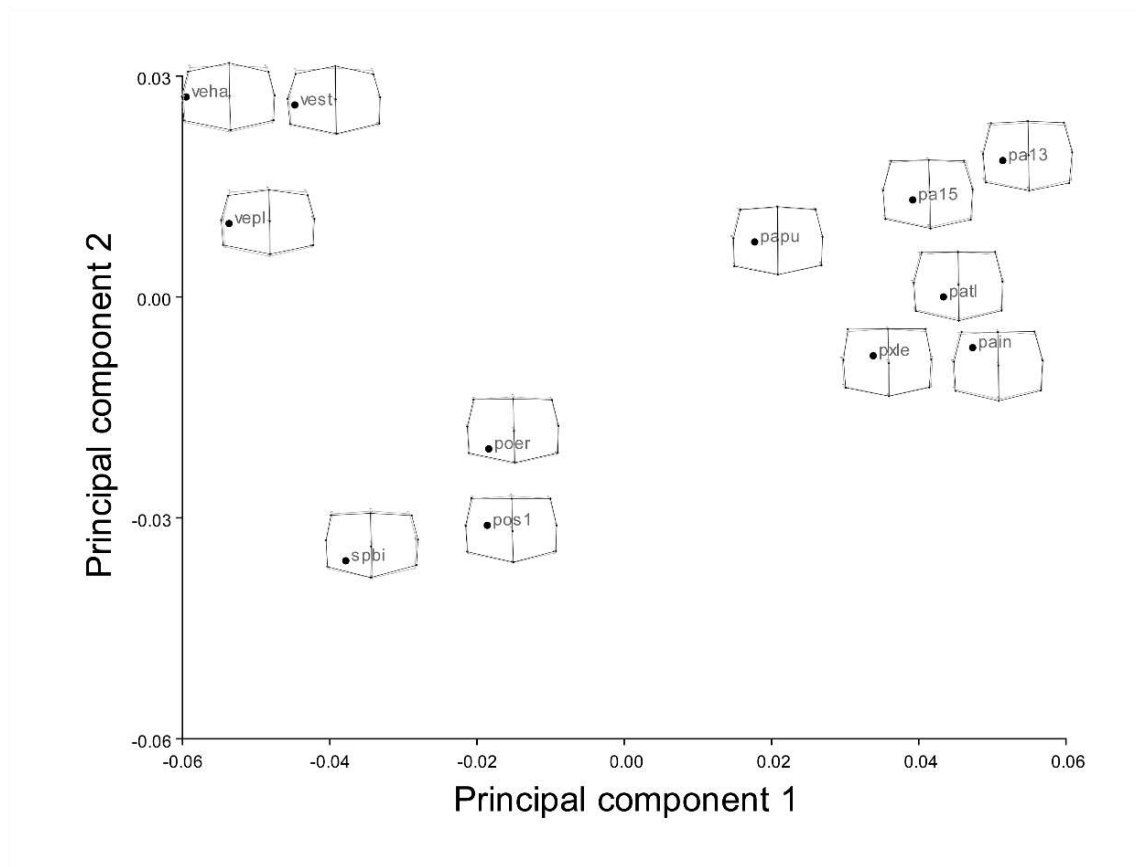


Fig. 32. Análisis de componentes principales de la forma del pronoto desde vista dorsal promedio de las distancias de Procrustes por especie esquemas en cada punto representan la forma promedio de cada especie, de color negro la forma promedio de la especie, de color gris la forma promedio de todas las especies analizadas. Ver codificación de las especies en anexo 1.

El análisis de componentes principales (Fig. 33) diferencia claramente tres grupos separados por la forma de su pronoto en vista dorsal, siendo el primero formado por *P. sp 13*, *P. interstitialis*, *P. tlascala*, *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. leachi*, el segundo grupo por *S. bicornis*, *P. erotylus* y *Popilius sp 1* y el tercer grupo por *V. sterbergianus*, *V. platyrhinus* y *V. hageni*.

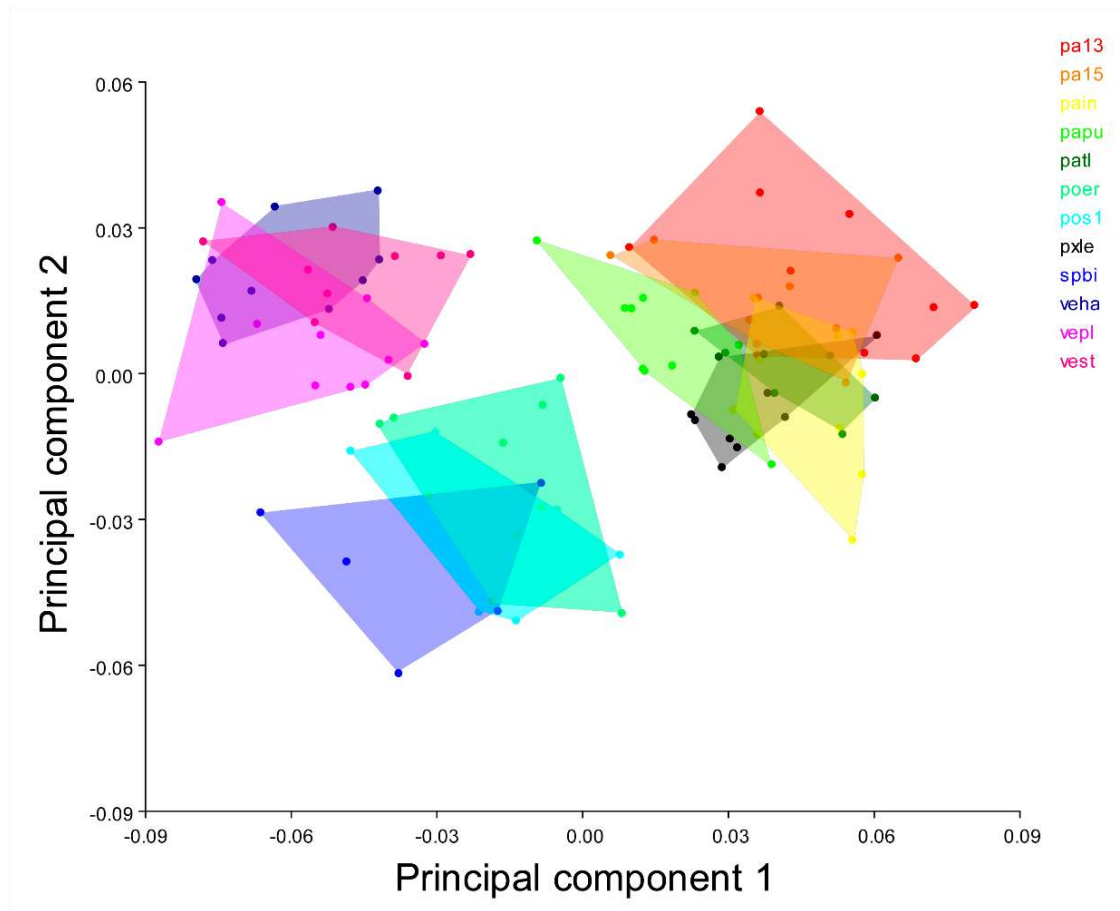


Fig. 33. Análisis de componentes principales de la forma del pronoto desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

Al maximizar la varianza mediante el análisis de varianza canónica (Fig. 34) los grupos formados en el análisis de componentes principales se mantienen iguales y son claramente reconocibles, el mayor cambio que surge de aumentar la varianza es que la especie *P. leachi* se aleja ligeramente de su grupo, pero sin afectar el agrupamiento.

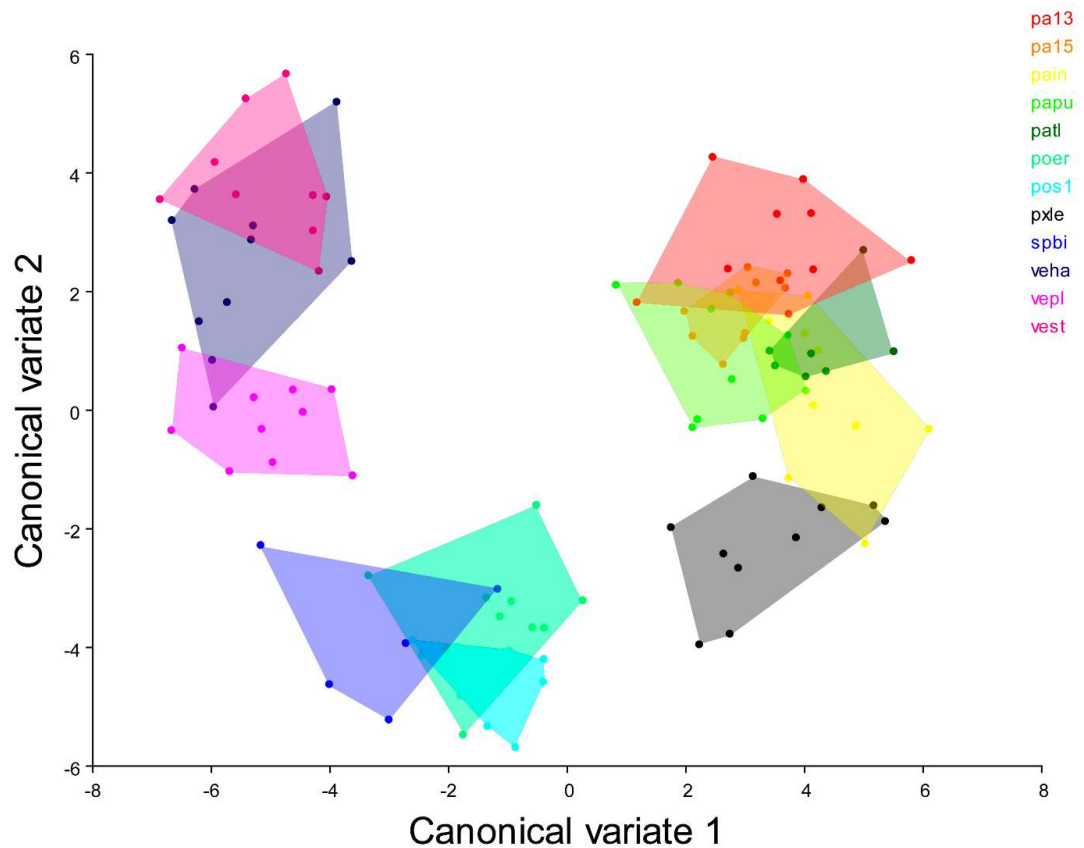


Fig. 34. Análisis de variabilidad canónica de la forma del pronoto desde vista dorsal, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

Al analizar los agrupamientos jerárquicos obtenidos por medio de las distancias de Mahalanobis (Fig. 35 A, Anexo 3 A) las agrupaciones que se generan son similares a las del análisis de componentes principales (Fig. 33) y al análisis de variabilidad canónica (Fig. 34) manteniendo mayor similitud con este último, debido a que al maximizar la varianza la distancia de *P. leachi* este se aleja ligeramente del grupo, pero sin afectar el agrupamiento. En cuanto al

agrupamiento jerárquico obtenido por medio de las distancias de Procrustes (Fig. 35 B, Anexo 3 B) genera tres agrupaciones que corresponden a las mismas especies expresadas anteriormente en los análisis de componentes principales y análisis de variabilidad canónica.

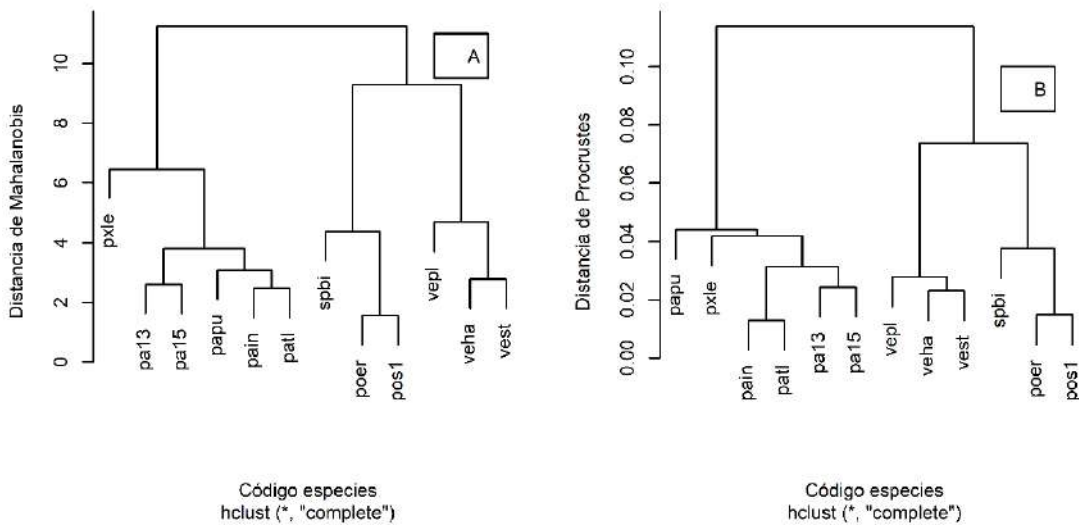


Fig. 35. Agrupamiento jerárquico de la forma del pronoto desde la vista dorsal utilizando los valores de las distancias de A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1.

4.3.4. Análisis de la forma del cuerpo (elytra, mesotórax y metatórax) vista lateral

Se predice un 10.03% de influencia del efecto de alometría la forma del cuerpo en vista lateral con el grupo de especies analizadas en este trabajo (Fig. 36), por lo tanto, al ser un porcentaje bajo se descarta la influencia de alometría.

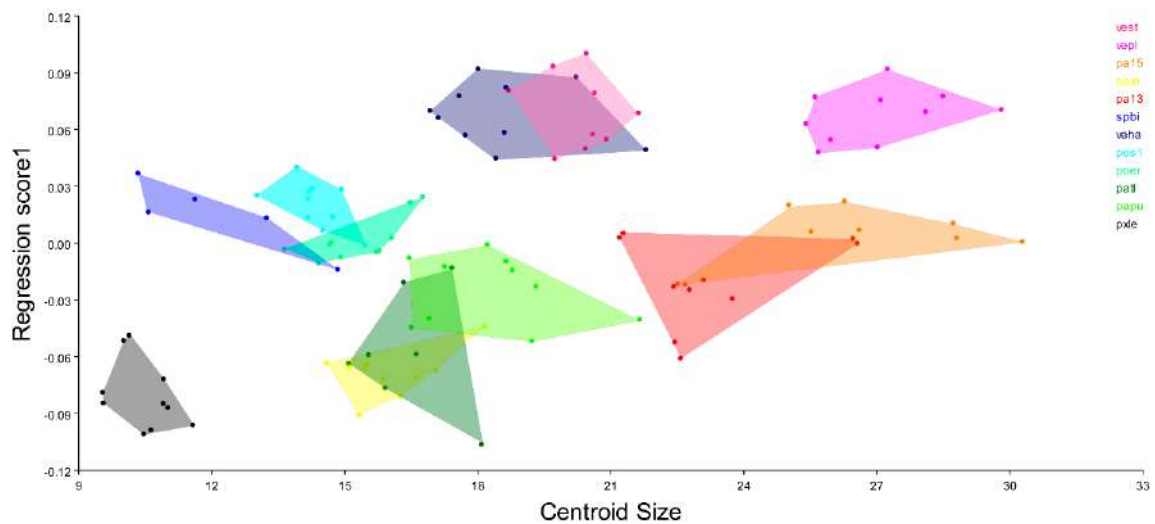


Fig. 36. Regresión multivariada del análisis de la forma del cuerpo en vista lateral, como variable dependiente las distancias de Procrustes (y – Regresion score1) y el tamaño como variable independiente (x – centroid size). Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexos.

En el análisis de componentes principales se tomaron en cuenta los primeros tres componentes los cuales acumulaban la mayor cantidad de varianza explicada (77.223%), siendo el mayor el componente principal 1 el que explica la mayor cantidad de varianza (57.882%) seguido del componente principal 2 (11.171%) y por último el componente principal 3 (8.17%) (Fig. 37).

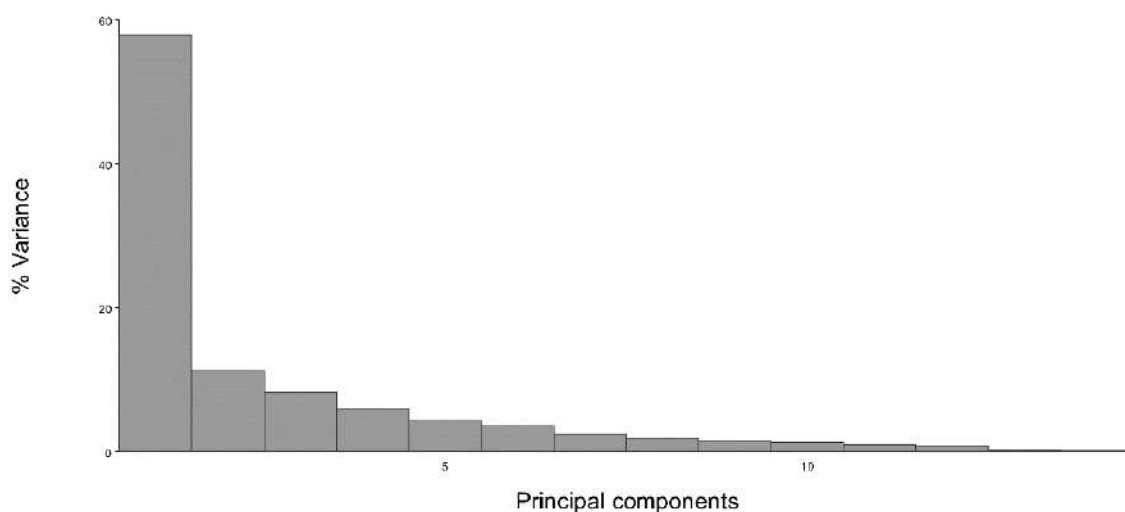


Fig. 37. Valores de peso de los componentes principales de la forma del cuerpo en vista lateral.

La variación de la forma en el componente principal 1 está definida en su escala positiva por la tendencia en la expansión del margen dorsal de los elytra y el margen posterior del mesotórax y metatórax, esta expansión dorsoventral es superior a la forma promedio, además posee una mayor área del declive del pronoto. Mientras en la escala negativa se define por la tendencia en la contracción del margen dorsal de los elytra y el margen posterior del mesotórax y metatórax, esta depresión dorsoventral es superior a la forma promedio, el área del declive del pronoto es inferior a la de la forma promedio (Fig. 38).

La variación del componente principal 2 en su escala positiva tiende a una ligera contracción dorsoventral en comparación a la forma promedio, el ángulo del margen anterosuperior del elytron se proyecta hacia la parte anterior del cuerpo, los ángulos del margen anteroinferior del elytron se proyectan hacia la parte posterior del cuerpo, otorgándole al elytra una forma semi lineal en su margen

anterior en comparación con el promedio. En su escala negativa hay una ligera expansión dorsoventral en comparación a la forma promedio, el ángulo del margen anterosuperior del elytron se proyecta hacia la zona posterior del cuerpo, los ángulos del margen anteroinferior del elytron se proyectan hacia la zona anterior del cuerpo que otorga al elytron una forma curva en su margen anterior bastante similar a la forma promedio (Fig. 38).

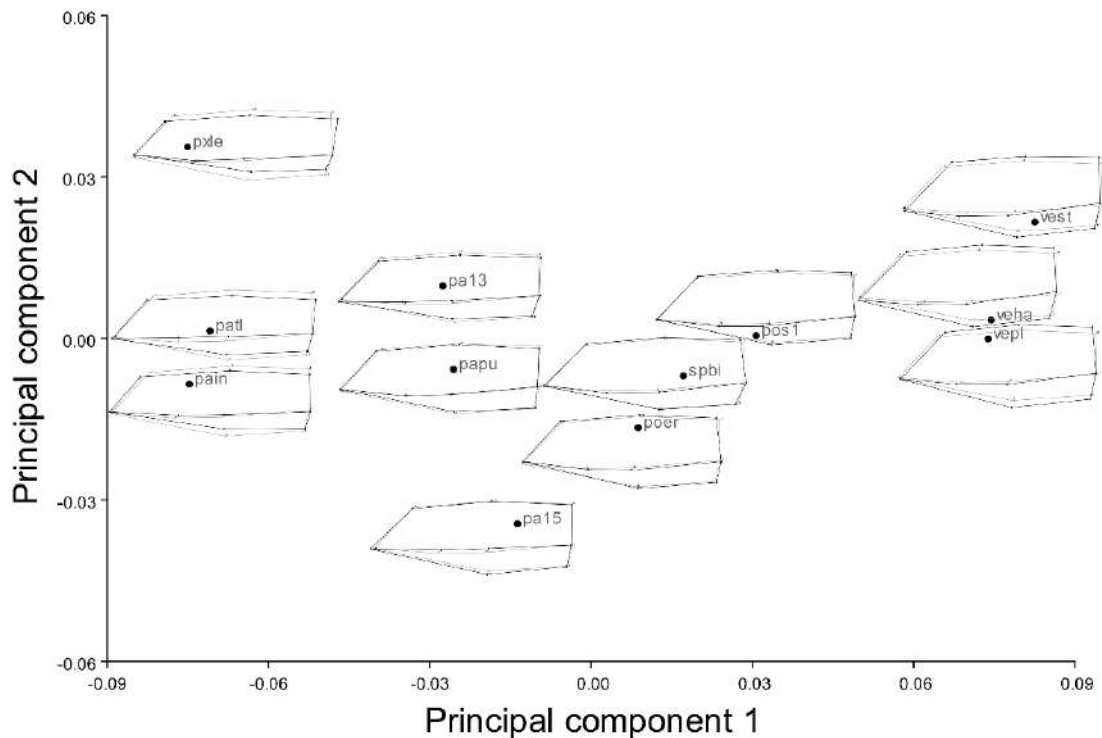


Fig. 38. Análisis de componentes principales de la forma del cuerpo en vista lateral promedio de las distancias de Procrustes por especie esquemas en cada punto representan la forma promedio de cada especie, de color negro la forma promedio de la especie, de color gris la forma promedio de todas las especies analizadas. Ver codificación de las especies en anexo 1.

El análisis de componentes principales (Fig. 39) agrupa evidentemente a las especies en cuatro grupos, separados mayormente en el eje del componente principal 1, el primero *P. interstitialis* y *P. leachi*, *P. tlascala*, el segundo por *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. sp 13*, el tercer grupo por *S. bicornis*, *P. erotylus* y *Popilius sp 1* y el cuarto grupo por *V. sterbergianus*, *V. platyrhinus* y *V. hageni*. Esta agrupación es la que responde mejor a las características de preferencia de hábitat de los pasálidos analizados, por lo tanto, se tomara como base para el resto de análisis y estos grupos se contrastaran con la literatura en el apartado de discusión.

