

**ESCARABAJOS SAPROXÍLICOS (HEXAPODA: COLEOPTERA)
EN UN BOSQUE HÚMEDO TROPICAL DE PANAMÁ: DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA**

Alfredo Lanuza-Garay

Smithsonian Tropical Research Institute. Apartado postal 0843-03092, Panamá, República de Panamá; correo electrónico: lanuzaa@si.edu

Ursula Vargas-Cusatti

Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Colón, Panamá, República de Panamá; correo electrónico: ucusatti@hotmail.com

RESUMEN

Se presenta un estudio de la fauna de coleópteros saproxílicos establecida en el bosque húmedo tropical del Área Recreativa Lago Gatún situada en la provincia de Colón, Panamá. En total se colectaron 132 individuos de 25 especies incluidos en 9 familias diferentes, obteniéndose la mayor riqueza y abundancia en el estadio 1 de descomposición (16 especies). *Xyleborus affinis* fue la especie más abundante, equivalente al 20.3 % de la muestra total, principalmente en el estadio 1, otras especies como *Phaeniton curvipes*, *Phaeniton discifer*, *Trachyderes succintus*, *Steirastoma albiceps*, *Parachalastinus championi*, *Rhaphyrhynchus* sp. *Acalles rufotuberculata*, *Platypus paralelus*, *Nilio lebasi* y *Nematodes cylindricus* se registraron únicamente en este estadio, por el contrario *Xyleborus affinis*, *Cosmonota pubescens* y *Platydema subcostatus* estuvieron presentes en dos o más estadios de descomposición de la madera. Curculionidae presentó la mayor diversidad de especies asociadas a la madera durante el estudio. Se comenta sobre la disponibilidad de recurso alimenticio en la madera en descomposición y su posible relación con la presencia-ausencia de especies en los diferentes estadios de descomposición de la madera.

Palabras clave: Escarabajos saproxílicos. Descomposición de la madera. Sucesión. Bosque tropical.

SUMMARY

A study of saproxylic beetles fauna established on a tropical rainforest of Area Recreativa Lago Gatún, located in Colón province, Panamá is presented. A total of 132 beetles of 25 species included on 9 different families were collected. Richness and abundance was higher in first decomposition stage (16 species). *Xyleborus affinis* were the most abundant specie on the sample, representing 20.3 % of the total sample, mainly on the first decomposition stage, other species such *Phaeniton curvipes* *Phaeniton discifer*, *Trachyderes succintus*, *Steirastoma albiceps*, *Parachalastinus championi*, *Rhaphyrhynchus* sp. *Acalles rufotuberculata*, *Platypus paralelus*, *Nilio lebasi* y *Nematodes cylindricus* only were recorded only in this decaying stage, nevertheless *Xyleborus affinis*, *Cosmonota pubescens* y *Platydema subcostatus* were recorded in two or more decaying stages. Curculionidae present the most diversity of species associated to decay wood on the study. Feeding resource availability on decay wood is commented and its possible presence-absence species in different decay wood stages relationship.

Key words: Saproxylic beetles. wood decay. succession. tropical rainforest.

INTRODUCCIÓN

El término madera muerta se utiliza para referirse a cualquier resto xiloso que se encuentre en los bosques, representando una biomasa elevada y es una reserva importante de materia orgánica y de elementos minerales para numerosos grupos de

invertebrados, vertebrados y hongos (Speight 1989; Dajoz 2001; Delgado y Pedraza-Pérez 2002; Torres y González 2005).

Existe gran cantidad de estudios acerca del tema de la madera descompuesta en los trópicos, Castillo (1987), Harmon et al. (1995), Pardo-Locarno et

al. (2000), Torres & González (2005), Reyes-Novelo & Morón (2005), entre otros han realizado trabajos al respecto, con resultados interesantes acerca de la tasa de degradación de la madera y su aprovechamiento por organismos saproxílicos. En los bosques tropicales, la descomposición de la madera es uno de los procesos más importantes, la cual por efecto de diferentes factores ambientales puede degradarse en cortos periodos respecto a los bosques templados (Dajoz 2001, Álvarez-Sánchez 2001), atribuyéndose estas diferencias a las altas temperaturas y la humedad constante de los trópicos, además del establecimiento de la fauna desintegradora encargada de fraccionar la madera en elementos simples. Esta fauna desintegradora conforme la madera se descompone se va a ir sucediendo una a la otra, creando las condiciones propicias para el establecimiento de especies subsecuentes, conformando así redes alimentarias de alta complejidad (Dajoz 2001, Álvarez-Sánchez 2001, Delgado & Pedraza-Pérez 2002).

