



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM  
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

EFFECTO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA  
COMUNIDAD DE DESCORTEZADORES Y SUS DEPREDADORES ASOCIADOS EN EL BOSQUE  
DE *Pinus pseudostrabus* DE LA COMUNIDAD INDÍGENA DE NUEVO SAN JUAN  
PARANGARICUTIRO, MICHOACÁN

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

## MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

**IGNACIO PALACIOS AVILA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTORAL: DR. CUAUHTÉMOC SÁENZ ROMERO**  
UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

**DR. ROBERT WALLACE JONES**  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO

**MORELIA, MICHOACÁN, SEPTIEMBRE, 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM  
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

EFFECTO DEL GRADIENTE ALTITUDINAL EN LA COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA  
COMUNIDAD DE DESCORTEZADORES Y SUS DEPREDADORES ASOCIADOS EN EL BOSQUE  
DE *Pinus pseudostrabus* DE LA COMUNIDAD INDÍGENA DE NUEVO SAN JUAN  
PARANGARICUTIRO, MICHOACÁN

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

## MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

**IGNACIO PALACIOS AVILA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

**COMITÉ TUTORAL: DR. CUAUHTÉMOC SÁENZ ROMERO**  
UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

**DR. ROBERT WALLACE JONES**  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO

**MORELIA, MICHOACÁN, 2022**



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA  
OFICIO CPCB/762/2022  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de marzo de 2022 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Manejo Integral de Ecosistemas del estudiante PALACIOS AVILA IGNACIO con número de cuenta 308260225 con la tesis titulada "Efecto del gradiente altitudinal en la composición y estructura de la comunidad de descortezadores y sus depredadores asociados en el bosque de *Pinus pseudostrobus* de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán", realizada bajo la dirección de la DRA. EK DEL VAL DE GORTARI quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. ELLEN ANDRESEN  
Vocal: DR. ZENON CANO SANTANA  
Vocal: DRA. NANCY CALDERON CORTES  
Vocal: DR. FRANCISCO ARMENDARIZ TOLEDANO  
Secretario: DR. CUAUHEMOC SAENZ ROMERO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 24 de agosto de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me otorgó para realizar mis estudios de posgrado (CVU/Becario: 817875)

Al Programa de Apoyo a los Estudiantes de Posgrado (PAEP) para realizar mi estancia de investigación.

Al tutor principal de este trabajo: Dra. Ek del Val de Gortari.

A los miembros del comité tutorial: Dr. Cuauhtémoc Sáenz Romero y Dr. Robert Wallace Jones.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A la Dra. Ek del Val de Gortari por la dirección de esta tesis. Al laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que prestó sus instalaciones para la realización de este trabajo.

A los miembros del comité tutorial: Dr. Cuauhtémoc Sáenz Romero de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) y al Dr. Robert Wallace Jones de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ) por sus valiosas aportaciones para este trabajo.

A los miembros del jurado asignado: la Dra. Ellen Andresen del Instituto en Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, la Dra. Nancy Calderón Cortés de la Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM, el Dr. Zenón Cano Santana de la Facultad de Ciencias, UNAM, el Dr. Francisco Armendáriz Toledano del Instituto de Biología, UNAM y el Dr. Cuauhtémoc Sáenz Romero de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) por sus valiosos comentarios y aportaciones en este trabajo.

Al Dr. Ernesto Vicente Vega Peña y la M. en C. Graciela Jiménez Guzmán por su asesoría en los análisis estadísticos.

A la M en C. Wendy Mendoza Arroyo y a la Biól. Ilse Lizet Solís Gabriel (UMSNH) y a Ishwari Giovanni Gutiérrez Carranza del Instituto de Biología, UNAM por su colaboración en el trabajo de la identificación de especies.

A Naara López Velázquez por la revisión de la concordancia de la literatura citada.

Al Laboratorio de Entomología Forestal de la División de Ciencias Forestales en la Universidad Autónoma de Chapingo a cargo del Dr. David Cibrián-Tovar y al Ing. Jesús Morales Bautista por su colaboración en la identificación de *Dendroctonus mexicanus* y *Dendroctonus frontalis*.

A la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ), al Dr. José Luis Navarrete Heredia del

Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara (UDG) y a la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología, UNAM por su colaboración en la identificación de los escarabajos depredadores.

A la Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM.

A la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

A la Dra Ek del Val de Gortari por guiarme a lo largo de este proceso de investigación, en el cual he aprendido mucho. Por su apoyo, paciencia y empatía en estos últimos meses.

A mis padres y a mi hermano por su enorme sacrificio y esfuerzo. Por estar siempre y permitirme crecer como persona. Con su amor incondicional, logré superar grandes obstáculos.

A mi hermano por inculcarme el amor a la ciencia y por ser mi ejemplo a seguir.

A Graciela por recorrer este camino conmigo. Por todo el amor, apoyo y enseñanzas. Gracias por ayudarme a no rendirme.



*A mis padres, a mi hermano y a Graciela.*

*A Leonardo.*

*A Lunita, Gazpacho y Darwin.*

## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
I INTRODUCCIÓN.....	5
II OBJETIVOS.....	9
III ANTECEDENTES.....	10
3.1 Escarabajos descortezadores.....	10
<i>Descripción del ciclo de vida general</i> .....	11
<i>Hábitos alimentarios</i> .....	12
<i>Comunicación y semioquímicos</i> .....	13
<i>Colonización</i> .....	15
<i>Daños forestales por escarabajos descortezadores de sucesión temprana</i> .....	18
3.2 Escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores.....	19
IV MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
4.1 Sitio de estudio.....	21
4.2 Métodos de muestreo en campo.....	23
<i>Análisis de la vegetación</i> .....	25
4.3 Trabajo de gabinete.....	26
4.4 Análisis estadísticos.....	27
4.4.1 Efecto de la altitud en el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	27
4.4.2 Efecto de la variación temporal en el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	28
4.4.3 Efecto de la temperatura sobre el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	29
4.4.4 Efectos de la altitud y del tiempo sobre el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados al ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	30

4.4.5 Efecto de la temperatura en el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados al ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	30
4.4.6 Relación entre el ensamblaje de escarabajos descortezadores y el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores.....	31
V RESULTADOS.....	32
5.1 Ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	32
<i>Abundancia de los grupos que conforman el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....</i>	32
5.1.1 Efecto de la altitud en el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	32
<i>Abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores en un gradiente altitudinal.....</i>	32
<i>Recambio en el ensamblaje de escarabajos descortezadores en un gradiente altitudinal.....</i>	35
5.1.2 Efecto de la temporalidad en el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	40
<i>Abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores en los meses de análisis.....</i>	40
<i>Recambio en el ensamblaje de escarabajos descortezadores durante el periodo de muestreo.....</i>	40
5.1.3 Efecto de la temperatura en el ensamblaje de escarabajos descortezadores.....	45
5.2 Ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados.....	47
<i>Abundancia de los grupos que conforman el ensamblaje de posibles escarabajos depredadores asociados a escarabajos descortezadores.....</i>	47
5.2.1 Efecto de la altitud en el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados.....	48
<i>Abundancia del ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados a escarabajos descortezadores en un gradiente altitudinal.....</i>	48

5.2.2 Efecto de la temporalidad en el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores.....	49
<i>Abundancia del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores en los meses de análisis.....</i>	49
5.2.3 Efecto de la temperatura en el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores.....	51
5.3 Relación entre el ensamblaje de escarabajos descortezadores y el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores.....	52
VI DISCUSIÓN.....	54
6.1 El ensamblaje de los escarabajos descortezadores.....	54
<i>Efecto de la altitud, temperatura y vegetación en la abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores.....</i>	54
<i>Recambio de morfoespecies en el gradiente altitudinal.....</i>	58
<i>Recambio de morfoespecies con respecto a la variación temporal.....</i>	59
6.2 El ensamblaje de los potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores.....	59
<i>Efecto de la altitud, temperatura y variación estacional en la abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores.....</i>	60
6.3 Relación entre los ensamblajes de los potenciales escarabajos depredadores asociados con los de escarabajos descortezadores.....	61
6.4 Efecto de los semioquímicos en la captura de escarabajos descortezadores y sus depredadores asociados.....	63
VII CONCLUSIONES.....	66
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	68
ANEXOS.....	80

## RESUMEN

Los escarabajos descortezadores (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) son un grupo muy diverso de insectos que pasan la mayor parte de su ciclo de vida dentro de las plantas. Esta subfamilia tiene una gran variedad de hábitos alimentarios y juega un papel importante en la regeneración y mantenimiento de la biodiversidad de las comunidades vegetales. Sin embargo, algunas especies agresivas de los géneros *Dendroctonus* e *Ips* pueden colonizar y matar árboles enteros. En las últimas décadas, los eventos de sequías prolongadas y el aumento de la temperatura, derivados del cambio climático, han propiciado el incremento de brotes de escarabajos descortezadores del género *Dendroctonus* en los bosques templados, alcanzando estos el grado de plagas forestales.

