



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
MAESTRÍA EN RECURSOS BIÓTICOS**

**“EVALUACIÓN DE LOS FACTORES ASOCIADOS A LAS
INFESTACIONES DE DESCORTEZADORES (COLEOPTERA:
SCOLYTINAE) EN BOSQUES DE PIÑONES (*Pinus cembroides*) EN
LA RESERVA SIERRA GORDA DE GUANAJUATO”**

TESIS INDIVIDUAL

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

BIÓL. OSVALDO ALVARADO VILLANUEVA

DIRIGIDO POR:

DR. ROBERT WALLACE JONES

C. U. QUERÉTARO, QRO. MAYO, 2013



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
MAESTRÍA EN RECURSOS BIÓTICOS

“EVALUACIÓN DE LOS FACTORES ASOCIADOS A LAS INFESTACIONES DE
DESCORTEZADORES (COLEOPTERA: SCOLYTINAE) EN BOSQUES DE PIÑONES (*Pinus
cembroides*) EN LA RESERVA SIERRA GORDA DE GUANAJUATO”

TESIS INDIVIDUAL

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Biól. Osvaldo Alvarado Villanueva

Dirigido por:

Dr. Robert Wallace Jones

SINODALES

Dr. Robert Wallace Jones
Presidente

Dr. Armando Equihua Martínez
Secretario

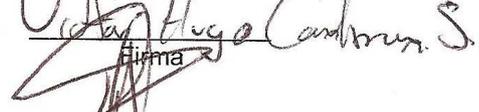
Dr. Víctor Hugo Cambrón Sandoval
Vocal

M. en C. Hugo Luna Soria
Suplente

Dr. Oscar García Rubio
Suplente

Nombre y Firma
Director de la Facultad


Firma

Firma

Firma

Firma

Nombre y Firma
Director de Investigación y
Posgrado

Centro Universitario
Querétaro, Qro.
Mayo, 2013
México

RESUMEN

El género *Dendroctonus* Erichson, 1836 es uno de los más importantes en la subfamilia Scolytinae, tanto por su papel ecológico, como por los daños forestales que ocasiona. *Dendroctonus mexicanus* es la especie que más daño causa en los bosques de México, por su amplia distribución. En el presente estudio, se comparó la presencia y actividad de *Dendroctonus mexicanus* Hopkins y otros coleópteros asociados en los bosques de pinos piñoneros (*Pinus cembroides* Zucc.) en tres sitios de la Sierra Gorda de Guanajuato y se evaluaron varios factores asociados a las infestaciones causadas por estos insectos. Se estableció un sistema de monitoreo en los tres sitios a partir de trampas Lindgren cebadas con frontalina + alfa-pineno durante un año. En cada sitio, se determinó la estructura de la vegetación, y se estimó la edad del arbolado y el grosor de los anillos de crecimiento, tanto en pinos infestados como sanos. Se usaron sistemas de información geográfica (imágenes Landsat) para detectar cambios en la vegetación en un periodo de 1.5 años, y describir aspectos fisiográficos relacionados con las infestaciones. Los resultados sugieren que el incremento en la temperatura ambiental, edad del arbolado (mayor a 80 años), así como la posición del brote en la ladera que puede influir en la insolación, son factores importantes relacionados con las infestaciones de descortezadores. *D. mexicanus* presentó mayor actividad de vuelo en los meses de mayo y junio, con una disminución en temporada de lluvias y en los meses con bajas temperaturas. La mayor actividad de vuelo de *Ips* sp. se presentó en los meses de agosto y septiembre.

(Palabras clave: Descortezadores, trampas Lindgren, *Dendroctonus mexicanus*, *Pinus cembroides*)

SUMMARY

The genus *Dendroctonus* Erichson, 1836, is one of the most important in the subfamily Scolytinae, due to its ecological role. *Dendroctonus mexicanus* Hopkins is the most damaging species in the Mexican forests, due to its wide distribution in the country. In this study, the presence and activity of *D. mexicanus* and other associated beetles in the pine forests (*Pinus cembroides* Zucc) was compared at three sites in «Reserva Sierra Gorda de Guanajuato» and several factors associated with infestations caused by these insects was evaluated. It was established a monitoring system at the three sites with Lindgren traps baited with frontalin + alpha-pinene, for a year. At each site, It was determined the structure of vegetation, and estimated the age of trees and the thickness of growth rings in it, in both, infested and healthy pines. It was also used geographic information systems to detect changes in vegetation over a period of 1.5 years, and in order to describe physiographic aspects related with infestations. The results suggest that the increase in temperature, a wood age superior than 80 years as well as the position of the infestation spot on the hillside which may influence on insolation, are important factors associated with bark beetle infestations. *D. mexicanus* showed higher flight activity in May and June months, with a decrease during the rainy season, and in low temperature months. Higher flight activity on *Ips* sp. occurred in August and September.

(Key words: Bark beetles, Lindgren traps, *Dendroctonus mexicanus*, *Pinus cembroides*)

**A mi madre,
por la enseñanza de la fortaleza**

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Robert W. Jones, por su ayuda, las asesorías y el apoyo brindado en todo momento, por su paciencia, por enseñarme la biología de campo. Por aceptarme como estudiante en su laboratorio.

Al Dr. Armando Equihua Martínez, por su ayuda y revisiones, por el préstamo de material, por el apoyo y la confianza brindados a lo largo de todo el proyecto, por corregir mis errores y mostrarme el mundo de los descortezadores.

Al Dr. Víctor Hugo Cambrón, por sus valiosas revisiones, apoyo y correcciones, por ayudarme a tejer la estructura de este trabajo.

Al M. en C. Hugo Luna Soria, por sus correcciones y su valiosa aportación en los Sistemas de Información Geográfica.

Al Dr. Oscar García Rubio, por sus revisiones y ayudarme a estructurar las discusiones.

A los Doctores Humberto Suzán Aspiri, Aurelio Guevara y Rubén Pineda, por la ayuda brindada y el préstamo del material necesario para llevar a cabo el trabajo de campo.

Al programa del Medio Ambiente de Peace Corps México, por el vínculo con los voluntariados y por el apoyo en la gestión sostenible del medio ambiente.

A Jacob Baker, por su valiosa colaboración y planificación en el desarrollo de este proyecto, sin la cual no habría sido posible, por su esfuerzo en tener excelencia en el trabajo.

Al personal de CONANP, en particular, Gabriel Vázquez Sánchez y Luis Felipe Vázquez Sandoval, por el apoyo en el desarrollo de este proyecto.

A la comunidad de los ejidos de El Rucio, El Carricillo, y Cerro Prieto, por su apoyo en campo, por el amor y cuidado de los bosques.

A Pueblito, nuestra secretaria de posgrado, por su asistencia en el naufragio en el mar burocrático.

A Ileana Acosta, Pedro Baltazar, Jesús Jiménez, Perla López, Raiza González, Sandra María Guzmán, Emmanuel Sánchez y Jesús Vadillo por ayudar a llevar a cabo el trabajo de campo y laboratorio.

A la Beca de formación académica de grado maestría 372021 CONACyT, Agosto 2010 – Agosto 2012.

ÍNDICE

	Página
Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Índice	v
Índice de cuadros	vii
Índice de figuras	viii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
Características generales e importancia de <i>Pinus cembroides</i>	4
Características generales e importancia de los insectos	
descortezadores	5
Descripción	5
Hospederos	6
Alimentación	6
Ciclo de vida	7
Interacciones entre coníferas y descortezadores	8
Distribución del género <i>Dendroctonus</i> en México	10
Factores asociados a infestaciones	11
Enemigos naturales	12
Importancia económica	13
Importancia de las feromonas	14
Control	15
III. HIPÓTESIS	16
IV. OBJETIVOS	16
V. METODOLOGÍA	17
Zona de estudio	17
Colecta de insectos	18
Identificación taxonómica de insectos	18
Variables evaluadas	19

Variación climática	19
Estructura de la vegetación	19
Edad del arbolado y grosor de los anillos de crecimiento	20
Cobertura arbórea	21
Sistemas de Información Geográfica.	21
VI. RESULTADOS	23
Muestreo de descortezadores en el área de estudio	23
Efectos estacionales y climáticos en las poblaciones de insectos descortezadores.	23
Dinámica poblacional de <i>D. mexicanus</i>	23
Dinámica poblacional de <i>Ips</i> sp.	25
Correlación de la temperatura con las capturas de insectos descortezadores	26
Caracterización de los sitios de estudio	27
El Rucio	27
El Carricillo	28
Cerro Prieto	29
Edad del arbolado	30
Cobertura arbórea	31
Medición del grosor de los anillos de crecimiento en <i>P. cembroides</i>	33
Insectos asociados a Trampas Lindgren	36
Sistemas de información geográfica	38
Modelo Digital de Elevación	38
Índice de Vegetación Diferencial Normalizado	40
VII. DISCUSIÓN	42
VIII. CONCLUSIONES	48
LITERATURA CITADA	49
APÉNDICES	57
Apéndice I	57
Apéndice II	58

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Lista de insectos capturados en trampas cebadas con feromonas y asociados a <i>D. mexicanus</i>	36
2	Extracto del archivo MDE para los tres sitios de estudio	38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Ubicación de los sitios de estudio	17
2	Diagrama del establecimiento de una parcela modificada Whittaker	20
3	Capturas de <i>Dendroctonus mexicanus</i>	24
4	Capturas de <i>Ips</i> sp.	25
5	Regresión de temperatura mínima mensual con número de individuos de <i>D. mexicanus</i>	26
6	Edad promedio del arbolado de <i>Pinus cembroides</i>	31
7	Comparación de los valores promedio del Índice de Área Foliar	32
8	Grosor de los anillos de crecimiento en árboles de <i>P. cembroides</i> en El Rucio	33
9	Grosor de los anillos de crecimiento en árboles de <i>P. cembroides</i> en El Carricillo	34
10	Grosor de los anillos de crecimiento en árboles de <i>P. cembroides</i> en Cerro Prieto	35
11	Mapa del Modelo Digital de Elevación	39
12	Variación del NDVI en las zonas de estudio infestadas y zonas de bosque sano	41

I. INTRODUCCIÓN

Los insectos fitófagos y el fuego son considerados los principales agentes naturales de perturbación que influyen en la sucesión de los ecosistemas de coníferas. Además de estos agentes, en México, estos bosques son presionados por otros factores, como la alteración de su estructura causada principalmente por la elevada tasa de deforestación, cambios de uso del suelo (para agricultura, ganadería y construcción de asentamientos humanos), e incendios. La combinación de estos factores ha causado que muchos bosques en México presenten signos de debilidad, disminución de área boscosa y fragmentación, haciéndolos más susceptibles a ataques por insectos descortezadores (Challenger 1998; Martin *et al.*, 2006; Sánchez *et al.*, 2003 *in* Salinas-Moreno *et al.*, 2010).

Los escarabajos descortezadores (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae), están agrupados en una subfamilia de 550 especies en América del Norte y se reconocen entre las mayores fuentes de perturbación natural en los bosques de pino en todo el continente (McMillin y Fettig, 2009). Muchas de sus especies presentan un hábito de alimentación subcortical en árboles. Las especies de esta subfamilia se distribuyen en todo el mundo y hay muchos géneros cosmopolitas (Stark, 1982; Wood, 1982; Raffa, 1988; Price *et al.*, 1997; Logan *et al.*, 1998 *in* Ayres y Lombardero, 2000).

Uno de los géneros más destructivos de la subfamilia Scolytinae es *Dendroctonus* Erichson, 1836. Este género se encuentra restringido a América del Norte y consta de 18 especies (Wood, 1982). Su nombre significa “matador de árboles”, y varias especies pueden alcanzar poblaciones que resultan en la destrucción de extensas áreas de bosques de coníferas. Las infestaciones causadas por descortezadores ocasionan una significativa mortalidad del arbolado, lo que disminuye las superficies forestales, y esto tiene consecuencias económicas para los habitantes de zonas rurales y para el sector forestal en México. Sin embargo, muchas especies son nativas de México, y por su largo

periodo de coevolución con sus hospederos, son un componente integral de los bosques de coníferas de México. (Rodríguez, 1990; López *et al.*, 2007; Salinas-Moreno *et al.*, 2010).

Una de las especies más importantes del género *Dendroctonus* en México es *Dendroctonus mexicanus* Hopkins. Esta especie es la que mayor daño causa en los bosques de pino en el país, y está asociada comúnmente con el hongo del género *Ceratocystis*, causante de la mancha azul. Ya que este descortezador es una especie endémica, el debilitamiento de los árboles favorece el incremento de sus poblaciones; las descargas de rayos y los incendios causan la aparición de infestaciones, y tiene como hospederos a 10 especies de pino en el país, incluida recientemente *Pinus cembroides* (Rodríguez, 1990; Cuéllar *et al.*, 2012).

México es el país con mayor riqueza de pinos, y también hay una alta riqueza de descortezadores del género *Dendroctonus*. Debido a la falta de estudios de estos componentes, aún falta mucha información sobre los ciclos biológicos y las interacciones entre los descortezadores y sus hospederos, así como los daños y las modificaciones del hábitat que causa. Esto pone de manifiesto la necesidad de llevar a cabo estudios en zonas donde hay pocos conocimientos acerca de las especies de *Dendroctonus* y sus interacciones con las especies de pinos y con otros componentes de los ecosistemas. En adición, el cambio climático ha agravado los estragos de los descortezadores, donde se ven involucradas sequías y el incremento del número de ciclos anuales de estos insectos, por lo que falta información para predecir los posibles avances y consecuencias de nuevos brotes de esta plaga (Burgos-Solorio y Equihua, 2007).

Aunque existen diversos estudios con descortezadores, hay pocos estudios sobre las infestaciones de *Dendroctonus* spp. en *Pinus cembroides*, y ninguno de en la Sierra Gorda de Guanajuato (SGG). Los registros de las infestaciones en la SGG son relativamente recientes, la aparición de manchones de infestación se observó después de 1998 (*com. pers.* Guillermo Martínez Tello),

y se asocia con el fenómeno climático El Niño, que se presentó en 1997-1998 (Aceituno, 1998), por lo que este problema se presenta como relativamente nuevo.

La obtención de información en sitios con pocos registros de descortezadores permite una aproximación en el conocimiento de las dinámicas poblacionales de estos coleópteros, y de los factores que provocan focos de infestación. Esta información es fundamental para elaborar mejores estrategias en el manejo integral de plagas forestales.

Por lo anterior, este estudio caracterizó la actividad mensual de los descortezadores por medio de trampas cebadas con feromonas (Frontalina + Alfa-pineno) en la Sierra Gorda de Guanajuato, y se llevó a cabo una exploración de los factores bióticos y abióticos que se consideran asociados a las infestaciones, e involucrados en la actividad de vuelo de descortezadores (temperatura, cobertura arbórea, estructura de la vegetación, las condiciones topográficas y edad del arbolado), así como una comparación entre los sitios de estudio.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

Características generales e importancia de *Pinus cembroides*

Los bosques de coníferas, que se perciben predominantemente en zonas con climas fríos en el hemisferio norte, también presentan una amplia distribución y alta diversidad en México. Estos bosques abarcan cerca de 5% a 7% de la superficie del país (Robert, 2012). Los bosques del género *Pinus* se desarrollan bajo un amplio espectro de condiciones climáticas. Éstos bosques con frecuencia presentan perturbaciones naturales y antropogénicas, lo que ha modificado su estructura, composición y dinámica natural (Rzedowski, 2006).

Dentro del género *Pinus* se encuentra el grupo de piñoneros (subgénero *Ducampopinus*) que se caracterizan por crecer en toda clase de rocas, calizas con alto contenido de yeso e ígneas, sobre suelos secos y delgados. Una de las especies más representativas es *Pinus cembroides* Zucc., el cual está incluido dentro de este grupo de pinos piñoneros, junto con: *Pinus pinceana* Gordon, *Pinus nelsoni* Shaw, y *Pinus edulis* Eng. (Farjon *et al.*, 1997; Treviño, 2001; Rzedowski, 2006; Robert, 2012).