Dentro de esta fauna desintegradora o saproxílica, los coleópteros son después de las termitas y las hormigas los organismos más importantes. En este ambiente no solo se alimentan de madera descompuesta, algunos de ellos también son depredadores que controlan las poblaciones de otras especies al igual que lignícolas, capaces de aprovechar los hongos que crecen sobre la madera descompuesta (Dajoz 2001, Delgado & Pedraza-Pérez 2002). Un ejemplo de ello es la entomofauna de las palmeras en descomposición de la especie *Borassus aethiopum* (Arecaceae) en Costa de Marfil. Escarabajos de los géneros *Rhynchophorus* (Coleoptera: Curculionidae) y *Oryctes* (Coleoptera: Scarabaeidae) aprovechan el material xiloso de los árboles de manera directa o indirecta, al igual que individuos de Cetoninae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Cerambycidae.

Con este estudio se busca conocer la diversidad y abundancia de escarabajos saproxílicos primarios de acuerdo con el estadio de descomposición que presenta la madera en un bosque tropical secundario, en el Área Recreativa Lago Gatún, provincia de Colón, República de Panamá.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. El Área Recreativa Lago Gatún (09°20'N; 79°51'O) se encuentra al noroeste de la provincia de Colón, República de Panamá, El ARLG representa el extremo en la vertiente del

Caribe de un corredor de áreas protegidas que recorre el Istmo panameño de Sur a Norte; iniciándose en el Parque Natural Metropolitano en la vertiente del Pacífico, sigue por el Parque Nacional Camino de Cruces y el Parque Nacional Soberanía, incluyendo islotes y bordes de singular vegetación del Lago Gatún que conforman el Monumento Natural Isla de Barro Colorado. Abarca un rango altitudinal de 65 a 100 msnm, presenta una precipitación pluvial anual entre 1850 a 3500 mm con una temporada de lluvia y una seca, temperatura media anual de 26°C. La zona de vida corresponde a un bosque húmedo tropical (Anónimo 2006).

Caracterización de la madera en descomposición. Para efectos de este estudio se clasificó la madera de la siguiente manera tomando en cuenta la textura de la madera y presencia o ausencia de corteza:

- 1) Estado 1: Madera sana, con corteza, leño intacto
- 2) Estado 2: Madera sana, que empieza a perder la corteza, textura del leño dura
- 3) Estado 3: Madera que empieza podrirse; sin corteza, textura algo suave, presencia de hongos lignícolas como *Ganoderma* sp. (Basidiomicota: Polyporales)
- 4) Estado 4: Madera muy podrida, llena de agujeros, puede romperse al toque pero con dificultad
- 5) Estado 5: Madera del todo podrida, que se rompe al tocarla.

Inventario de escarabajos. Se utilizó el protocolo sugerido por Martínez Murguía et al. (2003) para inventario de escarabajos asociados a la madera descompuesta. Se seleccionaron 8 troncos de cada estadio, 4 en pie y 4 caídos haciendo un total de 40 troncos muestreados. Se utilizaron dos técnicas de muestreo; una manual en la cual con ayuda de un pico pequeño se procedió a remover la corteza de los troncos caídos revisando la sección superficial. Este método es efectivo para la colecta de escarabajos sin embargo, debido al carácter destructivo del mismo, se trató de restablecer en lo posible los microhábitats; en los troncos en pie se utilizaron trampas de caída, que consistió en un embudo de 15 cm ajustado al tronco acopladas en la boca a un bote plástico de 600 ml parcialmente lleno con una solución de agua, jabón y sal como preservantes. Cada tronco se revisó semanalmente por espacio de seis meses, durante la estación seca (enero-junio), con el fin de obtener un inventario

bastante completo de diversidad de escarabajos saproxílicos primarios.

Determinación de las muestras. La determinación de las especies se realizó con ayuda de las claves de Anderson (2008), Borror et al. (2005), López-Pérez (2005), Marvaldi & Lanteri (2005), Brigham Young University (2004), Morrone (2000), Reyes-Castillo & Castillo (1992), Zayas (1975), Watt (1974), Borror y White (1970), Kinsinger (1964). Para el caso de Curculionidae, se siguió el ordenamiento taxonómico sugerido por Morrone (2000), colocando las familias Scolytidae y Platypodidae como subfamilias. De igual forma se comparó con la colección de insectos del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales y el Museo de Invertebrados G. B. Fairchild de la Universidad de Panamá.