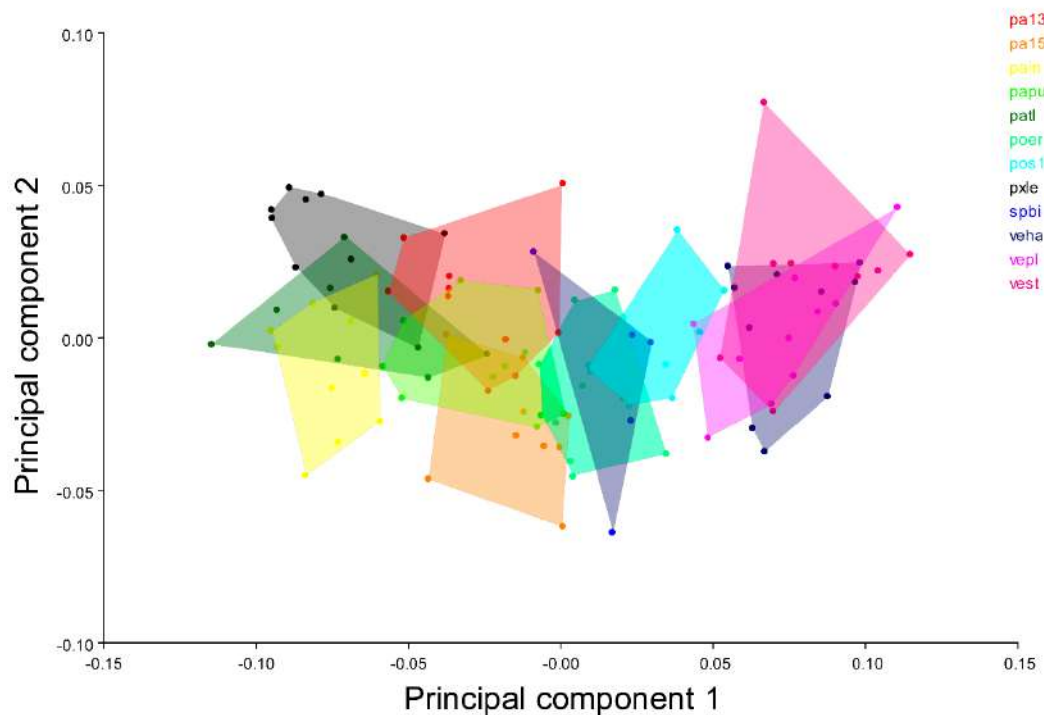


Fig. 39. Análisis de componentes principales de la forma del cuerpo en vista lateral, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

Al maximizar la varianza con el análisis de variabilidad canónica (Fig. 40) los agrupamientos entre especies son más evidentes que en el análisis de componentes principales (Fig. 39) aun así se mantienen las mismas especies agrupadas.

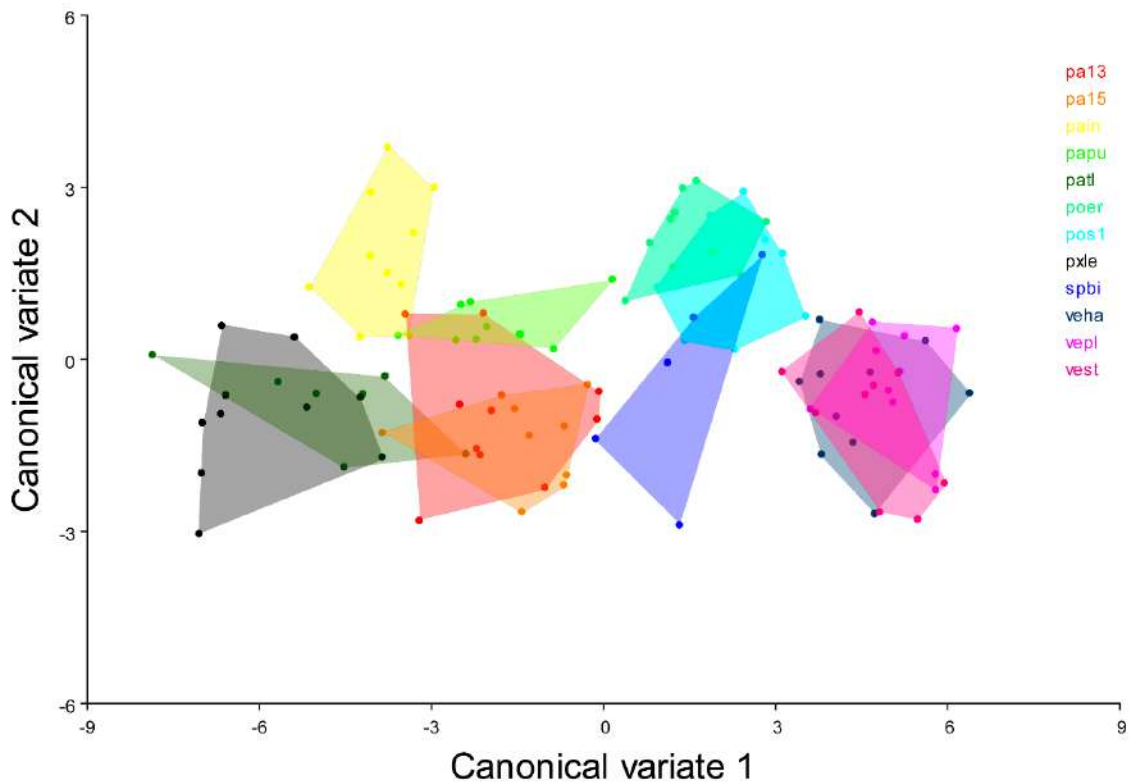


Fig. 40. Análisis de variabilidad canónica de la forma del cuerpo en vista lateral, distancias de Procrustes por especies. Colores representan diferentes especies, el color de los puntos y áreas coincide con el color del código de las especies en la leyenda, ver codificación de las especies en anexo 1.

Tanto el agrupamiento jerárquico con las distancias de Mahalanobis (Fig. 41 A, Anexo 4 A) como el agrupamiento generado con las distancias de Procrustes

(Fig. 41 B, Anexo 4 B) llegan al mismo resultado observado en el análisis de componentes principales (Fig. 39) y el análisis de variabilidad canónica (Fig. 40), sin embargo, agrega información sobre la asociación entre grupos, el segundo grupo conformado por *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. sp 13* en el agrupamiento de las distancias de Mahalanobis está más relacionado al grupo uno formado por *P. interstitialis* y *P. leachi*, *P. tlascala*, mientras que en las distancias de Procrustes el segundo grupo no está relacionado con el primero, si no, que está relacionado con el grupo tres y cuatro donde se encuentran el resto de especies.

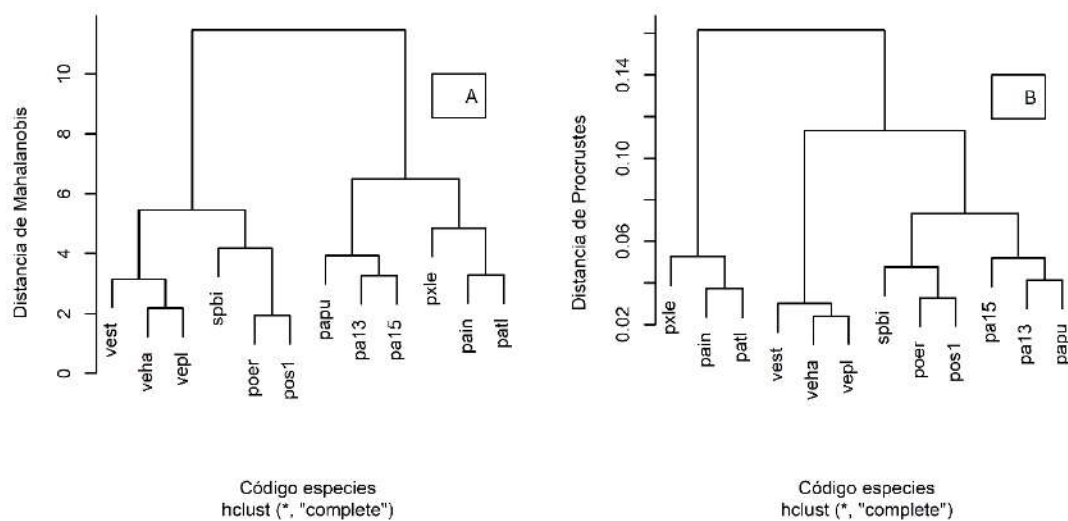


Fig. 41. Agrupamiento jerárquico de la forma del cuerpo en vista lateral utilizando los valores de las distancias A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1.

4.4. Morfometría lineal

Los resultados de los 111 individuos de las mediciones realizadas en el largo total (Fig. 42 A) van desde los 16.57 mm hasta los 50.27 mm, siendo las especies de menor largo *P. leachi* ($\bar{x}=17.94$ d.e.= ± 0.72 mm) y *S. bicornis* ($\bar{x}=20.09$ d.e.= ± 0.18 mm), mientras que las de mayor largo son *P. sp15* ($\bar{x}=45.98$ d.e.= ± 2.23 mm) y *V. platyrhinus* ($\bar{x}=46.95$ d.e.= ± 1.57 mm). Con los parámetros de grosor máximo (Fig. 42 B) ancho de los elytra (Fig. 42 C) y largo de los elytra (Fig. 42 D) se mantienen las especies siendo las de menor tamaño *P. leachi* (EW $\bar{x}=5.46$ d.e.= ± 0.21 mm, EL $\bar{x}=10.38$ d.e.= ± 0.41 mm, H $\bar{x}=2.82$ d.e.= ± 0.19 mm) y *S. bicornis* (EW $\bar{x}=6.23$ d.e.= ± 0.29 mm, EL $\bar{x}=11.77$ d.e.= ± 1.5 mm, H $\bar{x}=3.97$ d.e.= ± 0.1 mm) y las de mayor tamaño *P. sp15* (EW $\bar{x}=13.9$ d.e.= ± 0.64 mm, EL $\bar{x}=25.47$ d.e.= ± 1.62 mm, H $\bar{x}=8.9$ d.e.= ± 0.91 mm) y *V. platyrhinus* (EW $\bar{x}=14.93$ d.e.= ± 0.56 mm, EL $\bar{x}=25.43$ d.e.= ± 1.27 mm, H $\bar{x}=11.01$ d.e.= ± 0.55 mm).

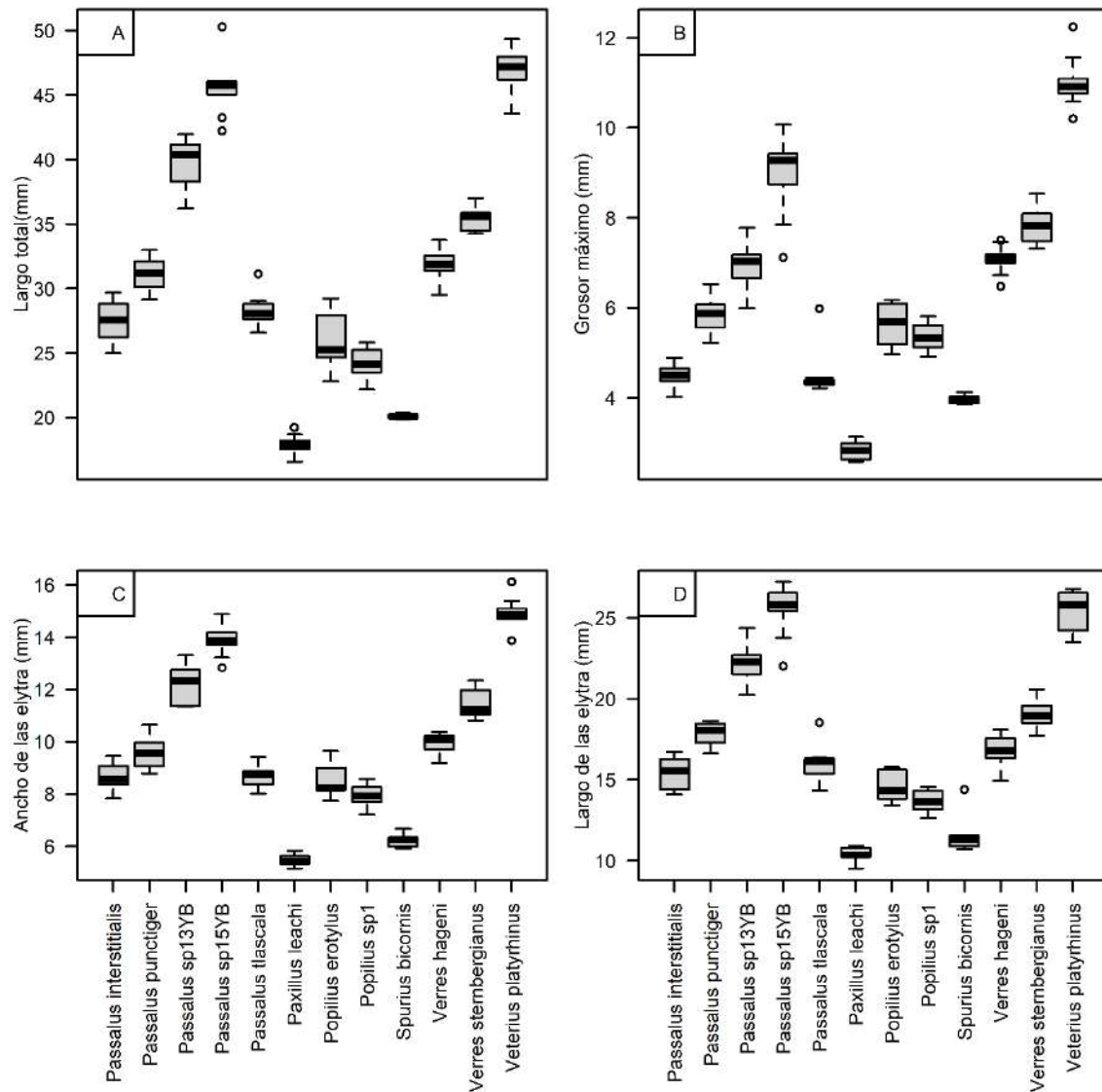


Fig. 42. Diagrama de cajas de los valores de las medidas de las 12 especies de pasálidos siendo A) el largo total (L) B) el grosor máximo (H) C) el ancho de las elytra (EW) y D) el largo de los elytra (EL).

En el análisis de componentes principales (Fig. 43) el largo total del cuerpo presenta una contribución (69.79%) a la dimensión 1 la cual representa el 98.8% de la varianza de los datos, seguido por el largo de los elytra que contribuye un

19.67% a la dimensión 1, dicho esto la dimensión 1 separa las especies grandes de las especies pequeñas en su largo.

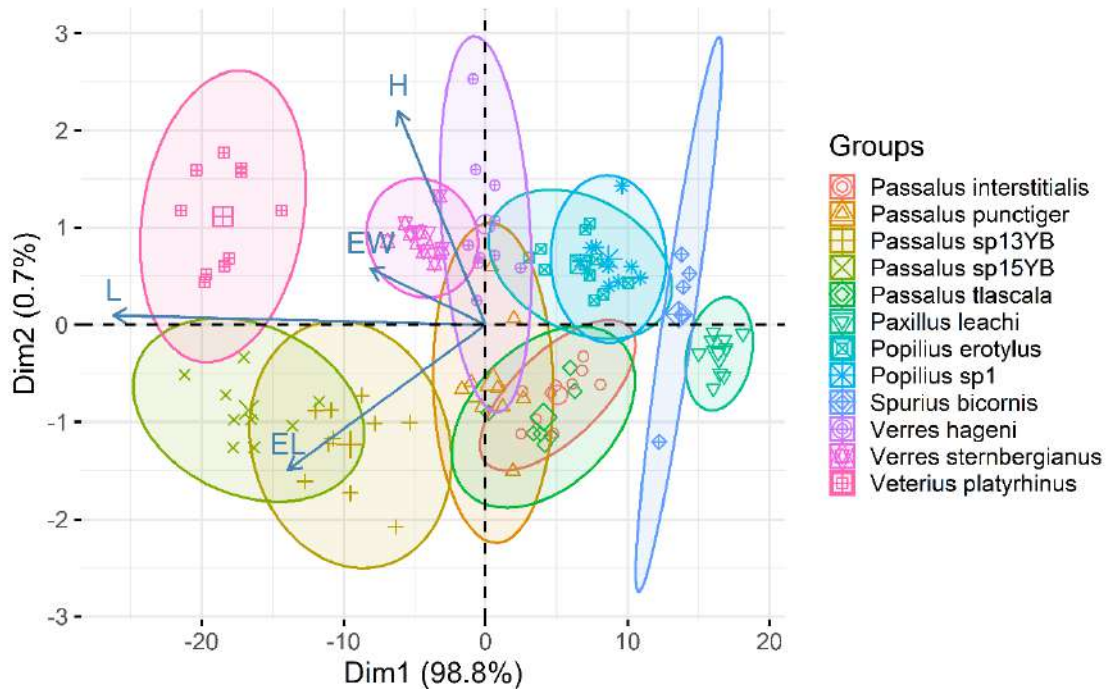


Fig. 43. Análisis de componentes principales no escalado y no centrado de las medidas de los pasálidos donde L= Largo máximo, EL= Largo de las elytra, EW= Ancho de las elytra y H= Grosor máximo. Elipses con un 95% de intervalo de confianza.

Por lo tanto, se interpreta que la dimensión 1 está representada por variaciones derivadas mayormente de la longitud total de los pasálidos analizados reconociendo cuatro agrupamientos, el primero *P. leachi* y *S. bicornis*, el segundo *P. tlascala*, *P. interstitialis*, *P. erotylus* y *P. sp 1*, el tercero *V. sterbergianus*, *V. hageni* y *P. punctiger* y el cuarto *V. platyrhinus*, *P. sp15* y *P. sp 13*. Esta distribución se puede observar de igual manera cuando los datos son sometidos a agrupamiento jerárquico utilizando sus distancias euclidianas (Fig. 44) representando una alta influencia de la longitud total.

La dimensión 2 representa un 0.7% de la varianza contribuye en ella un 65.29% el grosor máximo y un 30.03% el largo de las elytra, por lo tanto, está representada en su mayoría por el grosor máximo, aunque no se reconocen claramente agrupaciones, las especies en la escala negativa (*P. leachi*, *P. interstitialis*, *P. punctiger*, *P. tlascala*, *P. sp15* y *P. sp 13*) tienden a tener un agrupamiento diferente a las de la escala positiva (*S. bicornis* , *V. sterbergianus*, *V. hageni*, *V. platyrhinus*, *P. erotylus* y *P. sp 1*).

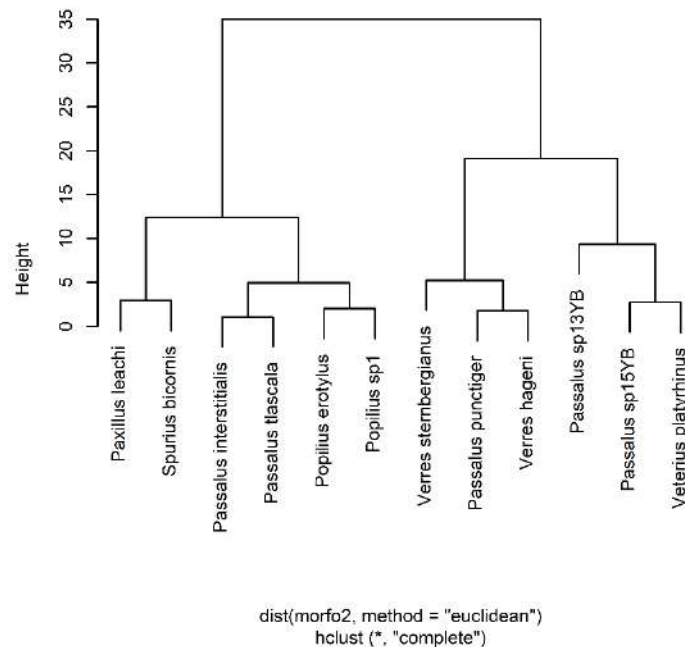


Fig. 44. Agrupamiento jerárquico de las medidas morfométricas de los pasálidos analizados utilizando distancias euclidianas.

El análisis de los componentes principales de las proporciones (Fig. 45) explica en la dimensión 1 el 88.2% de la varianza de los datos dentro de ella la variable que contribuye en mayor proporción es la relación entre el grosor del cuerpo y en ancho de las elytra ($H/EW = 98.36\%$), siendo así, la dimensión uno

representa en su mayoría cambios aproximados en la forma de su configuración dorsoventral no formando agrupamientos totalmente claros pero es posible diferenciar que las especies en la escala negativa (*P. leachi*, *P. interstitialis*, *P. punctiger*, *P. tlascala*, *P. sp15* y *P. sp 13*) tienden a poseer una relación entre el grosor del cuerpo y el ancho de las elytra menor a las de la escala positiva (*S. bicornis*, *V. sterbergianus*, *V. hageni*, *V. platyrhinus*, *P. erotylus* y *P. sp 1*).

La dimensión 2 que explica el 10% de la varianza de los datos tiene como mayor variable en su contribución la proporción la relación entre el tamaño de los elytra y la longitud total del cuerpo que contribuye un 98.33%, en esta dimensión no es posible observar ningún agrupamiento.

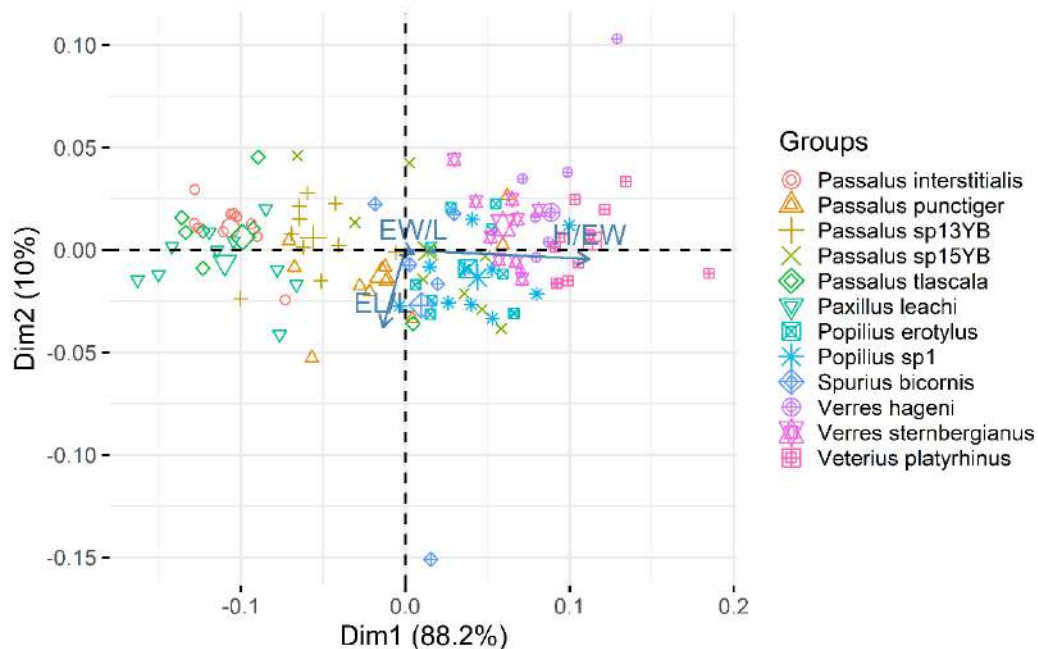


Fig. 45. Análisis de componentes principales no escalado y no centrado de las proporciones de los pasálidos donde L= Largo máximo, EL= Largo de las elytra, EW= Ancho de las elytra y H= Grosor máximo.