Los bosques de piñón tienen una amplia extensión en ambas cadenas montañosas del norte de México. Se distribuyen por todo el norte y centro del país, abarcan los estados de Sonora, Chihuahua, Nuevo León, Coahuila, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Guanajuato, México, Tlaxcala, Puebla y Veracruz (Narave y Taylor, 1997), en zonas donde la precipitación media anual oscila de 350 a 700 mm, y en altitudes de 1500 hasta 2550 msnm, desempeñan una función importante en el ecosistema y en el ciclo hidrológico, pues evitan la erosión y promueven la infiltración del agua y la recarga de los mantos acuíferos. Además es hábitat importante de la fauna silvestre, cerca del 90% del volumen de su semilla producida es consumido por muchas especies de aves y mamíferos (CONABIO, 2011). Al ser una especie que constituye una vegetación de transición

entre la vegetación semiárida y los bosques templados, tienen un alto potencial adaptativo y de reforestación. (Rzedowski, 2006; Constante *et al.*, 2012; Robert, 2012).

P. cembroides es atacada por varias especies de insectos, y dentro de ellas, especies del género *Dendroctonus*, las cuales se consideran como plagas principales. Además, recientemente los bosques de *P. cembroides* han sido catalogados como zonas con alto riesgo de ser atacadas por *D. mexicanus* (Cuéllar-Rodríguez *et al.*, 2012).

Otras especies de insectos que suelen actuar como oportunistas tras la infestación por *D. mexicanus* son *Ips* spp., que aparecen como descortezadores secundarios y atacan al tronco; *Pityophthorus* spp. también son descortezadores, *Conotrachelus* spp. son los principales atacantes del cono en estado maduro. También se ha reportado la presencia de agallas en las hojas por insectos no determinados; el daño por insectos descortezadores se observa por el follaje amarillento, fuste torcido y secreción difusa de resina (Treviño, 2001; CONABIO, 2011).

Características generales e importancia de los insectos descortezadores

Descripción

Los descortezadores son un grupo de coleópteros estrechamente ligado a las masas forestales, que corresponde a la subfamilia Scolytinae, Latreille, 1807, misma que está incluida dentro de la familia Curculionidae (Superfamilia Curculionoidea). Son insectos pequeños, su rango de longitud está comprendido entre uno y diez milímetros. Tienen aspecto cilíndrico, se caracterizan del resto de los curculiónidos por no presentar un rostro desarrollado, y porque los últimos artejos de la antena están fusionados, esto da lugar a una estructura con apariencia de maza (López *et al.*, 2007; López-Romero *et al.*, 2007).

Hospederos

La mayoría de los hospederos de los escolítidos son plantas leñosas, aunque también se han observado en herbáceas. De las especies de escolítidos asociados a leñosas, el 80% se desarrolla sobre angiospermas. Sin embargo, las especies asociadas a coníferas son consideradas como las especies de mayor importancia económica, debido a los daños que causan (López-Romero *et al.*, 2007). En México están registradas como plantas hospederas de estos insectos a 75 familias con 199 géneros y 265 especies (Equihua y Burgos, 2002).

El grado de especificidad hacia el hospedero es variable, la mayoría de las especies floépagas generalmente son específicas de un género. Los «escarabajos ambrosiales» al tener un hábito alimenticio xilomicetófago o micófago, reducen su dependencia del hospedero, y son insectos polípagos, pues pueden desarrollarse tanto en coníferas como en angiospermas (López-Romero *et al.*, 2007).

Se ha encontrado que las especies de *Dendroctonus* en México colonizan exclusivamente especies de *Pinus* y *Pseudotsuga*, a diferencia de EUA y Canadá, donde los hospederos usuales además de éstos dos, son también *Picea* y *Larix* (Salinas-Moreno *et al.*, 2010). Los hospederos de *D. mexicanus* incluyen a *Pinus leiophylla*, *P. montezumae*, *P. teocote*, *P. ocarpa*, también ataca a *Pinus ponderosae*, *P. ayacahuite*, *P. lawsoni*, *P. rudis*, *P. cooperi* y *P. cembroides* (Rodríguez, 1990; López-Romero *et al.*, 2007).

Alimentación

La mayoría de los escolítidos se alimentan de los tejidos del floema o xilema de las plantas leñosas, incluyendo árboles, arbustos y lianas, así como árboles frutales y ornamentales. Aunque la mayoría de las especies de descortezadores se conocen por su hábito descortezador, correspondiente a la

floefagia, también existen especies espermatófagas, herbípagas, mielófagas, barrenadoras, y ambrosiales o xilomicetófagas. En la floefagia los insectos se alimentan de los productos ricos en almidón y otros nutrientes encontrados en el floema (Atkinson *et al.*, 1986; Equihua y Burgos, 2002; López-Romero *et al.*, 2007).

Ciclo de vida

Los descortezadores son insectos endofíticos durante la mayor parte de su ciclo, exceptuando la fase de vuelo en el estado adulto. El ciclo biológico está condicionado por factores como la temperatura y la humedad subcortical. La mayoría de las especies se reproduce sexualmente, aunque también existe la reproducción asexual. En nuestro país existe variación en sus ciclos biológicos; en las zonas frías las especies suelen ser univoltinas, mientras que en zonas tropicales se puede presentar multivoltinismo (Equihua y Burgos, 2002; López-Romero *et al.*, 2007). El ciclo se divide en tres fases: fase de dispersión, fase de colonización y fase de producción.

En la fase de dispersión, con el fin de reproducirse, el imago construye un agujero de salida desde la cámara pupal, dejando un agujero limpio y distintivo, para así localizar y colonizar hospederos adecuados. Una vez que el hospedero ha sido identificado, se inicia la colonización (Fettig *et al.*, 2007; López-Romero *et al.*, 2007).

En la fase de colonización, se requiere vencer las defensas del árbol, que constan de componentes anatómicos y químicos que son a la vez constitutivos e inducibles (Fettig *et al.*, 2007). Esto sólo se consigue mediante el reclutamiento de un número mínimo crítico de descortezadores, que varía dependiendo del vigor del árbol. En el caso de *Dendroctonus*, las hembras inician el ataque, excavan galerías en el floema y liberan feromonas de agregación para ambos sexos, este sistema involucra componentes producidos tanto por machos como hembras así

como efectos sinérgicos de los monoterpenos del hospedero (Stark, 1982; López-Romero *et al.*, 2007; Aw *et al.*, 2010).

En la fase de producción se lleva a cabo la cópula, la construcción de la galería destinada a los huevos, la producción de huevos y el desarrollo de las larvas. El ciclo comienza cuando un individuo llega a un hospedero previamente colonizado por un individuo del sexo opuesto, el cual impide el acceso a las galerías al colocarse en el agujero de entrada; la aceptación está condicionada por estímulos físicos y sónicos (liberación de feromonas y estridulación). Una entrada exitosa al floema indica el inicio de la fase de producción (Stark, 1982).

La galería principal es construida para la deposición de huevos, aunque muchas especies también excavan túneles de ventilación y alimento. Adaptaciones morfológicas como el declive elitral, han evolucionado para llevar a cabo la remoción de excremento (Stark, 1982). Una vez que se produce el apareamiento, las hembras llevan a cabo la ovoposición. El número de huevos depositados va desde unos pocos hasta superar el centenar. El tiempo de incubación es de 7 a 10 días bajo condiciones óptimas (Fettig *et al.*, 2007, López-Romero *et al.*, 2007).

Al eclosionar los huevos surgen las larvas, que son ápodas. El número de estadios larvales oscila entre 3 y 5, tras los que se desarrolla la fase de pupación, que tiene una duración de 6 a 9 días (López-Romero *et al.*, 2007). Finalmente, a partir de las pupas surgen los adultos. Los adultos inmaduros recién formados poseen una pigmentación, de un color amarillento, diferente a la de los individuos maduros (Stark, 1982; Fettig *et al.*, 2007).

Interacciones entre coníferas y descortezadores

La diversificación de los descortezadores está asociada con el origen de las gimnospermas y angiospermas, así como con la forma en la cual las especies

comparten recursos en espacio y tiempo (Zúñiga *et al.*, 2006). El éxito evolutivo de los escolítidos se atribuye ampliamente a características de su ambiente subcortical. Este hábitat proporciona una buena protección de condiciones ambientales extremas y enemigos naturales, sin embargo, la explotación de éste hábitat requiere adaptaciones especializadas (Raffa *et al.*, 1993).

El sustrato subcortical de las plantas leñosas está comprendido por tejidos del xilema externo (madera) y floema interno (corteza interna) que surgen a lo largo de la vida de la planta desde un grupo medio de células de meristemo lateral llamadas cambium vascular (Kramer y Kozlowski, 1979). La química del hospedero incluye monoterpenos tóxicos, resinas ácidas y compuestos fenólicos que pueden matar a los escarabajos en todas sus etapas de desarrollo, así como al crecimiento fúngico (Raffa *et al.*, 1993).

Todas las especies de *Dendroctonus* parecen estar asociadas con hongos, y esta asociación varía en gran medida en el tipo, que incluye antagonismo, y posiblemente comensalismo, así como mutualismo, y puede ir desde obligado a facultativo (Six y Klepzig, 2004). Esos hongos son transferidos al árbol durante el ataque de los descortezadores, y son transportados en estructuras especializadas del escarabajo llamadas “micangia”, y debido a su fitopatogenicidad pueden competir con otros organismos por alimento y sobrevivir en los tejidos frescos de los árboles (Jankowiak y Kot, 2011). Además causan disrupción en la conducción de agua en el xilema secundario, lo que es un factor clave en la reducción de la resistencia de los hospederos (Reynolds, 1992; Hobson *et al.*, 1994). En particular, *D. mexicanus* parece estar asociado con *Ceratocystis minor*, que es causante de la mancha azul en los pinos atacados por este insecto (Rodríguez, 1990; Sánchez-Martínez *et al.*, 2007).

Los ataques en los pinos por escolítidos son caracterizados por presencia de grumos de resina y escurrimientos de la misma en la parte media del fuste de los árboles, así como cambio de coloración del follaje, de verde alimonado en sus

etapas iniciales, pasando por un tono rojizo cerca de la etapa de emergencia de los descortezadores, y cuando los árboles están muertos pierden el follaje. Así, el cambio en la coloración es la forma más evidente para detectar manchones de infestación (Rodríguez, 1990). Cuando la densidad de descortezadores aumenta, estos con frecuencia se vuelven capaces de superar incluso las defensas de árboles resistentes a través de ataques masivos, y la población de descortezadores colapsa cuando se agota el suministro de árboles hospederos (Reeve, 1997).

Distribución del género *Dendroctonus* en México

La Sierra Madre Occidental es el sistema montañoso más importante en la distribución de la riqueza de especies de *Dendroctonus* en México. Sin embargo, la distribución de las especies hospederas no coincide con esta tendencia geográfica del descortezador, pues el mayor porcentaje de especies de *Pinus* colonizadas por *Dendroctonus* se encuentra en la Faja Volcánica Transmexicana (Salinas-Moreno *et al.*, 2010).

Los patrones de distribución geográfica del género *Dendroctonus* en México sugieren que la Faja Volcánica Trans-Mexicana ha sido un corredor para sus especies, aunque para sus hospederos del género *Pinus*, ha sido un centro de diversificación y endemismo. En esta provincia geológica, *Dendroctonus mexicanus* presenta una distribución geográfica casi continua sobre un amplio rango de elevación (1,600 - 2,800 m), y es una especie generalista que coloniza casi todas las especies de *Pinus* en la región (Zúñiga *et al.*, 2006).

En México hay registradas 12 especies de *Dendroctonus*, (*D. adjunctus*, *D. approximatus*, *D. brevicomis*, *D. frontalis*, *D. jeffreyi*, *D. mexicanus*, *D. parallelocollis*, *D. ponderosae*, *D. pseudotsugae*, *D. rhizophagus*, *D. valens* y *D. vitei*) varias de las cuales son de gran importancia económica. Los bosques de pino en México son hospederos de las especies: *D. adjunctus*, *D. approximatus*, *D.*

frontalis, *D. mexicanus*, *D. parallelcollis*, *D. rhizophagus*, *D. valens*, *Ips bonanseai*, *I. integer*, *I. mexicanus*, *Pissodes zitacuarensis* e *Hylurgus* sp. Este grupo de insectos pueden tornarse en plagas importantes de los bosques de pino en México, con excepción del último (Cibrián *et al.*, 1995; Pérez-Vera *et al.*, 2009; SEMARNAT, 2005 *in* Salinas-Moreno *et al.*, 2010).

La identificación precisa de *D. frontalis* y *D. mexicanus* ha sido particularmente difícil debido a las grandes semejanzas morfológicas de las dos especies, y por que comparten el mismo nicho ecológico y hospederos. Esta dificultad para separar las especies también hace difícil implementar estrategias de control basadas en las diferencias que los ciclos biológicos presentan en ambos casos. En particular, *D. mexicanus* está mejor adaptado a elevaciones cercanas a los 2000 m, por lo que es una amenaza potencial en bosques que se encuentren en elevaciones cercanas (Klepzig *et al.*, 2003; Rios-Reyes *et al.*, 2008).

Factores asociados a infestaciones

Las poblaciones de descortezadores presentan fluctuaciones dramáticas, por lo que con frecuencia se convierten en infestaciones importantes en los bosques de coníferas. Se han llevado a cabo esfuerzos considerables para determinar las causas de los brotes de descortezadores; la explicación más común es que los brotes ocurren cuando hay una abundancia determinada de árboles con baja resistencia al ataque de adultos, los cuales son adecuados para la reproducción de los escarabajos (Reeve, 1997).

A menudo se piensa que los brotes ocurren como consecuencia del estrés en los árboles, que limita la efectividad del sistema de oleorresina contra el ataque de escarabajos adultos, *D. mexicanus*, al ser una especie endémica, es susceptible a incrementos en sus poblaciones ante cualquier condición que debilite a los pinos (Rodríguez, 1990; Reeve, 1997).

Los factores que han sido implicados como agentes de estrés incluyen sequía, competencia entre árboles, enfermedades o defoliación por otros insectos, tormentas y envejecimiento. En años recientes, las grandes infestaciones han sido asociadas a largos periodos de sequía; algunas condiciones medioambientales, particularmente la temperatura, y la precipitación afectan la emergencia y dispersión de forma significativa (Rodríguez, 1990; Fettig *et al.*, 2006; Fettig *et al.*, 2007; Reeve *et al.*, 1995; Cuéllar-Rodríguez, 2012).

Las infestaciones de *D. mexicanus* además de estar relacionadas con los factores anteriores, son más frecuentes en suelos pobres y degradados, o donde ha habido incendios, que permiten la entrada de barrenadores, mismos que a su vez disminuyen las defensas de los pinos, lo que permite la entrada de *D. mexicanus* (Rodríguez, 1990). El descenso de las poblaciones de brotes a niveles endémicos se le atribuye con frecuencia al incremento en la resistencia de los árboles hospederos potenciales, o simplemente al agotamiento de árboles adecuados para la reproducción de los escarabajos (Reeve *et al.*, 1995).

Enemigos naturales

Además de los factores abióticos, muchos factores bióticos también desempeñan un papel importante en el control natural de las poblaciones de descortezadores. Este es el caso de los insectos depredadores y enemigos naturales de los escolítidos, entre ellos se encuentran especies de la familia Cleridae, Trogossitidae, Silvanidae, Monotomidae (Coleoptera), Braconidae (Hymenoptera), etc. (López-Romero *et al.*, 2007).

Los enemigos naturales pueden ser factores importantes en la modulación de la dinámica poblacional de al menos varias especies de descortezadores. Los cléridos en particular parecen ser los enemigos naturales más importantes en varios sistemas, depredando tanto adultos como crías. Por ejemplo, *Thanasimus dubius* representa una importante fuente de mortalidad para *D. frontalis* durante la

colonización; así, las fuerzas generadas por los enemigos naturales también son consideradas como un componente importante en la dinámica de los descortezadores (Reeve, 1997).

Importancia económica

Las infestaciones de descortezadores pueden ser causadas por especies «primarias» y «secundarias». Dentro de las especies primarias se encuentran algunos descortezadores, entre los que destacan las especies del género *Dendroctonus* (Rodríguez, 1990; López-Romero *et al.*, 2007).