Se ha descrito que los Scolytinae poseen una amplia diversidad de enemigos naturales, entre los que se encuentran los escarabajos depredadores. Estos insectos pueden reducir las poblaciones de los descortezadores de manera significativa. En los bosques de pino del área de la Comunidad Indígena Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán (CINSJP) se han registrado brotes epidémicos de especies de *Dendroctonus* y, dado que se han generado predicciones de cambio climático que sugieren un aumento de temperatura en el sitio, es necesario hacer una evaluación de los ensamblajes de los escarabajos descortezadores y de sus potenciales depredadores.

El objetivo de este trabajo fue determinar la variación espacial y temporal en la abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores y de sus potenciales escarabajos depredadores, así como el recambio de morfoespecies que componen estos ensamblajes, a lo largo de un gradiente altitudinal en el bosque del área de la CISJNP.

Se realizó un muestreo sistemático estratificado con dos repeticiones, con el objetivo de obtener un mayor número de capturas. En ocho pisos altitudinales, separados por 100 metros entre sí, en las laderas de los cerros Pario (2130-2830 m s.n.m.) y Prieto (2189-2889 m s.n.m.), se colocó —para cada piso altitudinal en los dos cerros— una trampa tipo Lindgren de 12 embudos cebada con una mezcla de frontalina, endo-brevicomina y aguarrás, además de un registrador de temperatura (Datalogger). Las trampas fueron revisadas quincenalmente desde el 26 de febrero del 2015 al 31 de marzo de 2016. Los Datalogger registraron los datos de la temperatura ambiental cada 30 minutos a lo largo de todo el periodo de muestreo. También se llevó a cabo un censo de la vegetación con cuadrantes de 50 × 50 m para identificar las especies forestales dominantes, así como el registro de otras variables relacionadas a la estructura de la vegetación.

Los escarabajos colectados fueron identificados y divididos en dos ensamblajes: escarabajos descortezadores y potenciales depredadores. En el ensamblaje de escarabajos descortezadores encontramos 11 morfoespecies, siendo *Dendroctonus*

*mexicanus* la especie con más capturas. En el cerro Prieto encontramos que la abundancia de descortezadores disminuyó con la altitud y aumentó con la temperatura. En el cerro Pario, la abundancia solo aumentó con la temperatura. En el cerro Pario se observó que el pico de abundancia de *D. mexicanus* ocurrió en otoño (octubre-noviembre), mientras que en el cerro Prieto el pico se observó en la primavera (abril) y verano (junio). No encontramos diferencias en cuanto a la composición de árboles y área basal entre los dos sitios de estudio, ni tampoco entre las altitudes, por lo que las variables relacionadas con la vegetación no se tomaron en cuenta para relacionarlas con los ensamblajes de insectos. Los análisis de diversidad  $\beta$  indican que hubo diferencias de la composición de los escarabajos descortezadores entre los primeros y los últimos pisos altitudinales de ambos sitios. En el cerro Pario, el mayor cambio de morfoespecies ocurrió entre septiembre y octubre, y entre febrero y marzo; en tanto, en el cerro Prieto, los cambios entre mayo y junio y entre agosto y septiembre fueron mayores. En cuanto al ensamblaje de potenciales depredadores, la abundancia fue menor que la de los descortezadores. Se diferenciaron 14 morfoespecies y sus abundancias no se relacionaron con la altitud ni con la temperatura. Tampoco encontramos una relación entre las abundancias de ambos ensamblajes.

Nuestros resultados muestran que la mezcla de semioquímicos utilizada es eficiente para la captura de *Dendroctonus mexicanus* y *D. frontalis* en un bosque de pinos manejado en Michoacán, y que la temperatura es la variable que mejor explica la variación en la abundancia de las morfoespecies del ensamblaje de descortezadores a lo largo del gradiente altitudinal. En el contexto actual de cambio climático, es importante monitorear aquellas especies de descortezadores agresivas que puedan convertirse en plagas de los bosques de pino. En este sentido, identificar las especies de depredadores de estos insectos puede resultar crucial para desarrollar estrategias de control biológico en el futuro.

**Palabras clave:** *Dendroctonus mexicanus*, *Dendroctonus frontalis*, escarabajos descortezadores, escarabajos depredadores, *Pinus pseudostrobus*.

## ABSTRACT

Bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) are a very diverse group of weevils which spend most of their life cycle inside plants. This subfamily has a great diversity of feeding habits and plays an important role in the regeneration and biodiversity maintenance of plant communities. Nevertheless, some aggressive species of the genera *Dendroctonus* and *Ips* can colonize and kill trees. In recent decades, prolonged drought events and rising temperatures associated with climate change have caused an increase in outbreaks of bark beetles of the genus *Dendroctonus* in temperate forests, becoming forest infestations. Scolytinae have a high diversity of natural enemies, including predatory beetles. These predatory beetles may substantially reduce bark beetle populations. In the pine forests of the Indigenous Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP) in the state of Michoacán, epidemic outbreaks of *Dendroctonus* have been registered and, as predictions of climate change suggest an increase in temperature at the site, an assessment of bark beetle assemblages and their potential predators is necessary.

The objective of this study was to determine the spatial and temporal variability in the abundance of the bark beetle assemblage and their potential predatory beetles, as well as changes in morphospecies composition along an altitudinal gradient in the CINSJP forests.

Systematic stratified sampling with two replicates was carried out in order to obtain a larger number of catches. On eight altitudinal levels separated every 100 meters in elevation, in the hills Pario (2130-2830 m a.s.l.) and Prieto (2189-2889 m a.s.l.), we deployed 12-funnel Lindgren traps baited with a mixture of frontalin, -endo-brevicomine and turpentine, and a temperature data logger. Traps were checked fortnightly for thirteen months (February 26, 2015 to March 31, 2016). The data logger measured the air temperature every half hour throughout the entire sampling period. Furthermore, we sampled the vegetation in 50 × 50 m quadrats to register the dominant forest species, and other vegetation variables.

The specimens collected were identified and divided into two assemblages: bark beetles and potential predators. In the bark beetle assemblage, we found 11 morphospecies and the most common species was *Dendroctonus mexicanus*. On Prieto hill we found that bark beetle abundance decreased with altitude and increased with temperature. On Pario hill, abundance only increased with temperature. At Pario hill we registered the peak abundance of *D. mexicanus* in autumn (October-November) and at Prieto hill in spring (April) and summer (June). We found no differences in vegetation variables between the two study sites or among elevations, so these variables were not used to explain differences between insect assemblages. The  $\beta$ -diversity analyses indicated that there are differences between the lowest and highest elevations on the two hills. On Pario hill,

the greatest change of morphospecies occurred between September and October, and between February and March: Meanwhile, on Prieto hill, the changes between May and June and between August and September were higher. With regard to the assemblage of potential predators, their abundance was lower compared to that of Scolytinae. We differentiated 14 morphospecies and their abundances were not correlated with either altitude or temperature. We also found no correlation between the abundances of both assemblages.

Our results indicate that the mixture of semiochemicals used is efficient to capture *Dendroctonus mexicanus* and *D. frontalis* in a managed pine forest of Michoacán, and that the temperature along the elevation gradient is the variable which explains better the abundance of those morphospecies. In the current context of climate change, it is important to monitor aggressive bark beetle species that might become pests in these pine forests. Also, the identification of bark beetle predator species might be crucial for planning strategies of biological control in the future.