Análisis de datos. Las observaciones realizadas en cada uno de los estadios de descomposición de la madera se organizaron como matrices de presencia o ausencia. Esto generó un listado de individuos por familias colectadas, especificando el estadio de madera y fecha de colecta. La normalidad de los datos se determinó por medio de la prueba de Shapiro ($\alpha=0.05$). Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) apoyada por una prueba de Kruskal-Wallis ($\alpha=0.05$) para datos no paramétricos. Para determinar la diversidad presente se utilizó el índice de diversidad de Shannon. Luego se aplicó un análisis de similitud utilizando una dis-

tancia euclidiana con la finalidad de establecer las posibles asociaciones entre los diferentes estadios de descomposición de la madera muestreadas en función de la abundancia y riqueza de coleópteros saproxílicos.

RESULTADOS

Relación Estadio-Sucesión En un total de 132 capturas se hallaron 25 especies de escarabajos saproxílicos primarios, concentrándose principalmente en el estadio 1 de descomposición de la madera (Tabla 1, Figura 1). Las familias con mayor abundancia fueron Curculionidae (55; 41.1%) y Tenebrionidae (27, 20.1%). Cuatro especies, *Xyleborus affinis* Eichhoff, 1868, *Rhaphyrhynchus* sp., *Phaenithon curvipes* German 1824 y *Platydema subcostatus* Laporte & Brulle 1831 presentaron las mayores frecuencias de captura principalmente en el estadio 1 de descomposición de la madera. La abundancia relacionada al grado de descomposición de madera, según el análisis de varianza (ANOVA), muestra una mayor cantidad de escarabajos en el estadio 1 de descomposición de la madera ($F= 5.39$, $df=5$ $p= <0.05$). A medida que el grado de descomposición avanza, el número de escarabajos saproxílicos primarios disminuye considerablemente.

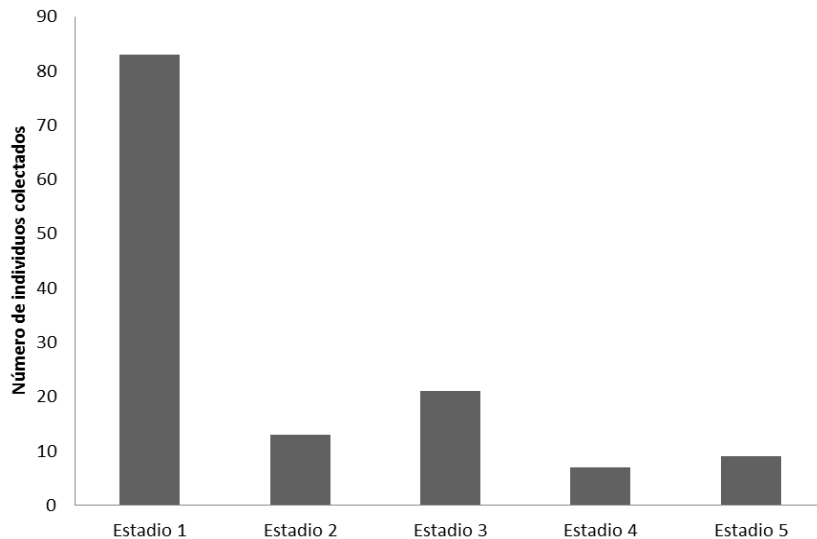


Figura 2 Número de escarabajos coleccionados según el estadio de descomposición de la madera, estimado por la prueba de ANOVA. El estadio 1 muestra un mayor número de escarabajos saproxílicos respecto a estadios de descomposición más avanzados en la madera.

Tabla 1. Especies de escarabajos saproxílicos primarios en diferentes estadios de descomposición de la madera en el área recreativa Lago Gatún.