Dada su estrecha relación con el bosque, los descortezadores de los géneros *Dendroctonus* e *Ips* son los más comunes en los bosques de coníferas. Los altos índices de infestación en los bosques de pino causados por *Dendroctonus* sp., en los últimos años han dado lugar a altos índices de mortalidad en México. Anualmente miles de árboles mueren por ataques de estos insectos (Miller y Borden, 2000; Gillette *et al.*, 2001; Holsten *et al.*, 2002; Sun *et al.*, 2003 *in* Diaz *et al.*, 2006, Salinas-Moreno *et al.*, 2010).

El valor de las pérdidas de madera causadas por *D. frontalis* puede alcanzar los 237 millones de dólares por año en los Estados Unidos (Ungerer *et al.*, 1999). En el año 2003, el servicio forestal del Departamento de agricultura de Estados Unidos estimó que del 15% a 30% del piñón había sido destruido en más de 1.6 millones de hectáreas (Fettig *et al.*, 2006). Las infestaciones del escarabajo del pino de las montañas (*Dendroctonus ponderosae*) han impactado grandes áreas de bosques de pinos (*Pinus contorta*), en British Columbia, Canadá, incrementándose de 164 mil ha en 1999, a más de 11 millones de ha en 2007 (Coops *et al.*, 2009).

En el caso de *D. mexicanus*, recientemente es considerada la especie que causa más daños en los bosques de pinos en México, pues la información ha

sido escasa en la identificación de los causantes de los brotes, y la posición taxonómica de *D. mexicanus* ha sido debatida y relacionada con *D. frontalis*, lo que ha generado confusión en los registros (Rodríguez, 1991). En el año 2010 se registró una pérdida de 650 hectáreas de pino en el estado de Guanajuato, causada por *D. mexicanus* (SEMARNAT, 2012).

Importancia de las feromonas

Los descortezadores han desarrollado sistemas de comunicación química mediada por sustancias químicas conductuales (semioquímicos) que promueven la localización y agregación de individuos. Cuando dos o más especies son simpátricas y habitan en el mismo árbol, las feromonas sirven para dividir los recursos y minimizar los efectos nocivos de la competencia interespecífica al mantener una separación adecuada entre las galerías. Además, esta comunicación feromonal es percibida como kairomonal por los enemigos naturales de los descortezadores (Domínguez-Sánchez *et al.*, 2008; Pureswaran *et al.*, 2008).

Para la mayoría de las especies de descortezadores, las feromonas sirven de forma primaria para la búsqueda, atracción y apareamiento. Las feromonas de los escolítidos probablemente evolucionaron en el contexto sexual del cortejo y de la competencia macho – macho, y se producen de manera adicional en mensajes de ataques cooperativos en las especies que matan a los árboles. El éxito de la colonización por lo tanto requiere la liberación de suficiente feromona de agregación para garantizar la atracción de sus congéneres en ataques en masa coordinados para sobrepasar las defensas del hospedero (Pureswaran *et al.*, 2008, Raffa *et al.*, 1993).

La utilidad de estos semioquímicos se ha extendido para el monitoreo de las poblaciones de descortezadores. Estos compuestos, además de tener una alta especificidad y nulo impacto al medio, también atraen a los depredadores de los

escolítidos (Macías-Sámano, 2004). La frontalina es una feromona de agregación para especies como *Dendroctonus frontalis* Zimmerman, *D. mexicanus* Hopkins y *D. adjunctus* Blandford, por lo que estos insectos son atraídos a trampas cebadas. *D. valens* sin embargo no utiliza feromonas de agregación para localizar a su hospedero, pues se guía por compuestos presentes en la resina de los árboles (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2010). Las trampas Lindgren se basan en la premisa de que una silueta vertical prominente es importante para la orientación de los descortezadores hacia los árboles atacados en masa (Gara *et al.* 1965, Lindgren, 1983 *in* Turchin y Odendaal, 1996).

Control

Para controlar las infestaciones, tradicionalmente se utilizan técnicas silvícolas que incluyen el derribo de árboles infestados y no infestados. En México, la Norma Oficial NOM-019-RECNAT-1999 (DOF, 2000) establece los métodos de control para descortezadores: talas de saneamiento y aplicación de insecticidas aprobados para su uso en el bosque (Díaz-Núñez *et al.*, 2006). El uso de químicos como el permetrín y el fenitrotión ofrece resultados eficientes para proteger árboles individuales de *D. frontalis* y *D. brevicomis* (Shea *et al.*, 1984).

Los métodos mecánicos y químicos son recomendados como medidas urgentes, donde se derriban los árboles afectados, y se destruye al insecto con aplicación de fuego, antes de la tercera semana de ataque; los métodos químicos incluyen el uso de BHC y Malation, que resultan altamente tóxicos en *D. mexicanus* (Rodríguez, 1990).

Otros estudios incluyen soluciones como mecanismos de disipación de los residuos de aerosol en la corteza del pino con y sin adyuvantes, la deposición de insecticidas en aerosol mediante sistemas convencionales y «antidrift» (surfactante que evita la volatilización no deseada de las partículas de aerosol) (Hastings y Coster, 1981).

III. HIPÓTESIS

La temperatura, cobertura arbórea, estructura de la vegetación, las condiciones topográficas y la edad del arbolado favorecen las fluctuaciones poblacionales de los insectos descortezadores (*Dendroctonus mexicanus*), en los bosques de piñones (*Pinus cembroides*) en la región de la Sierra Gorda de Guanajuato, México.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la dinámica poblacional de *Dendroctonus mexicanus* y otros insectos descortezadores presentes en tres zonas de bosque de *Pinus cembroides* de abril de 2011 a abril de 2012 en la Sierra Gorda de Guanajuato y evaluar la relación con los factores bióticos y abióticos medidos en los sitios de estudio.

Objetivos particulares

- 1.- Identificar las especies de descortezadores involucrados en las infestaciones de *Pinus cembroides* dentro de los sitios de muestreo.
- 2.- Describir el patrón demográfico durante un ciclo anual de los insectos descortezadores sobre *Pinus cembroides* por medio de trampas de feromonas, y determinar su relación con la temperatura.
- 3.- Caracterizar los sitios de estudio mediante un estudio dendrocronológico de *Pinus cembroides*, la determinación de la estructura de la vegetación y la evaluación de variables topográficas.
- 4.- Evaluar cambios en la vegetación mediante imágenes satelitales.

V. METODOLOGÍA

Zona de estudio

El monitoreo se estableció en tres sitios con bosque de *Pinus cembroides* infestado por descortezadores de la especie *Dendroctonus mexicanus*, en las comunidades de El Rucio, El Carricillo y Cerro Prieto, Guanajuato, México, debido a sus características heterogéneas entre manchones, la distancia entre los mismos y a su fácil acceso. El sitio de estudio en El Rucio se ubicó entre las coordenadas 21°18'03" N y 99°49'19" O; El de El Carricillo entre las coordenadas 21°18'58" N y 99°49'51" O; y Cerro Prieto entre las coordenadas 21°17'41" N y 99°47'09" O (Figura 1). El clima se presenta semiseco, y semicálido, la precipitación media anual varía de 700 a 800 mm y la temperatura media anual oscila entre 18° y 22°C (CONANP, 2005).

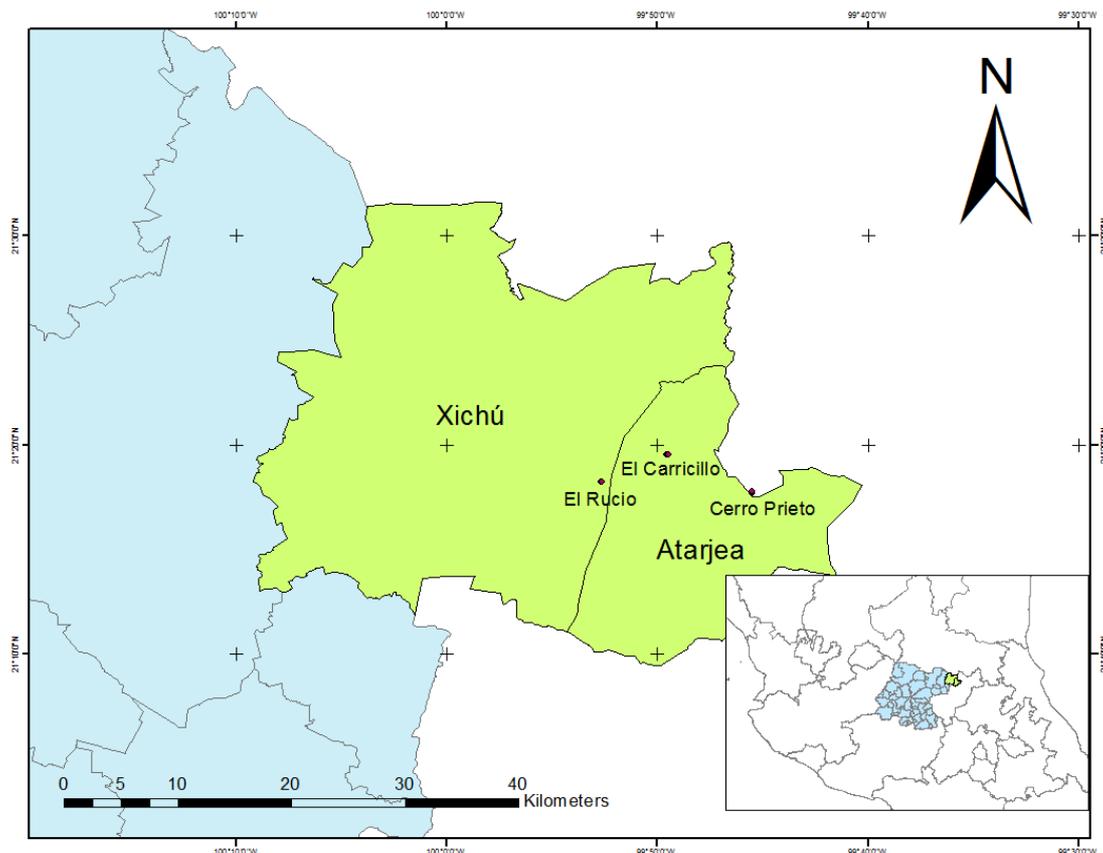


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio, donde existen infestaciones activas de descortezadores, en la Sierra Gorda, estado de Guanajuato.

Colecta de insectos

En cada uno de los sitios de estudio establecidos, se colocaron cuatro trampas tipo Lindgren y una trampa tipo Panel, de las cuales cuatro de ellas se cebaron con feromona atrayente (P152, **Dendrocton frontalis** TrpB de ChemTica Internacional S. A.) y la otra (Lindgren) permaneció como testigo sin feromona durante abril de 2011 a abril de 2012. Las trampas tuvieron una separación aproximada de 50 m entre ellas, se instalaron suspendidas el aire con una cuerda atada en árboles muertos (no hospederos) o encinos. Se evitó su instalación cerca de árboles sanos para no provocar infestaciones en los mismos. El vaso colector de las trampas estuvo a una altura del suelo de 1.5 a 2.0 metros (Sánchez-Martínez *et al.*, 2007; Rodríguez, 2009).

Los insectos se colectaron cada 15 días; dentro del vaso colector se puso un trozo de 2 cm de collar antipulgas para matar a los insectos que cayeron en el mismo, y evitar que se maltraten; el collar antipulgas se reemplazó según la efectividad del mismo indicada por el fabricante. Los insectos capturados se depositaron en frascos de plástico PET con etanol al 70% y se etiquetaron con los datos de campo correspondientes a la colecta (Cruz, 2007).

Identificación taxonómica de insectos

Una muestra de los ejemplares de insectos colectados se montó en alfileres entomológicos y se envió al Laboratorio de Entomología Forestal del Colegio de Posgraduados, donde se llevó a cabo su identificación. También se identificaron ejemplares en el laboratorio de zoología de la Universidad Autónoma de Querétaro con el uso de claves específicas para escolítidos (Wood, 1982; Cibrian *et al.*, 1995). El Servicio Forestal de Estados Unidos (USFS) confirmó la identificación de *D. mexicanus*, resaltando la ausencia de *D. frontalis*.

Variables evaluadas

Variación climática

El monitoreo climático se llevó a cabo de de abril del 2011 a abril del 2012, a partir de colectores de datos climáticos Lascar[®] (Lascar USB Temperature and Humidity Data Loggers), los cuales registran información de temperatura y humedad relativa; se colocó un aparato en cada sitio de muestreo, los aparatos se instalaron en una trampa Lindgren, cerca del primer cono, bajo el soporte superior de la trampa, libre de objetos, para evitar errores en la toma de datos; el intervalo de registro de datos fue de una hora. Los datos se vaciaron cada dos meses con la ayuda del programa Easy Log USB 5.45 provisto por el fabricante de Lascar.

Los datos climáticos obtenidos de temperaturas mínimas se analizaron mediante una regresión lineal, con el paquete estadístico JMP 5.0.1 (SAS Institute Inc.). Los análisis de regresión lineal son solucionados con la R^2 , cuyo valor siempre estará entre 0 y 1, por esta razón, la gente tiende a multiplicarlo por 100, y es explicado como el porcentaje de la varianza en los datos explicados con el modelo (Conway y Myles, 2012).

Estructura de la vegetación

En cada uno de los sitios de estudio se evaluó la estructura de la vegetación mediante un cuadrante de Whittaker o de evaluación de parcelas multiescala utilizadas para monitoreo de vegetación, donde en extensiones de 20m x 50m se distribuyen subparcelas de diferentes tamaños para poder evaluar diferentes tamaños y edades de la vegetación (Figura 2) (Campbell *et al.*, 2002).

El Índice de Valor de Cobertura de cada especie se calculó dentro de cada subcuadrante se obtuvo sumando la Abundancia y la Dominancia Relativa mediante el programa BIOMON V2.0 (Balinga *et al.*, 2006; Flores *et al.*, 2009).

También se calcularon los índices de Shannon-Weinner y Simpson en el programa PAST V2.04 (Hammer *et al.*, 2001).

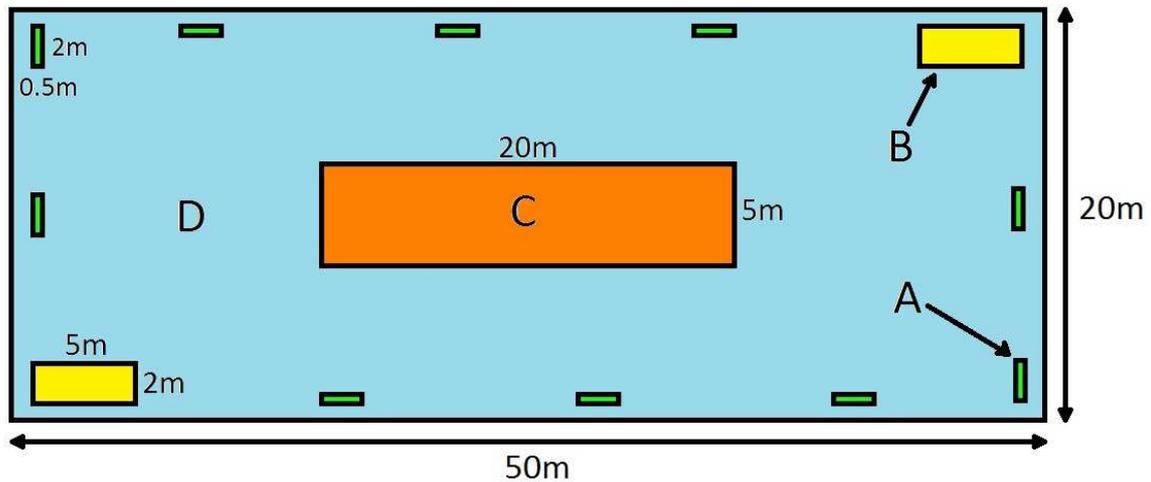


Figura 2. Diagrama del establecimiento de una parcela modificada Whittaker. En el cuadrante D se mide la altura y DAP a todos los árboles con una circunferencia mayor a 10cm. En los subcuadrantes «A» se mide vegetación con un DAP entre 5 y 10cm, en los «B» de 1 a 5 cm, y en el «C» se miden hierbas y pastos (Campbell *et al.*, 2002).