**Key words:** *Dendroctonus mexicanus*, *Dendroctonus frontalis*, bark beetles, predatory beetles, *Pinus pseudostrobus*.



## I. INTRODUCCIÓN

Los bosques templados en México constituyen aproximadamente un 20 % de la cobertura forestal del país (Galicia *et al.*, 2018). En la última década se ha registrado que el 40 % de la cobertura de estos ecosistemas ha sido alterada notablemente por actividades antropogénicas como la deforestación y el cambio de uso de suelo (Galicia *et al.*, 2018), mientras que el resto (60 %) se encuentra bajo diferentes tipos de manejo (Rubín-Aguirre *et al.*, 2015). Los bosques de coníferas que actualmente cubren alrededor de 5.2 millones de hectáreas en nuestro país, albergan cerca de 49 especies del género *Pinus*, de las cuales 22 son especies endémicas (Mendoza-Villa y Obregón-Zúñiga, 2016). Así, México no solo es un importante centro de diversificación de pinos, sino también el país con la mayor diversidad de pinos en el mundo (Mendoza-Villa y Obregón-Zúñiga, 2016). Estos ecosistemas se encuentran bajo deterioro continuo debido a múltiples factores como la tala ilegal, el cambio de uso de suelo, incendios forestales y plagas o enfermedades (SARH, 1994; Cayuela, 2006). Entre las plagas destacan las que se generan por brotes epidémicos de escarabajos descortezadores.

Los escarabajos descortezadores pertenecen al orden Coleoptera, familia Curculionidae y subfamilia Scolytinae (Bouchard *et al.*, 2011). Estos pequeños insectos viven y se reproducen en los árboles, alimentándose de diferentes tejidos vegetales como del xilema, floema y médula de las ramas (Atkinson *et al.*, 1986; Díaz *et al.*, 2005). Los escarabajos descortezadores son considerados agentes importantes en la sucesión, ya que, al matar algunos árboles, permiten la entrada de luz al sotobosque. Esto, a su vez, propicia que germinen y crezcan especies que normalmente no son dominantes,

fomentando diversidad en la estructura y composición vegetal de la comunidad forestal (Stark, 1982; Díaz, 2005). Además, estos insectos actúan en el proceso inicial de reciclaje de madera muerta y suelen encontrarse en árboles con estrés hídrico o dañados por lepidópteros defoliadores o incendios (López *et al.*, 2007). Cuando sus poblaciones crecen desproporcionadamente —es decir, en condiciones epidémicas— pueden atacar muchos árboles saludables y convertirse en plagas (Díaz, 2005).

Las infestaciones por escarabajos descortezadores en bosques de pinos se han documentado en México por lo menos desde 1910 con los estudios de Alfonso Herrera, pero fue hasta 1969 cuando comenzaron a desarrollarse estrategias de combate formal hacia los daños ocasionados por el escarabajo descortezador del género *Dendroctonus* (Islas-Salas, 1980). En las últimas décadas, se han documentado brotes de escarabajos descortezadores que afectan grandes áreas de bosques templados de nuestro país. En el año 2013, se reportó en el Sistema Nacional de Información Ambiental que el 12% de los bosques de pinos presentaron infestaciones (del-Val y Sáenz-Romero, 2017). Según Sánchez-Martínez y Reséndiz-Martínez (2020), durante el periodo entre 2012 y 2013, la actividad de *Dendroctonus frontalis* y *Dendroctonus mexicanus* se incrementó en los bosques templados en varios estados de nuestro país, debido a una de las sequías más intensas de los últimos 20 años. El tamaño de la infestación depende de factores como el número de árboles susceptibles, las condiciones climáticas y la cantidad de enemigos naturales presentes (Landaverde, 2001). Generalmente, los ataques se dan en bosques debilitados por incendios, sequías prolongadas, explotación irresponsable del producto

maderable (Landaverde, 2001), y se prevé que los ataques empeoren con el cambio climático.

El cambio climático es un factor clave que impulsa directa o indirectamente las infestaciones de escarabajos descortezadores en el mundo (Bentz *et al.*, 2010; Marini *et al.*, 2017). El aumento de la temperatura puede generar estrés en los árboles, volviendo a los bosques vulnerables a la infestación por especies de descortezadores consideradas plaga (Bentz *et al.*, 2010; Kolb *et al.*, 2016). Por otro lado, una mayor temperatura puede reducir la mortalidad de los escarabajos durante el invierno e incrementar su supervivencia y tasas reproductivas (Bentz *et al.*, 2014; Creeden *et al.*, 2014; Marini *et al.*, 2017). Además, el aumento de la temperatura puede modificar el rango de las áreas de distribución de las plagas de descortezadores hacia mayores altitudes y latitudes.

En los bosques, los escarabajos descortezadores interactúan con una comunidad diversa de enemigos naturales, incluyendo depredadores, parasitoides y patógenos (Wegensteiner *et al.*, 2015). Estos enemigos naturales juegan un papel importante en la dinámica de las poblaciones de los descortezadores, al disminuir sus abundancias a niveles más bajos de los que alcanzarían sin su presencia, lo que constituye un control biológico natural (González *et al.*, 2013; Viñuela *et al.*, 2002). En la actualidad, existen relativamente pocos estudios que consideren de manera integral a los escarabajos descortezadores y sus enemigos naturales (Wegensteiner *et al.* 2015). En este contexto, los insectos depredadores surgen como una de las herramientas más optimistas para el control de los descortezadores (Islas, 2016).

En los bosques ubicados en Nuevo San Juan Parangaricutiro (Michoacán), *Pinus pseudostrobus* es la especie focal para la producción de madera y la extracción de resina (Rubin-Aguirre *et al.*, 2015). Los brotes de descortezadores en esta especie de pino están directamente relacionados con el aumento de la temperatura en la región (Rubin-Aguirre *et al.*, 2015). Dadas las predicciones sobre el aumento de temperatura, el área de la Comunidad Indígena Nuevo San Juan Parangaricutiro deberá adaptarse al cambio climático y considerar alternativas de manejo (Rubin-Aguirre *et al.*, 2015). Por ejemplo, es importante prestar atención a la detección y remoción de pinos estresados fisiológicamente para minimizar los brotes de escarabajos descortezadores (Rubin-Aguirre *et al.*, 2015).

En el presente estudio evaluamos los ensamblajes de los escarabajos descortezadores y de sus depredadores en un bosque manejado de *Pinus pseudostrobus* en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán. Para lo cual, se determinó la composición de ambos ensamblajes, así como la variación temporal de su abundancia en un gradiente altitudinal y su relación con la temperatura en dos cerros: Prieto y Pario. En particular, se buscó responder a las preguntas: 1) ¿Cómo varían la abundancia y la composición de morfoespecies de los ensamblajes en un gradiente altitudinal, a lo largo del periodo de muestreo y con relación a la variación de la temperatura? y 2) ¿Existe alguna relación entre las abundancias de los escarabajos descortezadores y de los escarabajos depredadores?

## II. OBJETIVOS

### *Objetivo general*

Evaluar los ensamblajes de escarabajos descortezadores y de sus potenciales depredadores, realizando capturas con una mezcla de semioquímicos en un bosque manejado de pino (*Pinus pseudostrobus*) en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

### *Objetivos particulares*

- i. Evaluar la abundancia y el recambio de especies de los ensamblajes de escarabajos descortezadores y de sus potenciales depredadores en los cerros Pario y Prieto en el área de la CINSJP, en función de a) la altitud, b) el tiempo y c) la temperatura.
- ii. Evaluar la posible relación entre la abundancia de los escarabajos descortezadores y de sus potenciales depredadores en ambos cerros.

### III. ANTECEDENTES

#### 3.1 Escarabajos descortezadores

Los escarabajos descortezadores (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) son una subfamilia muy diversa de insectos que pasan la mayor parte de su vida dentro de las plantas (Vega y Hofstetter, 2014). El nombre "escarabajo descortezador" suele aplicarse a toda la subfamilia, aunque muchas especies no están asociadas con la corteza en sentido estricto, sino que utilizan una variedad de tejidos vegetales para su reproducción y alimentación (Vega y Hofstetter, 2014).