El agrupamiento jerárquico de las especies por las distancias euclidianas de las relaciones de sus medidas morfométricas (Fig. 46) separa a las especies en cuatro grupos, el primero *V. hageni* y *V. platyrhinus*, el segundo *V. sterbergianus*, *P. erotylus* y *P. sp 1*, el tercero *P. punctiger*, *P. sp15* y *S. bicornis* y el cuarto *P. sp 13*, *P. leachi*, *P. interstitialis* y *P. tlascala*.

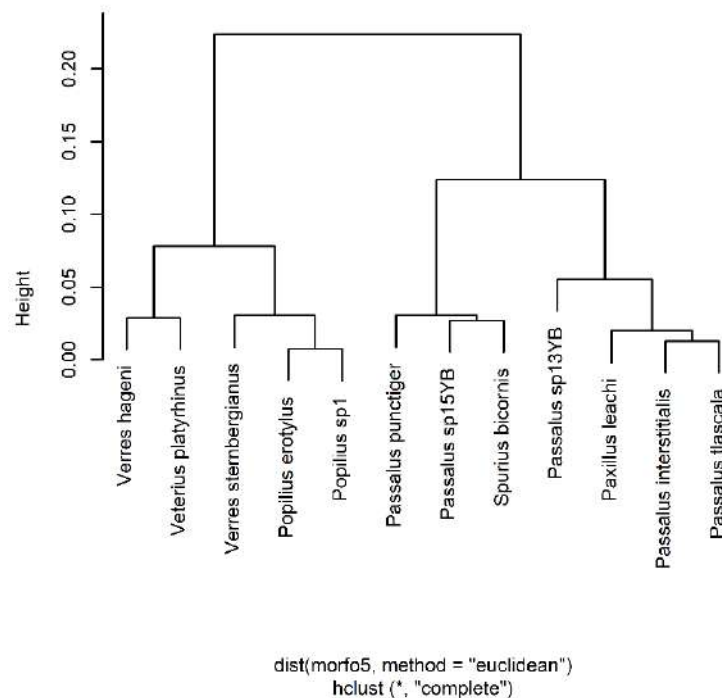


Fig. 46. Agrupamiento jerárquico de las proporciones morfométricas de los pasálidos analizados utilizando distancias euclidianas.

Al analizar individualmente cada una de las relaciones presentadas estas no presentaron normalidad con el test de Shapiro-Wilks, con excepción de EW/L (H/EW: $W = 0.95265$, $p = 0.0006453$; EW/L: $W = 0.98181$, $p = 0.139$; EL/L: $W = 0.89925$, $p = 4.742e-07$), las tres relaciones presentaron diferencia significativa entre las especies (H/EW: Kruskal-Wallis chi-cuadrado = 94.081, $gl = 11$, $p = 2.633e-15$; EL/L: Kruskal-Wallis chi-cuadrado = 35.364, $gl = 11$, $p = 0.0002158$;

EW/L: Kruskal-Wallis chi-cuadrado = 63.442, gl = 11, $p = 2.113e-09$) al hacer comparaciones usando el test de Wilcoxon da como resultado la Fig. 47.

En la relación de EL/L no hay diferencia significativa en la mayoría de las especies (Fig. 47 A) al igual que en la relación EW/L (Fig. 47 B). Mientras que en la relación H/EW (Fig. 47 C) se observan varias agrupaciones diferentes significativamente, de estos el grupo a conformado por *P. interstitialis*, *P. tlascala* y *P. leachi*., las especies *V. sterbergianus*, *P. erotylus*, *P. sp 1*, *P. punctiger*, *P. sp15*, *S. bicornis* y *P. sp 13* comparten características, pero no hay diferencia significativa entre ellos, con excepción de *P. sp 13* y *V. sterbergianus* que si hay diferencia significativa entre ellos, por último se generan dos grupos más (f y g) los cuales están conformados por las especies *V. hageni* y *V. platyrhinus* respectivamente.

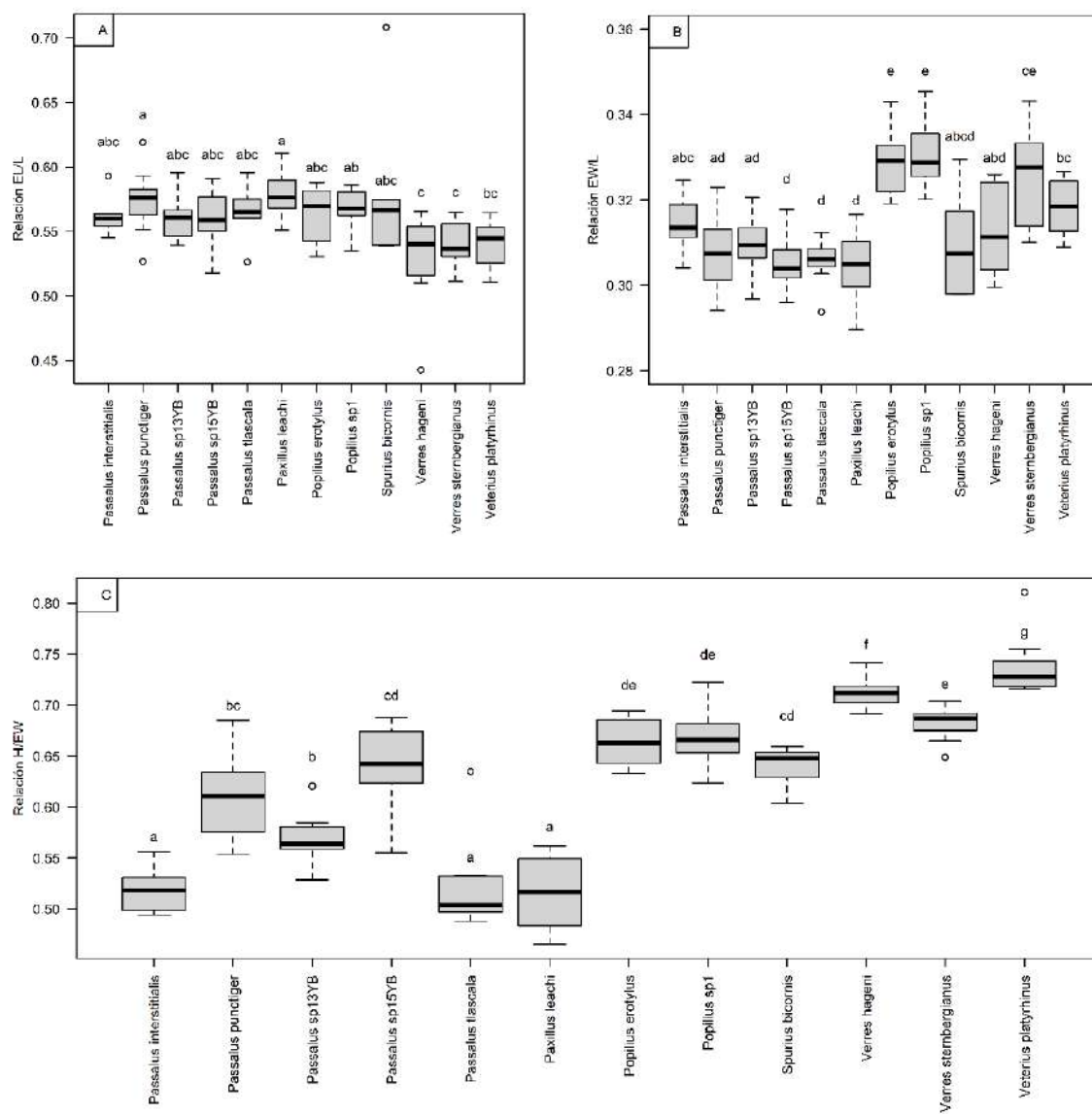


Fig. 47. Relaciones morfométricas de los pasálidos analizados, letras diferentes representan diferencia significativa mediante test Wilcoxon A) Relación EL/L, B) Relación EW/L y C) Relación H/EW.

4.5. Aproximación trimestral y estacionalidad de Passalidae.

La sumatoria de las abundancias de las especies de pasálidos en los meses de aproximación trimestral muestra tres tendencias diferentes que se repiten en algunas especies (Fig. 48).

La primera es en la que el mes en el cual se acumulan más individuos es en mayo, el mes con el menor número de especímenes es marzo, esto se puede observar en *P. interstitialis*, *P. erotylus*, *P. punctiger*, *P. sp13*, *P. sp1*, *P. angulatus*, *V. sternbergianus* y *V. plathyrrhinus* (a, b, c, g, h, i, k, y l en Fig. 48), en general la abundancia se acumula de forma secundaria en noviembre, esto pasa en todas las especies mencionadas anteriormente con excepción de *P. interstitialis* y *V. plathyrrhinus*. *P. erotylus* posee una tendencia similar a la anteriormente descrita, varía en que en septiembre no hay ninguna colecta.

La segunda tendencia que se observa es que los meses donde se acumulan más especímenes es en mayo y noviembre, la cual se puede observar en *P. sp15* y *V. hageni* (d y j en Fig. 48), de estas *V. hageni* es la especie la cual presenta una mayor abundancia acumulada el mes de marzo.

La tercera tendencia es en la que la abundancia se acumula mayormente en el mes de septiembre, seguido del mes de noviembre, esto es observable en *P. tlascala* y en *P. leachi* (e y f en Fig. 48).

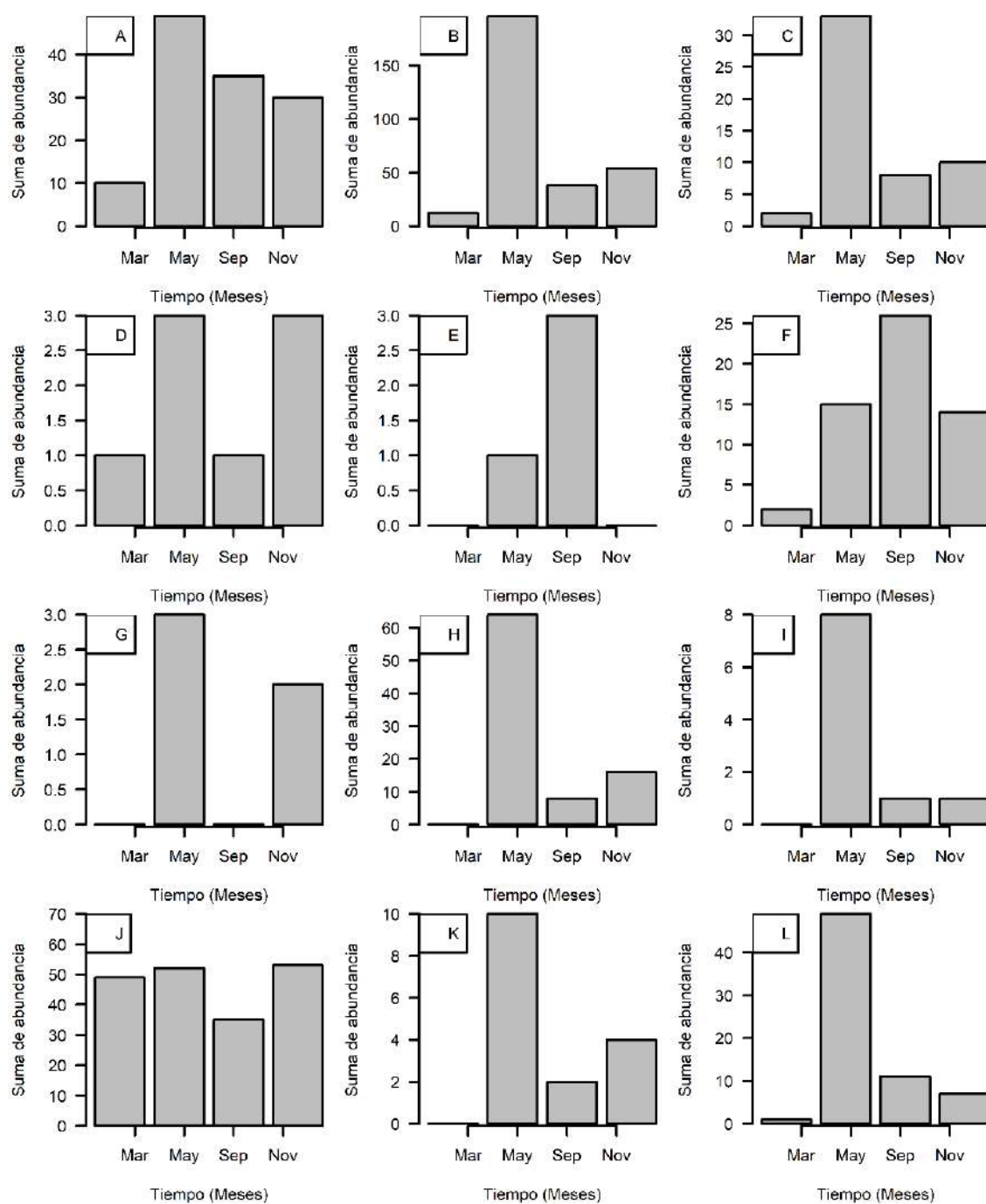


Fig. 48. Sumatoria de las especies de pasálidos de los meses marzo, mayo, septiembre y noviembre en el periodo 2009-2019, donde a) *P. interstitialis*, b) *P. punctiger*, c) *P. sp13*, d) *P. sp15*, e) *P. tlascala*, f) *P. leachi*, g) *P. erotylus*, h) *P. sp1*, i) *P. angulatus*, j) *V. hageni*, k) *V. sternbergianus*, l) *V. plathyrrhinus*.

Los grupos generados en los análisis de morfometría geométrica (Fig. 39, 40 y 41) serán denominados de ahora en adelante de la siguiente manera: el primero *P. interstitialis* y *P. leachi*, *P. tlascala* denominado como subcortícola, el segundo por *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. sp 13* el grupo generalista, el tercer grupo por *P. erotylus* y *Popilius sp 1* como albuduramícola 1 y el cuarto grupo por *V. sterbergianus*, *V. platyrhinus* y *V. hageni* albuduramícola 2. Las abundancias de cada grupo equivaldrán a la sumatoria de los individuos de cada especie que lo compone. Se añade al grupo hormiguero como se especifica en metodología, este representado por *P. angulatus*.

Al realizar las agrupaciones mencionadas en el párrafo anterior se observa una tendencia general donde el mes que acumula una mayor cantidad de especímenes es el mes de mayo (Fig. 49) hay similitudes en los grupos de albuduramicolas 1, albuduramicolas 2 y generalista en que el mes que secunda a mayo en mayor cantidad de individuos acumulados es noviembre (a, b y c en Fig. 49), mientras que en subcortícola el mes que secunda a mayo es septiembre (e en Fig. 46) el caso del grupo de hormiguero tiende a ser particular debido a que este está representado por una especie la cual posee pocas colectas, 10 individuos en el periodo de 2009 a 2019, siendo su tendencia mayor en marzo y con un individuo colectado en septiembre y noviembre (d en Fig. 49).

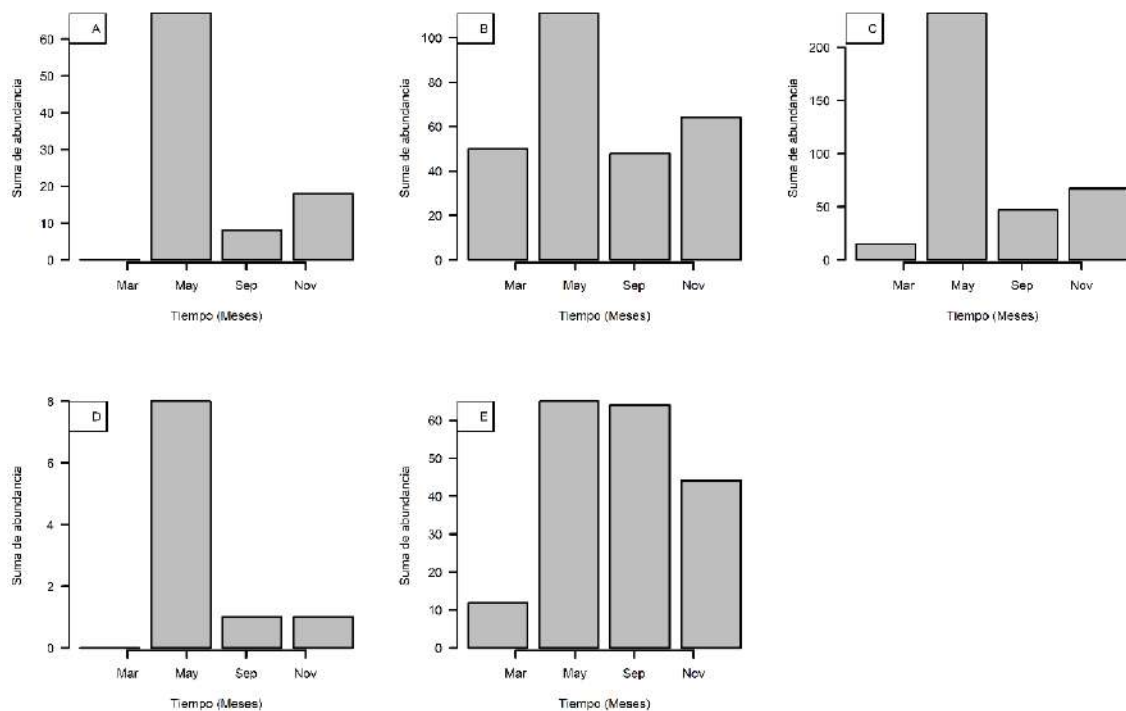


Fig. 49. Sumatoria de los grupos funcionales de pasálidos de los meses marzo, mayo, septiembre y noviembre en el periodo 2009-2019, donde a) Alboduramícola 1, b) Alboduramícola 2, c) Generalista, d) Hormiguero, e) Subcortícola.

La abundancia sumatoria de las especies de Passalidae en el periodo de 2009 presento una tendencia a disminuir en el año 2010 aumento en el año 2012 y permaneció en disminución hasta el tercer trimestre del año 2017 que aumento pasando de coleccionar alrededor un promedio de 18 especies mensuales a registrar 142 individuos en mayo de 2018. Posteriormente disminuye en los meses siguientes (Fig. 50).

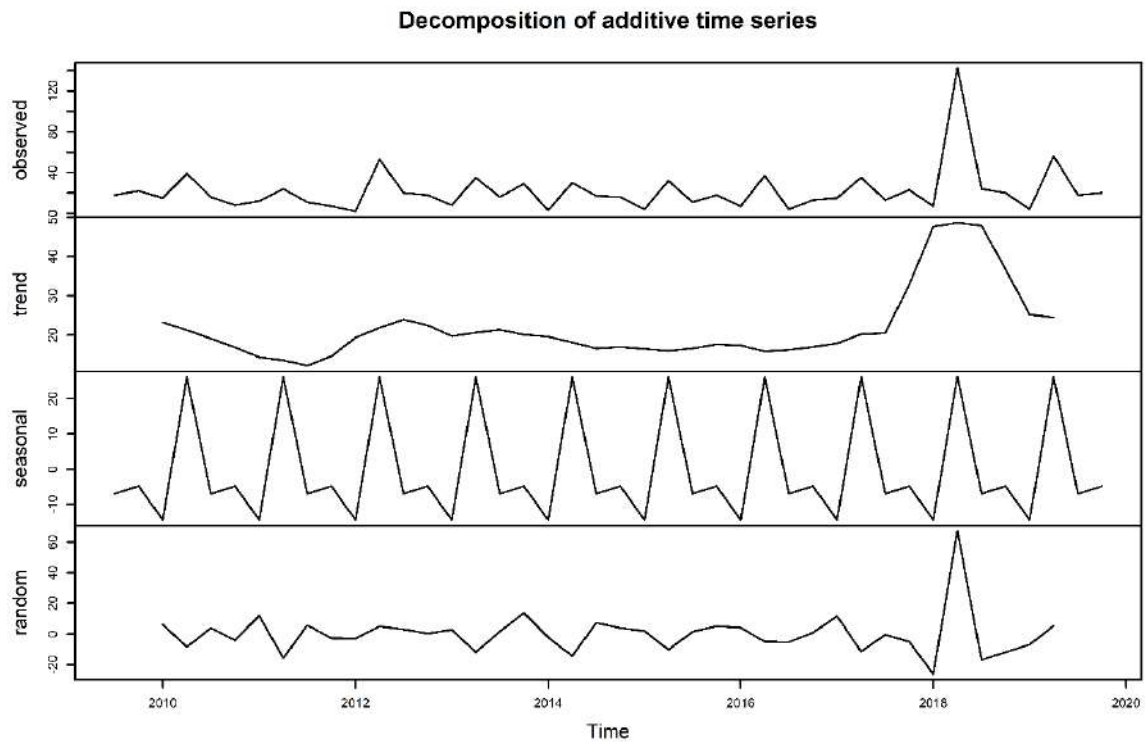


Fig. 50. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias de la familia Passalidae (922 individuos) descompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos.

La estacionalidad de Passalidae se representa como una disminución de la abundancia en marzo, un aumento de la abundancia bastante pronunciado en mayo, una disminución de la abundancia en septiembre (disminuye no tanto como marzo) y ligeramente en noviembre (Fig. 50) proceso que se repite anualmente. Al analizar la estacionalidad por medio de una autocorrelación da significativo de manera positiva para cuatro retrasos temporales, es decir, cuatro trimestres, explicando de esta manera que los valores de cada trimestre son explicados por el trimestre equivalente del año anterior, esto remarca un proceso estacional bien

definido, al eliminar los efectos de las variables intermedias con una autocorrelación parcial el resultado es el mismo.

El grupo funcional subcortícolas presentó una tendencia a disminuir en el año 2009, posteriormente aumenta en el tercer trimestre de 2011 y tiende a disminuir levemente en el primer trimestre de 2013 manteniéndose así hasta el primer trimestre del 2014 donde hay una abrupta tendencia a la disminución la que se mantiene hasta el primer trimestre de 2017 donde tiene una importante tendencia en el aumento de la abundancia que alcanza su cúspide en el tercer trimestre de 2017, posterior a ello existe una tendencia a la disminución (Fig. 51).