Edad del arbolado y grosor de los anillos de crecimiento

Se tomaron muestras de 20 individuos infestados y 20 individuos sin síntomas de infestación dentro de cada sitio, los individuos infectados se seleccionaron mediante un transecto lineal a lo largo del manchón de infestación, y los individuos sanos se muestrearon alrededor del manchón, el proceso se llevó a cabo por duplicado para reducir el error dentro del individuo (Jozsa, 1988). Los radios o incrementos de madera de los árboles se colectaron con ayuda de una sonda Pressler o taladro de incrementos marca Mattson, de 500 x 5 mm, el muestreo se llevó a cabo de acuerdo a las características de cada árbol, generalmente a la altura del pecho, los huecos dejados en los árboles por el taladro se sellaron con cera de Campeche.

El conteo de los anillos en los radios se llevó a cabo en laboratorio, las muestras se montaron sobre una base de madera con una ranura destinada a la muestra, que se fijó con pegamento blanco para una mejor manipulación; el lijado se llevó a cabo de manera progresiva con lija para madera fina, y lijas de número 280 y 400 (numero de granos/cm²) consecutivamente, para de este modo conseguir un mayor contraste en los anillos.

Una vez lijados los radios, se contaron y se midieron los anillos desde la corteza hasta el centro visible del árbol; se tomaron los promedios del número de anillos obtenidos de las diferentes muestras por individuo y se calculó el grosor de los anillos mediante el paquete estadístico SAS (SAS, 2006), el conteo se llevó a cabo mediante el uso de un microscopio estereoscópico y el grosor de los anillos midió utilizando una mesa Velmex (Brienen y Zuidema, 2003).

Cobertura arbórea

La cobertura arbórea se midió dentro y fuera de la cada uno de los sitios afectados por descortezadores, la zona no afectada se eligió al azar a una distancia no mayor a 500 metros del área infestada. Para llevar a cabo la medición se utilizó el equipo LAI-2000 Plant Canopy Analyzer de la empresa Li-Cor®, la cobertura se midió dentro y fuera de las zonas afectadas de bosque de *Pinus cembroides*, con un equipo, y se dejó otro equipo en una zona sin árboles (despejada) el cual tomó lecturas de referencia cada minuto mientras se tomaban las lecturas del dosel. Las lecturas de la cobertura del dosel se analizaron y compararon con las lecturas de referencia con ayuda del programa LAI-2000 File Viewer 1.09, de acuerdo a las instrucciones del fabricante.

Sistemas de Información Geográfica

Se obtuvo el Modelo Digital de Elevación (MDE) del archivo Continuo de Elevaciones Mexicano CEM (2.0) de INEGI

<http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/datosrelieve/continental/Descarga.aspx>);

y mediante el Software ArcGIS 10, a partir de las herramientas de superficie, se generaron diversas capas tipo retícula o *raster* de las que se extrajeron datos de altitud, inclinación del terreno y orientación cardinal de la ladera en la que se observaron los manchones de infestación.

También se usaron imágenes Landsat (Path: 27, Row: 45) del 30 de enero de 2011 al 5 de septiembre de 2012 (fechas de la primera y última imagen) para identificar los manchones de infestación en las mismas, así como su progresión a través del tiempo; mediante el software de análisis de imágenes ENVI 4.5 se obtuvo el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada ó Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) en cada una de las imágenes satelitales, y se observó el cambio en los valores de este índice a través del tiempo en las zonas infestadas y en 100 zonas aleatorias de bosque sano.

VI. RESULTADOS

Muestreo de descortezadores en el área de estudio

Se colectaron un total de 54,283 individuos correspondientes a la especie *Dendroctonus mexicanus*, 1,124 individuos correspondientes al género *Ips* sp., 91 individuos correspondientes a la familia Trogossitidae y 76 individuos correspondientes a la familia Cleridae, en un periodo total de 13 meses, mediante el uso de trampas cebadas con feromonas. (Tabla 1). De los individuos capturados correspondientes a *D. mexicanus*, 3,429 pertenecen al sitio El Rucio, 35,696 pertenecen a El Carricillo, y 15,158 pertenecen a Cerro Prieto.

Efectos estacionales y climáticos en las poblaciones de insectos descortezadores.

Dinámica poblacional de *D. mexicanus*

Las poblaciones de *D. mexicanus* tuvieron variaciones en los tres sitios de estudio, durante los 13 meses de monitoreo. En general, se observó que las poblaciones de descortezadores presentaron mayor actividad de vuelo en el periodo comprendido en los meses de abril a junio de 2011 (figura 3) y menor actividad en el periodo comprendido de noviembre de 2011 a abril de 2012.

Se observaron cuatro picos en las capturas de *D. mexicanus* en el sitio El Rucio; correspondientes a los meses de abril, agosto, septiembre de 2011, y abril de 2012; en El Carricillo se observaron también cuatro picos en las capturas, que corresponden a abril, mayo, junio y agosto de 2011; en el último sitio (Cerro Prieto) se observaron tres picos en las capturas, correspondientes a abril, junio y octubre de 2011.

El sitio con menor grado de infestación fue El Rucio. Las bajas poblaciones de este sitio lo caracterizan con fluctuaciones ligeras en la población en fase de vuelo de *D. mexicanus*, lo que indica un comportamiento uniforme en la población a través del tiempo. El sitio con mayor grado de infestación fue El Carricillo, seguido por Cerro Prieto que mostró un grado de infestación intermedio. Las poblaciones de *D. mexicanus* en estos dos sitios tuvieron un comportamiento similar, mostrando fluctuaciones poblacionales muy marcadas en fechas similares, correspondientes a la temporada de sequías, cuando hubo temperaturas más altas.

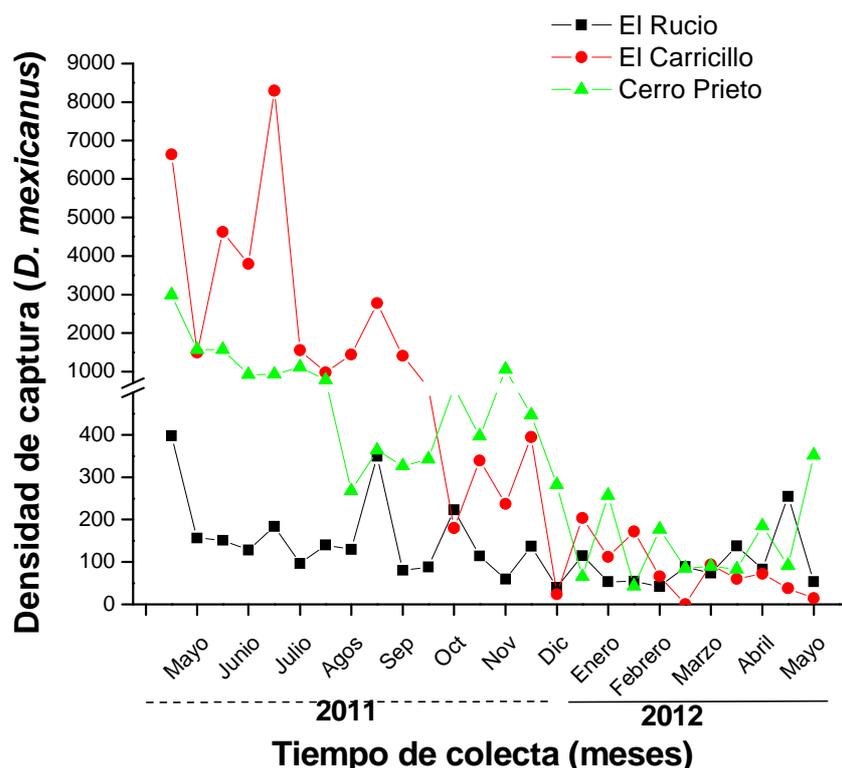


Figura 3. Capturas de *Dendroctonus mexicanus* en fase de vuelo a partir de trampas Lindgren, por sitio de estudio, en 2011 y 2012.

Dinámica poblacional de *Ips* sp.

La población de *Ips* sp. presentó variaciones en los tres sitios de estudio, durante los trece meses que duró el monitoreo. Se observó que sus poblaciones presentaron mayor actividad de vuelo en el periodo comprendido del 18 de julio al 18 de septiembre de 2011 (Figura 4). Se observó también que las poblaciones presentaron menor actividad en el periodo comprendido del 18 de noviembre de 2011 al 18 de abril de 2012.

Se observaron cuatro picos en las capturas de *Ips* sp. en el sitio El Carricillo; en Cerro Prieto se observaron dos picos en las capturas, en tanto que en El Rucio, al tratarse del sitio con menor grado de infestación, no se observaron picos evidentes.

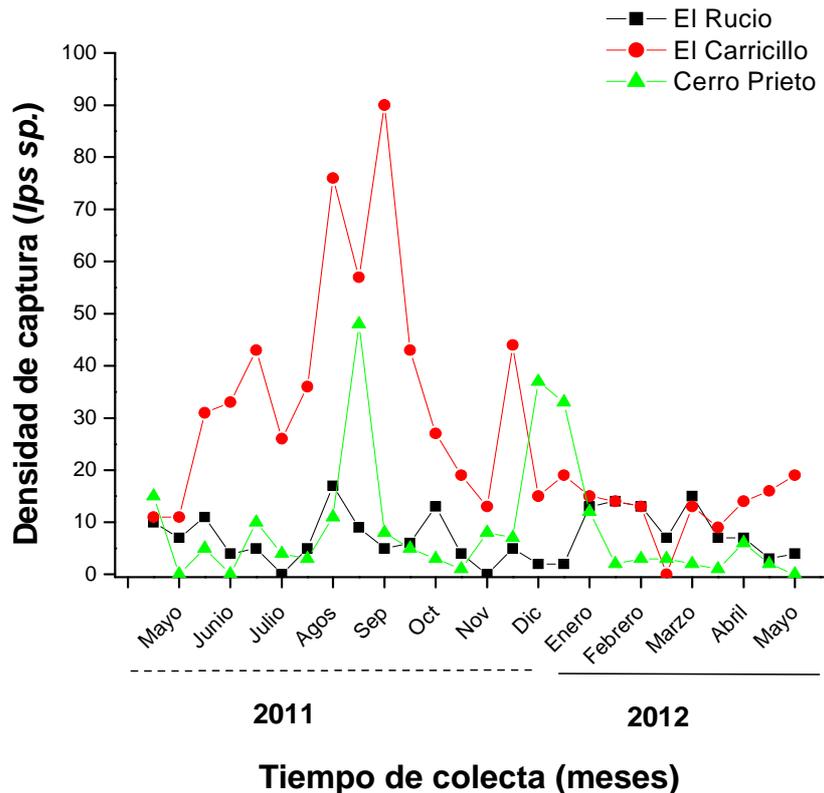


Figura 4. Capturas de *Ips* sp. en fase de vuelo a partir de trampas Lindgren, en los tres sitios de estudio, en 2011 y 2012.

Correlación de temperatura con capturas de insectos descortezadores

En los tres sitios infestados se observó que las fluctuaciones en las capturas de *D. mexicanus* correspondieron con las fluctuaciones observadas en la temperatura mínima mensual (Apéndice I), lo que indica que la temperatura mínima mensual está correlacionada con el período de vuelo de *D. mexicanus*. En los tres sitios hubo correlaciones significativas entre la temperatura mínima y las capturas de *D. mexicanus*. $R^2 = 0.41$ ($P = 0.032$), $R^2 = 0.42$, ($P = 0.009$) y $R^2 = 0.43$, ($P = 0.026$) para El Rucio, El Carricillo y Cerro Prieto, respectivamente. (Figura 5).

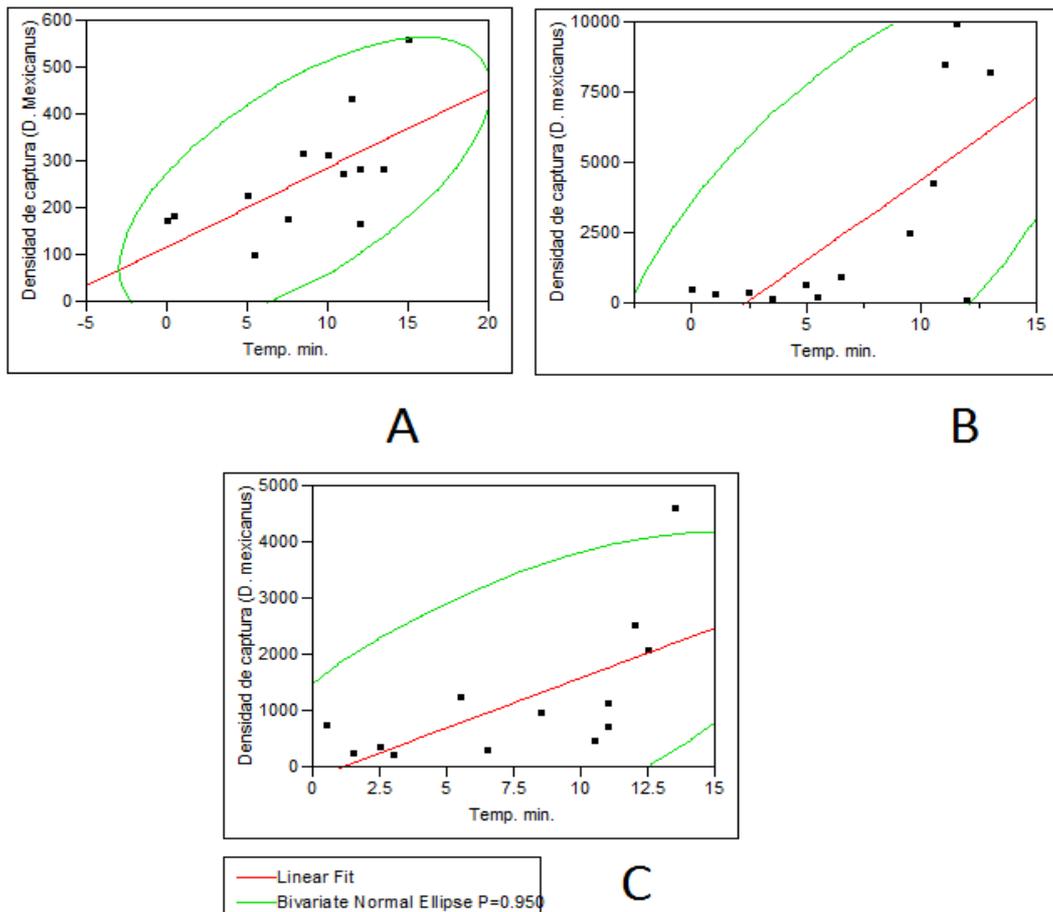


Figura 5. Regresión de temperatura mínima mensual con número de individuos de *D. mexicanus* capturados en trampas Lindgren, en la Sierra Gorda de Guanajuato, México. Sitios de estudio: A. El Rucio, B. El Carricillo, y C. Cerro Prieto.

Caracterización de los sitios de estudio

El Rucio

Vegetación en bosque sano

De acuerdo con los resultados de los cuadrantes Whitaker, se registraron un total de 14 especies de plantas para este sitio: *Pinus cembroides*, *Juniperus* sp., *Arbutus* sp., *Carlowrightia* sp. (Acanthaceae), cuatro especies de Asteraceae (incluidas *Bidens* sp. y *Stevia* sp.), *Lepidium virginicum* (Brassicaceae), *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae), *Salvia polystachya* (Lamiaceae), *Lopezia Racemosa* (Onagraceae), *Diodia* sp. (Rubiaceae) y *Senna* sp. (Fabaceae).

Dentro de las especies arbóreas obtenidas, se estimaron los Índices de Valor de Cobertura con los datos arrojados por BioMon 2.0, de las cuales, *Arbutus* sp. obtuvo un CVI = 0.0729, *Juniperus* sp. presentó un CVI = 0.2102 y *Pinus cembroides* presentó un CVI = 1.7168. Este sitio presentó un índice de Shannon-Weiner = 0.6693 y un índice de Simpson = 0.3704.