De manera general, los escolítinos se distinguen por tener un aparato bucal reducido con mandíbulas robustas, esto como una adaptación que les permite pasar gran parte de su vida adulta en tejidos de la planta huésped (Vega y Hofstetter, 2014). Tienen una forma cilíndrica, con patas y antenas cortas, adecuadas para la excavación de túneles; las patas tienen adaptaciones morfológicas para extraer fragmentos vegetales de sus galerías y bloquear a otros organismos (Vega y Hofstetter, 2014).

La diversidad de hábitos alimenticios y las diferentes formas de colonización de árboles hospederos permite que los Scolytinae puedan aprovechar una amplia gama de recursos vegetales (Burgos y Equihua, 2007; Kautz *et al.*, 2014). Por este motivo, juegan un papel importante en la estructuración de las comunidades de plantas (Vega y Hofstetter, 2014; Díaz, 2016), al contribuir en el proceso del ciclaje de nutrientes, el mantenimiento de la biodiversidad, de la estructura del suelo, los regímenes de perturbación y los procesos sucesionales (Vega y Hofstetter, 2014). Incluso, algunas

especies de este grupo se consideran “ingenieros del ecosistema”, ya que son capaces de modificar el entorno donde habitan, ayudando a la formación de nuevos nichos que pueden ser ocupados por otras especies forestales (Vega y Hofstetter, 2014).

Los escarabajos descortezadores se distribuyen en casi todas las regiones del mundo, están asociados a la mayoría de grupos de plantas terrestres, a casi todas las estructuras de las plantas, y a una amplia gama de simbioses invertebrados y microbianos (Vega y Hofstetter, 2014). Se han descrito 6,056 especies de escarabajos descortezadores (Vega y Hofstetter, 2014), de las cuales 870 se encuentran en México (Atkinson y Riley, 2013). De estas, aproximadamente 20 especies, principalmente de los géneros *Dendroctonus* e *Ips*, son de importancia económica y ecológica porque causan brotes epidémicos, y con ello la mortalidad de coníferas a gran escala (del-Val y Sáenz, 2017).

*Descripción del ciclo de vida general.* Los escarabajos descortezadores son endofíticos, es decir, viven en el interior de los tejidos vegetales durante la mayor parte de su ciclo de vida, excepto durante la fase de vuelo (Equihua y Burgos, 2002). Las estrategias reproductivas de estos escarabajos dependen del lugar donde se produce el apareamiento y del sexo que inicia la construcción de la galería en los árboles (Vega y Hofstetter, 2014). En las especies monógamas, las hembras inician el ataque a los árboles, después se les une un solo macho, y el apareamiento se produce en la corteza o en la galería (Cibrián *et al.*, 1995; Vega y Hofstetter, 2014). En las especies polígamas, el macho inicia los ataques excavando una cámara nupcial, donde se aparean con varias hembras. Por otro lado, las hembras de especies solitarias a menudo se aparean dentro

del árbol en la galería de la que emergen, generalmente con un macho de la misma cría (Vega y Hofstetter, 2014). Los huevos se depositan en segmentos previamente excavados, así como a lo largo de una galería estrecha (Cibrián *et al.*, 1995; Vega y Hofstetter, 2014). Después de la eclosión, las larvas se alimentan del floema de las galerías maternas o de galerías individuales que ellas mismas excavan (Cibrián *et al.*, 1995; Vega y Hofstetter, 2014). El desarrollo larvario comprende varios estadios (3-5 estadios, dependiendo de la especie) antes de pupar (Cibrián *et al.*, 1995; Vega y Hofstetter, 2014). En la mayoría de las especies, la metamorfosis se completa en cinco a diez días (Cibrián *et al.*, 1995; Vega y Hofstetter, 2014). Después de su maduración, los adultos emergen por un orificio que excavan a través de la corteza (Vega y Hofstetter, 2014). Por último, los adultos realizan el vuelo de dispersión, que a menudo no supera los pocos cientos de metros, para buscar una pareja y un nuevo huésped (Salom y McLean 1989; Zumr, 1992). Las distancias de dispersión varían dependiendo de la especie, de la distribución de árboles susceptibles y de las condiciones ambientales como el viento (Franklin *et al.*, 2000).

*Hábitos alimentarios.* La mayoría de los Scolytinae —y todas las especies de la subfamilia Platypodinae— están asociados con hongos y otros microorganismos simbiotes (Six, 2013; Vega y Hofstetter, 2014). A los escarabajos asociados con hongos se les denomina ambrosiales; la simbiosis les permite colonizar árboles, contrarrestando sus respuestas de defensa (Burgos y Equihua, 2007; Atkinson, 2017b). Los escarabajos descortezadores y los escarabajos ambrosiales se reproducen y se alimentan en una amplia variedad de tejidos vegetales (Vega y Hofstetter, 2014). En la **Tabla S1** del material suplementario se



describe y se ejemplifica la clasificación de los tipos de alimentación de las larvas de los escarabajos descortezadores y ambrosiales.

*Comunicación y semioquímicos.* Dado que los escarabajos descortezadores son insectos subsociales (Kirkendall *et al.*, 1997; Costa, 2006) y que muchas especies se reproducen en agregaciones sobre sus plantas hospederas (Koopmanns, 2011), requieren de métodos eficientes de comunicación. Por esta razón, los Scolytinae han desarrollado adaptaciones fisiológicas y anatómicas para la producción, emisión y recepción de señales químicas (Dickens y Payne, 1997). La comunicación a través de sustancias químicas llamadas semioquímicos juega un papel importante para localizar el árbol huésped, atraer congéneres (incluidas las parejas) y para evitar el hacinamiento (Nilssen, 1984; Borden *et al.*, 1986; Byers, 1992; Raffa, 2004). Los semioquímicos son compuestos volátiles que permiten la comunicación entre organismos (Price, 1997) y se pueden clasificar según su función (**Tabla 1 y Tabla S2**). Estas sustancias se volatilizan con facilidad a temperatura ambiente y se propagan en el entorno para ser detectados por los escarabajos receptores (Sánchez-Martínez *et al.*, 2020).

**Tabla 1.** Terminología funcional de los semioquímicos (Nordlund, 1981) con ejemplos relevantes para los escarabajos descortezadores. Tomado y modificado de Vega y Hofstetter (2014).

Término funcional	Efecto		Intra o interespecífico	Descripción	Ejemplos
	Emisor	Receptor			
Feromona	+	+	Intraespecífica	Producidas por organismos de la misma especie. Feromonas de agregación: atraen a los congéneres masculinos y femeninos a un recurso de reproducción. Feromonas epidícticas (espaciadoras): producidas por la pareja reproductora para evitar el hacinamiento perjudicial para su descendencia. Feromonas antiagregación: un tipo de feromona epidíctica que interrumpe la agregación (y por lo tanto el hacinamiento) en un recurso.	trans-Verbenol Ipsdienol Frontalina exo-Brevicomina Verbenona MCH (3-metil-2-ciclohexeno-1-ona)
Alomona	+	-	Interespecífica	Producida por un organismo de una especie diferente. Impide la ocupación por otras especies de un recurso ya ocupado, evitando así efectos perjudiciales para el emisor.	Ipsdienol
Kairomona	-	+	Interespecífica	Sustancias volátiles emitidas por un árbol huésped vivo que atrae a los escarabajos descortezadores. Atrae a potenciales enemigos naturales.	Monoterpenos Ipsdienol
Apneumona	0	+	Interespecífica	Emitidos por un organismo muerto que atrae a un depredador o parásito incluso en ausencia de su insecto huésped.	Etanol

Muchos semioquímicos emitidos por los Scolytinae se encuentran en más de una especie, y en ocasiones, en tribus diferentes (Vega y Hofstetter, 2015). Por ejemplo, la frontalina es emitida por varias especies de *Dendroctonus* (Renwick y Vité, 1969; Pitman y Vité, 1970; Dyer *et al.*, 1975; Browne *et al.*, 1979), y el ipsdienol e ipsenol por la mayoría

de las especies de la tribu Ipini (Vité *et al.*, 1972; Phillips *et al.*, 1989). Incluso, algunos de estos semioquímicos también se han encontrado en taxa que no son insectos. Por ejemplo, el sulcatol que produce el escarabajo *Gnathotrichus sulcatus* LeConte, también se ha encontrado en extractos volátiles de varios hongos (Vanhaelen *et al.*, 1978) y plantas (Başer *et al.*, 2001).