Grupo	Estadio 1	Estadio 2	Estadio 3	Estadio 4	Estadio 5	Total	%
Anthribidae							
<i>Phaenithon curvipes</i> Germar 1824	10	0	0	0	0	10	7.5
<i>Phaenithon discifer</i> Jordan, 1906	7	0	0	0	0	7	5.2
Brentidae							
<i>Rhaphirhynchus</i> sp.	16	0	0	0	0	16	12
Bostrichidae							
<i>Rhyzopertha dominica</i> Fabricius	0	0	0	0	1	1	0.75
<i>Lyctus</i> sp.	0	0	1	0	0	1	0.75
Cerambycidae							
<i>Trachyderes succinctus</i> Linnaeus 1758	1	0	0	0	0	1	0.75
<i>Psapharochrus inquinatus</i> Bates, 1872	0	0	3	0	0	3	2.2
<i>Steirastoma albiceps</i> Bates 1872	3	0	0	0	0	3	2.2
<i>Parachalastinus championi</i> Bates 1885	4	0	0	0	0	4	3.0
<i>Sphallotrichus puncticole</i> Bates 1870	0	0	0	0	1	1	0.75
Curculionidae							
<i>Rhinostomus barbirostris</i> Rafinesque, 1815	0	0	0	1	0	1	0.75
<i>Metamasius dimidiatipennis</i> Jekel, 1858	0	0	3	0	0	3	2.2
<i>Cylindrocopturus</i> sp.	0	0	4	0	0	4	3.0
<i>Acalles rufotuberculata</i> Champion, 1905	3	0	0	0	0	3	2.2
<i>Eubulus</i> sp.	5	0	2	0	0	7	5.2
<i>Phyrdenus divergens</i> Germar, 1824	8	0	0	0	0	8	6.0
<i>Xyleborus affinis</i> Eichhoff, 1868	17	5	4	0	1	27	20.3
<i>Platypus paralelus</i> Fabricius, 1801	2	0	0	0	0	2	1.5
Passalidae							
<i>Passalus interstitialis</i> Eschscholtz, 1829	0	0	1	0	0	1	0.75
Tenebrionidae							
<i>Nilio lebasi</i> Thomson, 1860	2	0	0	0	0	2	1.5
<i>Platydemus subcostatus</i> Laporte & Brulle, 1831	1	0	3	4	5	13	9.7
<i>Cosmonota pubescens</i> Champion, 1886	1	0	0	2	0	3	2.2
Alleculinae	1	8	0	0	0	9	6.7
Eucnemidae							
<i>Nematodes cylindricus</i> Laporte 1835	1	0	0	0	0	1	0.75
Melandryidae							
<i>Microtonus sericans</i> Leconte, 1862	0	0	0	0	1	1	0.75
Total de escarabajos coleccionados	82	13	21	7	9	132	100

De acuerdo con el índice de Shannon, Curculionidae ($H' = 2.88$ gl: 2, $p = < 0.05$) presentó el mayor índice de diversidad en los diferentes estadios de la madera descompuesta con 8 especies registradas, *Rhinostomus barbirostris* Rafinesque 1815, *Metamasius dimidiatipennis* Jekel 1858, *Cylindrocopturus* sp. Heller 1905, *Acalles rufotuberculata* Champion, 1905, *Eubulus* sp. Kirsch 1869, *Phyrdenus divergens* German 1824, *X. affinis* Eichhoff 1868 y *Platypus paralelus* Fabricius 1801. Al analizar los datos de abundancia y riqueza de escarabajos saproxílicos, el análisis de conglomerados permitió detectar disimilitudes entre

los estadios de descomposición que presenta la madera, así el estadio 2 de descomposición de la madera con 13 individuos y 2 especies está estrechamente relacionado con el estadio de descomposición 4 con 7 individuos y 4 especies. Estos dos estadios de descomposición mantienen una relación menos estrecha con el estadio 5 de descomposición de la madera que presentó 9 individuos y 5 especies, y estos a su vez mantienen una relación menos estrecha con el estadio 3 con 21 individuos y 10 especies. Por último, el análisis separó el estadio 1 de descomposición de la madera de los demás estadios, aquí se presentó la mayor

abundancia y riqueza de especies con un total de 82 individuos y 16 especies (Figura 2).