Dado que la vegetación es básicamente bosque de *Pinus cembroides*, se observó una clara predominancia de esta especie para el estrato arbóreo en todas las parcelas pertenecientes a los tres sitios de estudio, como evidencian los Índices de Valor de Cobertura. Dentro de esta parcela, en el estrato arbustivo predominaron las plantas pertenecientes a la familia Asteraceae.

Vegetación en bosque infestado

Se registraron un total de 13 especies de plantas para este sitio: *Pinus cembroides*, *Juniperus* sp., tres especies de la familia Asteraceae, dos especies de Euphorbiaceae (*Euphorbia* spp.) una especie de Fabaceae, *Salvia polystachya* (Lamiaceae), *Sida* sp. (Malvaceae) y *Lopezia Racemosa* (Onagraceae).

Los Índices de Valor de Cobertura de las especies arbóreas son: *Arbutus* sp, CVI = 0.2171, *Pinus cembroides*, CVI = 1.6825 y *Quercus* sp, CVI = 0.1003. Este sitio presentó un índice de Shannon-Weiner = 0.9007 y un índice de Simpson = 0.4872.

El Carricillo

Vegetación en bosque sano

Se registraron un total de 17 especies de plantas para este sitio: *Pinus cembroides*, *Juniperus* sp., *Arbutus* sp., *Quercus* spp. (tres especies), una especie de Amaranthaceae, *Senecio* sp, *Eupatorium* sp. (Asteraceae), *Gibasis* sp. (Commelinaceae), *Ipomoea* sp. (Convolvulaceae), *Salvia mexicana*, *Salvia fulgens* (Lamiaceae), dos especies de *Schoenocaulon* spp. (Melanthiaceae), *Lopezia* sp. (Onagraceae), y *Amelanchier denticulata* (Rosaceae).

Los Índices de Valor de Cobertura de las especies arbóreas son: *Arbutus* sp, CVI = 0.0785, *Juniperus* sp., CVI = 0.0221, *Pinus cembroides*, CVI = 1.3044 y *Quercus* spp, CVI = 0.5951. Este sitio presentó un índice de Shannon-Weiner = 1.024 y un índice de Simpson = 0.5028. La mayor predominancia en el estrato arbustivo la presentaron las familias Lamiaceae y Amaranthaceae.

Vegetación en bosque infestado

Se registraron un total de 18 especies de plantas para este sitio: *Pinus cembroides*, *Juniperus* sp., tres especies de *Quercus*, una especie de Amaranthaceae, *Bidens* sp., *Senecio* sp. (Asteraceae), *Gibasis* sp. (Commelinaceae), *Ipomoea* sp. (Convolvulaceae), *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae), *Clematis dioica* (Fabaceae), *Salvia mexicana* (Lamiaceae), *Schoenocaulon* sp. (Melanthiaceae), *Lopezia* sp. (Onagraceae), *Cheilantes millifolia* (Pteridaceae), *Amelanchier denticulata* (Rosaceae), y *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae).

Los Índices de Valor de Cobertura de las especies arbóreas son: *Juniperus* sp., CVI = 0.076, *Pinus cembroides*, CVI = 1.1007, y *Quercus* spp, CVI = 0.8234. Este sitio presentó un índice de Shannon-Weiner = 1.163 y un índice de Simpson = 0.602. En este caso también se observó una alta predominancia de las familias Lamiaceae y Melanthiaceae en el estrato arbustivo.

Cerro Prieto

Vegetación en bosque sano

Se registraron un total de 11 especies de plantas para este sitio: *Rhus* sp. (Anacardiaceae), *Senecio praecox* (Asteraceae), *Tecoma stans* (Bignoniaceae), *Pinus cembroides*, *Juniperus* sp., *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), *Montanoa tomentosa* (Asteraceae), *Tagetes* sp. (Asteraceae), *Plumbago scandens* (Plumbaginaceae), una especie no identificada de Asteraceae, y *Pilea* sp. (Urticaceae).

Los Índices de Valor de Cobertura de las especies arbóreas son: *Rhus* sp., CVI = 0.0197, *Senecio praecox*, CVI = 0.8121, *Tecoma stans*, CVI = 0.0173 *Juniperus* sp., CVI = 0.0838 y *Pinus cembroides*, CVI = 1.0673. Este sitio presentó un índice de Shannon-Weiner = 1.159 y un índice de Simpson = 0.6136.

Se observó una alta predominancia de *Pinus cembroides* y de *Senecio praecox* en los estratos arbóreos, en tanto que dentro del estrato herbáceo predominó la familia Asteraceae.

Vegetación en bosque infestado

Se registraron un total de 13 especies de plantas para este sitio: *Senecio praecox* (Asteraceae), *Tecoma stans* (Bignoniaceae), 2 especies de *Brongniartia* spp. (Fabaceae), *Pinus cembroides*, *Juniperus* sp., *Quercus* sp., *Dodonaea*

viscosa (Sapindaceae), *Montanoa tomentosa* (Asteraceae), *Tagetes* sp. (Asteraceae), *Plumbago scandens* (Plumbaginaceae), una especie no identificada de Asteraceae, y *Pilea* sp. (Urticaceae).

Los Índices de Valor de Cobertura de las especies arbóreas son: *Senecio praecox*, CVI = 0.9441, *Tecoma stans*, CVI = 0.0106, *Brongniartia* spp., CVI = 0.0563, *Juniperus* sp., CVI = 0.0857, *Pinus cembroides*, CVI = 0.8338, *Quercus* sp., CVI = 0.0268 y *Dodonaea viscosa*, CVI = 0.0426. Este sitio presentó un índice de Shannon-Weiner = 1.354 y un índice de Simpson = 0.6513.

Se observó, de igual forma que en el bosque sano, una alta predominancia de *Pinus cembroides* y de *Senecio praecox* en los estratos arbóreos, en tanto que dentro del estrato herbáceo predominó la especie *Plumbago scandens* y la familia Asteraceae.

Edad del arbolado

La edad promedio total del arbolado muestreado (sano e infestado) dentro de los tres sitios fue de 84 años. Dentro de los sitios sanos, la edad promedio fue de 93 años en El Rucio, en El Carricillo fue de 81 años, en tanto que para Cerro Prieto fue de 71 años. La edad promedio del arbolado muestreado dentro de las zonas infestadas en el sitio El Rucio fue de 90 años, en El Carricillo fue de 81 años, y en Cerro Prieto fue de 87 años.

No se observaron diferencias significativas entre los dos grupos (sanos vs. infestados), tanto en El Rucio como en El Carricillo, por lo tanto, se considera que la edad es uniforme en esos bosques. En Cerro Prieto se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones sanas e infestadas, donde los árboles afectados fueron más viejos que los sanos. Se encontraron diferencias significativas en la edad del arbolado sano entre los tres sitios, mientras que para

el bosque infestado la edad fue similar para los tres sitios, no evidenciando diferencias significativas (Figura 6).

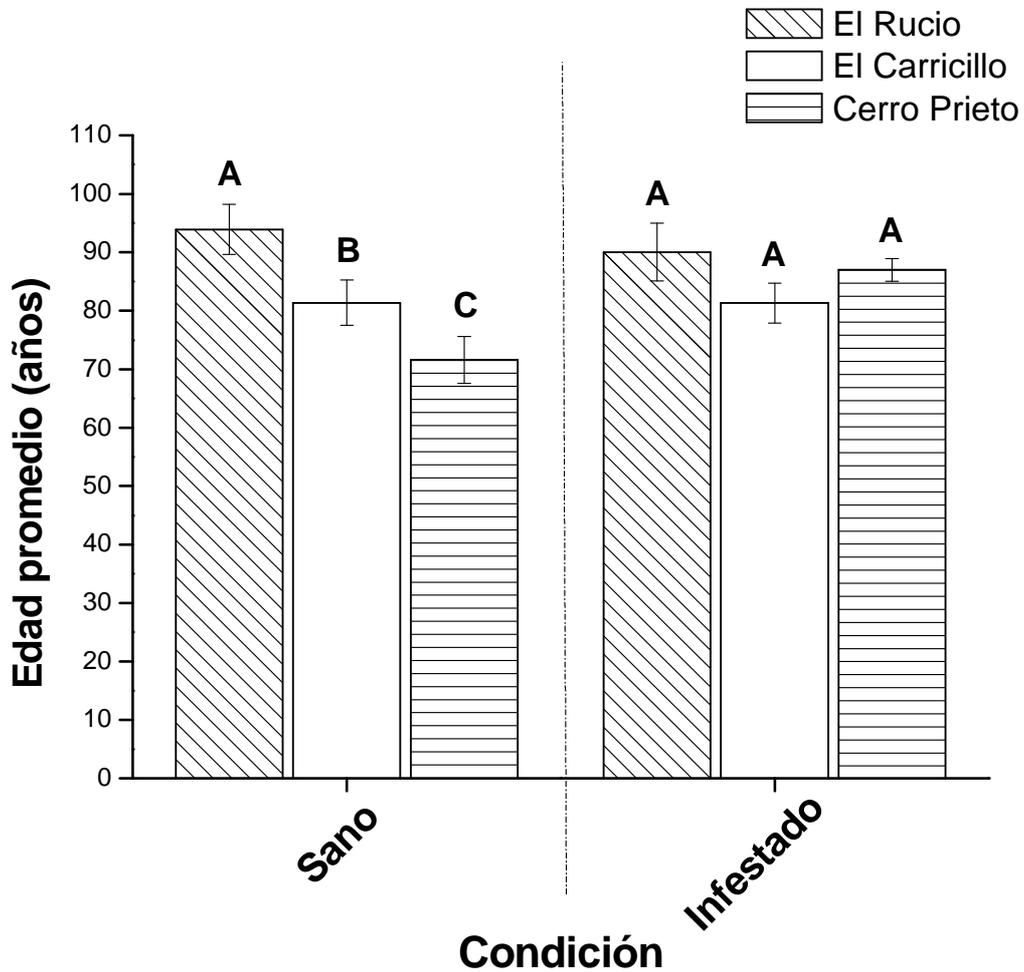


Figura 6. Edad promedio del arbolado de *Pinus cembroides* para los tres sitios en la Sierra Gorda de Guanajuato (N=20/muestra, $P=0.\leq 0.05$; para los árboles sanos y $P=0.0732$; para los árboles infestados).

Cobertura arbórea

Los valores del Índice de área foliar (LAI) reflejan una aproximación del número de estratos de vegetación encima del área de lectura. En El Rucio, para el

bosque sano, este valor fue de 3.37 y para el bosque infestado fue de 6.42. En El Carricillo, el LAI para el bosque sano fue de 1.583 y para el bosque infestado fue de 0.995. En Cerro Prieto, el LAI para el bosque sano fue de 1.60 y para el bosque infestado fue de 2.128. De forma general se presentan diferencias significativas entre los sitios para el LAI ($P \leq 0.05$), de forma independiente se observaron diferencias significativas entre condiciones dentro del sitio El Rucio ($P = 0.0218$) y Cerro Prieto (Figura 7).

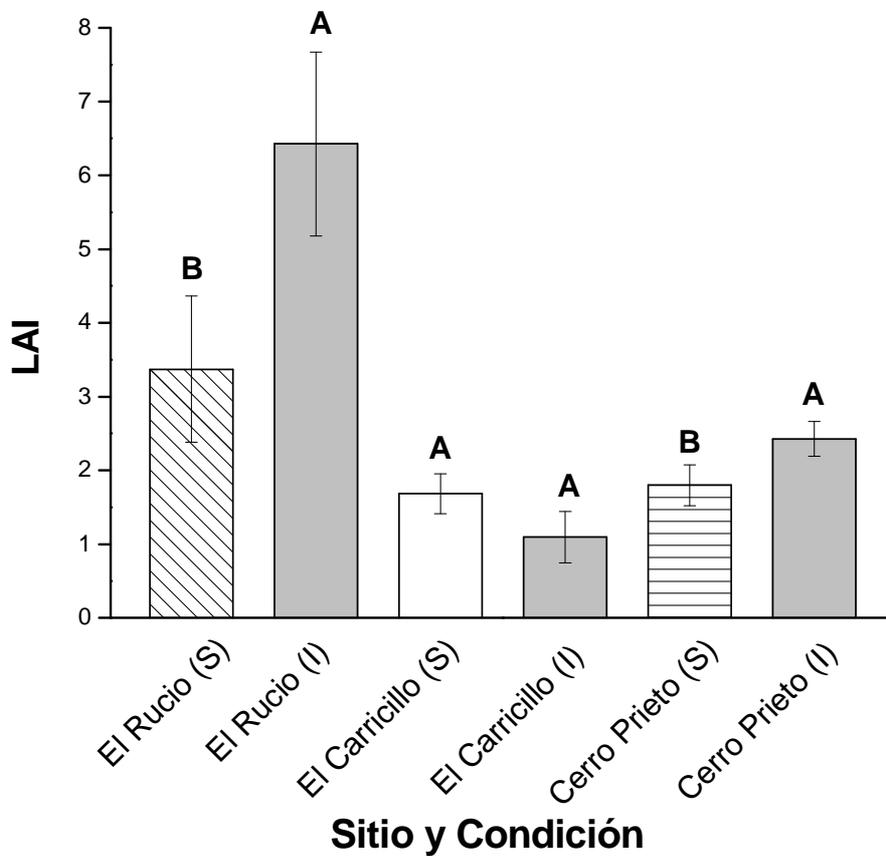


Figura 7. Comparación de los valores promedio del Índice de Área Foliar (LAI) entre arbolado sano e infestado dentro de los sitios. Columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas.

Medición del grosor de los anillos de crecimiento en *P. cembroides*

El Rucio

Las mediciones arrojadas por la mesa Velmex indican que el bosque sano y el infestado, en ambas condiciones, presentan características similares, sin embargo, se observó en los anillos de árboles infestados una tendencia a ser más gruesos. Se presentaron diferencias significativas en los periodos correspondientes a 1970 y 1985-2000 (Fig. 8).

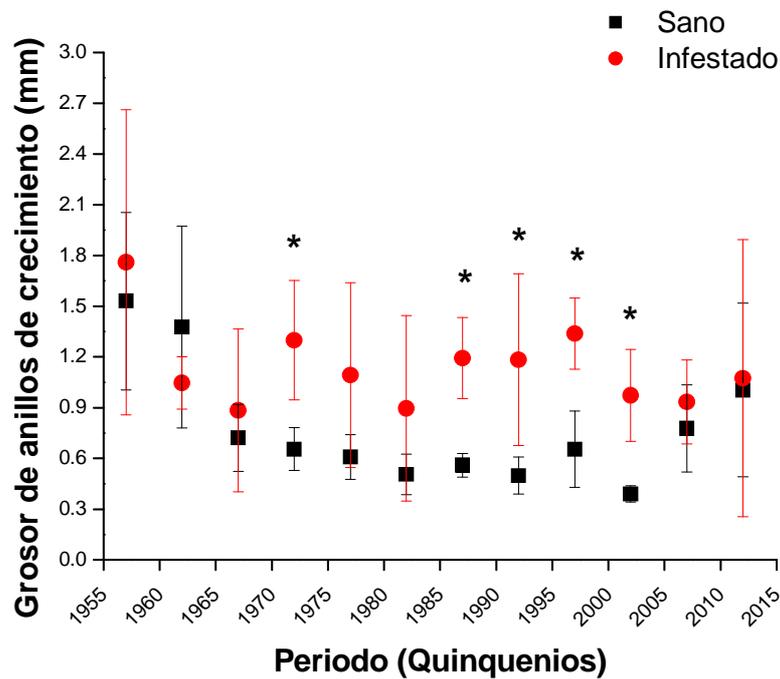


Figura 8. Grosor de los anillos de crecimiento en árboles de *P. cembroides* en El Rucio. *= $P \leq 0.05$ en prueba pareada de T-student.

El Carricillo

En este sitio la relación entre el bosque sano y el infestado muestra que el bosque infestado presenta anillos más gruesos durante la mayoría de su vida desde el inicio de los registros, y en aproximadamente en los últimos 20 años el grosor de los anillos en los pinos sanos e infestados fue muy semejante, en los últimos cinco periodos no se observaron diferencias significativas entre pinos sanos e infestados (Fig. 9).