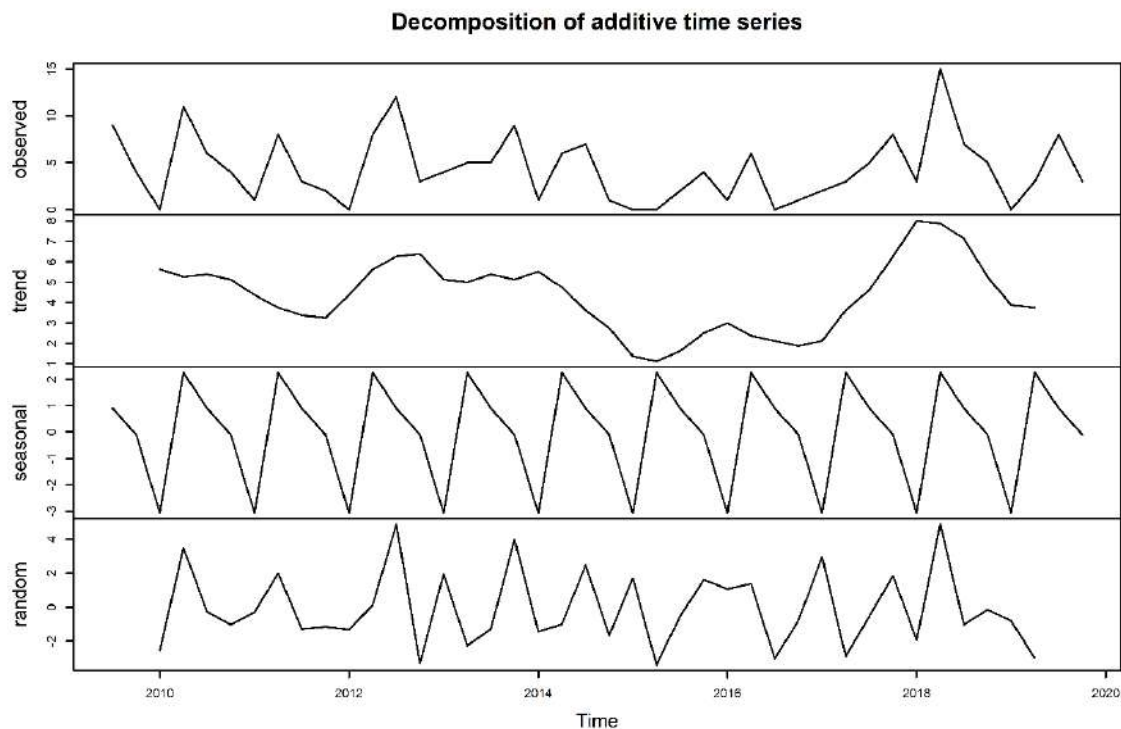


Fig. 51. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias del grupo de subcortícolas (185 individuos) descompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos.

En cuanto a la estacionalidad posee una abundancia muy baja en marzo, la cual tiende a aumentar en su valor máximo en mayo, posterior a una ligera disminución en septiembre y otra ligera disminución en noviembre (Fig. 51). Los subcortícolas no presentaron respuesta significativa en su autocorrelación y su autocorrelación parcial, por lo tanto, estos análisis no explican el comportamiento estacional.

La tendencia del grupo funcional de los generalistas se mantiene relativamente constante entre 2009 al tercer trimestre del año 2017 donde hay una tendencia al aumento en el 2018 donde alcanza su cúspide y disminución posterior en el tercer trimestre del mismo año. En esta tendencia relativamente estable se exceptúan tres periodos donde hay una tendencia a la disminución, el primero entre 2010 a 2011 siendo el periodo más longevo, posteriormente una ligera disminución en el primer trimestre del 2013 y otra en el 2015 (Fig. 52).

La estacionalidad del grupo funcional de generalista posee las mismas características que la sumatoria de la familia (Fig. 50) donde en marzo se colecta la menor abundancia, mientras que la mayor es colectada posteriormente en mayo, disminuyendo en septiembre, aunque no de igual magnitud que marzo y con un leve aumento en noviembre (Fig. 52). Tanto la autocorrelación como la autocorrelación parcial muestran un resultado significativo para el retraso temporal de cuarto trimestre, explicando de esta manera una estacionalidad bien definida.

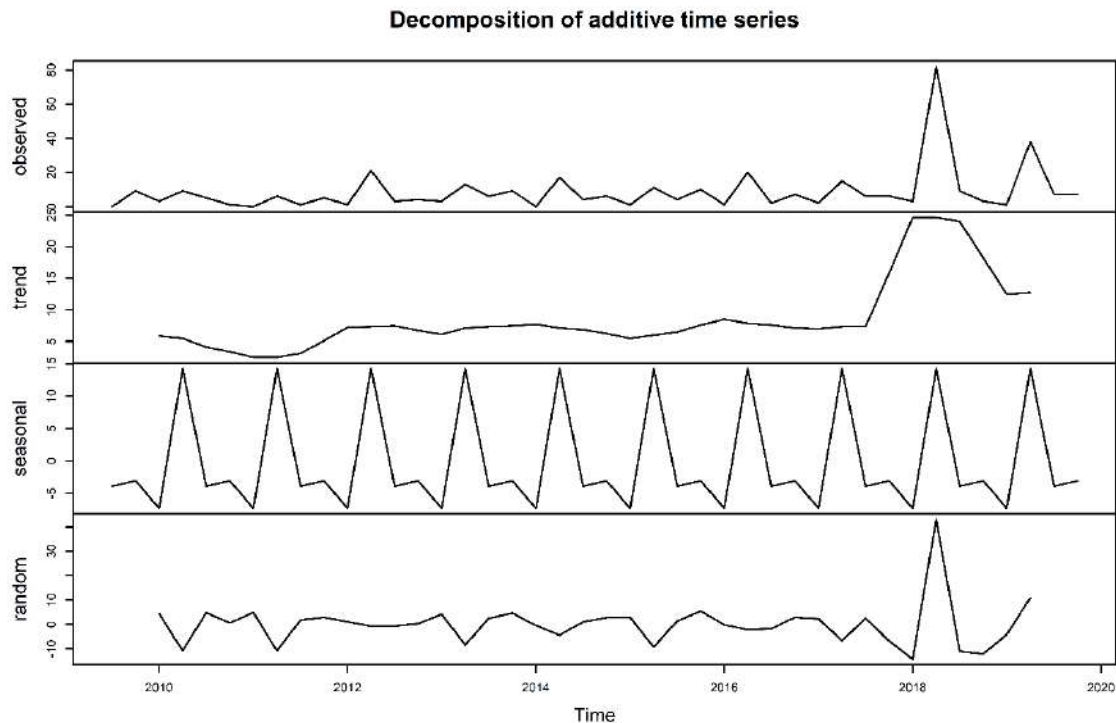


Fig. 52. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias del grupo de generalistas (361 individuos) descompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos.

Al igual que los generalistas, el grupo funcional de *alboduramicola* 1 presenta una tendencia relativamente estable entre 2009 al tercer trimestre del año 2017 en donde hay una tendencia al aumento bastante abrupta de la abundancia la cual tiende a disminuir al tercer trimestre del 2018, hay patrones de aumentos y disminuciones de la tendencia de la abundancia imperceptibles entre 2009 a 2017 (Fig. 53).

Alboduramicola 1 posee una abundancia con patrones estacionales similares a los anteriormente descritos en generalistas y en la sumatoria total de *Passalidae*, sin embargo, en este grupo funcional tanto su autocorrelación como

su autocorrelación parcial no presenta valores significativos, lo que significa, que no pueden sustentar su estacionalidad.

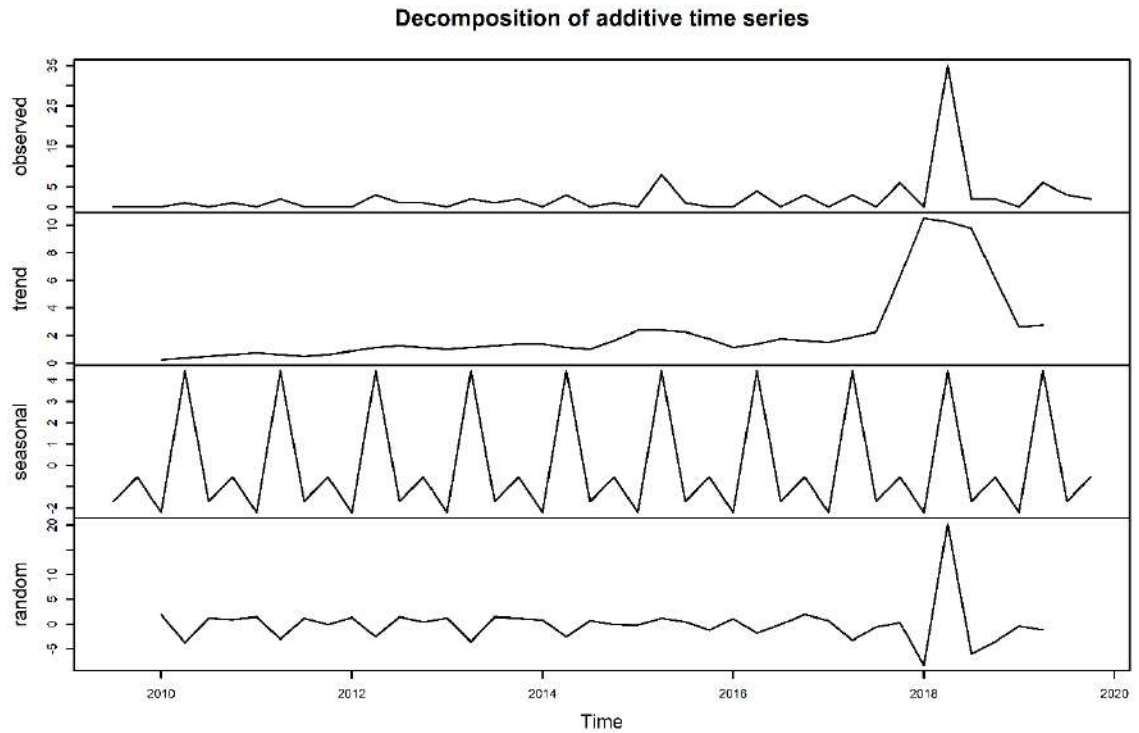


Fig. 53. Serie de tiempo de sumatoria del periodo 2009 a 2019 de las abundancias del grupo de albuduramicolas 1 (93 individuos) descompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos.

El grupo funcional de albuduramicola 2 desde 2009 posee una tendencia a disminuir su abundancia hasta el tercer trimestre de 2010 el cual alcanza su cúspide en el segundo semestre de 2012 y tiende a disminuir hasta el primer semestre del 2014, donde su tendencia aumenta al primer semestre de 2015, posteriormente disminuye al segundo trimestre de 2016 y así sucesivamente, aumentando en 2017, disminuyendo en 2018 (Fig. 54).

El grupo funcional de albuduramicolas2 presenta un comportamiento estacional diferente a los anteriores, el cual tiene un valor alto en marzo, disminuye en mayo, tiene su mayor abundancia en septiembre, y su menor abundancia en noviembre (Fig. 54). Tanto la autocorrelación como la autocorrelación parcial de esta serie de tiempo no presentan correlación significativa con sus retrasos temporales, por lo tanto, no explican el comportamiento estacional de este grupo funcional.

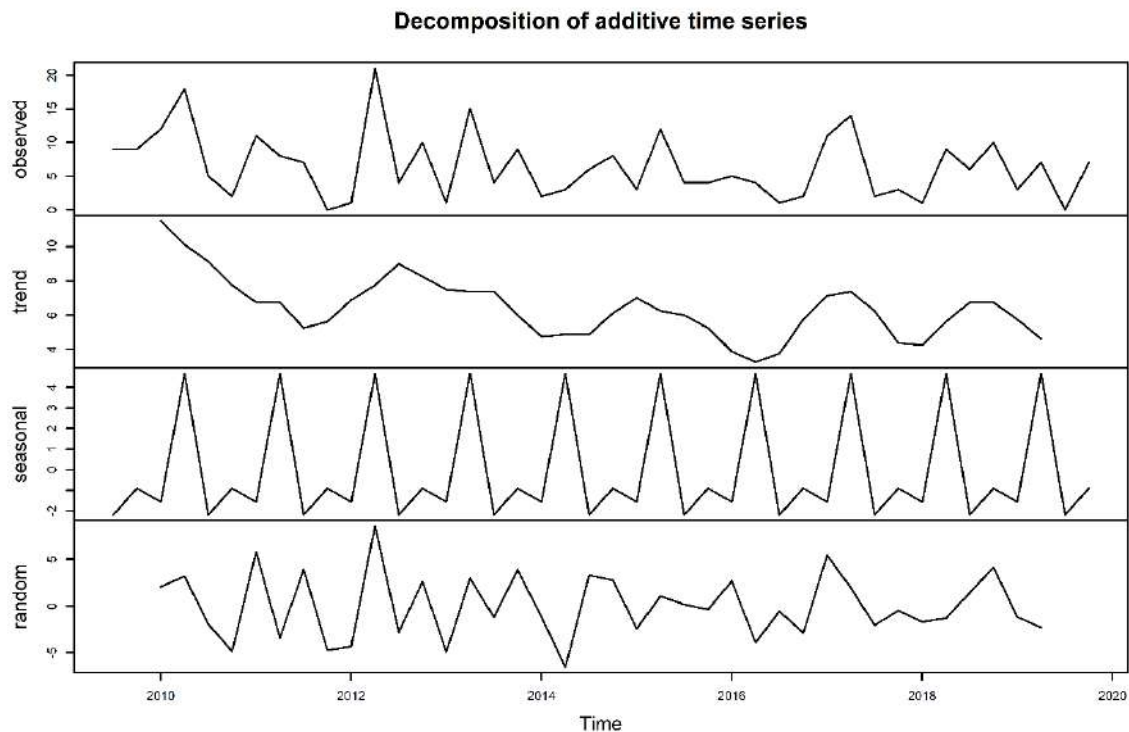


Fig. 54. Serie de tiempo del periodo 2009 a 2019 de la sumatoria de las abundancias del grupo de albuduramicolas 2 (273 individuos) descompuesta representando de arriba hacia abajo, la serie de tiempo observada, la tendencia, la estacionalidad y los residuos.

Tanto los grupos funcionales de subcortícola, generalista y albuduramícula1 tienen una tendencia similar a aumentar en el segundo trimestre

del 2018, esta tendencia no es observada en el grupo de albeduramícolas². La estacionalidad tiene un patrón similar en los grupos funcionales siendo el segundo trimestre de cada año donde se obtiene una mayor colecta.

4.6. Descripción anual y mensual de las variables ambientales

La precipitación, la humedad del aire, la velocidad del viento promedio y la velocidad del viento máxima sus promedios mensuales (acumulado mensual en el caso de la precipitación) no presentaron diferencias significativas durante el periodo de 2009 a 2019 (a, b, g y h en Fig. 55), en la humedad de suelo, esta tiende a ser menor en 2015 y 2019 (c en Fig. 55).

Las temperaturas presentaron una tendencia al alza en el periodo de tiempo estudiado, las temperaturas mínimas tuvieron sus menores valores en el año 2009 ($\bar{x}$ de promedios mensuales = 21.8 d.e.= $\pm$ 0.53 °C) y sus mayores valores en el periodo 2015 a 2018 ($\bar{x}$ 2015= 22.8 d.e.= $\pm$ 0.66 °C, $\bar{x}$ 2016= 22.8 d.e.= $\pm$ 0.61 °C, $\bar{x}$ 2017= 22.6 d.e.= $\pm$ 0.39 °C y $\bar{x}$ 2018= 22.6 d.e.= $\pm$ 0.56 °C) (d en Fig. 55), la temperatura promedio presentó sus valores promedio más bajos en 2009 y 2014 ($\bar{x}$ = 25.3 d.e.= $\pm$ 0.42 °C y $\bar{x}$ = 25.7 d.e.= $\pm$ 0.58 °C, respectivamente) mientras que sus valores más altos se encuentran en el año 2015 ($\bar{x}$ = 26.3 d.e.= $\pm$ 0.45 °C) (e en Fig. 55) y la temperatura máxima que presentó sus valores promedios mínimos en 2009, 2010 y 2012 ($\bar{x}$ = 29.6 d.e.= $\pm$ 1.09 °C, $\bar{x}$ = 29.4 d.e.= $\pm$ 1.4 °C y $\bar{x}$ = 30.1 d.e.= $\pm$ 1.45 °C, respectivamente), mientras que sus valores máximos están en el año 2019 ($\bar{x}$ = 31 d.e.= $\pm$ 0.95 °C) (f en Fig. 55).

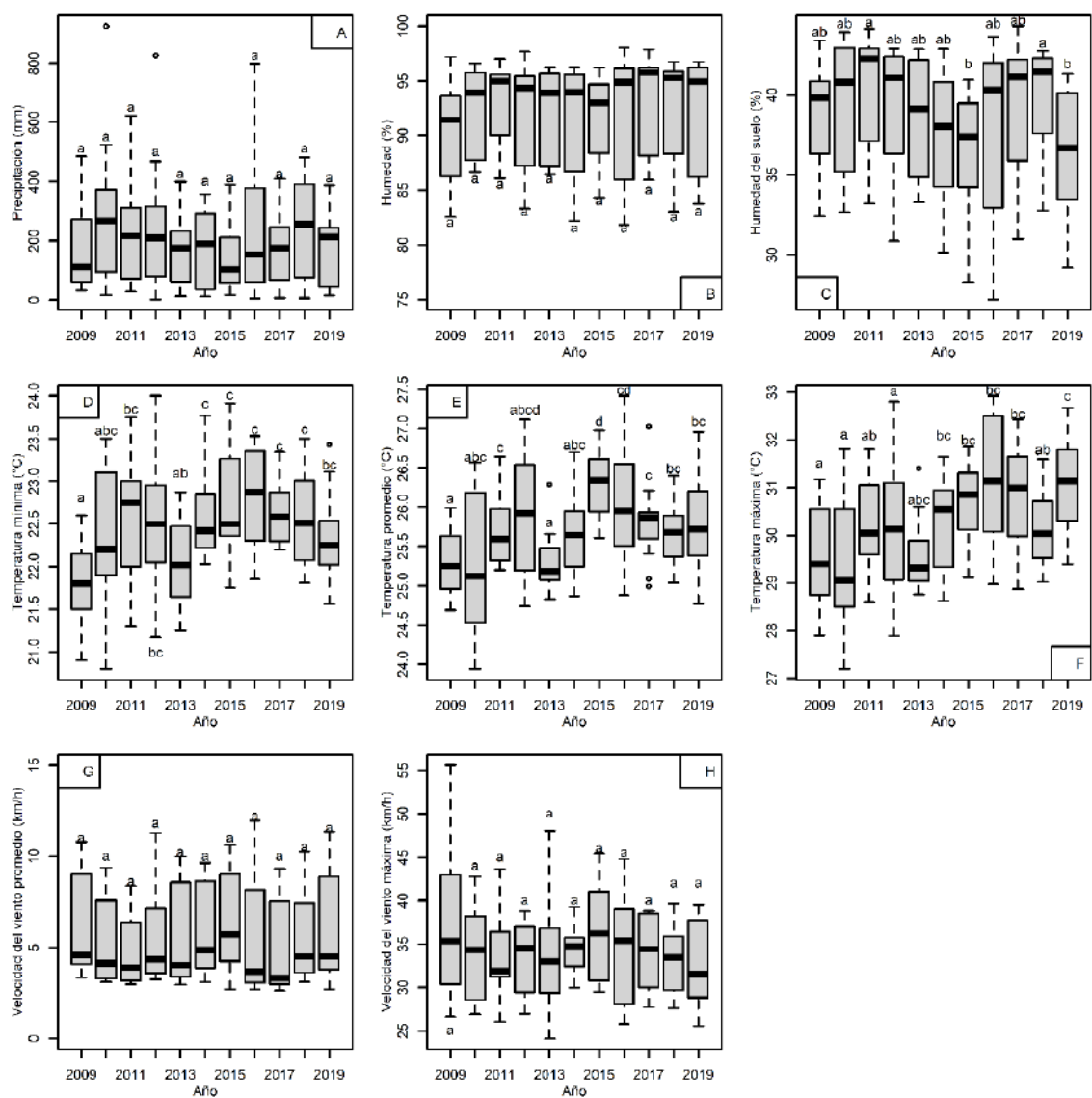


Fig. 55. Análisis anual de variables ambientales entre 2009 y 2019, letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon, donde a) Precipitación mensual acumulada, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio.

La precipitación que no presenta diferencia significativa de sus acumulados mensuales entre los años (a en Fig. 55) en sus acumulados anuales presenta sus

mayores valores en el 2010 (3501.89 mm) y sus menores valores en 2015 (1758.45 mm) (Fig. 56).

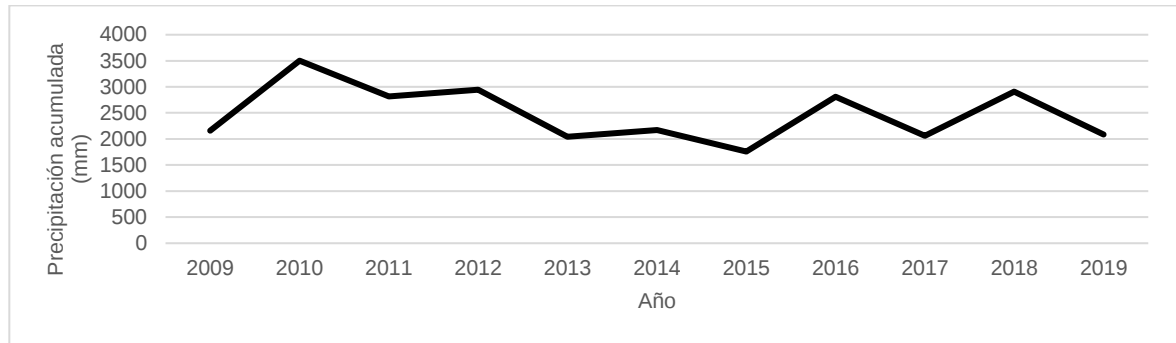


Fig. 56. Precipitación acumulada anual en el periodo 2009 a 2019.

La tendencia estacional de la precipitación, la humedad del aire y la humedad del suelo es que los primeros cuatro meses del año poseen valores menores que el resto de meses siendo estos significativamente diferentes (a, b, c en Fig. 57 y a, b, c en Fig. 58). La velocidad del viento tanto en su promedio como en la máxima tienen un comportamiento estacional inverso al antes mencionado, en este los valores más altos se encuentran en los primeros cuatro meses del año los cuales son diferentes significativamente a el resto de meses en los cuales los valores de velocidad del viento disminuyen (g, h en Fig. 57 y g, h en Fig. 58). La temperatura mínima no presento un comportamiento estacional siendo en general todos los meses sin diferencia significativa (d en Fig. 57 y d en Fig. 58), mientras que las temperaturas promedio y máxima tienen un comportamiento similar, aumentando los primeros cuatro meses del año alcanzando una cúspide en abril, el mes que presenta los valores más altos y disminuyendo hasta noviembre, el

mes que presenta los valores más bajos, para posteriormente aumentar en diciembre (e, f en Fig. 57 y e, f en Fig. 58).