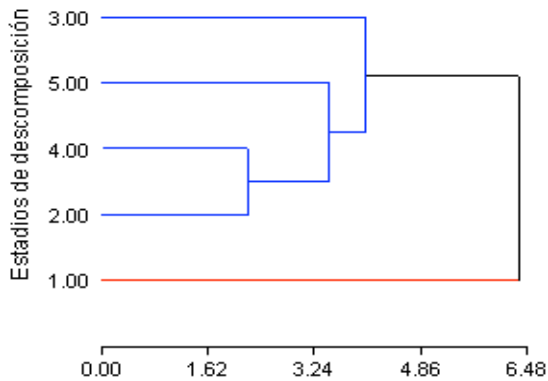


Figura 3. Agrupamiento de las comunidades de escarabajos saxofílicos primarios en los diferentes estadios de descomposición de la madera con base en una distancia euclidiana. La línea roja muestra la disimilitud de la abundancia y riqueza de coleópteros presentes en el estadio 1 de descomposición de la madera respecto a los estadios más avanzados de descomposición (estadios 2 al 5). La línea negra muestra un grado más cercano de similitud entre los estadios 1 y 3.

DISCUSIÓN

Se encontró que la diversidad y abundancia de escarabajos primarios varía de acuerdo los estadios de descomposición presentes en la madera. En las etapas iniciales de descomposición en la madera se recolectó el 61.6% de los individuos totales. Especies como *Psapharochrus inquinatus* Linnaeus 1758, *Trachyderes succintus* Bates 1872, *Steirastoma albiceps* Bates 1872, *Parachalastinus championi* Bates 1885 (Coleoptera: Cerambycidae) y el género *Rhaphyrhynchus* (Coleoptera: Brentidae), debido a sus hábitos cortícolas y en algunos casos alburícolas presentando una mayor preferencia por los árboles en pie o caídos con estadios tempranos de descomposición.

Las especies que se encontraron en estadios intermedios o avanzados de descomposición de la madera como *R. barbirostris* Rafinesque, 1815, *M. dimidiatipennis* Jekel 1858, *Cyllindrocopturus* sp. Heller 1905, *A. rufotubercullata* Champion, 1905, *Eubulus* sp. Kirsch 1869, *P. divergens* German 1824, *X. affinis* Eichhoff 1868 y *P. paralelus* Fabricius 1801 (Coleoptera: Curculionidae) depen-

den de la celulosa pura, pero tienen problemas para digerirla y solo pueden digerir una parte de ella con ayuda de enzimas que actúan sobre la celulosa hidrosoluble, pero sin efecto sobre la celulosa pura (Atkinson 2000, Morales et al. 2000, Dajoz 2001), lo que les da cierta ventaja adaptativa sobre grupos como Cerambycidae para colonizar la madera en diferentes estadios de descomposición. Cabe destacar que 8 especies presentaron una baja frecuencia de captura (< 1%, Tabla 1). Estos escarabajos presentan hábitos alimenticios relacionados a estadios de descomposición específicos en la madera, siendo más atractivo para ellos el degradar tejidos más profundos en la madera en detrimento de las zonas corticales. Es el caso de *Pasalus interstitialis* (Eschscholtz), estuvo presente en el estadio 3 de descomposición de la madera, punto donde la madera atacada por hongos empieza a presentar una textura suave y a acumular grandes cantidades de agua y humedad (Castillo 1989, Reyes-Castillo & Castillo 1992, Dajoz 2001, Amat-García et al. 2004, Reyes-Novelo & Morón 2005); *Rhyzopertha dominica* Fabricius que se ha reportado en madera, sin embargo se conoce mucho más de su biología en granos almacenados (Aldaverde-Toruño 2003) y *R. barbirostris* Rafinesque, que prefiere madera de palmeras en estadios avanzados de descomposición (Dajoz 2001).

En los troncos en descomposición no solamente se encontró escarabajos que dependen directamente de la madera, también se encontraron individuos que necesitan la madera descompuesta, como fuente secundaria de alimento y refugio (Dajoz, 2001). Tal es el caso de *Nilio lebasii* Thomson, 1860, *Cosmonota pubescens* Laporte & Brulle, 1831 y *Platydemus subcostata* Champion, 1886 (Coleoptera: Tenebrionidae) de hábitos comúnmente terrícolas, estuvieron representados en todos los estadios, debido a su adaptabilidad alimenticia, la cual está sujeta a la disponibilidad de recurso; *P. curvipes* Germar 1824 y *Phaeniton discifer* Jordan 1906 (Coleoptera: Anthribidae), asociados comúnmente a la presencia de hongos en los troncos, fueron colectados sobre troncos relativamente sanos, lo que nos hace suponer que su presencia está ligada más que nada a la colocación de huevos sobre la corteza de estos árboles. *Microtomus sericans* (Le Conte) dado sus hábitos alimenticios y su asociación a hongos lignícolas estuvo ligado a estadios más avanzados de descomposición en la madera muestreada donde las condiciones húmicas no permiten el consumo por escarabajos xilófagos (Dajoz 2001).