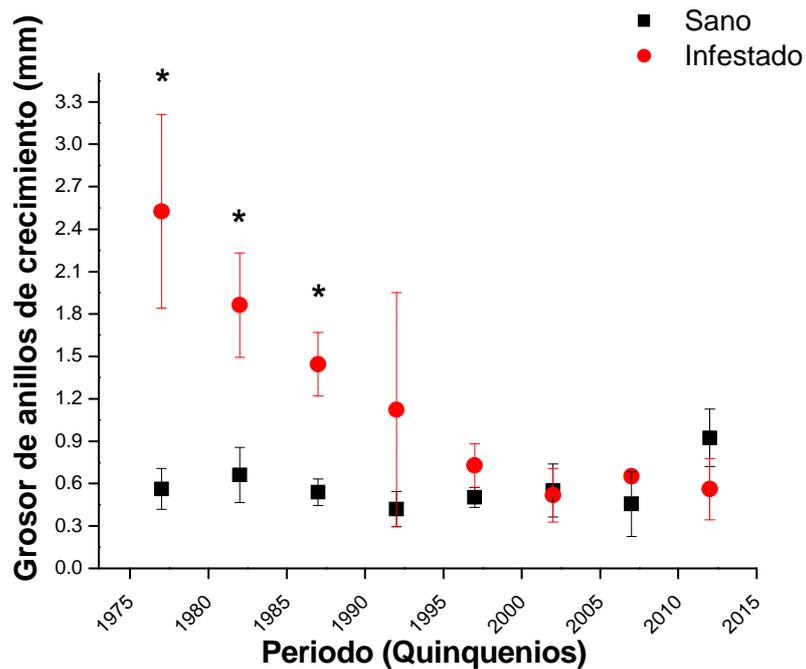


Figura 9. Grosor de los anillos de crecimiento en árboles de *P. cembroides* en El Carricillo, $*=P \leq 0.05$ en prueba pareada de T-student.

Cerro Prieto

En Cerro Prieto se observó que los pinos infestados con descortezadores presentaron anillos muy similares a los anillos de los pinos no infestados, y se observó una ligera tendencia en los árboles sanos a presentar anillos más gruesos, se observaron diferencias significativas únicamente en el periodo correspondiente a 1975 (Fig. 10).

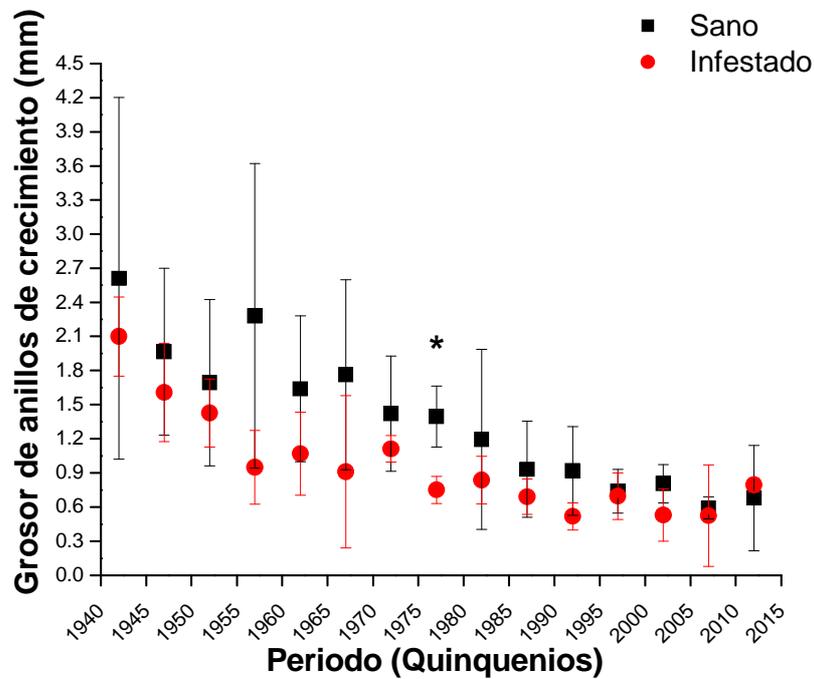


Figura 10. Grosor de los anillos de crecimiento en árboles de *P. cembroides* en Cerro Prieto, *= $P \leq 0.05$ en prueba pareada de T-student.

Insectos asociados a Trampas Lindgren

Las trampas Lindgren cebadas con feromonas permitieron la captura de gran variedad de otros insectos. Se encontraron varios insectos correspondientes a los órdenes Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera (Cuadro 1). Es necesario mencionar que la identificación de los insectos asociados tuvo diferentes niveles de resolución de acuerdo al taxón, de modo que algunos se identificaron a nivel de familia, y otros a nivel de género y especie.

Cuadro 1. Lista de insectos capturados en trampas cebadas con feromonas y asociados a *D. mexicanus*.

Orden	Familia	Especie	Relación funcional
Coleoptera	Scolytinae	<i>Dendroctonus valens</i>	Descortezador
		<i>Ips mexicanus</i>	Descortezador
		<i>Ips cribricollis</i>	Descortezador
		<i>Hylastes fulgidus</i>	Descortezador
		<i>Hylurgops incomptus</i>	Descortezador
		<i>Xyleborus volvulus</i>	Descortezador
		<i>Gnathotrichus sulcatus</i>	Descortezador
		Platypodinae	<i>Euplatypus pini</i>
	Cleridae	<i>Enoclerus arachnoides</i>	Depredador
		ND	Depredador
		ND	Depredador
		ND	Depredador
	Trogossitidae	<i>Temnochila</i> sp. 1	Depredador
		<i>Temnochila</i> sp. 2	Depredador
		<i>Colidium</i> sp. 1	Depredador
		<i>Colidium</i> sp. 2	Depredador
	Cossoninae	<i>Cossonus</i> sp. 1	Degradador secundario
		<i>Cossonus</i> sp. 2	Degradador secundario
		<i>Cossonus</i> sp. 3	Degradador secundario
	Ceutorinchinae	<i>Maemactes</i> sp.	Desconocida
	Cerambycidae	ND	Desconocida
	Carabidae	ND	Desconocida
	Bostrichidae	ND	Desconocida

	Elateridae	ND	Desconocida
	Anobidae	ND	Desconocida
	Chrysomelidae	ND	Desconocida
	Staphylinidae	ND	Depredador
	Lampyridae	ND	Desconocida
	Meloidae	ND	Desconocida
Hemiptera	Pentatomidae	ND	Desconocida
Hymenoptera	Vespidae	ND	Desconocida

Sistemas de información geográfica

Modelo Digital de Elevación

La información obtenida del archivo de modelo digital de elevación describe aspectos fisiográficos de altitud, inclinación del terreno, y orientación cardinal de la ladera de los sitios donde se encuentran los manchones de infestación, mismos que son información útil en la interpretación del comportamiento de las infestaciones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Extracto del archivo MDE para los tres sitios de estudio.

Sitio	Elevación (m)	Inclinación (°)	Orientación (°)	Aspecto	Posición
El Rucio	2228	1.44	111.80	Este	Cima
El Carrillo	2442	22.05	308.99	Noroeste	Cima
Cerro Prieto	2115	30.05	121.94	Sureste	Cercano a la cima

Con el archivo MDE procesado mediante el software ArcGIS 10 se generó un mapa donde se observa el relieve montañoso y la posición de los manchones de infestación en la zona de estudio en la Sierra Gorda de Guanajuato (Figura 11).

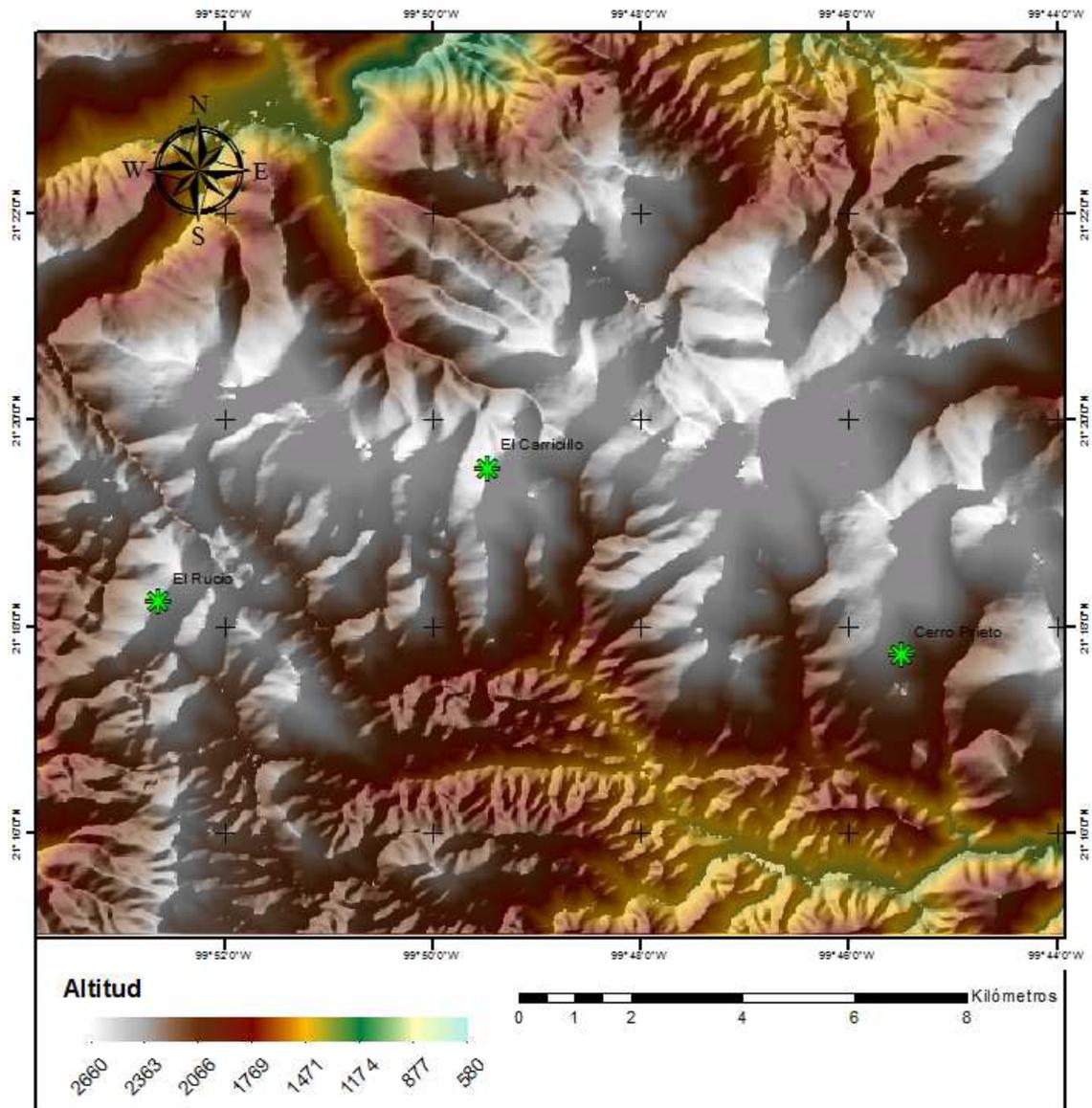


Figura 11. Mapa del Modelo Digital de Elevación, donde se muestran los aspectos fisiográficos del área de estudio.

Índice de Vegetación Diferencial Normalizado

Los valores del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) mostraron fluctuaciones en todas las imágenes satelitales empleadas, a lo largo de los 22 meses en que se hicieron las observaciones. Se observaron tres picos que están explicados con la correspondencia a fechas en temporada de lluvias, o ligeramente posteriores. Las zonas infestadas siempre presentaron valores de NDVI inferiores a los valores de NDVI presentes en bosque sano (Figura 13).

Los valores en las zonas infestadas fueron ligeramente menores que las zonas de bosque sano, los cuatro sitios mostrados siempre se mantuvieron constantes entre sí y presentaron el mismo comportamiento en las fluctuaciones, lo que indica que los manchones de infestación no presentaron una progresión significativa a través de tiempo.

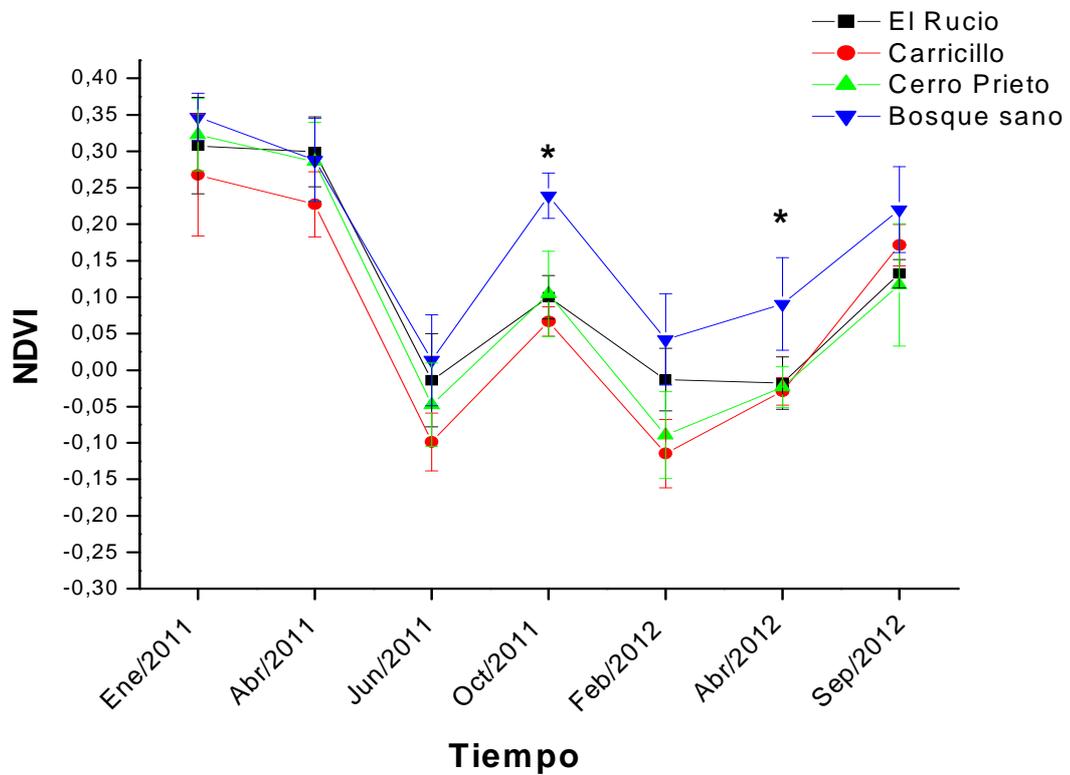


Figura 12. Variación del NDVI en las zonas de estudio infestadas y zonas de bosque sano, a partir de un total de 7 imágenes Landsat con fechas distribuidas en un periodo total de 21 meses. El signo * denota diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre sitios obtenidas a partir de un ANDEVA. Se observaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre bosque sano y los sitios de muestreo en octubre de 2011 y abril de 2012.

VII. DISCUSIÓN

Las poblaciones de *D. mexicanus* en los tres sitios de estudio mostraron un comportamiento similar en cuanto al periodo en que se observan los picos de capturas en trampas Lindgren, aunque el nivel de infestación fue diferente entre sitios. El sitio que presentó mayor grado de infestación y las oscilaciones más prolongadas fue El Carricillo, seguido de Cerro Prieto y El Rucio.

El periodo en que se presentaron más capturas de *D. mexicanus* fue en los meses de mayo y junio. Sánchez-Martínez *et al.* (2007), registraron patrones similares de captura de *D. mexicanus* en la Reserva de la Biósfera Barranca de Cupatitzio, y en la comunidad indígena San Juan Nuevo, Michoacán, bosques que presentan varias especies de pino, y donde las capturas más altas fueron de abril a junio. Rodríguez (1990) también menciona a mayo como el mes de mayor actividad de *D. mexicanus*, sin mencionar hospederos. Cuéllar-Rodríguez *et al.* (2012), en cambio, presentan las capturas más altas en noviembre para esta misma especie, en bosques de *Pinus cembroides*, en Aramberri, Nuevo León, del mismo modo que Sánchez-Martínez *et al.* (2007), quienes registraron altas capturas en noviembre para el mismo estado. Esto manifiesta que la variación que hay en la actividad de vuelo de los descortezadores depende del área geográfica en que se encuentren sus poblaciones.