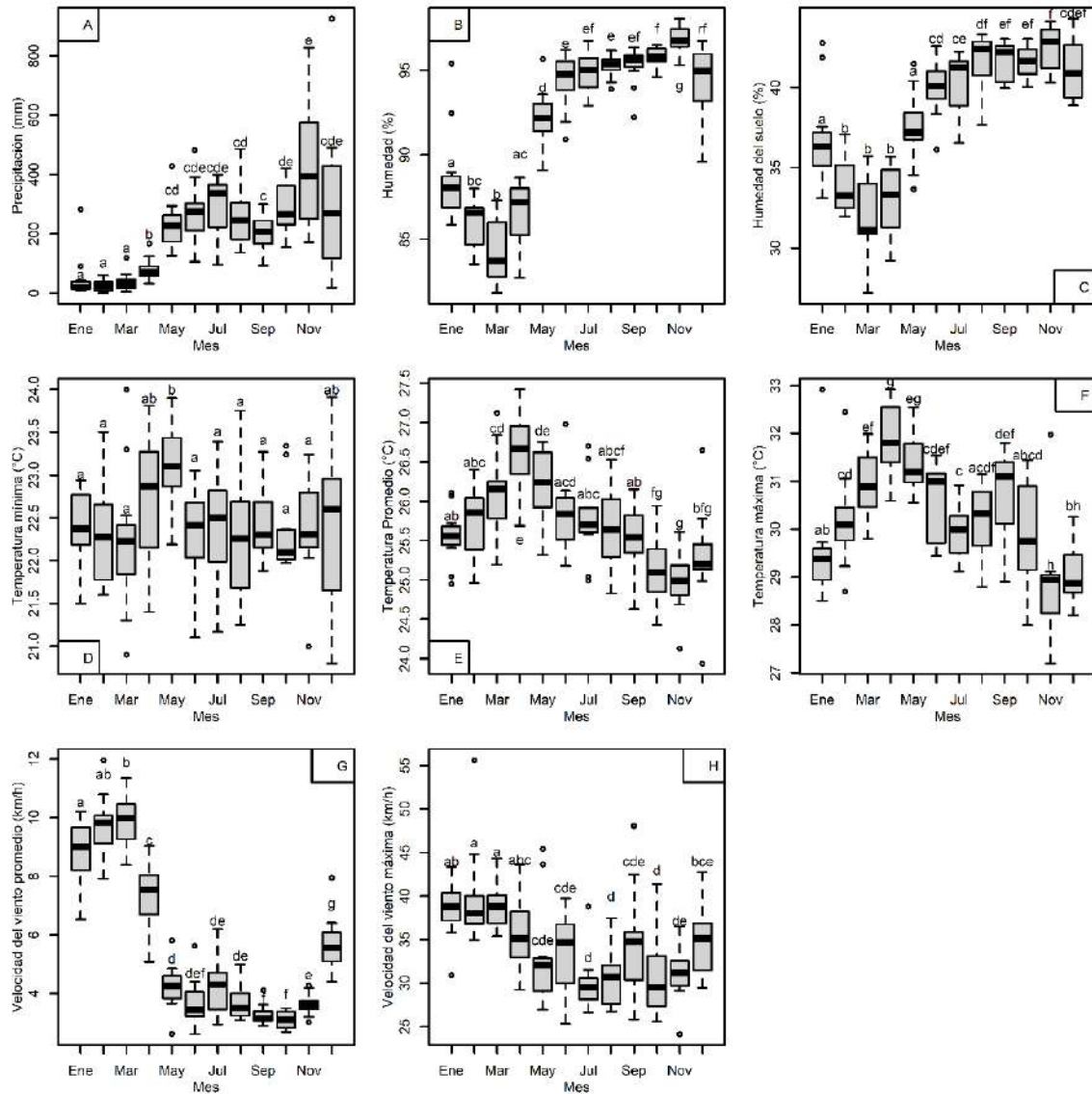


Fig. 57. Análisis mensual de variables ambientales entre 2009 y 2019, letras representan resultado de post hoc de Wilcoxon, donde a) Precipitación mensual acumulada, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio.

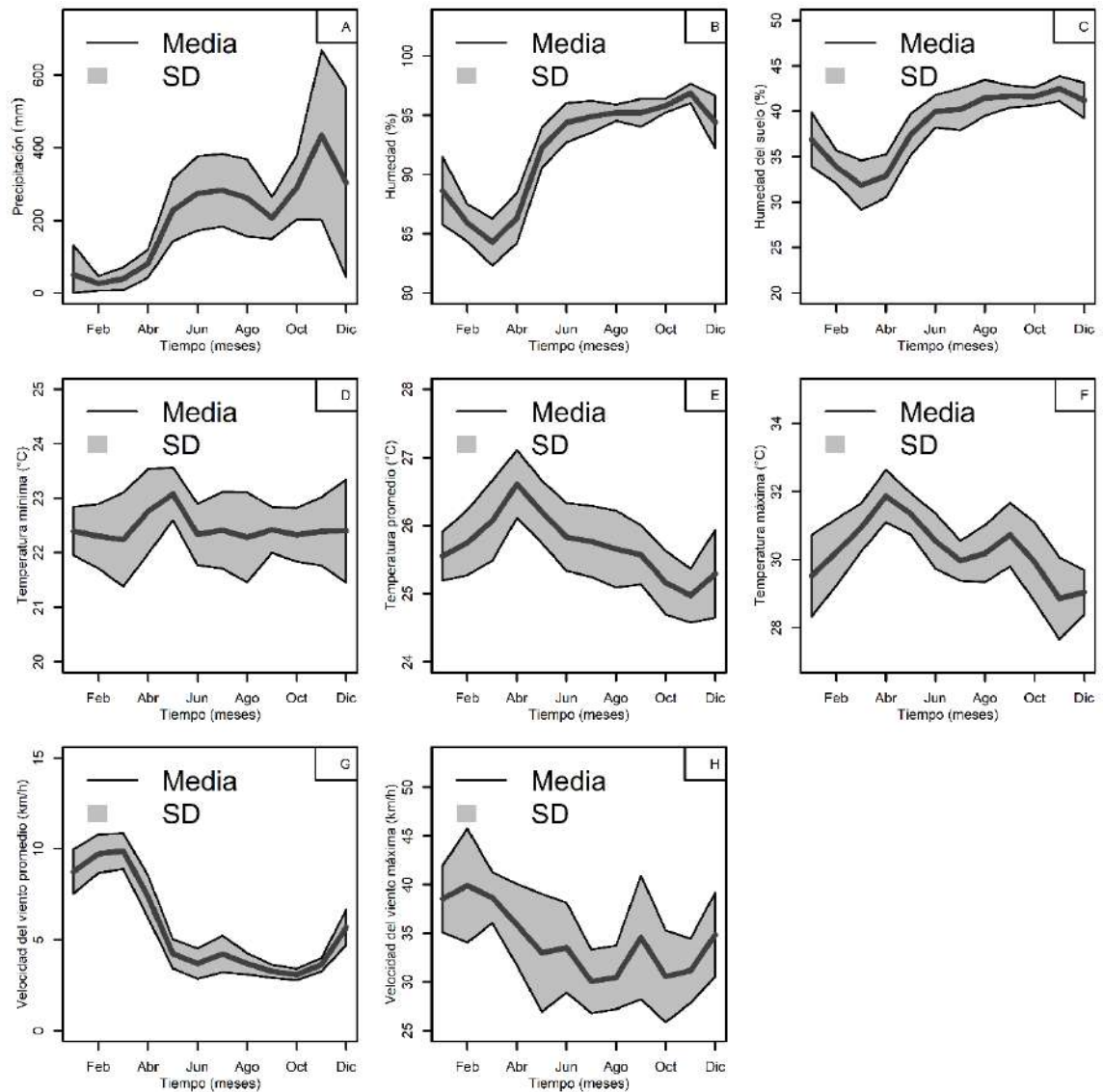


Fig. 58. Promedio y desviación estándar mensual del periodo 2009 a 2019, donde a) Precipitación mensual acumulada, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio.

Realizando los ajustes trimestrales de lag0, lag1 y lag2, descritos en la metodología, los parámetros ambientales poseen tendencias similares a las del lag0, la precipitación tiende a aumentar por la naturaleza acumulativa del lag1 y lag2 (a en Fig. 59), las humedades tanto del aire como el suelo, presentan su

variabilidad en marzo y noviembre (b y c en Fig. 59), tanto en la temperatura mínima como en la promedio los lag1 y lag2 se observan diferentes al lag0 sin afectar esto su tendencia y comportamiento estacional (d y e Fig. 59), mientras que en la temperatura máxima, velocidad del viento promedio y máxima los valores de los lag1 y lag2, son muy similares al lag0 (f, g y h en Fig. 59).

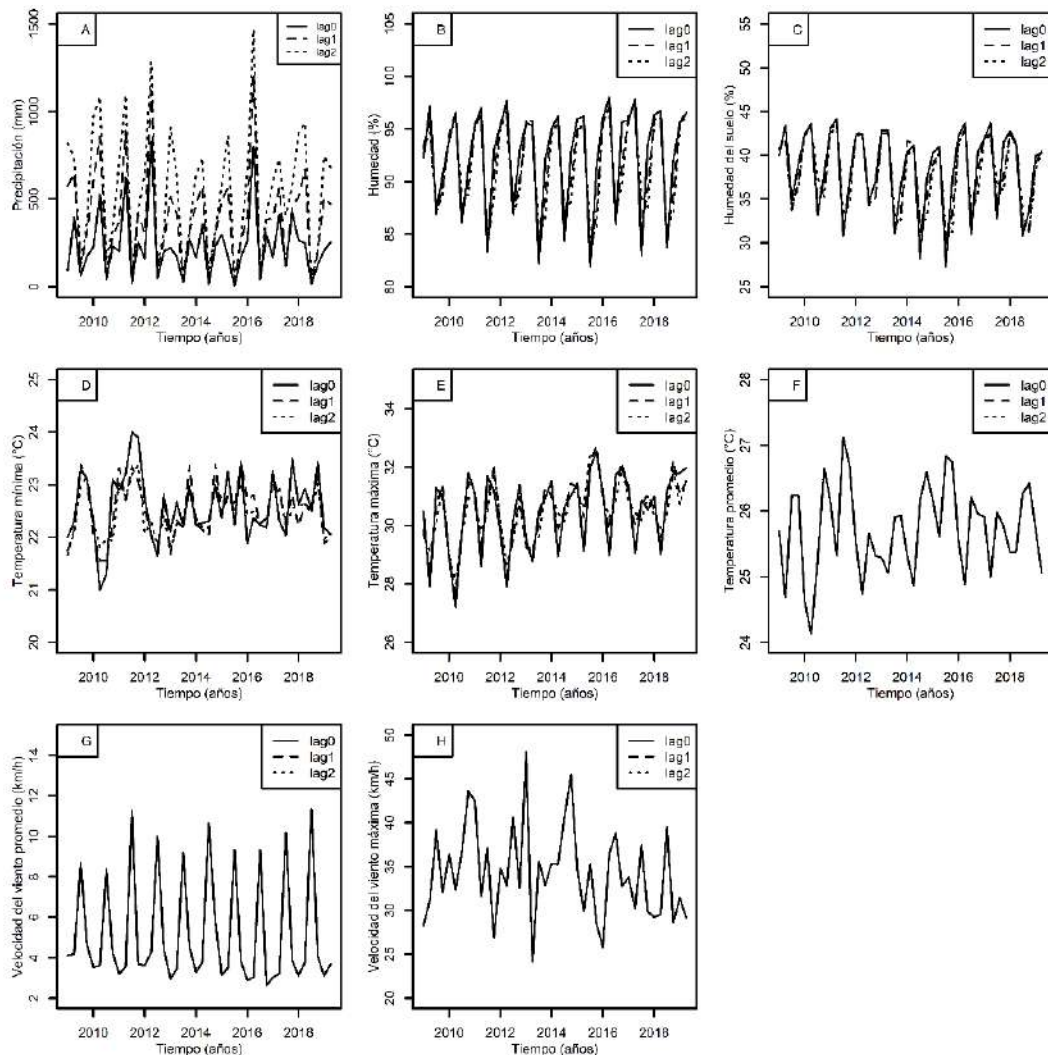


Fig. 59. Serie de tiempo aproximada trimestralmente (meses de marzo, mayo, septiembre y noviembre, representación de los lag0, lag1 y lag2 donde, b) Humedad del aire mensual promedio, c) Humedad del suelo mensual promedio, d) Temperatura mínima mensual promedio, e) Temperatura promedio mensual promedio, f) Temperatura máxima mensual promedio, g) Velocidad del viento promedio mensual promedio, h) Velocidad del viento máxima mensual promedio.

El ONI dentro del periodo de estudio reflejo la presencia de algunos eventos del niño y la niña (Fig. 60), tres fenómenos del niño, el primero desde la mitad del 2009 hasta el primer trimestre del 2010, el segundo desde el cuarto trimestre del 2014 hasta el cuarto mes del 2016 teniendo una mayor magnitud que los otros dos, y el tercero desde el noveno mes del 2018 hasta mediados del 2019. Mientras que la niña ha tenido cuatro eventos el primero en el primer trimestre de 2009 el cual es una continuación del 2008, el segundo que inicia a mitad del 2010 y se extiende hasta el cuarto mes del 2012, este es el de mayor duración y magnitud, el tercero que dura los 4 meses finales del 2016 y el cuarto inicia en el último trimestre de 2017 y termina en el cuarto mes de 2018.

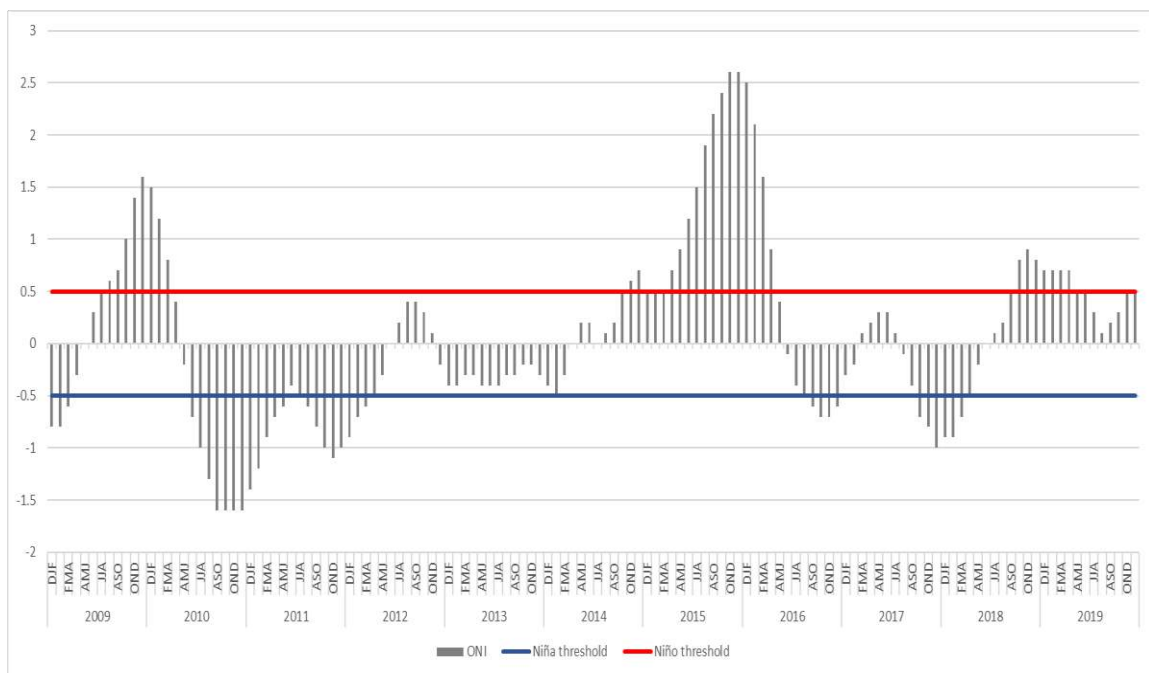


Fig. 60. Frecuencia e intensidad del fenómeno del niño entre los años 2009 y 2019.

4.7. Interacción de Passalidae con las variables ambientales

En el lag0 (Fig. 61) las variables de humedad del suelo y humedad ambiente correlacionan bastante bien y la humedad del suelo explica mejor la variabilidad en esta correlación, hacia las cuales se ven más cercanas las especies *P. leachi*, *P. tlascala* y *P. interstitialis* además de *V. platyrhinus* en una escala un poco más débil, mientras la temperatura mínima y la precipitación altamente correlacionadas, la temperatura máxima y la temperatura promedio igualmente correlacionadas, donde de estas cuatro variables la temperatura mínima explica mejor la variabilidad, explican la abundancia del resto de especies.

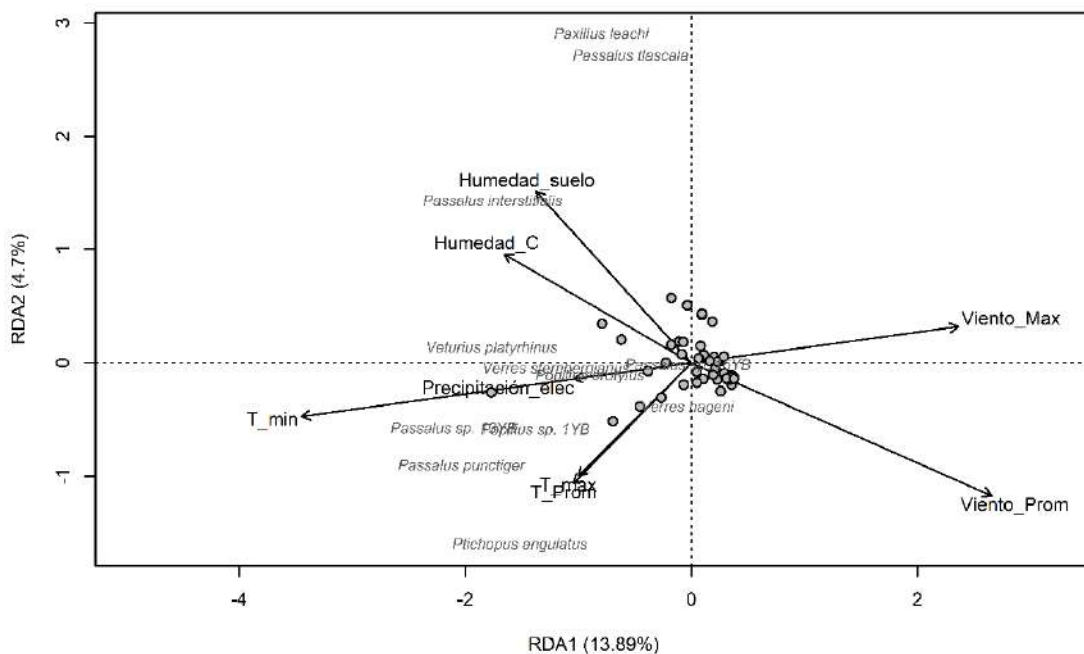


Fig. 61. RDA de las abundancias de las especies relacionadas con las variables ambientales en su lag0, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia de las especies por las variables ambientales.

El análisis del lag0 solo explica el 25.74% de las observaciones, de este los ejes de los RDA presentados en la Fig. 61 explican 18.59% de las observaciones de las especies, que representan un acumulado del 72.24% del análisis. De las variables ambientales la única que representa un valor significativo es la temperatura mínima (Prueba de permutaciones sobre los residuos g.l=1, $F=3.47$, $Pr>F= 0.003$), siendo esta el mejor predictor bajo las condiciones de este análisis.

Los valores ambientales agrupados en el lag1 (Fig. 62) representan un RDA el cual estos explican en un 23.99% la abundancia de pasálidos, la gráfica en la sumatoria de los ejes representa un 19.37% de las observaciones, siendo esto un 80.75% de la explicación del análisis.

De las variables ambientales la precipitación en el cuadrante superior izquierdo (Fig. 62) está fuertemente asociada con las especies *P. leachi*, *P. tlascala* y *P. interstitialis* y una ligera asociación con las especies *P. erotylus*, *P. sp15* y *V. hageni*. El cuadrante derecho contiene a la humedad del suelo y la humedad del aire, estos correlacionan con la precipitación. El cuadrante inferior izquierdo se correlación fuertemente la temperatura mínima, máxima y promedio, dentro de las cuales es más explicativa la temperatura mínima y en esta se asocian el resto de especies, de las cuales *P. angulatus* tiene una fuerte asociación con estas variables. Y el cuadrante inferior derecho está representado por las variables de velocidad del viento máxima y promedio, siendo esta ultima la que mejor explica este cuadrante, donde se asocian la mayor cantidad de colectas (puntos grises en Fig. 62) lo que vuelve a la variable de velocidad del

viento promedio como la única variable que da un valor significativo en este análisis (Prueba de permutaciones sobre los residuos $g.l=1$, $F=3.47$, $Pr>F= 0.003$) evidenciándose porque la mayoría de especies se encuentran en una orientación contraria al aumento de este.

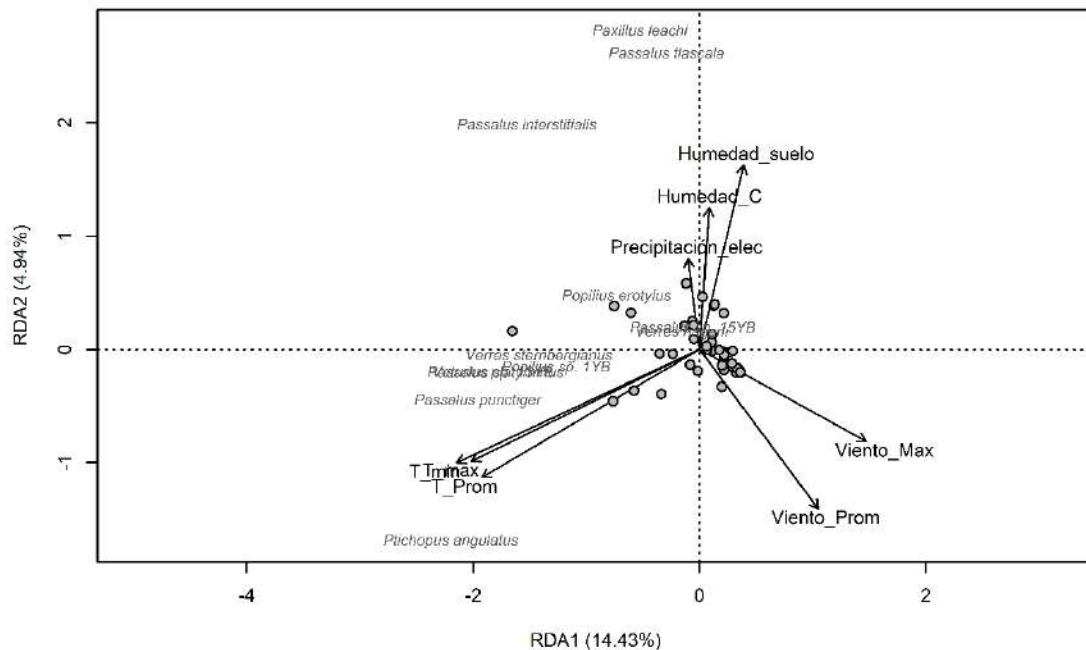


Fig. 62. RDA de las abundancias de las especies relacionadas con las variables ambientales en su lag1, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia de las especies por las variables ambientales.

El RDA de lag2 explica un 21.47% de las observaciones, siendo este el que menos porcentaje explica de los lag analizados, en este gráficamente (Fig. 63) se explica un 16.95% de las observaciones, lo que representa un 78.95% del análisis.