Tomando en cuenta la abundancia y riqueza por estadio de descomposición de la madera, se encontró que el estadio 2 y el estadio 4 están asociados, pudiéndose atribuir a la poca discriminación del material en descomposición por parte de especies no especializadas mientras el estadio 5 por las condiciones húmicas que presenta, es poco atractivo para los escarabajos tanto primarios como secundarios, posibilitando su aprovechamiento probablemente a otros grupos de artrópodos, tal como sugiere Dajoz, 2001. El estadio 3 por la presencia de hongos de los géneros *Ganoderma* sp. *Armillaria* sp y *Polyporus* sp, todos estos lignícolas, usados por algunas especies saproxílicas como fuente alimenticia, presentó disimilitud respecto a los otros estadios. Finalmente el estadio 1 de descomposición de la madera presentó la mayor abundancia y riqueza de escarabajos saproxílicos primarios, específicamente Curculionidae representado por ocho especies, debido a la estructura anatómica, especializada para el consumo de material xiloso duro, además de servir como punto de ovoposición de una mayor variedad de especies.

Factores como el grado de descomposición que presente la madera, la disponibilidad de nutrientes aprovechables por este grupo de escarabajos es otro factor importante, al igual que el clima, la humedad relativa presente en la madera y la disponibilidad de tocones y troncos, contribuyen a mantener un hábitat estable y duradero en la madera para satisfacer las necesidades de las comunidades saproxílicas establecidas. Estudios realizados por Jönsson et al. (2004) y Ohsawa (2008); sugieren que el material maderable está relacionado al nivel de diversidad que presenten las familias de escarabajos saproxílicos. A medida que la

madera se descompone va perdiendo compuestos químicos importantes como la celulosa y la lignina paralelamente el número de escarabajos saproxílicos que dependen directamente de la madera disminuirá notablemente por lo cual la falta de nutrientes y los hábitos alimenticios de estas especies son un factor fundamental para su presencia o ausencia en el medio forestal (Speight 1989 Dajoz 2001).

La continuidad de esta investigación es vital ya que es un importante avance en el conocimiento de la riqueza y abundancia de escarabajos saproxílicos y como la disponibilidad de recurso afecta la presencia de las especies y de cómo estas especies pueden ser o no bioindicadoras del estado de descomposición que presenta la madera en los trópicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Iván Luna, Universidad de Panamá (Q.E.P.D.) por la ayuda en la confirmación de las determinaciones de los escarabajos y sus aportes al manuscrito, Edwin Domínguez, STRI Insect Collection, Roberto Cambra y Alonso Santos Murgas, Museo de Invertebrados G. B. Fairchild, por su colaboración en la determinación de las muestras, Elizabeth de Freitas, por la revisión del manuscrito. A la Autoridad Nacional del Ambiente, por permitirnos realizar esta investigación dentro del Área recreativa Lago Gatún y al Laboratorio Marino de Punta Galeta del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales por facilitarnos los implementos para la determinación de los individuos coleccionados en esta investigación.

LITERATURA CITADA

- Aldaverde-Toruño, R. A. 2003. Las plagas de los productos alimenticios almacenados en la región del OIR-SA. Organismo Internacional Regional de Sanidad Agropecuaria. Dirección Técnica de Sanidad Vegetal, San Salvador, El Salvador: 72-86.
- Álvarez-Sánchez, J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. Acta Zoológica Mexicana, 1: 11-19.
- Amat-García, G. D., E. Blanco-Vargas & P. Reyes-Castillo. 2004. Lista de especies de escarabajos pasálicos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. Biota Colombiana, 5(2): 173-181.
- Anderson, R. 2004. Key to subfamilies of Dryophthoridae, tribes and genera in Costa Rica y Panamá. Instituto de la Biodiversidad. San José-Costa Rica <http://www.inbio.ac.cr/papers/Drophthoridae/key.htm> (consultada 10 de noviembre de 2011).
- Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá. 2006. Historia del Área Recreativa Lago Gatún. Autoridad Nacional del Ambiente, Republica de Panamá.