Se desconocen las causas de que no se presenten altas capturas en El Carricillo al final del muestreo, en los meses de primavera en que se esperaría un aumento en las poblaciones de *D. mexicanus* de acuerdo a las observaciones de un año. Probablemente las medidas de control llevadas a cabo mediante acciones gubernamentales (tumba y extracción de árboles infestados) en El Rucio y El Carricillo fueran exitosas y redujeron las poblaciones en esos dos sitios. Para hacer inferencias sobre estas variaciones es necesario hacer estudios por periodos mayores a 2 años (Sánchez-Martínez *et al.*, 2007).

Las poblaciones de *Ips* sp. presentaron un comportamiento similar en los tres sitios de estudio. Los periodos de mayor actividad de *Ips* sp. aparecieron tres meses después con respecto a los periodos de mayor actividad observados en *Dendroctonus mexicanus*. Esto aporta evidencia de que *Ips* sp. presenta comportamiento de descortezador secundario, pues utiliza como recurso a los pinos muertos después de la dispersión de *D. mexicanus*.

En los registros de temperatura de este estudio, los meses de mayor actividad para *D. mexicanus* coinciden con aquellos en los que se observó una temperatura mínima mensual más alta, que fueron los meses de abril a junio (Apéndice I). Ungerer *et al.* (1999) mencionan a la temperatura mínima invernal como un factor que limita la distribución y el voltinismo de *D. frontalis*. Se considera que las temperaturas bajas también limitan la actividad de vuelo de *D. mexicanus*. Cuéllar-Rodríguez *et al.* (2012) mencionan que además la temperatura puede tener efecto en la volatilización de las feromonas, lo que aumenta su atracción a los descortezadores.

La caracterización de la vegetación mostró que los índices de valor de cobertura de *Pinus cembroides* fueron menores en el bosque infestado que en el bosque sano en los tres sitios, lo que se interpreta como un efecto de la mortalidad causada por los descortezadores; *Juniperus* sp. presentó el mismo comportamiento de *Pinus cembroides* en El Rucio y El Carricillo, mientras que en Cerro Prieto en ambos sitios presentó la misma cobertura, además, *Quercus* sp. mostró mayor cobertura en los tres sitios de bosque infestado con respecto al bosque sano; Cerro Prieto en particular tuvo un mayor número de especies arbóreas en el bosque infestado, y la asterácea *Senecio praecox*, estuvo presente sólo en este sitio, y presentó un CVI mayor en el bosque infestado. Lo anterior indica que ocurre un cambio en el comportamiento de las poblaciones arbóreas y un recambio en sus especies arbóreas como consecuencia de las infestaciones de *D. mexicanus*, lo que está confirmado por los índices de diversidad Shannon-Wiener y Simpson, que fueron más altos en los tres sitios de bosque infestado con

respecto al bosque sano (apéndice 2). Esto sugiere que el daño de *D. mexicanus* provoca un aumento en la diversidad de las especies arbóreas del bosque.

Las especies arbustivas fueron muy similares tanto en bosque sano como en bosque infestado en los tres sitios de estudio, lo que indica una uniformidad en el estrato del sotobosque sin importar la condición del arbolado de *P. cembroides*, por lo que se considera que en este estudio la estructura del sotobosque no está asociada con las infestaciones de *D. mexicanus*.

Aunque en general el bosque muestreado de *Pinus cembroides* presentó una edad muy uniforme, se observó que los árboles sanos muestreados presentaron un rango de 65-90 años de edad, en tanto que los árboles afectados fueron más viejos, con un rango de 80-90 años. Dordel *et al.* (2008) mencionan que los individuos de *Pinus contorta* más susceptibles a ataques por *Dendroctonus ponderosae*, en las montañas rocallosas en Canadá, están situados en edades de 80-100 años, y con un DAP mayor a 25 cm. La importancia que se denota al uso de rangos en este caso, nos permite observar que los datos del presente estudio coinciden con que los árboles son más susceptibles a ataques por descortezadores en edades cercanas o superiores a los 80 años, en este caso en *Pinus cembroides*.

Esta preferencia de los descortezadores es descrita por Coops *et al.* (2009) quienes mencionan que los árboles con diámetros más largos de 25 cm tienen cortezas más gruesas, lo que facilita la construcción de galerías para los huevos, y provee mayor protección de los depredadores naturales, además hay una relación positiva entre el diámetro y el espesor del floema, tejido del que se alimentan los descortezadores. En un evento como una sequía, enfermedades, o daño mecánico al árbol, estos árboles son los más susceptibles a ataques cuando el crecimiento se ve reducido como consecuencia.

Las lecturas del índice de área foliar (LAI) presentaron diferencias significativas entre sitios, El Rucio aparece como el sitio que presenta valores más altos en comparación con los otros dos sitios, además, el LAI fue más alto en el bosque infestado que en el bosque sano, del mismo modo que en Cerro Prieto, aunque éste último no presentó diferencias significativas entre condiciones. En El Carricillo, la zona infestada presentó un LAI menor a la zona de bosque sano, es probable que esto se deba a que en niveles avanzados de infestación y por acciones de saneamiento, muchos árboles ya están muertos o talados, lo que permite un mayor paso de la luz solar. Los valores de LAI en El Rucio sugieren que en condiciones naturales las poblaciones de *D. mexicanus* se presentan donde hay mayor cobertura arbórea, sin embargo en condiciones epidémicas la cobertura arbórea no afecta significativamente la actividad de los descortezadores; considerando que *P. cembriones* domina los valores de cobertura, entonces hubo más descortezadores donde hubo mayor densidad de piñones.

Las fluctuaciones de los comportamientos epifíticos en algunas especies de descortezadores son difíciles de explicar sólo a través de los factores climáticos que afectan a sus hospederos, ya que también pueden ser ocasionadas por interacciones denso-dependientes con sus depredadores (Reeve, 1997). La diversidad obtenida en el presente estudio mediante trampeo específico para *D. frontalis* y *D. mexicanus* manifiesta la importancia de las poblaciones de insectos asociados, mismas que pueden afectar la dinámica poblacional de *D. mexicanus*. Para tener aproximaciones sobre estas interacciones se requieren trampeos específicos para depredadores.

La insolación puede llegar a ser un factor importante de estrés en las poblaciones de pinos. Gómez-Romero *et al.* (2012), sugieren que los pinos están un poco más protegidos en pendientes pronunciadas (cerca a 30°) de la insolación que aquellas con pendientes de 0 a 5°, por lo cual sobreviven más pero crecen menos en diámetro basal. Los brotes de infestación estudiados ocurrieron entre los 2,100 y los 2,450 metros de altitud. El brote de El Rucio presentó el nivel

más bajo de inclinación (1.44°), en tanto que para El Carricillo y Cerro Prieto se observaron infestaciones en laderas con inclinaciones de 22° y 30° respectivamente (Cuadro 2). Estos resultados por sí solos difieren de los propuestos por Gómez-Romero *et al.* (2012), pues hay disparidad entre los niveles de infestación y de inclinación de las laderas.

Negrón & Willhite (2012) consideran que los brotes están influenciados por diversas condiciones topográficas, tales como la orientación de las laderas (aspecto), la pendiente, o la posición del brote en la ladera; en este último factor resaltan que la mayoría de los brotes ocurren en la cima o cerca de ella. En este estudio los brotes en los tres sitios aparecieron en las cimas, donde los árboles también están poco protegidos de insolación, sin importar la inclinación de la ladera. Los niveles de infestación se pueden explicar poco a partir de estos datos, pues se sabe poco sobre las fechas de origen de cada brote. Sin embargo, ayudan a conocer las tendencias topográficas de las poblaciones de *D. mexicanus*.

La tendencia en la disminución del grosor de los anillos en árboles infestados nos ofrece información climática indirecta, misma que sugiere una tendencia en la reducción del grosor de los anillos de crecimiento en los últimos 15 a 20 años, como resultado de un evento climático causante de sequía. El estrés hídrico y la temperatura son factores que se deben considerar en la susceptibilidad de *P. cembroides* a ataques por descortezadores.

Los pinos infestados mostraron en general anillos más gruesos que los pinos sanos, este fenómeno y la tendencia de los pinos infestados a disminuir considerablemente el grosor de los anillos puede explicarse con relación en las altas temperaturas, mismas que inicialmente propiciaron un buen crecimiento de las poblaciones de pinos, pero en condiciones crecientes de sequía los ha hecho susceptibles a infestaciones y enfermedades.

La información obtenida sobre el comportamiento de las poblaciones de escolítidos en la Sierra Gorda de Guanajuato permite contribuir a establecer estrategias de vigilancia y saneamiento dirigidas a esta reserva, en las que se recomienda llevar a cabo las talas en las épocas donde se registró menor actividad de *D. mexicanus*, correspondientes a los meses de invierno, e implementar el uso de una zona de amortiguamiento en las talas de saneamiento como sugieren Negrón & Willhite (2012).

VIII. CONCLUSIONES

1. *Dendroctonus mexicanus* presentó un comportamiento similar en los tres sitios de estudio, aunque con diferente intensidad.
2. El periodo de mayor actividad de *D. mexicanus* se presentó en los meses de mayo y junio.
3. Las poblaciones de *Ips sp.* actuaron como descortezadores secundarios y presentaron una actividad similar en los tres sitios de estudio.
4. La temperatura mínima mensual está asociada con una menor actividad de vuelo de *D. mexicanus*.
5. Las infestaciones de *D. mexicanus* provocaron un cambio en la composición de las especies arbóreas y un aumento en su diversidad.
6. Los individuos de *Pinus cembroides* mayores de 80 años de edad fueron más susceptible a infestaciones de descortezadores, Los datos de los tres sitios sugieren que la edad es un factor determinante en la ocurrencia de las mismas.
7. Se observó que en bajas densidades poblacionales, *D. mexicanus* presentó mayor agregación donde hubo mayor densidad de *P. cembroides*.
8. Se encontraron 8 especies de depredadores de *D. mexicanus*, que se consideran factores importantes en la dinámica poblacional de los descortezadores lo que resalta la necesidad de estudiar más a fondo las interacciones denso-dependientes de *D. mexicanus* con sus depredadores.
9. Los brotes de *D. mexicanus* se encuentran asociados a posiciones cercanas a la cima de la ladera y en altitudes de 2100 a 2500 m.
10. La temperatura y el estrés hídrico se asociaron con el incremento en la susceptibilidad de *P. cembroides* a infestaciones.
11. La información obtenida en este estudio establece los periodos de mayor actividad de vuelo de *D. mexicanus* en la región, la descripción de los sitios de estudio e individuos de mayor susceptibilidad, lo que apoya en estrategias de saneamiento sobre *P. cembroides* en la Reserva Sierra Gorda de Guanajuato.

LITERATURA CITADA

- Aceituno, P. 1998. El fenómeno El Niño 1997-1998. Bull. Inst. fr. études andines. 27(3): 443-448.
- Anducho-Reyes, M. A., A. I. Cognato, J. L. Hayes, & G. Zúñiga. 2008. Phylogeography of *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Molecular Phylogenetics and Evolution 4: 930–940.
- Atkinson, T. H., C. E. Saucedo, F. E. Martínez, S. A. Burgos. 1986. Coleópteros Scolytidae y Platypodidae asociados con las comunidades vegetales de clima templado y frío en el estado de Morelos. Acta Zool. Mex. 17: 1-58.
- Aw T, Schlauch K, Keeling CI, Young S, Bearfield JC, Blomquist GJ, Tittiger C. 2010. Functional genomics of mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) midguts and fat bodies. BMC Genomics.11:215.
- Ayres M. P. & M. J. Lombardero. 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. The Science of the Total Environment. 262 (3): 263-286.
- Balinga, Michael; Moses, Sainge & Fombod, Eunice. 2006. A preliminary assessment of the vegetation of the Dzanga Sangha protected area complex, Central African Republic. World Wildlife Fund, Smithsonian Institution. Con acceso el 22 de marzo de 2013.
- Brienen, R. y P. Zuidema. 2003. Anillos de crecimiento de árboles maderables en Bolivia: su potencial para el manejo de bosques y una guía metodológica. PROMAB, Informe Técnico No.7, Riberalta, Bolivia.
- Burgos-Solorio, A. y A. Equihua Martínez. 2007. Platypodidae y Scolytidae (Coleoptera) de Jalisco, México. Dugesiana 14(2): 59-82.
- Campbell, P., J. Comiskey, A. Alonso, F. Dallmeier, P. Nunez, H. Beltran, S. Baldeon, W. Nauray, R. De La Colina, L. Acurio & S. Udvardy. 2002. Modified whittaker plots as an assessment and monitoring tool for vegetation in a lowland tropical rainforest. Environmental Monitoring and Assessment. 76: 19-41.
- Cibrian Tovar, D., J. T. Mendez Montiel, R. Campos Bolaños, J. Flores Lara y H. O. Yates m. 1995. Los insectos Forestales de México/Forest Insects of México. Publ. 2. Comisión Forestal de América del Norte. Universidad Autónoma Chapingo, Subsecretaría Forestal y de Fauna, SARH; Southeastern Forest Ext. Sta Forest Service, USDA y Ministry of Forestry, Canadá. 450 p.

- CONABIO. Fecha desconocida. *Pinus cembroides*. [Web en línea]. Disponible desde Internet en: <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/54-pinac11m.pdf> [con acceso el 24 de Octubre de 2011].
- CONANP. 2005. Estudio previo justificativo para el establecimiento del Área Natural Protegida Reserva de la Biosfera "Sierra Gorda de Guanajuato". CONANP-SEMARNAT.
- Constante García, V., J. Villanueva Díaz, J. Cerano Paredes, E. Cornejo Oviedo, y S. Valencia Manzo. 2012. Dendrocronología de *Pinus Cembroides* Zucc. y Reconstrucción de Precipitación Estacional para el Sureste de Coahuila. Revista Mexicana de Ciencias Forestales; 34 (106): 17-39. Disponible en: <<http://ibsa.mx/~inifap4/index.php/Forestales/article/view/134>>. Fecha de acceso: 12 ago. 2012.
- Coops, N. C., R. H. Waring, M. A. Wulder, and J. C. White. 2009. Prediction and assessment of bark beetle-induced mortality of lodgepole pine using estimates of stand vigor derived from remotely sensed data. Remote Sensing of Environment 113: 1058-1066.
- Conway, D. y J. Myles White. 2012. Machine Learning for Hackers. O'Reilly Media, Inc. 306 pp.
- Cruz, F. S. 2007. Estimación de la fluctuación de poblaciones de adultos de *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Scolytinae) mediante trampeo con feromonas de agregación. Universidad Autónoma de Chapingo. Tesis de Ingeniería.
- Cuéllar-Rodríguez. G., A. Equihua-Martínez, E. Estrada-Venegas, T. Méndez-Montiel, J. Villa-Castro y J. Romero-Nápoles. 2012. Fluctuación poblacional de *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) atraídos a trampas en el noreste de México y su correlación con variables climáticas. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle, 13(2):12-19.
- Diario Oficial de la Federación. 25 de octubre de 2000. Norma Oficial Mexicana NOM-019-RECNAT-1999, que establece los lineamientos técnicos para el combate y control de los insectos descortezadores de las coníferas. Disponible en: <http://www.ordenjuridico.gob.mx/Publicaciones/CDs2006/CDAmbiente/pdf/NOM11.pdf>. Consultado el 16 de Julio de 2012.
- Díaz-Nuñez, V., M. G. Sánchez & N. E. Gillette. 2006. Response of *Dendroctonus mexicanus* (Hopkins) to two optical isomers of verbenone. Agrociencia 40(3): 349-354.