La tendencia de asociación de las variables ambientales es correlaciona en el cuadrante inferior derecho la variable que explica las observaciones es la velocidad del viento máxima, a la cual parece estar asociado de manera leve V.

hageni pero al cual parece influenciar de manera negativa a *P. leachi*, *P. interstitialis*, *P. tlascala*, *P. sp1*, *P. erotylus* y *P. sp15*, estas especies están asociadas débilmente a la humedad del suelo, en cuanto al cuadrante inferior izquierdo la temperatura mínima, máxima, promedio y la velocidad del viento promedio de las cuales la temperatura máxima es la que explica mejor las asociaciones del resto de las especies de pasálidos. En este análisis ninguno de los valores ambientales tuvo un valor significativo en la prueba de permutaciones de sus residuos, ninguno explica significativamente las observaciones.

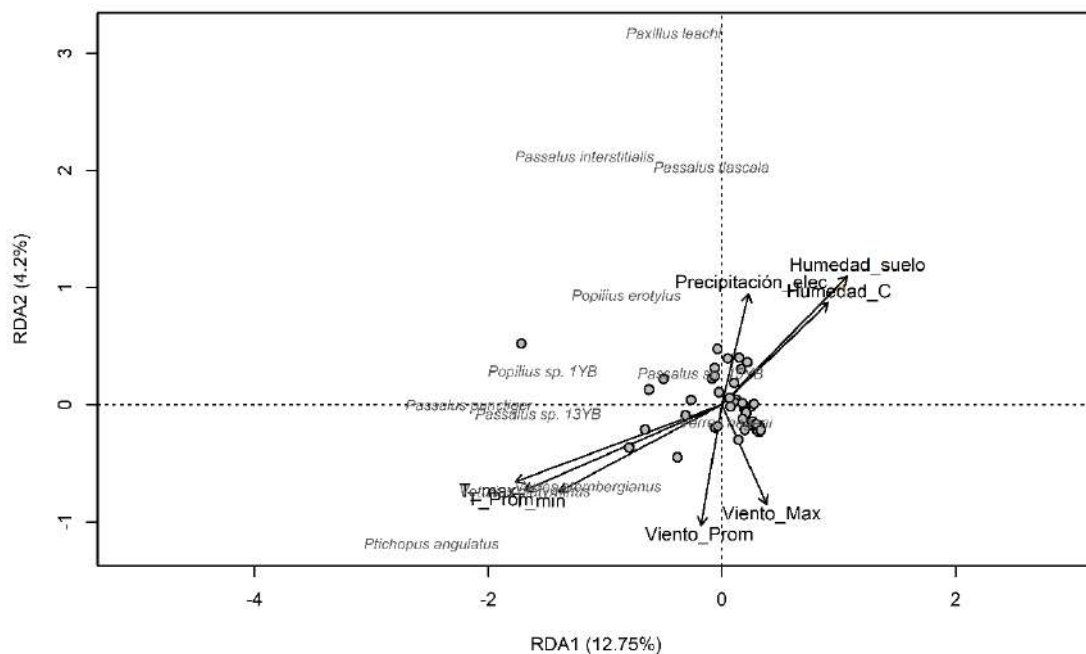


Fig. 63. RDA de las abundancias de las especies relacionadas con las variables ambientales en su lag2, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia de las especies por las variables ambientales.

La relación entre las variables ambientales en su lag0 explica las observaciones agrupadas en grupos funcionales en un 29.4%, en su

representación gráfica (Fig. 64) se observa un 26.08% de esta explicación, siendo un total del 88.71% del análisis.

El cuadrante superior derecho presenta una correlación entre las temperaturas mínima, promedio y máxima, donde la temperatura mínima explica mejor los grupos funcionales hormigueros, generalistas, *alboduramicola2* y *alboduramicola1* relacionados a este cuadrante, donde luego la temperatura mínima es la que mejor explica este análisis (prueba de permutaciones sobre los residuos $g.l=1$, $F=3.47$, $Pr>F= 0.003$).

El grupo funcional subcortícola está asociado al cuadrante explicado por las variables humedad del suelo, humedad del aire y precipitación, donde es explicado en mayor proporción por la humedad del suelo, este cuadrante es el contrario al explicado por la velocidad del viento promedio y máxima en mayor proporción por la primera, lo que indica que las observaciones de subcortícolas en el lag0 aparecen en condiciones donde en promedio a la velocidad del viento disminuye.

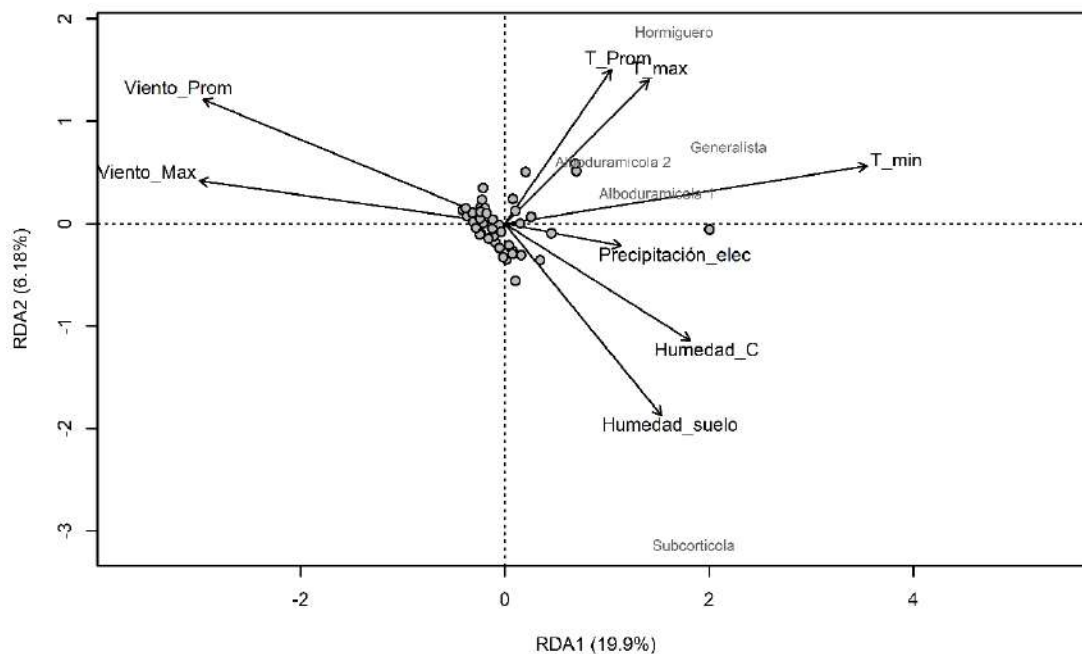


Fig. 64. RDA de las abundancias de los grupos funcionales relacionados con las variables ambientales en su lag0, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia los grupos funcionales por las variables ambientales.

El lag1 analizado por medio del RDA explica un 30.35% de la abundancia de los grupos funcionales por efecto de las variables ambientales del lag1, gráficamente (Fig. 65) el RDA1 y RDA2 representan un 28.97% de esa explicación y por ende un 95.46% del análisis.

Los grupos funcionales hormiguero, generalista, albiduramicola1 y albiduramicola2 están asociados al cuadrante superior izquierdo explicado por las temperaturas mínima, promedio y máxima, siendo esta ultima la que da una explicación en mayor magnitud de las tres variables (Fig. 65). Mientras el grupo funcional de los subcortícolas, está más asociado a la precipitación y asociado de manera negativa al viento promedio y viento máximo. La variable ambiental que

explica de manera significativa este análisis es la velocidad del viento promedio (prueba de permutaciones sobre los residuos g.l=1, $F=5.47$, $Pr>F= 0.001$).

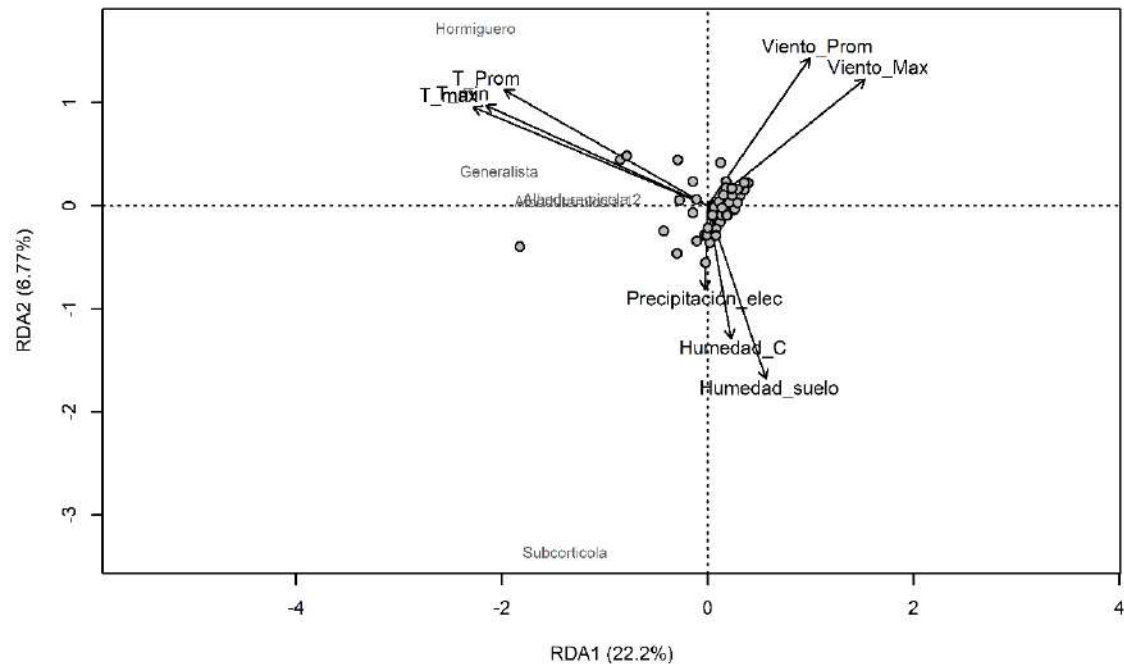


Fig. 65. RDA de las abundancias de los grupos funcionales relacionados con las variables ambientales en su lag1, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia los grupos funcionales por las variables ambientales.

El RDA está explicando el 30.04% de las observaciones por las variables ambientales del lag2, siendo este el mayor porcentaje explicado en relación al resto de lag analizados. Gráficamente (Fig. 66) se representa 27.19% de la explicación significando un 90.53% del análisis.

La relación de agrupación de variables se mantiene similar a la de los análisis anteriores (Fig. 64 y 65) el grupo de subcortícolas se mantiene en el cuadrante contrario a la velocidad del viento, y ligeramente asociado con la

precipitación y la humedad del suelo, mientras en el cuadrante asociado con las temperaturas donde la más explicativa es la temperatura máxima se encuentran los grupos funcionales de generalista, albuduramícola 2 y hormiguero. De las variables ambientales analizadas las que explican de manera significativa el análisis son la humedad ambiental (prueba de permutaciones sobre los residuos $g.l=1$, $F=3.15$, $Pr>F= 0.018$) y la velocidad del viento promedio (Prueba de permutaciones sobre los residuos $g.l=1$, $F=3.71$, $Pr>F= 0.014$).

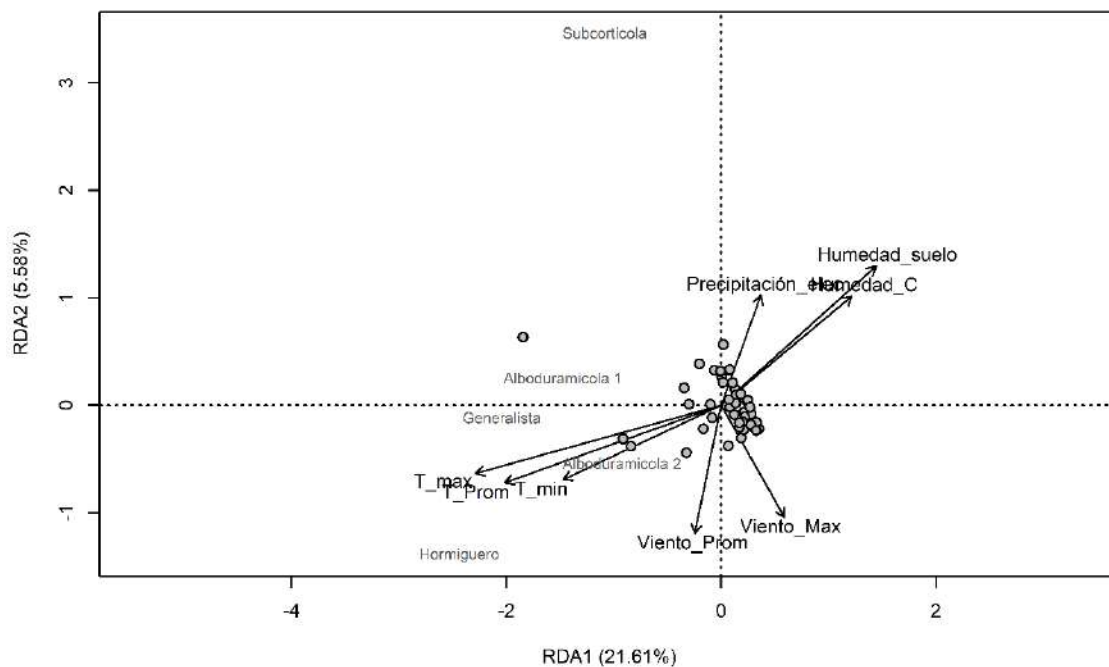


Fig. 66. RDA de las abundancias de los grupos funcionales relacionados con las variables ambientales en su lag2, porcentajes en los ejes representan al porcentaje explicado de la abundancia los grupos funcionales por las variables ambientales.

En general la familia Passalidae al correlacionar sus series de tiempo con las variables ambientales en el ordenamiento del lag0 obtienen una mejor

correlación las temperaturas promedio y máxima las cuales al aumentar de manera puntual disminuyen la abundancia de pasálidos, tres trimestres posteriores a una velocidad promedio alta los valores de abundancia de pasálidos tienden a aumentar. Sin embargo, la velocidad de viento máxima alta de dos trimestres anteriores tienen un efecto negativo en Passalidae, indicando de esta manera que el efecto del viento solo le favorece en un retraso temporal de tres trimestres. El lag1 mantiene la misma tendencia del lag0 solo presentando una mejor correlación con la humedad del suelo la que los valores altos en el trimestre anterior potencian la abundancia. El lag2 presenta una respuesta positiva a los aumentos en de abundancia por la precipitación acumulada trimestral de los valores puntuales, el mantener la respuesta a los tres lag analizados temperatura indica que los pasálidos no se dispersan en periodos de tiempo en que la temperatura del aire aumenta (Cuadro 8).

La abundancia en la dispersión del grupo funcional de subcortícolas responde negativamente a aumentos en temperatura en retrasos temporales de un trimestre y con la temperatura máxima puntual en el lag0, al igual que al aumento en la velocidad del viento en el retraso de un trimestre, mientras la dispersión aumenta con aumentos en la humedad del aire y del suelo en retrasos de dos trimestres. El lag1 mantiene tendencias similares, pero realza la adversidad de pasálidos dispersándose con el aumento de la velocidad del viento correlacionando de manera puntual con la temperatura máxima. Las tendencias del lag0 se mantienen relativamente en el lag2 agregando en este que los

aumentos acumulación trimestral de precipitación contribuyen posterior a un trimestre al aumento de dispersión de Passalidae (Cuadro 8).

El grupo funcional de generalistas presenta una relación con las variables ambientales similar a lo descrito en general para la familia Passalidae, exceptuando su relación con las temperaturas donde en el lag0 la tendencia más cerca es la de la temperatura mínima, donde altos valores de esta variable generan, dos trimestres después, aumentos en la dispersión de Passalidae, en el lag2 tampoco hay una relación de la temperatura promedio al igual que los datos de la familia, en lo que difieren mayormente es que en general la familia correlaciona sus valores con las temperaturas de manera negativa y con la precipitación en lag2 de manera positiva, en cambio con el grupo funcional generalista solo presenta esta interacción con la precipitación en el lag2 y con la temperatura promedio en el lag1 (Cuadro 8).

Los albiduramicola1 no tiene tendencias de correlación en retrasos temporales cercanos, en el lag0 los más cercanos son con la humedad del suelo y la humedad del aire, el aumento de ambas influencia a una disminución en la abundancia de dispersión de este grupo funcional, en un retraso de tres trimestres, Mientras que aumentos en la velocidad del viento promedio hacen que en tres trimestres posteriores la dispersión aumente, el lag1 mantiene las mismas relaciones, en cuanto al lag 2 desestima las correlaciones cercanas de las humedades y mantiene la misma correlación con la velocidad del viento promedio (Cuadro 8).

Por último, el grupo funcional alboduramicola2 este en el lag0 aumenta su dispersión con aumentos en la precipitación puntualmente y la disminuye con aumentos en las temperaturas promedio y máximas, también relevante su correlación las velocidades del viento donde al aumento en los valores de esta variable los alboduramicolas2 aumentan su dispersión tres trimestres posteriores. Tanto el lag1 como el lag2 mantiene la tendencia antes mencionada (Cuadro 8).

Al evaluar el ONI con la tendencia de la abundancia de la sumatoria de individuos de Passalidae los aumentos en la dispersión en los 11 y 12 trimestres posteriores a un ONI alto, mayormente son respuesta al aumento de individuos de la familia en segundo 2018 (Fig. 11) posterior a los eventos del fenómeno del niño de 2015 (Fig. 57), tendencia que fue observada de igual forma en los grupos funcionales de subcortícola, generalista y alboduramicola1, recalando la respuesta inmediata de subcortícola donde su tendencia disminuye un trimestre posterior al aumento del ONI, los alboduramicola2 no presentaron una tendencia al alza en 2018, y este grupo funcional tienden a disminuir cuatro y cinco trimestres posteriores al aumento del ONI (Cuadro 8).

Cuadro 8. Correlación cruzada de las series temporales de Passalidae y sus grupos funcionales con las variables ambientales en sus agrupaciones lag0, lag1, lag2. Los números representan los retrasos temporales trimestrales con correlación significativa y el signo entre paréntesis el sentido de la correlación.

Parámetro ambiental		Agrupación de especies				
Lag	Parámetro	Passalidae	Subcorticola	Generalista	Alboduramicola1	Alboduramicola2
0	Precipitación	3(-) 4(+)	11(-)	3(-) 8(+)	8(+)	0(+)
	Humedad	3(-)	2(+) 3(-)	3(-)	3(-)	3(-)
	Humedad del suelo	3(-)	2(+)	3(-)	3(-)	3(-)
	Temperatura mínima	2(+)	1(-)	2(+)	N. S.	6(+)
	Temperatura promedio	0(-)	1(-)	7(-) 9(+)	11(+)	0(-)
	Temperatura máxima	0(-)	0(-) 1(-)	8(-)	N. S.	0(-)
	Velocidad del viento promedio	3(+)	2(-)	3(+)	3(+)	3(+)
	Velocidad del viento máxima	2(-)	2(-)	2(-)	N. S.	3(+)
1	Precipitación	3(-) 4(+)	4(-)	0(+) 3(-)	3(-)	0(+) 3(-)
	Humedad	3(-)	3(-)	3(-)	3(-)	3(-)
	Humedad del suelo	1 (+) 3(-)	1 (+)	3(-)	7(-)	3(-)
	Temperatura mínima	10(+)	1(-)	10(+)	10(+)	N. S.
	Temperatura promedio	0(-)	1(-)	0(-)	10(+)	0(-)
	Temperatura máxima	0(-)	0(-) 1(-)	6(+)	10(+)	0(-)
	Velocidad del viento promedio	3(+)	2(-) 3(+)	3(+)	3(+)	3(+)
	Velocidad del viento máxima	3(+)	2(-)	3(+)	N. S.	0(-) 3(+)
2	Precipitación	0(+) 3(-)	1(+)	0(+) 3(-)	7(-)	0(+)
	Humedad	1 (+) 3(-)	2(+) 3(-)	1 (+) 3(-)	7(-)	3(-)
	Humedad del suelo	1 (-) 3(+)	1 (+)	5(+)	11(-)	N. S.
	Temperatura mínima	N. S.	11(+)	N. S.	N. S.	N. S.
	Temperatura promedio	0(-)	0(-) 1(-)	10(+)	10(+)	0(-)
	Temperatura máxima	3(+)	0(-) 1(-)	3(+)	6(+)	0(-)
	Velocidad del viento promedio	3(+)	3(+)	3(+)	3(+)	3(+)
	Velocidad del viento máxima	1(-) 3(+)	1(-)	1(-) 3(+)	9(-)	3(+)
ONI		11(+) 12(+)	1(-) 12(+)	11(+) 12(+)	11(+) 12(+)	4(-) 5(-)

V. DISCUSIÓN

5.1. Generalidades

Se han colectado e identificado 32 especies de pasálidos en IBC (Cuadro 6) lo que representa el 68.08% de las especies reportadas para Panamá (47 especies, Cuadro 1). De las especies colectadas 9 no han sido descritas y han sido diferenciadas por medio del barcoding del gen COI (Fig. 4). Del total de especies colectadas en IBC el 37.5% (12 especies) fueron atraídas a trampas de luz, obteniendo así el máximo de especies que esta trampa puede capturar (Fig.13) esto es debido al diseño de las trampas (Fig. 2) las cuales se encuentran suspendidas en el aire y son ideales para insectos voladores, sin embargo, el vuelo en Passalidae, en general, es bastante raro (Hunter y Jump, 1964; MacGown y MacGown, 1996), la mayoría de su dispersión es caminando (Jackson et al., 2009) algunas especies pierden la capacidad de vuelo debido a una fusión de sus elytra o modificaciones de reducción alar (Reyes Castillo, 1970), para obtener datos completos sobre todas las especies de IBC sería necesario combinar las colectas de trampas de luz con colectas manuales por medio de la destrucción de los troncos para colectar todos los especímenes disponibles (MacVean y Schuster, 1981). La abundancia de las colectas manuales de pasálidos realizadas en IBC representan un 0.05% (0.05) de la abundancia total, esto debido a que la colecta se realizó mediante la captura de individuos errantes, no se colectaron por medio de la búsqueda intensiva dentro de troncos en descomposición.

Los pasálidos desarrollan su ciclo de vida completo dentro de troncos en descomposición (Castillo y Reyes-Castillo, 2009) los adultos recién salidos de la pupa tardan alrededor de 8 a 10 semanas en esclerotizarse y en ese tiempo contribuye al cuidado de las larvas y pupas (Schuster, 1975), cuando se esclerotiza y alcanza su madurez sexual, este abandona el nido para formar nuevos grupos sociales (Reyes-Castillo y Halffter, 1984), las colectas realizadas por las trampas de luz en este estudio pueden interpretarse como la dispersión de estos adultos que alcanzan la madurez sexual (Bührnheim y Aguiar, 1995). Para salir de los sistemas de túneles se guían por un fototropismo positivo (Jump y Hunter, 1964) fuera del túnel además de la caminata, la movilización puede ser volando distancias cortas (Hunter y Jump, 1964; Schuster, 1975) la luz de las trampas puede estimular a las especies de pasálidos con capacidades de vuelo para ser colectados por el mecanismo de la trampa.