Debido a la intrincada comunicación que establecen los escarabajos Scolytinae a través de semioquímicos, desde hace algunas décadas estos compuestos se han utilizado para estudiar y controlar poblaciones de los escarabajos descortezadores. El uso de trampas cebadas con semioquímicos para la captura de estos escarabajos depende del conocimiento de las interacciones entre las especies de Scolytinae y sus árboles hospederos, así como de las diferencias de atracción de los diferentes semioquímicos que están disponibles en el mercado para las especies de interés (Sánchez-Martínez *et al.*, 2020). Su uso es tan destacado que en la Norma Oficial Mexicana NOM-SEMARNAT-019-2017 se señala que ante el brote epidémico de escarabajos descortezadores se debe llevar a cabo el monitoreo mediante semioquímicos específicos (SEMARNAT, 2018). Estos monitoreos permiten tomar decisiones para el control de las poblaciones cuando se detectan aumentos importantes en su abundancia (Sánchez-Martínez y Reséndiz-Martínez, 2020).

*Colonización.* Los escarabajos de corteza y ambrosiales se han adaptado principalmente a la colonización de plantas leñosas recién muertas. Sin embargo, varios linajes han evolucionado para reproducirse en tejidos vivos (Lindgren y Raffa, 2013). La gran mayoría de los escarabajos descortezadores son saprófagos (i.e., obtienen nutrientes al consumir

biomasa animal y vegetal muerta o en descomposición) y se reproducen estrictamente en árboles muertos o estructuras dañadas de los árboles vivos (Lindgren y Raffa, 2013). Lindgren y Raffa (2013) subdividieron este gremio en (i) saprófagos de sucesión tardía: aquellos que ocupan un recurso una vez que la mayoría o todos los compuestos de defensa de las plantas han sido descompuestos y (ii) saprófagos de sucesión temprana: especies que pueden tolerar algunos compuestos de defensa del árbol (e.g., resinas y compuestos de defensa como ovicidas, larvicidas y adulticidas, Raffa *et al.*, 2008). En algunos casos, los saprófagos de sucesión temprana funcionan como agentes de aclareo del bosque, al atacar y matar árboles huéspedes moribundos o debilitados (Safranyik y Carroll, 2006).

Los escarabajos descortezadores que matan árboles sanos o poco estresados pertenecen a pocas especies. Sin embargo, estas especies pueden generar fuertes impactos económicos y ecológicos cuando tienen brotes epidémicos, afectando la composición, estructura y densidad de la vegetación, e incluso el balance global de carbono (Ohmart, 1989; Kurz *et al.*, 2008; Lindgren y Raffa, 2013). Las especies de los géneros *Dendroctonus* e *Ips*, en particular, matan millones de árboles cada año en América del Norte, Europa y Asia (Vega y Hofstetter, 2014). Algunas especies de *Dendroctonus* atacan y matan árboles debilitados por la edad, sequía, enfermedad, daño mecánico u otros factores (Armendáriz-Toledano *et al.*, 2015; Valerio-Mendoza *et al.*, 2019). Este género incluye 21 especies reconocidas, entre las que se encuentran las del complejo *Dendroctonus frontalis*, que se compone de ocho especies: *D. adjunctus*, *D. aproximatus*, *D. brevicomis*, *D. frontalis*, *D. mexicanus*, *D. vitei*, *D. barberi* y *D.*

*mesoamericanus* (Armendáriz-Toledano *et al.*, 2015; Valerio-Mendoza *et al.*, 2019). No obstante, los descortezadores que han generado los mayores daños en los pinos mexicanos, y por lo tanto han sido mejor identificados, son *D. mexicanus* y *D. frontalis* (Fonseca-González *et al.*, 2008).

**Tabla 2.** Algunas características ecológicas de nueve especies del género *Dendroctonus*. FVT = Faja Volcánica Transmexicana, Desc. = Desconocido. Datos recopilados de Armendáriz-Toledano *et al.*, (2018).

	Especie de <i>Dendroctonus</i>								
	<i>D. adjunctus</i>	<i>D. aproximatus</i>	<i>D. brevicomis</i>	<i>D. frontalis</i>	<i>D. mesoamericanus</i>	<i>D. mexicanus</i>	<i>D. parallelocollis</i>	<i>D. valens</i>	<i>D. vitei</i>
Huésped de <i>Pinus pseudostrabus</i>	Sí	Sí	No	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí
Ubicación en tronco	Parte media	Parte media	Parte media	Parte media	Parte media	Parte media	Partes baja y raíces	Partes baja y raíces	Parte media
Preferencia de colonización	Maduro	Maduro	Maduro	Maduro	Maduro	Maduro	Maduro, tocón, renuevo	Maduro, tocón	Maduro
Presencia en Michoacán	Sí	Sí	No	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	No
Presencia en la FVT	Sí	Sí	No	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí	Sí
Ciclos anuales	1 a 2	Desc.	2	5 a 7	Desc.	4 a 6	Desc.	1 a 2	Desc.
Agresivos	Sí	No	No	Sí	Sí	Sí	No	No	Desc.
Rango altitudinal (m s.n.m.)	1300 a 3940	1600 a 3200	1100 a 3392	311 a 2612	600 a 2500	800 a 3650	800 a 4000	800 a 3900	1000 a 2500
Preferencia de altitud (m s.n.m.)	2500 a 3000	1600 a 3200	2200 a 2500	1500 a 2000	2000 a 2500	2000 a 2500	2000 a 2500	2000 a 2500	1000 a 1500
Distribución	Montañas Rocosas - Nicaragua	Montañas Rocosas - Nicaragua	Costa Oeste de EUA - Norte de México	Costa Este de EUA - Nicaragua	Faja Volcánica Transversal (FTV) México - Nicaragua	Arizona a Oaxaca	Norte de México - Nicaragua	Canadá - Nicaragua	Sierra Madre Oriental (SMOr) México - Guatemala

Las especies reconocidas del género *Dendroctonus* se distribuyen en un amplio rango altitudinal, y atacan diferentes zonas del tronco del árbol hospedero (Armendáriz-Toledano *et al.*, 2018). Para ejemplificar los diferentes tipos de comportamiento y características ecológicas se presenta la **Tabla 2**, donde podemos ver algunas de las

características ecológicas de nueve especies del género *Dendroctonus* que se distribuyen en México.

*Daños forestales por escarabajos descortezadores de sucesión temprana.* Las especies de escarabajos descortezadores de sucesión temprana constituyen una de las principales plagas de los bosques a nivel global, ocasionando importantes daños ecológicos y económicos (Brockhoff *et al.*, 2017). En algunos casos puede haber colonizaciones de más de una especie agresiva, lo que propicia un ataque masivo y ocasiona la mortalidad de pinos a escala de paisaje (Midtgaard y Thunes, 2002; Armendáriz-Toledano *et al.*, 2015). Esto se debe a que la distribución geográfica de estas especies de escarabajos se traslapa y son capaces de coexistir en el mismo árbol hospedero (p.e., *Dendroctonus frontalis* y *D. mesoamericanus*; Armendáriz Toledano *et al.*, 2018).

Como se mencionó antes, en nuestro país fue a partir de 1969 que comenzaron a desarrollarse formalmente estrategias de combate de los daños ocasionados por especies del género *Dendroctonus* (Islas, 2016). México cuenta con una base de datos que ha recopilado la presencia/ausencia de *Dendroctonus* durante 100 años, lo que permite identificar áreas geográficas de mayor riesgo para los bosques de coníferas (Salinas-Moreno *et al.*, 2010). En la última década se han documentado brotes de escarabajos descortezadores que han afectado grandes áreas forestales de México (Sistema Nacional de Información Ambiental en del-Val y Sáenz-Romero, 2017). Por ejemplo, entre el 2012 y el 2013 se registró un incremento en la actividad de *D. frontalis* y *D. mexicanus* en los bosques templados mexicanos, posiblemente relacionado con las sequías que se han incrementado en los últimos 20 años (Sánchez-Martínez y Reséndiz-

Martínez, 2020). Adicionalmente, se ha registrado que los brotes epidémicos de estas especies están ocurriendo fuera del área de distribución histórica y con mayor frecuencia e intensidad (Raffa *et al.*, 2008).