- Domínguez-Sánchez, B., J. E. Macías-Sámamo, N. Ramírez-Marcial y J. L. León-Cortés. 2008. Respuesta kairomonal de coleópteros asociados a *Dendroctonus frontalis* y dos especies de *Ips* (Coleoptera: Curculionidae) en bosques de Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79:175-183.
- Dordel, J., M. C. Feller, and S. W. Simard. 2008. Effects of mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) infestations on forest stand structure in the southern Canadian Rocky Mountains. *Forest Ecology and Management*, 255(10): 3563–3570.
- Equihua, M. A. y A. Burgos S. 2002. Scolytidae, pp. 539-558 En J. Llorente B. y J. J. Morrone [eds.], *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Volumen III. CONABIO, México, D.F.
- Farjon, A., J. A. Pérez de la R. and B. T. Styles. 1997. A field guide to the pines of Mexico and Central America. The Royal Botanic Gardens. Kew Publishing House. London, UK. 147 p.
- Fettig, C. J., T. DeGomez, K. E. Gibson, C. P. Dabney, and R. R. Borys. 2006. Effectiveness of permethrin plus-C and carbaryl for protecting individual, high-value pines from bark beetle attack. *Arboriculture and Urban Forestry*. 32:247–252.
- Fettig, C. J., K. D. Klepzig, R. F. Billings, A. S. Munson, T. E. Nebeker, J. F. Negron, & J. T. Nowak. 2007. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest ecology and management*. 238: 24-53.
- Flores Negrón, C.; Cruzado Blanco, L.; Panduro Cometivos, J.; Valdez Domínguez, M.; Peche Balcazar, F.; Cusquipoma Echeverría, A.; Valle R., E. R.; Valle Valdivia, V.; Egoavil Flores, M. 2009. Queñuales (*Polylepis* spp.) en la Concesión para Conservación Alto Huayabamba, San Martín: Primera aproximación. Documento de Trabajo (Manuscrito). Amazónicos por la Amazonía – AMPA, Moyobamba.
- Gómez-Romero, M., J. C. Soto-Correa, J. A. Blanco-García, C. Sáenz-Romero, J. Villegas y R. Lindig-Cisneros. 2012. Estudio de especies de pino para restauración de sitios degradados. *Agrociencia*, 46: 795-807.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

- Hastings, Felton L.; Coster, Jack E.; [Editors] 1981. Field and Laboratory Evaluations of Insecticides for Southern Pine Beetle Control. Gen. Tech. Rep. SE-21. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. 40 p.
- Hobson, K. R., J. R. Parmeter jr., and D. L. Wood. 1994. The role of fungi vectored by *Dendroctonus brevicomis* Leconte (Coleoptera: Scolytidae) in occlusion of ponderosa pine xylem. *The Canadian Entomologist*, 126:227-282.
- Hernández Moreno M. M., J. Islas Gutiérrez, y V. Guerra de la Cruz. 2011. Márgenes de comercialización del piñón (*Pinus cembroides* subesp. orizabensis) en Tlaxcala, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*; 2(2): 2265-279. Disponible en: <http://www.redalyc.org/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=263119711007>. Consultado el 16 de julio de 2012.
- Jankowiak, R. & M. Kot. 2011. Ophiostomatoid fungi associated with bark beetles (coleoptera: scolytidae) colonizing branches of *pinus sylvestris* in southern Poland. *Polish Botanical Journal* 56(2): 287–293.
- Jozsa, L. 1988. Increment core sampling techniques for high quality cores. Vancouver, Canada, 28pp.
- Klepzig, K. D., J. C. Moser, and B.A. Fitzgibbon. 2003. The Mexican Pine Beetle (*Dendroctonus mexicanus*), Our “Newest” Invasive Species. In Fosbroke, Sandra L. C.; Gottschalk, Kurt W., eds. 2002 January 15-18; Annapolis, MD. Gen. Tech. Rep. NE-300. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. p.50.
- Kramer, P. J. and T. T. Kozlowski. 1979. Physiology of woody plants. Academic Pres, New York.
- López, S., J. C. Iturrondobeitia, & A. Goldarazena. 2007. Primera cita de la península ibérica de *Gnathotrichus materiarius* (Fitch, 1858) y *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) (Coleoptera: Scolytinae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 40: 527-532.
- López-Romero, S., Euskadi. Servicio Central de Publicaciones., Neiker-Tecnalia., Universidad del País Vasco., & Euskadi. Departamento de Agricultura, P. y A. 2007. Los escolítidos de las coníferas del País Vasco: guía práctica para su identificación y control (1a ed.). Vitoria-Gasteiz: Eusko Jaurlaritzaren Argitalpen Zerbitzu Nagusia = Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco.
- Macías-Sámano, J. E. (coord.). 2004. Manual de Procedimientos. Monitoreo de descortezadores y sus depredadores mediante el uso de semioquímicos. Ecosur-CONAFOR-CONANP-USDA-FS. Tapachula, Chis, México. 26 pp.

- Martin, K., A. Norris, and M. Drever. 2006. Effects of bark beetle outbreaks on avian biodiversity in the British Columbia interior: Implications for critical habitat management. *BC Journal of Ecosystems and Management* 7(3):10–24
- McMillin, J. D., & C. J. Fettig. 2009. Bark beetle responses to vegetation management practices. In: Hayes, J.L.; Lundquist, J.E., comps 2009. *The Western Bark Beetle Research Group: a unique collaboration with Forest Health Protection-proceedings of a symposium at the 2007 Society of American Foresters conference*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-784. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station: 25–38.
- Narave, F. H., & K. Taylor. 1997. Pinaceae. Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver., University of California, Riverside, CA. Fascículo 98. 50 pp.
- Negrón, J. & E. Willhite. 2012. Observaciones y Recomendaciones para el Manejo y Monitoreo del Descortezador Mexicano de Pino, *Dendroctonus mexicanus*, en la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda de Guanajuato. USDA Forest Service.
- Pérez-Vera, O. A., R. D. Alvarado, S. E. Cárdenas, M. A. Equihua, T. D. Cibrián, M. G. Álvarez, S. D. Mejía, y T. Harrington. 2009. Ophiostoma Ips asociado al insecto descortezador (*Dendroctonus adjunctus*) del pino de las alturas (*Pinus hatwegii*). *Micología*. 30: 9-18.
- Pureswaran, D. S., R. W. Hofstetter, & B. T. Sullivan. 2008. Attraction of the Southern Pine Beetle, *Dendroctonus frontalis*, to Pheromone Components of the Western Pine Beetle, *Dendroctonus brevicomis* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), in an Allopatric Zone. *Environ. Entomol.* 37(1): 70 – 78.
- Raffa, K. F., T. W. Phillips, and S. M. Salom. 1993. Strategies and mechanisms of host colonization by bark beetles, pp. 103-128. In T. D. Schowalter and G. M. Filip (eds.), *Beetle-pathogen interactions in conifer forests*. Academic, New York.
- Reeve, J. D. 1997. Predation and bark beetle dynamics. *Oecologia*, 112:48-54.
- Reeve, J. D., M. P. Ayres, and P.L. Lorio, Jr. 1995. Host suitability, predation, and bark beetle population dynamics. 339-357 in N. Cappuccino and P. W. Price, editors. *Population dynamics: New approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, CA.

- Reynolds, K. M. 1992. Relations between activity of *Dendroctonus rufipennis* Kirby on Lutz spruce and blue stain associated with *Leptographium abietinum* (Peck) Wingfield. For. ECOL Manage. 47:71-86.
- Rios-Reyes, A.V., J. Valdez-Carrasco, A. Equihua-Martinez, y G. Moya-Raygoza. 2008. Identification of *Dendroctonus frontalis* (Zimmermann) and *D. mexicanus* (Hopkins) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) through structures of the female genitalia. The Coleopterists Bulletin 62: 99-103.
- Robert Francoise, M. 2012. Notas sobre el estudio ecológico y fitogeográfico de los bosques de *Pinus cembroides* en México. Revista Mexicana de Ciencias Forestales, 2(10). Disponible en: <<http://www.revistasinifap.org.mx/index.php/Forestales/article/view/912>>. Fecha de acceso: 13 feb. 2013.
- Rodríguez L., R. 1990. Plagas forestales y su control en México. Departamento de Parasitología, Universidad Autónoma de Chapingo. Texcoco, Estado de México. 217 pp.
- Rodríguez Ortega, A. 2009. Fluctuación de *Dendroctonus adjunctus* Blandford y sus depredadores atraídos por frontalina + alfa-pineno, en Los Pescados, Veracruz y en Zoquiapan, Estado de México. Colegio de Postgraduados. Tesis de Doctorado.
- Rodríguez Ortega, A., A. Equihua M., J. Cibrián Tovar, E.G. Estrada Venegas, J.T. Méndez-Montiel y Jaime Villa-Castillo. 2010. Fluctuación de *Dendroctonus adjunctus* Blandford (Curculionidae: Scolytinae) y sus depredadores atraídos por frontalina+alfa-pineno, en la estación experimental de Zoquiapan, Edo. de México. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 11(1):20-27. 2010.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. edición digital. (Versión de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la biodiversidad). Recuperado de: http://www.conabio.gob.mx/institucion/centrodoc/doctos/vegetacion_de_mexico.html. Consultado el 16 de julio de 2012.
- Salinas-Moreno, Y., C. F. Vargas-Mendoza, G. Zúñiga, J. Victor, A. Ager & J. L. Hayes. 2010. Atlas de distribución geográfica de los descortezadores del género *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) en México. Instituto Politécnico Nacional/Comisión Nacional Forestal. pp. 1-90.
- Sánchez-Martínez, G. L., M. Torres, I. Vázquez-Collazo, E. González-Gaona & R. Narváez-Flores. 2007. Monitoreo y manejo de insectos descortezadores de coníferas. Aguascalientes, México, INIFAP, CIRNOC., Campo Experimental Pabellón.

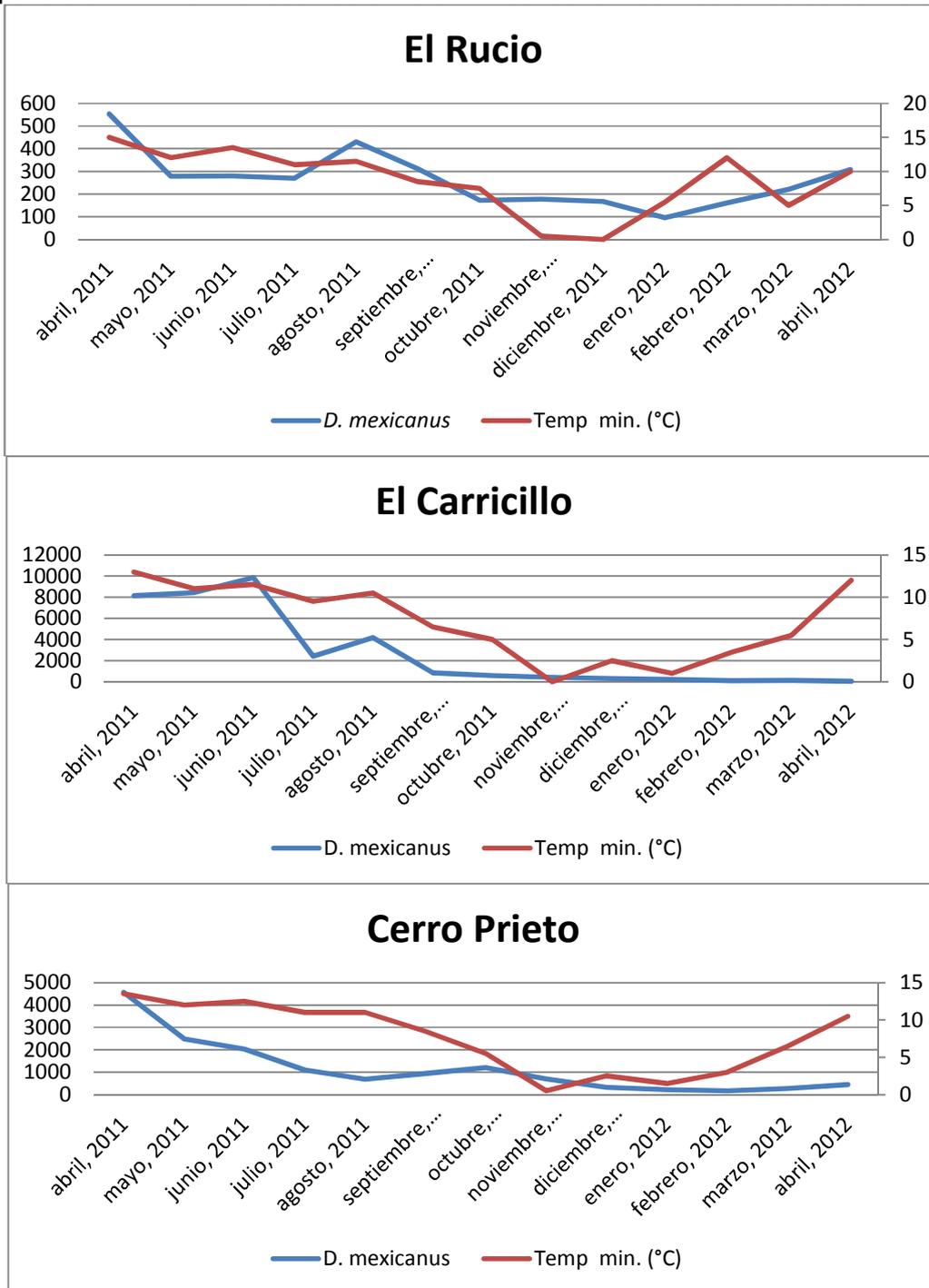
- Sánchez, T. V., L. C. Mendizábal-Hernández, y V. Rebolledo-Camacho. 2002. Variación en conos y semillas de *Pinus cembroides* subsp. *orizabensis* D.K. Bailey de las cuevas, Alzayanca, Tlaxcala. Foresta Veracruzana, 4(1): 25-30. Disponible en: <http://redalyc.uaemex.mx/redalyc/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=49740105> . Consultado el 16 de julio de 2012.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional Forestal, Gerencia de Sanidad Forestal. Marzo 2012, disponible en: http://dgeiawf.semarnat.gob.mx:8080/approot/dgeia_mce/html/mce_index.html. Consultado el 23 de enero de 2013.
- Statistic Analysis, 13th International Symposium, SAS 2006, Seoul, Korea, August 29-31, 2006, Proceedings 2006.
- Six, D. L., & K. D. Klepzig. 2004. *Dendroctonus* bark beetles as model systems for the study of symbiosis. *Symbiosis*, 37:207–232.
- Shea, P. J., M. I. Haverty, and R. W. Hall. 1984. Effectiveness of fenitrothion and permethrin for protecting ponderosa pine trees from attack by the western pine beetle. *J. Georgia Entomol. Soc.* 19: 427-433.
- Stark, R. W. 1982. Generalized Ecology and Life Cycle of Bark Beetles. In *Bark Beetles in North American Conifers*, ed. JB Mitton, KB Sturgeon, pp. 264–314. Austin: Univ.
- Treviño E. J. 2001. Estratificación de la información en el procesamiento digital de imágenes de satélite aplicado a la cartografía de los bosques de *Pinus cembroides*. *Investigaciones Geográficas (Mx)*; 44:54-63. Disponible en: <http://redalyc.uaemex.mx/redalyc/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=56904408> . Consultado el 15 de julio de 2012.
- Turchin, P., and F. J. Odendaal. 1996. Measuring the Effective Sampling Area of a Pheromone Trap for Monitoring Population Density of Southern Pine Beetle (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99(5): 945-958.
- Ungerer, M. J., M. P. Ayres, & M. J. Lombardero. 1999. Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmerm. *Journal of Biogeography*, 26 (6):1133-1145.
- Wood, S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae). *Great Basin Naturalist Memoirs*, 6:1-1359.
- Zúñiga, G., R. Cisneros, Y. Salinas-Moreno, J. L. Hayes and J. E. Rinehart. 2006. Genetic structure of *Dendroctonus mexicanus* (Coleoptera: Curculionidae:

Scolytinae) in the trans-Mexican volcanic belt. *Annals of the Entomological Society of America*, 99(5): 945-958.

APÉNDICES

Apéndice I

Fluctuaciones de las capturas de *D. mexicanus* contra las fluctuaciones de la temperatura mínima mensual durante el muestreo en los tres sitios de estudio.



Apéndice II

Índices de diversidad Shannon-Weiner y Simpson en los tres sitios de estudio.