Las especies durante el muestreo presentaron un alto grado de recambio espacial (Fig. 21) esto debido a la movilidad de pasálidos, aunque estos tengan una dispersión mayormente caminando son capaces de recorrer largas distancias (Schuster, 1975), en el caso de *Odontotaenius disjunctus* (Illiger 1800) (no presente en este estudio) posee una distancia de colonización de 11.6 m (Jackson et al., 2009) en pastizales son capaces de tener un alcance máximo de 420 a 250 m desde el borde del bosque más cercano (Carvalho Mouzinho y Da Fonseca, 1998), aunque depende del tipo de hábitat ellos pueden modificar su patrón de dispersión, caminando menos cuando hay una mayor complejidad y explorando sus alrededores (Jackson, 2010), al evaluar la distancia que los pasálidos pueden

dispersarse, por los 10 años de muestreo y el que las trampas estén colocadas en un radio aproximado de un kilómetro, explicaría que las especies de este estudio se encuentran bien distribuidas espacialmente en la zona de muestreo.

5.2. Morfometría

En una vista general Passalidae es una familia caracterizada por la homogeneidad morfológica (Reyes Castillo, 1970; Johki y Kon, 1987; Lobo y Castillo, 1997) en este estudio las asociaciones de especies generados mediante los análisis de la los elytra en vista dorsal no corresponden a las relaciones de grupos funcionales, esto debido a que las modificaciones en la forma de los elytra parecen estar más ligadas a modificaciones de reducción de las alas metatorácicas (Reyes Castillo, 1970), algunas especies pertenecientes al género *Proculus* (no presente en este estudio), presentan una forma de las elytra oval correspondientes a la reducción alar (Schuster et al., 2003), esta posiblemente se da como resultado de una mayor eficacia como órgano estimulador, la reducción alar suele estar asociada en general con especies de altas altitudes (Reyes Castillo, 1970). Las especies que tienen una mayor variabilidad de la forma de los elytra son *P. sp13* y *P. sp15* esto posiblemente por un efecto de la reducción alar por el aislamiento insular (Boucher, 2005) no es posible llegar a una conclusión completa de esto sin realizar un análisis directo sobre las alas y sus modificaciones, y sin tener claridad sobre la distribución geográfica de estas especies.

La tendencia del plan corporal de Passalidae corresponde a que los organismos con hábitos subcortícolas tienen un cuerpo deprimido dorsalventralmente, mientras que los albiduramicolas un cuerpo subcilíndrico (Reyes-Castillo y Halffter, 1984; Castillo y Reyes-Castillo, 1997), esto es algo que se puede observar con facilidad en el análisis de la morfometría geométrica del cuerpo en vista lateral (Fig. 38, 39, 40 y 41) la mayor explicación de la varianza en este análisis viene del grado de compresión dorsoventral del cuerpo, lo que al relacionarlo con lo anteriormente descrito sobre la forma de los elytra y que estos no presentan mayores diferencias, hace suponer que los pasálidos con una expansión del cuerpo dorsoventralmente tienen una forma subcilíndrica. Esto es comprobado al realizar los análisis de las relaciones entre el grosor máximo y el ancho de los elytra (H/EW) (Fig. 45 y 46) el cual representa una aproximación de la configuración de la forma dorsoventral del cuerpo, y genera agrupaciones similares a las de la morfometría geométrica.

La morfometría geométrica del cuerpo en vista lateral fue el análisis el cual genero agrupaciones más congruentes con la literatura, debido a que las especies conocidas *P. leachi* y *P. interstitialis* subcortícola, *P. punctiger* generalista y *S. bicornis* albiduramícolas (Castillo, 1987) fueron segregadas en grupos funcionales diferentes, donde *P. interstitialis* y *P. leachi*, *P. tlascala* corresponde al grupo funcional de subcortícola coincidiendo con la literatura y añadiendo a la especie *P. tlascala*, el grupo compuesto por *S. bicornis*, *P. erotylus* y *Popilius sp 1* corresponde al grupo funcional de albiduramícolas por su relación directa con *S. bicornis*, grupo por *V. sterbergianus*, *V. platyrhinus* y *V. hageni*, igualmente

corresponden al grupo funcional de albuduramícolas, aunque en la literatura especies pertenecientes a los géneros *Verres* y *Veterius* si han sido identificados con una preferencia de hábitat albuduramícola (Castillo, 1987) no hay un registro con las especies que se incluyen dentro de este trabajo, la morfometría de este grupo está relacionado en mayor medida con el grupo asociado a *S. bicornis* que con el resto de los grupos. El grupo compuesto por *P. punctiger*, *P. sp15* y *P. sp 13* al grupo funcional de generalista, debido en primer lugar por la presencia de *P. punctiger* el que su preferencia ya es conocida como generalista (Castillo, 1987) el que el grupo pueda compartir características con los grupos de subcortícolas y albuduramícolas es observable en la Fig. 41 donde en los datos de las distancias de Procrustes están más asociados al grupo de subcortícola, mientras que al maximizar la varianza de la muestra con las distancias de Mahalanobis, están más asociados a los grupos de albuduramícolas.

El análisis de la morfometría lineal de las relaciones del grosor máximo del cuerpo con el ancho de las elytra generan un indicio de la segregación ecológica de la familia por su morfometría (Johki y Kon, 1987), mientras la vista lateral del cuerpo en análisis morfométricos ha demostrado que es un buen discriminante de la grupo funcional en Passalidae, describiendo claras diferencias entre la forma de los subcortícolas y los albuduramícolas (Fonseca, 2014; Moreno-Fonseca y Amat-García, 2016) en este estudio *S. bicornis* fue una especie fundamental para discernir en la correcta inferencia de la ecología mediante los análisis de morfometría lineal y morfometría geometría, esta especie la segunda más pequeñas de este estudio (Fig. 42) e identificada como parte del grupo funcional

de albiduramícolas (Castillo, 1987), la morfometría lineal tuvo la tendencia de agruparla con *P. leachi* del grupo funcional subcortícola (Castillo, 1987) y la especie más pequeña del estudio (Fig. 42), las agrupaciones se dieron tanto de manera directa (Fig. 43 y 44) como de manera indirecta (Fig. 45 y 46), esto debido a que la morfometría lineal no permite la remoción de los efectos de la escala/tamaño (Benítez y Püschel, 2014). Mientras que la morfometría geométrica elimina el efecto de la escala/tamaño por medio del análisis de Procrustes (Rohlf y Slice, 1990), donde a pesar que *P. leachi* y *S. bicornis* tienen un tamaño similar (representado por el tamaño de centroide en la Fig. 36) la forma de su cuerpo en vista lateral (representado por las distancias de procrustes en la Fig. 36) es totalmente diferente, todo esto hace que la morfometría geométrica otorgue una interpretación más precisa de la morfoecología del grupo.

El análisis de la vista dorsal de la forma del pronoto (Fig. 32, 33, 34 y 35) presenta agrupaciones que responden de forma parcial a la morfoecología de la familia descrita en párrafos anteriores, asociando los grupos funcionales de subcortícola y generalista y separándolos de los grupos de albiduramícola (Fig. 35) la forma del pronoto podría actuar como una medida indirecta de la superficie de fijación de músculos para las patas anteriores y la cabeza, la musculatura del cervix y de las patas anteriores está ligada de manera directa o indirecta al protórax (Snodgrass, 1993) Passalidae como carácter general de la familia posee un surco medio en el protórax (Reyes Castillo, 1970) cuando está presente concuerda con la presencia de una quilla mediana ventral que aumenta la superficie para inserción de los músculos de las patas (Crowson, 1981) esto es

importante porque al iniciar el proceso de fragmentación de la madera los pasálidos realizan de manera conjunta movimientos de la mandíbula, cabeza y patas anteriores (Jarman y Reyes-Castillo, 1985).

La superfamilia Scarabaeoidea tiene las patas anteriores con tibias anteriores dentadas (Arnett et al., 2002) en Passalidae, estas son importantes debido a que tienen una forma aplanada y ancha funcionando como una pala y usada en el proceso de elaboración de los sistemas de túneles, la forma de las tibias anteriores tiende a tener una amplia variación en las especies (Johki y Kon, 1987) en pasálidos neotropicales la forma de la tibia anterior está ligada al grupo funcional, teniendo los subcortícolas pocas dentaciones en la parte apical, donde la tibia tiene un mayor ancho, utilizadas como instrumento de presión para desplazar la corteza, en cuanto a los albiduramícolos poseen mayor número de dentaciones y un ancho uniforme en toda la tibia anterior, utilizado como instrumentos de agarre y fragmentación (Moreno-Fonseca y Amat-García, 2016), resulta posible que la forma y utilización de las patas anteriores concuerde la forma del protórax por modificaciones para una mejor inserción muscular, teniendo los subcortícolas un pronoto relativamente más cuadrangular que los albiduramícolos (Fig. 32).

5.3. Estacionalidad

Passalidae tiene una marcada estacionalidad en su dispersión (Fig. 50) donde la familia tiende a tener su máximo como mayo y con un segundo aumento estacional en noviembre, esta estacionalidad de Passalidae como comunidad ya

ha sido reportada anteriormente, variando sus picos poblacionales con el clima local de sus colectas (Bührnheim y Aguiar, 1995; Ueno et al., 2021) los datos de colecta de especies en muchos casos no son suficientes para describir patrones estacionales que se repitan todos los años, por lo tanto no es posible expresar su estacionalidad (Wolda, 1988).

Los grupos funcionales de Passalidae todos tuvieron sus máximas colectas en el mes de mayo (Fig. 49, 51, 52, 53 y 54), sin embargo, al analizar las series temporales de los grupos funcionales solamente el grupo de generalistas presento una autocorrelación resultante de un comportamiento estacional, mientras tanto, el grupo funcional de hormigueros no fue posible analizarlo mediante series de tiempo por su poca abundancia (10 individuos), la baja abundancia de cada grupo funcional hace que aunque estos tengan aparentemente una estacionalidad, no pueda explicarse la presencia de lo mismo por lo menos mediante las pruebas de autocorrelación y autocorrelación parcial.

El patrón estacional de las variables ambientales fue similar a lo descrito por Wolda, 1988 donde la temperatura tiende a variar poco en su unidad a lo largo del año, donde sus máximos se encuentran en época seca (enero a abril) y tiende a disminuir en época lluviosa (mayo a diciembre), mientras que la precipitación muestra una variación importante en sus valores al igual que variables asociadas a ello como la humedad y la humedad del suelo, todas tienden a aumentar en época lluviosa y disminuir en época seca.

5.4. Relación de abundancia de Passalidae con variables ambientales

La mayoría de especies, las cuales pertenecen al grupo funcional de generalistas, albiduramícola 1, albiduramícola 2, responden modificando su dispersión por los efectos de la temperatura (Fig. 61 a 66), al analizar las series de tiempo, los pasálidos responde de manera negativa a eventos inmediatos de aumento en los valores de temperatura, al igual que los pasálidos de Borneo los que indican que la temperatura es una señal esencial para la sincronía de las dinámicas de emergencia, aumentando la probabilidad de copula (Ueno et al., 2021).

La precipitación, humedad del aire y humedad del suelo están fuertemente relacionados (Fig. 61 a 66) pero de estos quien explica mejor la varianza es la humedad del suelo, el aumento de humedad genera un aumento en la velocidad del proceso de descomposición de los troncos (Castillo y Reyes-Castillo, 2009), al estar el suelo en contacto directo con el tronco la humedad del mismo le influencia directamente. A estas variables ambientales esta mayormente asociada los pasálidos del grupo funcional de subcortícola, de igual manera, correlacionan de manera positiva en un retraso temporal (cuadro 8), dado que en condiciones naturales el tronco inicia su descomposición desde el exterior por el aumento en la humedad y acción de hongos (Nicolotti et al., 2003; Økland et al., 1996) y subcortícola es el primer grupo funcional en colonizar un tronco (Castillo, 1987) explicando esto la respuesta de los subcortícolas a la humedad. El cambio climático es un fenómeno natural que recientemente ha aumentado en un corto periodo de tiempo de manera alarmante (Letcher, 2009) hay una clara influencia del ser humano en el sistema climático mundial, los fenómenos climáticos

extremos se vuelven más intensos y afectan negativamente a los sistemas naturales y humanos en todo el mundo (IPCC, 2022). Debido al cambio climático se prevé un aumento en precipitaciones intensas (Wang et al., 2021) los resultados de este estudio presumen que a corto plazo, el aumento en la precipitación conllevaría en general al aumento de la abundancia de la dispersión de la comunidad de Passalidae, sin embargo, a largo plazo tiende a afectar negativamente esta abundancia.

En los análisis de redundancia para los tres arreglos de las variables ambientales, tanto las especies de Passalidae como sus grupos funcionales tienen una relación negativa al viento (Fig. 61 a 66), en general, y de manera inmediata la abundancia de los insectos voladores tiende a disminuir con aumentos en la velocidad del viento (Moøller, 2013) Passalidae prefiriendo caminar como manera de locomoción (Jackson et al., 2009) posiblemente evite volar en eventos de dispersión donde haya altas velocidades de viento, al igual que en las aves volar bajo estas condiciones representaría un alto costo energético (Weimerskirch et al., 2000, 2012) debido a esto no sea colectado por los modelos utilizados en las trampas de luz en este estudio. Para saber si el viento pueda influir en la emergencia y dispersión de los pasálidos, se debe añadir como métodos de colecta trampas de caída, estas pueden colectar los individuos que caminantes (Jackson, 2010), aun así, es necesario tomar con cuidado la relación directa en estos análisis del viento con la dispersión de Passalidae, debido a que son datos tomados a una altura de 48m, además que la velocidad del viento se ve disminuida por la biomasa vegetal (Jeong y Lee, 2020).

La importancia de la velocidad del viento está en su correlación con la abundancia de Passalidae la cual es positiva mayormente posterior a 3 trimestres (Cuadro 8), esto se puede explicar debido a que el viento tiene la capacidad pueden botar ramas e incluso árboles, y estos después de caer inician su proceso de descomposición siendo un hábitat ideal para pasálidos, de esta manera genera un efecto positivo para su dispersión (Alencar et al., 2022). En IBC los eventos de velocidad del viento máxima van desde los 24 a los 55 km/h (Fig. 57 y 58) las que son consideradas como vientos fuertes y casi un vendaval, estos pueden generar movimientos desde las ramas pequeñas hasta arboles completos (Cullen, 2002) ramas y arboles viejos o débiles podrían caerse por ello.

La correlación positiva de retrasos temporales lejanos (3 años) entre el fenómeno de El Niño y la abundancia de Passalidae y sus grupos funcionales (Cuadro 8) está fuertemente influenciada por El Niño de 2015 a 2016 (Fig. 60), el cual fue clasificado como un evento fuerte por la comunidad internacional y caracterizado por una fuerte sequía (Rodríguez-Morata et al., 2019), representada por una disminución en la precipitación en el 2015 (Fig. 56) por lo tanto, esta correlación podría estar indicando cuanto tiempo la dispersión de Passalidae se normalizo posterior a este evento, expresándose como un aumento abrupto en el número de colectas en el segundo trimestre del año 2018 (Fig. 14, 50, 51, 52 y 53). Debido al calentamiento global se proyecta que el fenómeno El Niño aumentara su frecuencia de aparición (Yeh et al., 2009) y también sus efectos se verán aumentados (Cai et al., 2017) los datos de este estudio sugieren que la comunidad de Passalidae presenta una regeneración poblacional posterior a tres

años de un evento fuerte de El Niño, por lo tanto, el aumento de eventos fuertes conllevará a una disminución en la abundancia.

La abundancia del grupo funcional de subcortícola se ve afectada forma casi inmediata (un retraso temporal) a este fenómeno, aumentando cuando el valor de ONI es bajo (fenómeno de La Niña) y disminuyendo cuando el valor de ONI es alto, misma tendencia presentada por el grupo trófico de albiduramícola 2 pero en un mayor retraso temporal (4 y 5), esto es debido a que los subcortícolas, al igual que en lo explicado con la humedad, al estar en la parte más externa del tronco son más sensibles a los cambios ambientales que los albiduramícolas que está en la parte más interna (Ueno et al., 2021).

Dicho todo lo anterior, la evaluación de los grupos funcionales de pasálidos con las variables ambientales confirman la hipótesis de esta investigación, donde la diferencia patrones de estacionalidad de la dispersión en los grupos funcionales de Passalidae se puede explicar por las diferentes relaciones a distintas variables ambientales.

VI. CONCLUSIONES

- La morfometría geométrica es una herramienta efectiva para la identificación de grupos funcionales de Passalidae, por la compresión dorsoventral de su cuerpo.
- La comunidad de Passalidae presenta una estacionalidad marcada donde la mayor concentración de abundancia se registra en el mes de mayo a inicio de época lluviosa.
- Los grupos funcionales de Passalidae poseen diferencias en su comportamiento de dispersión estacional.
- La humedad del suelo es un buen descriptor como señal del inicio de la dispersión de Passalidae
- El fenómeno de El Niño tiende a afectar negativamente la abundancia en la dispersión de Passalidae.

VII. RECOMENDACIONES

- Combinar las colectas de trampas de luz de pasálidos con colectas utilizando otras metodologías, como trampas de caída para incrementar los datos de dispersión y colecta manual para conocer la diversidad completa de la Isla.
- Realización de análisis enfocados a la predicción de la abundancia de grupos funcionales incluyendo de mayor manera el efecto de los parámetros ambientales para obtener una mejor relación con ellas.

VIII. BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ADAMS, D. C., y COLLYER, M. L. 2015. Permutation tests for phylogenetic comparative analyses of high-dimensional shape data: What you shuffle matters. *Evolution*, 69(3), 823–829. <https://doi.org/10.1111/evo.12596>
- ADAMS, D. C., ROHLF, F. J., y SLICE, D. E. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution.' *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5–16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- ALENCAR, J. B. R., DA FONSECA, C. R. V., MARRA, D. M., y BACCARO, F. B. 2022. Windthrows promote higher diversity of saproxylic beetles (Coleoptera: Passalidae) in a Central Amazon Forest. *Insect Conservation and Diversity*, 15(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/icad.12523>
- ARNETT, R. H., THOMAS, M. C., SKELLEY, P. E., y FRANK, J. H. 2002. American Beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420041231>
- BASSET, Y., HAMMOND, P. M., BARRIOS, H., HOLLOWAY, J. D., y MILLER, S. E. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In Y. Basset, V. Novotny, S. Miller, y R. Kitching (Eds.), *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* (p. 474). Cambridge University Press, Cambridge.
- BENÍTEZ, H. A., y PÜSCHEL, T. A. 2014. Modelando la varianza de la forma: Morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *International Journal of Morphology*, 32(3), 998–1008. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022014000300041>
- BENÍTEZ, H. A., PÜSCHEL, T., LEMIC, D., ČAČIJA, M., KOZINA, A., y BAŽOK, R. 2014. Ecomorphological variation of the wireworm cephalic capsule: Studying the interaction of environment and geometric shape. *PLoS ONE*, 9(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102059>
- BJERKNES, J. 1969. Atmospheric Teleconnections from the Equatorial Pacific. *Monthly Weather Review*, 97(3), 163–172. [http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0493\(1969\)097%3C0163:ATFTEP%3E2.3.CO;2](http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0493(1969)097%3C0163:ATFTEP%3E2.3.CO;2)
- BOCARD, D., FRANCOIS, G., y LEGENDER, P. 2011. Numerical ecology with R. Springer New York Dordrecht London Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- BOUCHER, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea): Les taxons du groupe famille La tribu néotropical des Proculini et son complexe Veturius. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 41(3–4), 239–604. <https://doi.org/10.1080/00379271.2005.10697444>

- BOX, G. E. P., JENKINS, G. M., REINSEL, G. C., y LJUNG, G. M. 2016. Time Series Analysis: Forecasting and Control (Fifth edit).
- BÜHRNHEIM, P. F., y AGUIAR, N. O. 1995. Atividade de voo de uma comunidade de passalideos (Coleoptera: Passalidae) no alto rio Urubu, Amazonas, Brasil. *Acta Zoológica Mexicana* (N.S.), 65, 55–73.
- CAI, C., TIHELKA, E., GIACOMELLI, M., LAWRENCE, J. F., ŚLIPÍŃSKI, A., KUNDRATA, R., YAMAMOTO, S., THAYER, M. K., NEWTON, A. F., LESCHEN, R. A. B., GIMMEL, M. L., LÜ, L., ENGEL, M. S., BOUCHARD, P., HUANG, D., PISANI, D., y DONOGHUE, P. C. J. 2022. Integrated phylogenomics and fossil data illuminate the evolution of beetles. *Royal Society Open Science*, 9(3). <https://doi.org/10.1098/rsos.211771>
- CAI, W., WANG, G., SANTOSO, A., LIN, X., & WU, L. 2017. Definition of Extreme El Niño and Its Impact on Projected Increase in Extreme El Niño Frequency. *Geophysical Research Letters*, 44(21), 11,184–11,190. <https://doi.org/10.1002/2017GL075635>
- CARVALHO MOUZINHO, J. R., y DA FONSECA, C. R. V. 1998. Contribuição ao estudo da passalidofauna (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae) em uma área de terra firme da Amazônia central. *Acta Zoológica Mexicana* (n.S.), 73, 19–44. <https://doi.org/10.21829/azm.1998.73731725>
- CASTILLO, M. L. 1987. Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el Bosque Tropical Perennifolio de la Región de “Los Tuxlas”, Veracruz. Universidad Nacional Autónoma de México.
- CASTILLO, M. L., y REYES-CASTILLO, P. 1997. Passalidae. En E. González Soriano, R. Dirzo, y R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de los Tuxtlas* (pp. 293–298). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, IBUNAM, Instituto de Ecología, UNAM.
- CASTILLO, M. L., y REYES-CASTILLO, P. 2009. Passalidae, Insects which live in decaying logs. En K. Del Claro, P. S. Oliveira, V. Rico-Gray, A. Ramirez, A. A. Almeida Barbosa, A. Bonet, F. R. Scarano, F. L. Consoli, F. J. Morales Garzon, J. N. Nakajima, J. A. Costello, M. V. Sampaio, M. Quesada, M. R. Morris, M. Palacios Rios, N. Ramirez, O. Marcal Junior, R. H. Ferraz Macedo, R. J. Marquis, ... S. C. Rodriguez (Eds.), *International Commission on Tropical Biology and Conservation Management: Vol. VII* (pp. 112–133). UNESCO, Eolss Publishers.
- COLLYER, M. L., SEKORA, D. J., y ADAMS, D. C. 2015. A method for analysis of phenotypic change for phenotypes described by high-dimensional data. *Heredity*, 115(4), 357–365. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.75>
- CROWSON, R. A. 1981. *The Biology of the Coleoptera* (Vol. 11, Issue 4). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/0304-4017\(82\)90107-8](https://doi.org/10.1016/0304-4017(82)90107-8)
- CULLEN, S. 2002. Trees and Wind: Wind Scales and Speeds. *Arboriculture y Urban Forestry*, 28(5), 237–242. <https://doi.org/10.48044/jauf.2002.036>

- DE VRIES, P. J., MURRAY, D., y LANDE, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 342–364.
- DELINGER, D. L. 1980. Seasonal and Annual Variation of Insect Abundance in the Nairobi National Park, Kenya. *Biotropica*, 12, 100–1006.
- DIODATO, L., y FUSTER, A. 2016. Composición del ensamble de insectos del dosel de bosques subtropicales secos del Chaco semiárido, Argentina. *Caldasia*, 38(1), 14.
- DUEÑAS, A., JIMÉNEZ-UZCÁTEGUI, G., y BOSKER, T. 2021. The effects of climate change on wildlife biodiversity of the galapagos islands. *Climate Change Ecology*, 2(February), 100026. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2021.100026>
- ERWIN, T. L., y SCOTT, J. C. 1980. Seasonal and size patterns, trophic structure, and Richness of Coleoptera in the Tropical Arboreal Ecosystem: The Fauna of the Tree in the Canal Zone of Panama. *The Coleopterists Bulletin*, 34(3), 305–322.
- FOLEY, J. A., BOTTA, A., COE, M. T., y COSTA, M. H. 2002. El Niño-southern oscillation and the climate, ecosystems and rivers of Amazonia. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 79-1-79–20. <https://doi.org/10.1029/2002gb001872>
- FONSECA, C. J. M. 2014. Caracterización y aporte funcional de gremios de escarabajos saproxilófagos coleoptera: passalidae) en robledales del parque regional municipal Robledales De Tipacoque (PMRT)- Boyacá, Colombia. 189. <http://www.bdigital.unal.edu.co/39478/>
- GALINDO-CARDONA, A., GIRAY, T., SABAT, A. M., y REYES-CASTILLO, P. 2007. Bess Beetle (Coleoptera: Passalidae): Substrate Availability, Dispersal, and Distribution in a Subtropical Wet Forest. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(5), 711–720. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[711:bbcpsa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[711:bbcpsa]2.0.co;2)
- GILLOGLY, A. R. 2005. Review of the Genus *Popilius* and preliminary phylogeny of Passalidae (Coleoptera). Texas A&M University.
- GOSWAMI, A., y POLLY, P. D. 2010. Methods for Studying Morphological Integration and Modularity. *The Paleontological Society Papers*, 16(October), 213–243. <https://doi.org/10.1017/s1089332600001881>
- GRIMBACHER, P., y STORK, N. 2009. Seasonality of a Diverse Beetle Assemblage Inhabiting Lowland Tropical Rain Forest in Australia. *Biotropica*, 41(3), 328–337.
- HENDRICHS, J., y REYES-CASTILLO, P. 1963. Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. *Ciencia, México*, 22(4), 101–104.
- HUNTER, P. E., y JUMP, B. J. 1964. Flight in the horned passalus beetle, *Popilius disjunctus* (Illiger). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 66:260., 66, 260.