En los últimos años se han documentado los efectos del cambio climático sobre los bosques templados y se ha reportado que algunas especies arbóreas han comenzado a mostrar un importante deterioro debido al incremento en las sequías (Allen *et al.*, 2010). El aumento de la temperatura genera estrés fisiológico en las coníferas y los bosques se vuelven más propensos a infestaciones por descortezadores nativos o exóticos (Bentz *et al.*, 2010; Kolb *et al.*, 2016). Además, se ha observado que el aumento de la temperatura puede reducir la mortalidad de los escarabajos durante el invierno y con ello, incrementar la supervivencia, sus tasas reproductivas, y el número de generaciones en un año (Marini *et al.*, 2012; Bentz *et al.*, 2014; Creeden *et al.*, 2014). En este contexto, en los bosques mexicanos que tienen tendencias hacia el aumento de temperatura por efecto del cambio climático (p.e. los bosques de pinos del área de la Comunidad Indígena Nuevo San Juan Parangaricutiro). Por lo tanto, es importante prestar atención a la detección y remoción oportuna de pinos estresados por cambios en el clima, para minimizar los brotes de escarabajos descortezadores (Rubin-Aguirre *et al.*, 2015).

### 3.2 Escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores

Los escarabajos descortezadores poseen una comunidad diversa de enemigos naturales que incluye a depredadores —aves, coleópteros, dípteros, hemípteros y ácaros—,

parasitoides —himenópteros y dípteros— y patógenos —nemátodos, protozoarios, hongos, bacterias y virus— (Vega y Hofstetter, 2014). Para el caso de los escarabajos depredadores de los escolítinos, se han identificado especies de las familias Cleridae, Monotomidae, Staphylinidae, Nitidulidae, Zopheridae, Trogossitidae, Histeridae y Tenebrionidae (Vega y Hofstetter, 2014). Los escarabajos depredadores se consideran especialistas de árboles colonizados por los descortezadores, pero tienen hábitos generalistas en cuanto a que se alimentan de varias especies de escolítinos que habitan en el mismo árbol (Williams *et al.*, 2009).

Los escarabajos depredadores tienen un gran impacto en las poblaciones de los Scolytinae (Vega y Hofstetter, 2015; Islas 2016), ya que pueden alimentarse de todos los estadios del ciclo de vida de estos descortezadores (Vega y Hofstetter, 2014). Además, algunos depredadores aprovechan las kairomonas liberadas por los descortezadores para localizar fácilmente a sus presas (Williams *et al.*, 2009). De todas las familias de coleópteros depredadores, los Trogossitidae, Cleridae y Staphylinidae pueden representar hasta el 20% de los insectos capturados en trampas cebadas con feromonas (Wigger, 1993; Vega y Hofstetter, 2014). El conocimiento ecológico de las interacciones entre los escarabajos descortezadores y sus depredadores, las cuales varían geográficamente, es de importancia para el manejo aplicado a plagas (Weed *et al.*, 2017). Estos enemigos naturales juegan un papel importante en la regulación de las especies agresivas de escarabajos descortezadores y pueden mantener sus poblaciones por debajo de niveles dañinos (Weed *et al.*, 2017).



## IV. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Sitio de estudio

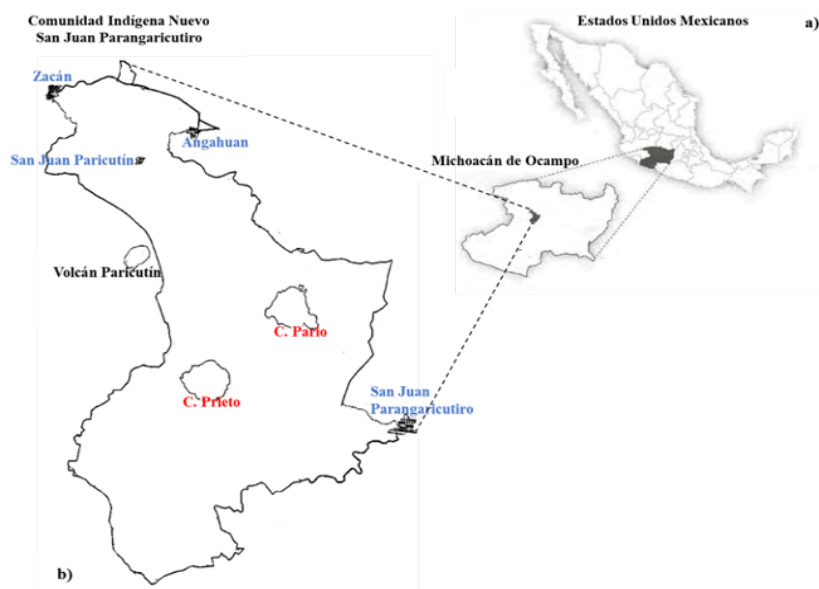
Este trabajo se llevó a cabo en dos cerros de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP; 19° 21' 00", 19° 34' 45" N y 102° 08' 15", 102° 17' 30" O), en el Estado de Michoacán de Ocampo (García *et al.*, 2000). La comunidad indígena tiene un área de más de 18 mil ha (Martínez, 1997; **Figura 1**) y la vegetación predominante es de bosque templado de encinos (*Quercus* sp.), pinos (*Pinus* sp.) y oyameles (*Abies* sp.). Las especies predominantes en el dosel son *Pinus michoacana*, *P. montezumae*, *P. douglassiana*, *P. leiophylla*, *P. pseudostrobus*, *Quercus laurina*, *Q. rugosa*, *Abies religiosa* y *Alnus jorullensis*. En el sotobosque predominan las especies *Aristida* sp., *Andropogon* sp., *Muhlenbergia* sp. y *Stipa* sp. (Saucedo-Soto y Acosta, 1987; Velázquez *et al.*, 2001).

El área de la comunidad indígena presenta un clima templado (tipo C(w2)(b) y C(w2)(w)), con una temperatura promedio de 15°C y lluvias en verano (mayo a octubre) que promedian 1200 mm anuales (Bocco *et al.*, 2000). En el invierno se presentan lluvias menores al 5% y heladas durante 20 y 40 días al año (García, 1981). Las temperaturas mínimas ocurren en el mes de diciembre y las temperaturas máximas en mayo (García *et al.*, 2000).

El territorio de la comunidad indígena cuenta con una "Certificación Verde" otorgada por el Consejo Silvícola Mundial por su variedad de actividades productivas y de conservación de la biodiversidad (Velázquez *et al.*, 2001). Esto quiere decir que la

comunidad hace un seguimiento de las actividades que se realizan para asegurar el manejo sustentable (Fregoso *et al.*, 2001).

Los cerros con mayor altitud son los cerros Laguna, Prieto y Pario, con 3200, 3100 y 2910 m s.n.m., respectivamente. Los demás cerros tienen altitudes menores a los 2900 m s.n.m. (Velázquez *et al.*, 2001). La topografía tiene pendientes que varían del 5 al 80%. En cuanto al suelo, se ha reportado que predominan los tipos andosoles y regosoles (Saucedo-Soto y Acosta, 1987).



**Figura 1.** a) Ubicación de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, en el Estado de Michoacán de Ocampo (mapa tomado de Fregoso *et al.*, 2001). b) Ubicación de los cerros Prieto y Pario dentro del territorio de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro. Tomado y adaptado de García *et al.* (2000).