- Atkinson, T. H. 2000. Ambrosia beetles, *Platypus* spp. (Insecta Coleoptera: Platypodidae). Cooperative extension service, institute of food and agricultural sciences, University of Florida.
- Borror, D., D. M. DeLong, C. Triplehorn & N. Johnson. 2004. An introduction for the study of insects. Thompson Brooks/ Cole. Belmont, California.
- Borror, D. & R. E. White. 1970. Peterson field guide of insects. Houghton Mifflin company. Nueva York. 146-206.
- Castillo, M. L. 1987. Descripción de la comunidad de Coleoptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Licenciatura. UNAM. México
- Dajoz, R. 2001. Entomología Forestal. Los Insectos y el bosque; papel y diversidad de los insectos en el medio forestal. Editorial Mundi Prensa. Madrid.
- Delgado L. & R. M. Pedraza-Pérez. 2002. La madera muerta en los ecosistemas forestales. Foresta Veracruzana, 4(2): 59-66.
- Harmon, M. E., D. F. Whigman, J. Sexton & I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. Biotropica, 27: 305-316.
- Jönsson N., M. Méndez-Iglesias & T. Ranius. 2004. nutrient richness of wood mould in three hollows with the scarabaeid beetle *Osmoderma eremita*. Animal Biodiversity and Conservation. 27(4): 79-82.
- Kissinger, D. G. 1964. Curculionidae of America North of Mexico. A key to the genera. Taxonomic publications. South Lancaster. Massachusetts.
- López-Pérez, J. 2005. Encontrar rápidamente la clasificación de los Cerambycidae del mundo (Coleoptera: Chrysomeloidea). Boletín Técnico de la SAE, 13: 44-66.
- Martinez de Murguía, L., A. Castro, P. Molino-Olmedo & M. Sierra-Ron. 2003. estudio de diversidad de artrópodos saproxílicos forestales de Aralar, con especial atención a las especies incluidas en convenios internacionales. Memorias. Dept. de ordenación del territorio y medio ambiente del gobierno Vasco.
- Marvaldi, A. & A. Lanteri. 2005. Key to higher taxa of south weevils based on adults characters (Coleoptera: Curculionidae). Revista Chilena de Historia Natural, 78(1): 65-87.
- Morales, N. E., J. C. Zaniccio, D. Praticcoli & A. S. Fabres. 2000. Fluctuación poblacional de Scolytidae (Coleoptera) en zonas reforestadas con *Eucaliptus grandis* (Myrtaceae) en Minas Gerais, Brasil. Revista de Biología Tropical, 48(1): 101-107.
- Morrone, J. 2000. Mexican weevils (Coleoptera: Curculionidae): A preliminary key to families and subfamilies. Acta Zoológica Mexicana, 80:131-141.
- Ohsawa, M. 2008. Different effects of coarse woody material on the species diversity of three saproxyllic beetles families (Cerambycidae, Melandryidae and Curculionidae). Ecological Research, 23(1): 11-20.
- Pardo-Locarno, L., F. Lozano & J. Montoya 2000. Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en fragmentos de bosque seco tropical de la cuenca media del río Cauca, Colombia. Folia Entomologica Mexicana, 110: 15-22.
- Reyes-Novelo, E. & M. A. Morón. 2005. Fauna de Coleóptera Melolonthidae y Passalidae de Tzucacab y Conkal, Yucatán, México. Acta Zoológica Mexicana, 21(2): 15-49.
- Reyes P. & C. Castillo. 1992 Bess beetles of Panama (Coleoptera: Lamellicornia: Passalidae). Pp. 356-370, en: Insects of Panama and Mesoamerica: Selected studies (A. Aiello & D. Quintero, eds.) Oxford University Press, Oxford, England.
- Speight, M. C. D. 1989. Saproxyllic invertebrates and their conservation. Nature and environment series 42. Council of Europe Publications. Estrasburgo.
- Torres, J. A. & G. González. 2005. Wood decomposition of *Cyrilla racemosa* (Cyrillaceae) in Puerto Rican dry and wet forest: A 13-year case study. Biotropica, 37(3): 452-456.
- Watt, J. C. 1974. Artificial key to subfamilies of Tenebrionidae, Tenebrionidae revision. New Zealand Journal of Zoology, 1(4): 399-449.
- Wood, S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera, Scolytidae) a taxonomic monograph Great Basin Naturalist Memories 6. Brigham Young University Press, Utah.
- Zayas, F. 1975. Revisión de la familia Cerambycidae (Coleoptera: Phytophagoidea). Academia de Ciencias de Cuba, Instituto de Zoología, La Habana.