- IPCC. 2022. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, V. Löschke, V. Möller, A. Okem, & B. Rama (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>. Front
- JACKSON, H. B. 2010. Connections Between Individual Dispersal Behavior and the Multi-Scale Distribution of a Saproxylic Beetle Connections Between Individual Dispersal Behavior and the Multi-Scale Distribution (Issue April) [Louisiana State University]. https://digitalcommons.lsu.edu/gradschool_dissertations/92
- JACKSON, H. B., BAUM, K. A., ROBERT, T., y CRONIN, J. T. 2009. Habitat-specific movement and edge-mediated behavior of the saproxylic insect *odontotaenius disjunctus* (coleoptera: Passalidae). *Environmental Entomology*, 38(5), 1411–1422. <https://doi.org/10.1603/022.038.0509>
- JARMAN, M., y REYES-CASTILLO, P. 1985. Mandibular force of adult and larval Passalidae in family groups. *Acta Zoológica Mexicana* (n.S.), 12, 13–22.
- JEONG, S. H., y LEE, S. H. 2020. Effects of windbreak Forest according to tree species and planting methods based on wind tunnel experiments. *Forest Science and Technology*, 16(4), 188–194. <https://doi.org/10.1080/21580103.2020.1823896>
- JIMÉNEZ-FERBANS, L., y AMAT-GARCÍA, G. 2009. Sinopsis de los Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) del Caribe Colombiano. *Caldasia*, 31(1), 155–173. <https://doi.org/10.2307/23642133>
- JOHKI, Y., y KON, M. 1987. Morpho-ecological analysis on the relationship between habitat and body shape in adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., (Biol.)*, 12, 119–128. <http://ci.nii.ac.jp/naid/10025745852/en/>
- JUMP, B. J., y HUNTER, P. E. 1964. Observations on Response and Orientation to Light by the Passalus Beetle, *Popilius disjunctus*1. *Annals of the Entomological Society of America*, 57(6), 792–793. <https://doi.org/10.1093/aesa/57.6.792>
- KASPARI, M., CLAY, N. A., LUCAS, J., PYANOVIK, S., y KAY, A. 2014. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology*, 1–11. <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>
- KENDALL, M., y STUART, A. 1983. *Advanced Theory of Statistics*, Vol. 3 (4th ed.). Griffin.
- KISHIMOTO-YAMADA, K., y ITIOKA, T. 2015. How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*, 18(4), 407–419. <https://doi.org/10.1111/ens.12134>
- KITCHING, R. L., LI, D., y STORK, N. E. 2001. Assessing biodiversity “sampling packages”: How similar are arthropod assemblages in different tropical

- rainforests? *Biodiversity and Conservation*, 10(5), 793–813. <https://doi.org/10.1023/A:1016627220773>
- KLINGENBERG, C. P. 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353–357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- KREBS, C. J. 1998. *Ecological Metodology*. Benjamin Cummings.
- LEGENDER, P., OKSANEN, J., y TER BRAAK, C. J. F. 2011. Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 269–277. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00078.x>
- LEIGH, E. G. J. 1999. *Tropical Forest Ecology: A View from Barro Colorado Island*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.2307/177121>
- LETCHER, T. M. 2009. *Climate Change Observed Impacts on Planet Earth* (First edit). Elsevier.
- LOBO, J., y CASTILLO, M. L. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae (Coleoptera). *Coleopterists Bulletin*, 51(2), 147–153.
- LUCAS, M., FORERO, D., Y BASSET, Y. 2016. Diversity and recent population trends of assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae) on Barro Colorado Island, Panama. *Insect Conservation and Diversity*, 9(6), 546–558. <https://doi.org/10.1111/icad.12191>
- LUEDERWALDT, H. 1931. *Monographia dos Passalideos do Brasil*. *Revista Do Museu Paulista*, XVII(1), 1–268.
- MACGOWN, J., y MACGOWN, M. 1996. Observation of a nuptial flight of the horned passalus beetle, *Odontotaenius disjunctus* (Illiger) (Coleoptera: Passalidae). *Coleopterists Bulletin*, 50(3), 201–203.
- MACVEAN, C., y SCHUSTER, J. C. 1981. Altitudinal Distribution of Passalid Beetles (Coleoptera, Passalidae) and Pleistocene Dispersal on the Volcanic Chain of Northern Central America. *Biotropica*, 13(1), 29. <https://doi.org/10.2307/2387868>
- MARSHALL, C. J. 2000. The taxonomy, phylogeny and biogeography of neotropical genus *Verres* Kaup (Coleoptera: Passalidae, Proculini). Cornell University.
- MOØLLER, A. P. 2013. Long-term trends in wind speed, insect abundance and ecology of an insectivorous bird. *Ecosphere*, 4(1), 1–11. <https://doi.org/10.1890/ES12-00310.1>
- MORENO-FONSECA, C. J., y AMAT-GARCÍA, G. D. 2016. Morfoecología de gremios en escarabajos (Coleoptera: Passalidae) en un gradiente altitudinal en robledales de la Cordillera Oriental, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 289–303. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i1.18561>

- MORENO, C. E., VERDÚ, J. R., y ARITA, H. T. 2007. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades. *Escarabajos, Diversidad y Conservación Biológica*, January, 179–192.
- NICOLOTTI, G., SOCCO, L. V., MARTINIS, R., GODIO, A., y SAMBUELLI, L. 2003. Application and comparison of three tomographic techniques for detection decay in trees. *Journal of Arboriculture*, 29(2), 66–78. <https://doi.org/10.48044/jauf.2003.009>
- NOVOTNY, V., y WEIBLEN, G. 2005. From communities to continents: Beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 463–475.
- ØDEGAARD, F. 2006. Host specificity, alpha- and beta-diversity of phytophagous beetles in two tropical forests in Panama. *Biodiversity and Conservation*, 15(1), 83–105. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-3106-5>
- ØKLAND, B., BAKKE, A., HÅGVAR, S., y KVAMME, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation*, 5(1), 75–100. <https://doi.org/10.1007/bf00056293>
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LENGENDRE, P., MCGLINN, D., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., H. STEVENS, M. H., SZOECS, E., y WAGNER, H. 2019. *vegan: Community Ecology Package (R package version 2.5-6)*. <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- ONORE, G., REYES-CASTILLO, P., y ZUNINO, M. 2003. Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del Conocimiento. *Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa*, 3, 86.
- PATON, S. 2019. *Monthly Summary_BCI*, horizontal. Smithsonian Tropical Research Institute. <https://doi.org/https://doi.org/10.25573/data.10059455.v26>
- PECK, S. 2006. The beetle fauna of Dominica, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera): diversity and distribution. *Insecta Mundi: A Journal of World Insect Systematics*, 20(3–4), 165–209.
- PECK, S. B. 2005. A checklist of the beetles of Cuba with data on distributions and bionomics (Insecta: Coleoptera). *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*, 18, 1–241. <http://search.proquest.com.ezproxy1.lib.asu.edu/zoologicalrecord/docview/13230704/1410406A499786AF4A1/2?accountid=4485>
- PHILANDER, S. G. 1990. *El Niño, La Niña, and the Southern Oscillation*. Academic Press.
- PRICE, P. W., DENNO, R. F., EUBANKS, M. D., FINKE, D. L., y KAPLAN, I. 2011. *Insect Ecology*. In *Insect Ecology*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511975387>

- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2021. QGIS Geographic Information System (3.16.7). Open Source Geospatial Foundation Project.
- R CORE TEAM. 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- RATCLIFFE, B. C. 2002. A checklist of the Scarabaeoidea (Coleoptera) of Panama. *Zootaxa*, 32(1), 1. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.32.1.1>
- RATNASINGHAM, S., y HEBERT, P. D. N. 2007. The Barcode of Life Data System BOLD. *Molecular Ecology Notes*, 7, 355–364. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01678.x>
- REYES-CASTILLO, P. 1973. Passalidae de la Guayana Francesa (Coleoptera, Lamellicornia). *BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*, 3(197), 1541–1489.
- REYES-CASTILLO, P. 2000. Coleoptera Passalidae De México. En F. Martín-Piera, J. J. Morrone, y A. Melic (Eds.), *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000* (Vol. 1, pp. 171–182). Monografías Tercer Milenio.
- REYES-CASTILLO, P. 2004. La tribu Passalini (Coleoptera: Passalidae, Passalinae) en Mexico. Universidad Autónoma Metropolitana.
- REYES-CASTILLO, P., y AMAT-GARCÍA, G. 2003. Passalidae (Coleoptera) de Colombia. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, 3(30), 35–50.
- REYES-CASTILLO, P., Y CASTILLO, C. 1992. Bess Beetles of Panama (Coleoptera: Lamellicornia : Passalidae). En D. Quintero y A. Aiello (Eds.), *Insects of Panama and Mesoamerica* (pp. 356–371). Oxford University Press.
- REYES-CASTILLO, P., y HALFFTER, G. 1984. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). In *Folia entomologica mexicana* (Issue 61, pp. 49–72).
- REYES CASTILLO, P. 1970. Coleoptera, Passalidae: Morfología y división en grandes grupos: géneros americanos. In *Folia Entomol. Mex.* (Vols. 20–22, pp. 1–240).
- RIBERA, I., y FOSTER, G. 1997. El uso de artrópodos como indicadores biológicos. *Bol. S.E.A.*, 20, 265–276.
- RODRÍGUEZ-MORATA, C., DÍAZ, H. F., BALLESTEROS-CANOVAS, J. A., ROHRER, M., y STOFFEL, M. 2019. The anomalous 2017 coastal El Niño event in Peru. *Climate Dynamics*, 52(9–10), 5605–5622. <https://doi.org/10.1007/s00382-018-4466-y>
- ROHLF, F. J. 2017. tps Utility program (1.74). Ecology y Evolution and Anthoropology, Stony Brook University.

- ROHLF, F. J., y SLICE, D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1), 40–59. <https://doi.org/10.2307/2992207>
- ROLHF, F. J. 2017. tpsDig2 (2.30). Ecology y Evolution and Anthoropology, Stony Brook University.
- SAITOU, N., y NEI, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4(4), 406–425. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>
- SCHMIDT, B. C., y ROLAND, J. 2006. Moth Diversity in a Fragmented Habitat: Importance of Functional Groups and Landscape Scale in the Boreal Forest. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(6), 1110–1120. [https://doi.org/https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[1110:MDIAFH\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[1110:MDIAFH]2.0.CO;2)
- SCHUSTER, J. 1983. The Passalidae of the Galapagos Islands. *The Coleopterists' Bulletin*, 37(4), 299–301. <http://www.jstor.org/stable/10.2307/4008247> <http://www.jstor.org/stable/10.2307/4008246>
- SCHUSTER, J. C., CANO, E. B., y REYES-CASTILLO, P. 2003. Proculus, giant latin American passalids: revision, Phylogeny and Biogeography. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*, 90, 281–306.
- SCHUSTER, J.C. 1975. Comparative behavior, Behavior, Comparative Of, Ecology of New World Passalidae (Coleoptera). University of Florida.
- SCHUSTER, J. C. 1991a. Heliscus and Verres (Coleoptera: Passalidae): New Species Records from Guatemala and Panama. *The Florida Entomologist*, 74(3), 475. <https://doi.org/10.2307/3494846>
- SCHUSTER, J. C. 1991b. Petrejoides (Col: Passalidae): Four New Species from Mesoamerica and Mexico with a Key to the Genus. *The Florida Entomologist*, 74(3), 422. <https://doi.org/10.2307/3494836>
- SCHUSTER, J. C., CANO, E. B., y CARDONA, C. 2000. Un metodo 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.
- SHUMWAY, R. H., y STOFFER, D. S. 2006. Time Series Analysis and Its Applications with R Examples (2nd ed.). Springer.
- SNODGRASS, R. E. 1993. Principles of Insect Morphology. Cornell University Press.
- TORO IBACACHE, M. V., SOTO, G. M., y GALDAMES, I. S. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977–990.

- UENO, H., ARAYA, K., MELENG, P., KALIANG, C. H., SAKAI, S., KISHIMOTO-YAMADA, K., KON, M., ITIOKA, T., y SATAKE, A. 2021. Six-year population dynamics of seven passalid species in a humid tropical rainforest in Borneo. *Entomological Science*, 24(4), 399–409. <https://doi.org/10.1111/ens.12490>
- UPEGUI VÉLEZ, C. A. 2008. Sinopsis del Género *Passalus* Fabricius, 1792 en Venezuela (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae). Universidad Central de Venezuela.
- VILLEGAS-GUZMÁN, G. A., REYES-CASTILLO, P., y PÉREZ, T. M. 2011. New species of *Klinckowstroemia* Baker y Wharton, 1952 (Acari: *Klinckowstroemiidae*), associated with passalid beetles from Mexico and Panama. *Zootaxa*, 36(2747), 19–36.
- WANG, B., BIASUTTI, M., BYRNE, M. P., CASTRO, C., CHANG, C. P., COOK, K., FU, R., GRIMM, A. M., HA, K. J., HENDON, H., KITO, A., KRISHNAN, R., LEE, J. Y., LI, J., LIU, J., MOISE, A., PASCALE, S., ROXY, M. K., SETH, A., ... ZHOU, T. 2021. Monsoons climate change assessment. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 102(1), E1–E19. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-19-0335.1>
- WEIMERSKIRCH, H., GUIONNET, T., MARTIN, J., SHAFFER, S. A., y COSTA, D. P. 2000. Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1455), 1869–1874. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1223>
- WEIMERSKIRCH, H., LOUZAO, M., DE GRISSAC, S., y DELORD, K. 2012. Changes in wind pattern alter albatross distribution and life-history traits. *Science*, 335(6065), 211–214. <https://doi.org/10.1126/science.1210270>
- WINDSOR, D. M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panamá. Smithsonian Institution Press, 29, 1–145. <https://doi.org/10.5479/si.00810274.29.1>
- WOLDA, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47, 369–381.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 1–18.
- WOLDA, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia*, 89(1), 47–52. <https://doi.org/10.1007/BF00319014>
- YEH, S. W., KUG, J. S., DEWITTE, B., KWON, M. H., KIRTMAN, B. P., & JIN, F. F. 2009. El Niño in a changing climate. *Nature*, 461(7263), 511–514. <https://doi.org/10.1038/nature08316>
- ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., y SHEETS, H. D. 2012. Geometric Morphometrics for Biologists: a primer (Second Edi). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/C2010-0-66209-2>

- ZELDITCH, M., SWIDERSKI, D., SHEETS, H., y FINK, W. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists. In Geometric Morphometrics for Biologists (1st ed.). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-778460-1.X5000-5>
- ZHANG, S. Q., CHE, L. H., LI, Y., DAN, L., PANG, H., ŚLIPÍŃSKI, A., y ZHANG, P. 2018. Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02644-4>

IX. ANEXOS

Anexo 1. Codificación de Passalidae de la Isla Barro Colorado

Código	Especie
pa13	<i>Passalus</i> sp. 13YB near <i>punctiger</i>
pa15	<i>Passalus</i> sp. 15YB
pain	<i>Passalus interstitialis</i> Eschscholtz, 1829
papu	<i>Passalus punctiger</i> Lepeletier y Serville, 1825
patl	<i>Passalus tlascala</i>
poer	<i>Popilius erotylus</i> Reyes-Castillo and Castillo, 1992
pos1	<i>Popilius</i> sp. 1YB
pxle	<i>Paxillus leachi</i> Mac Leay, 1819
spbi	<i>Spurius bicornis</i> (Truqui, 1857)
veha	<i>Verres hageni</i> Kaup 1871
vepl	<i>Veterius platyrhinus</i> Boucher, 2005
vest	<i>Verres sternbergianus</i> (Zang 1905)

Anexo 2. Valor p para pruebas de permutación (10000 rondas de permutaciones) para las distancias entre grupos de las elytra en vista dorsal A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1.

A) Mahalanobis											
	pa13	pa15	pain	papu	patl	poer	pos1	pxle	spbi	veha	vepl
pa15	0.0028										
pain	0.0002	0.334									
papu	<.0001	0.082	0.0039								
patl	<.0001	0.0002	<.0001	0.0043							
poer	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001						
pos1	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0012					
pxle	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001				
spbi	<.0001	0.0007	0.0001	0.0328	0.0026	0.0003	0.0001	0.0393			
veha	<.0001	0.0017	<.0001	0.0007	<.0001	<.0001	0.0017	<.0001	<.0001		
vepl	<.0001	0.0003	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	0.0042	
vest	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0002	<.0001	0.0002	0.0181	0.0001
B) Procrustes											
	pa13	pa15	pain	papu	patl	poer	pos1	pxle	spbi	veha	vepl
pa15	0.0517										
pain	0.0547	0.0076									
papu	0.0548	0.0131	0.0149								
patl	0.0944	0.0438	0.0413	0.0426							
poer	0.1052	0.0542	0.0516	0.0552	0.0191						
pos1	0.0797	0.033	0.033	0.0352	0.0301	0.0325					
pxle	0.0889	0.0405	0.0382	0.0365	0.0224	0.0346	0.0399				
spbi	0.0764	0.0299	0.0299	0.0239	0.0281	0.0401	0.0271	0.0254			
veha	0.0583	0.0204	0.0237	0.0239	0.045	0.0528	0.0244	0.0487	0.0302		
vepl	0.0677	0.0254	0.0287	0.0296	0.0412	0.0452	0.0206	0.0441	0.0313	0.0177	
vest	0.0558	0.0292	0.0334	0.0335	0.0563	0.0619	0.0322	0.0592	0.0414	0.0161	0.0222

Anexo 3. Valor p para pruebas de permutación (10000 rondas de permutaciones) para las distancias entre grupos del pronoto en vista dorsal A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1.

A) Mahalanobis											
	pa13	pa15	pain	papu	patl	poer	pos1	pxle	spbi	veha	vepl
pa15	0.0195										
pain	0.0001	0.0127									
papu	0.0001	0.0002	<.0001								
patl	0.0003	0.0003	0.0071	0.0003							
poer	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001						
pos1	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.4846					
pxle	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001				
spbi	0.0005	0.0001	0.0003	0.0002	0.0019	0.0002	0.0001	0.0003			
veha	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	0.0003		
vepl	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	
vest	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0006	0.0102	<.0001
B) Procrustes											
	pa13	pa15	pain	papu	patl	poer	pos1	pxle	spbi	veha	vepl
pa15	0.0243										
pain	0.0314	0.0296									
papu	0.0419	0.0388	0.0368								
patl	0.0282	0.0271	0.0129	0.0302							
poer	0.0813	0.0679	0.0697	0.0524	0.0678						
pos1	0.0874	0.0741	0.0739	0.0611	0.0729	0.0147					
pxle	0.0405	0.0418	0.0412	0.0441	0.0394	0.062	0.0632				
spbi	0.1065	0.0963	0.091	0.0718	0.0903	0.0373	0.0376	0.086			
veha	0.112	0.1028	0.1138	0.0821	0.1078	0.0659	0.0736	0.1022	0.0696		
vepl	0.1064	0.0938	0.1044	0.0761	0.0999	0.0476	0.0559	0.0944	0.0558	0.0278	
vest	0.0977	0.0869	0.0982	0.0681	0.0927	0.0562	0.0654	0.0922	0.0647	0.0231	0.027

Anexo 4. Valor p para pruebas de permutación (10000 rondas de permutaciones) para las distancias entre grupos del cuerpo en vista lateral A) Mahalanobis, B) Procrustes. Ver codificación de las especies en anexo 1.

A) Mahalanobis											
	pa13	pa15	pain	papu	patl	poer	pos1	pxle	spbi	veha	vepl
pa15	0.0002										
pain	<.0001	<.0001									
papu	0.0002	<.0001	0.0001								
patl	0.0008	0.0003	0.0003	<.0001							
poer	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0002						
pos1	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0555					
pxle	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001				
spbi	0.0003	0.0002	0.0001	<.0001	0.0011	<.0001	0.0002	0.0001			
veha	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		
vepl	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0002	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.066	
vest	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0173	<.0001
B) Procrustes											
	pa13	pa15	pain	papu	patl	poer	pos1	pxle	spbi	veha	vepl
pa15	0.0001										
pain	<.0001	<.0001									
papu	0.0014	<.0001	0.0001								
patl	0.0072	0.0001	0.0139	0.0007							
poer	<.0001	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001						
pos1	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0051					
pxle	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001				
spbi	0.0014	<.0001	0.0002	0.0005	0.0002	0.0012	0.0018	0.0001			
veha	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001		
vepl	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.3602	
vest	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	0.2752	0.1613