## 4.2 Métodos de muestreo en campo

El protocolo que utilizamos para obtención de los individuos fue el implementado y descrito por Ríos (2017) como parte del proyecto CONAFOR-CONACYT (Fondo sectorial CONAFOR-CONACYT-2014, C01-234547) de redes de monitoreo de insectos descortezadores (Cambrón-Sandoval *et al.*, 2018). Se establecieron dos transectos altitudinales en los cerros Pario y Prieto de la CINSP; en cada cerro el transecto altitudinal estaba formado por ocho puntos de muestreo, separados por 100 m de altitud entre sí. En el cerro Prieto los puntos se ubicaron desde los 2189 y hasta los 2889 m s.n.m. En el cerro Pario el rango de altitud fue entre 2130 y 2830 m s.n.m. (**Tabla 3**). En cada punto se colocó una trampa Lindgren de 12 embudos a 1.5 m sobre el nivel del suelo. Las trampas se cebaron con una mezcla de frontalina, aguarrás y endobrevicomina, de la marca Sinergy Semiochemicals Corp®. Las trampas fueron colocadas en postes metálicos alejadas de los árboles hospederos. Cada poste tuvo un vaso colector con anticongelante de la marca PRESTONA AF EX (con alto porcentaje de etilenglicol) para evitar la descomposición de los artrópodos en las trampas.

Para obtener datos de temperatura se colocó un registrador de datos climáticos Data Logger modelo EL-USB-2 (Easylog®) sobre un árbol cercano a cada trampa, a 1.5 m sobre el nivel del suelo. Los registradores fueron programados con una computadora tipo laptop (SO: Windows Vista 7) para obtener el registro de la temperatura ambiental cada 30 minutos a lo largo de todo el tiempo de muestreo.

Las trampas fueron revisadas cada quince días durante 14 meses y se hizo cambio del cebo cada bimestre. El muestreo se realizó del 26 de febrero del 2015 al 31 de marzo

de 2016. Se colectaron todos los artrópodos capturados en las trampas y se guardaron en frascos con alcohol al 70%. Por complicaciones logísticas no se llevaron a cabo los muestreos de enero de 2016 en ambos cerros; tampoco se realizaron los muestreos del 4 de noviembre de 2015 y los dos muestreos de marzo de 2016 en cerro Prieto.

**Tabla 3.** Coordenadas y altitudes de los pisos altitudinales en los cerros Prieto y Pario, ubicados en el área en la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

	Piso altitudinal	Latitud N	Longitud O	Altitud (m s.n.m.)
	1	19.444	-102.156	2130
	2	19.444	-102.166	2230
Cer	3	19.447	-102.175	2330
ro	4	19.449	-102.185	2430
Pari	5	19.457	-102.191	2530
o	6	19.463	-102.185	2630
	7	19.471	-102.178	2730
	8	19.471	-102.182	2830
	1	19.429	-102.170	2189
	2	19.426	-102.183	2289
Cer	3	19.439	-102.192	2389
ro	4	19.458	-102.196	2489
Prie	5	19.460	-102.201	2589
to	6	19.452	-102.216	2689
	7	19.447	-102.221	2789
	8	19.443	-102.222	2889

*Análisis de la vegetación.* Adicionalmente, en cada piso altitudinal en ambos cerros se obtuvieron datos de la vegetación. Siguiendo el protocolo de Cambrón-Sandoval *et al.* (2018), se tomó como punto central la posición de la trampa y a partir de ésta se delimitaron parcelas cuadradas de 50 × 50 m. Dentro de la parcela se censaron todos los árboles mayores a 20 cm de DAP y se registró la especie, diámetro (cm), altura total del individuo (m), diámetro de la copa (m), cobertura de la copa (%) y la exposición (norte, sur, este y oeste) para cada árbol. Los equipos que fueron utilizados para obtener estas variables fueron: distanciómetro (Leica Disto™ D810 touch), densiómetro esférico convexo (DSM43), forcípula Haglöf Mantax, cinta diamétrica (283D/10M) y GPS Garmin (GPS-MAP 64). Posteriormente, evaluamos si había diferencias en los valores de las variables de vegetación entre sitios y pisos altitudinales, con el objetivo de evaluar si una o más variables de la vegetación pudieran relacionarse con las abundancias de las morfoespecies de escarabajos descortezadores capturados. Para ninguna de las características de la vegetación se encontraron diferencias entre los sitios y/o entre los pisos altitudinales; tampoco hubo interacción entre sitio y altitud, pero obtuvimos una diferencia estadísticamente significativa de las áreas basales de ambos cerros ( $F=4.868$ ,  $P = 0.0476$ ), siendo cerro Prieto el sitio que presenta una mayor área basal (**Tabla S3 del material suplementario**). Sin embargo, al evaluar esta variable con las abundancias de los descortezadores no se presentaron relaciones estadísticamente significativas.

### 4.3 Trabajo de gabinete

Las muestras fueron transportadas y analizadas en el Laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES, UNAM) en la ciudad de Morelia (Michoacán). Se identificaron los morfotipos del ensamblaje de los escarabajos descortezadores y depredadores utilizando un microscopio estereoscópico (Carl Zeiss™ Stemi DV4™ con potencia de aumento de 8-32X) y pinzas entomológicas. La identificación de los escarabajos descortezadores fue realizada con ayuda de expertos del Laboratorio de Entomología Forestal de la División de Ciencias Forestales en la Universidad Autónoma de Chapingo. Se examinó el 25% de individuos de las morfoespecies de *Dendroctonus*, a los cuales se les revisó el declive elitral para distinguir entre *D. mexicanus* y *D. frontalis*. Cuando la distinción de esta estructura externa no era clara, se realizó la extracción de genitalia para hacer la comparación morfológica de los conductos seminales siguiendo la clave dicotómica de Armendáriz-Toledano y Zúñiga (2017). Después de revisar este porcentaje de muestras, los resultados se extrapolaron al 100%. El resto de los individuos del ensamblaje de escarabajos descortezadores fueron identificados por medio de las claves dicotómicas de Atkinson (2017a). Por su parte, la identificación taxonómica de los posibles escarabajos depredadores se realizó con el apoyo de expertos y de las Colecciones de Insectos de la Universidad Autónoma de Querétaro, del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara. Para cada ensamblaje, determinamos el nivel taxonómico mínimo posible de las morfoespecies. Posteriormente, buscamos en la literatura los

hábitos alimenticios correspondientes a las morfoespecies de escarabajos depredadores encontradas.

#### 4.4 Análisis estadísticos

##### 4.4.1 Efecto de la altitud en el ensamblaje de escarabajos descortezadores

Obtuvimos la abundancia total de los escarabajos descortezadores y el porcentaje de abundancia de cada morfoespecie en cada piso altitudinal. Calculamos el índice de disimilitud de Jaccard, también considerado como diversidad  $\beta$ , para cuantificar las diferencias en composición entre los pisos altitudinales (Borman *et al.*, 2021). En este trabajo, el índice de disimilitud de Jaccard se obtuvo a partir de la función `vegdist` de la paquetería `vegan` (Oksanen *et al.*, 2020) en el software estadístico R (R Core Team, 2021). El índice de Jaccard se calcula de la siguiente manera (Oksanen *et al.*, 2020):

$$I_j = \frac{2B}{(1 + B)}$$

donde  $B = \text{disimilitud de Bray - Curtis}$ , la cual se calcula de la siguiente forma:

$$I_{BC} = \frac{\sum_i |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_i |x_{ij} + x_{ik}|}$$

donde  $x_{ij}$   $x_{ik}$  se refiere a la cantidad de morfotipos en la columna  $i$  y las filas corresponden a los sitios  $j$  y  $k$ .

Los valores de disimilitud van de 0 a 1, donde el 0 corresponde a aquellos ensamblajes que comparten a todas las morfoespecies que los conforman, mientras que el 1 indica que no se comparte ninguna morfoespecie. Dichos valores se obtuvieron para

cada par de pisos altitudinales de los cerros Prieto y Pario. Generamos los dendrogramas con la matriz de disimilitud función `hclust` de la paquetería `vegan` (Oksanen *et al.*, 2020) en el software estadístico R (R Core Team, 2021). Posteriormente, solo se graficaron los valores de la disimilitud de Jaccard o diversidad  $\beta$  de un piso a otro en orden de altitud para identificar el recambio de las morfoespecies en el gradiente altitudinal.

Para analizar la agrupación por pisos altitudinales de las morfoespecies, utilizamos los dendrogramas obtenidos a partir del índice de disimilitud de Jaccard (**Tabla 3**). Posteriormente, la agrupación sugerida se analizó con un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), utilizando los datos de abundancia de las morfoespecies con transformación logarítmica, y los pisos altitudinales.

#### 4.4.2 Efecto de la variación temporal en el ensamblaje de escarabajos descortezadores

Para identificar los picos de abundancia de las principales morfoespecies a lo largo del periodo de muestreo, se generaron los gráficos de abundancia con respecto a las fechas de muestreo en los cerros Pario y Prieto. Se eligieron las cuatro morfoespecies más abundantes del ensamblaje: *Dendroctonus mexicanus*, *D. frontalis*, *D. parallellocollis* e *Hylastes* sp.

Para identificar el cambio de la diversidad en los meses de muestreo, utilizamos las abundancias mensuales correspondientes a la suma de dos muestreos, excepto en el primer mes de muestreo para ambos cerros y noviembre del cerro Prieto, donde solo hubo un muestreo. El cálculo del índice de disimilitud de Jaccard y el dendrograma



asociado se realizaron con la misma metodología que se utilizó con los pisos altitudinales descrita previamente.

#### 4.4.3 Efecto de la temperatura sobre el ensamblaje de escarabajos descortezadores

Para evaluar el efecto de la temperatura sobre el ensamblaje de los escarabajos descortezadores, utilizamos los valores de la temperatura de los registradores colocados junto a las trampas. Para cada piso altitudinal calculamos los valores de temperatura media anual utilizando los datos registrados de temperatura promedio, temperatura máxima y temperatura mínima. Posteriormente dividimos el ensamblaje de escarabajos descortezadores en saprófagos de sucesión temprana y saprófagos de sucesión tardía, según la literatura (Lindgren y Raffa, 2013; **ver Tabla S4 material suplementario**). El grupo de descortezadores saprófagos de sucesión temprana incluye a las morfoespecies del género *Dendroctonus* (*D. mexicanus*, *D. frontalis*, *D. valens* y *D. parallelocolis*). El grupo de descortezadores saprófagos de sucesión tardía se conformó por las morfoespecies *Gnathotricus* sp., *Hylastes* sp., *Hylurgops* sp., *Xyleborus* sp., *Ips* sp., *Pityophthorus* sp. y la subfamilia Platipodinae unk. Además, se conformó el “complejo *Dendroctonus*” el cual solo incluye a las especies *D. mexicanus* y *D. frontalis*. Posteriormente, se hizo la transformación logarítmica para las abundancias de las morfoespecies. Se realizaron regresiones lineales simples entre la temperatura promedio, máxima y mínima, con las abundancias totales de escarabajos descortezadores, los descortezadores saprófagos de sucesión temprana, los descortezadores de sucesión tardía, el complejo *Dendroctonus* y las especies *D. mexicanus* y *D. frontalis*. Las

regresiones se realizaron con la función `lm` de la paquetería `stats` (R Core Team, 2021) en el software estadístico R (R Core Team, 2021).

#### 4.4.4. Efectos de la altitud y del tiempo sobre el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados al ensamblaje de escarabajos descortezadores

Para el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores, primero calculamos el porcentaje de la abundancia total de cada morfoespecie. Posteriormente, obtuvimos el porcentaje de abundancia para cada morfoespecie en los diferentes pisos altitudinales y en los dos cerros. Finalmente, para identificar los picos de abundancia total de las morfoespecies en el tiempo, se generaron gráficos de abundancia con respecto a las fechas de muestreo en los cerros Pario y Prieto. Sin embargo, al ser tan baja la abundancia de las morfoespecies de este ensamblaje se decidió no discutir los resultados de la diversidad  $\beta$ .

#### 4.4.5 Efecto de la temperatura en el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados al ensamblaje de escarabajos descortezadores

Para evaluar el efecto de la temperatura media anual sobre este ensamblaje, considerando las temperaturas promedio, máximas y mínimas obtenidas, se realizó un análisis con todas las morfoespecies agrupadas sin distinguir entre sitios. A las abundancias totales se les aplicó transformación logarítmica. Se realizaron regresiones lineales simples usando la función `lm` de la paquetería `stats` (R Core Team, 2021) en el software estadístico R (R Core Team, 2021).

#### 4.4.6. Relación entre el ensamblaje de escarabajos descortezadores y el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores

Con los datos de la abundancia total de los escarabajos descortezadores y sus posibles depredadores, realizamos un análisis de correlación lineal para determinar si existía una relación entre estos dos grupos en los pisos altitudinales y en los meses de muestreo. Debido a que la distribución de las abundancias no cumplió con el supuesto de normalidad de los datos, utilizamos el método de correlación de Spearman. Los análisis los realizamos con la función `cor.test` de la paquetería `stats` (R Core Team, 2021) en el software estadístico R (R Core Team, 2021).

## V. RESULTADOS

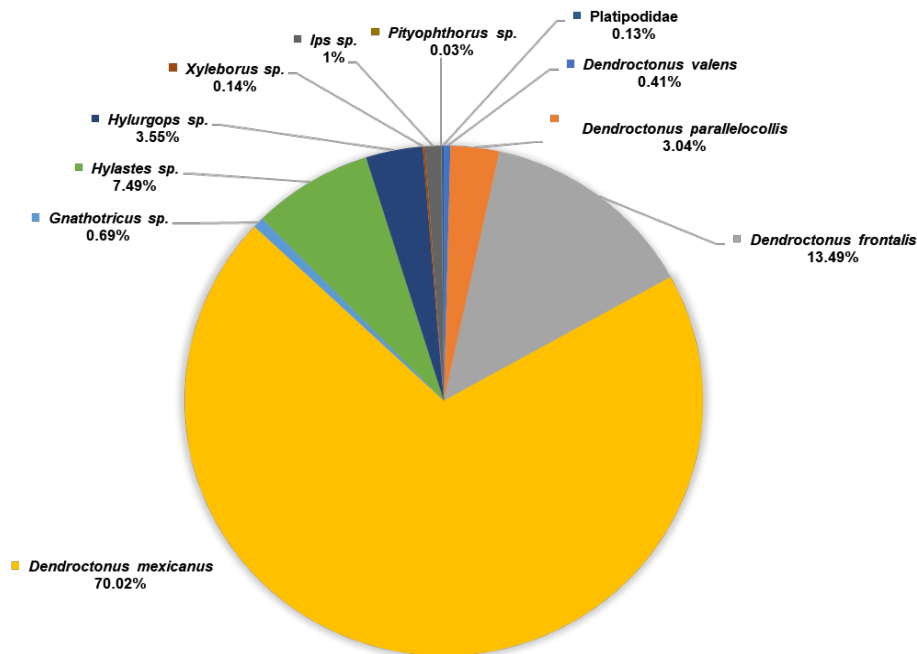
### 5.1 Ensamblaje de escarabajos descortezadores

*Abundancia de los grupos que conforman el ensamblaje de escarabajos descortezadores.* Entre febrero de 2015 y marzo de 2016 se capturaron 22,032 escarabajos descortezadores, de los cuales ~60% ( $n = 12,724$ ) correspondieron al cerro Pario y ~40% ( $n = 9,308$ ) al cerro Prieto. En total se pudieron identificar 11 morfoespecies, de las cuáles cuatro se identificaron a nivel de especie, seis a nivel de género y una a nivel de subfamilia (**Tabla S4 material suplementario**). La morfoespecie más abundante fue *Dendroctonus mexicanus* (70.01%), seguida de *D. frontalis* (13.49%) e *Hylastes* sp. (7.49%), mientras que *D. parallelcollis* y *D. valens* tuvieron menos del 7% de la abundancia total. Otras morfoespecies de escarabajos descortezadores considerados como saprófagos de sucesión tardía fueron *Gnathotricus* sp., *Ips* sp., *Hylastes* sp., *Hylurgops* sp., *Pityophthorus* sp., *Xyleborus* sp. y la subfamilia Platipodinae (**Figura 2**).

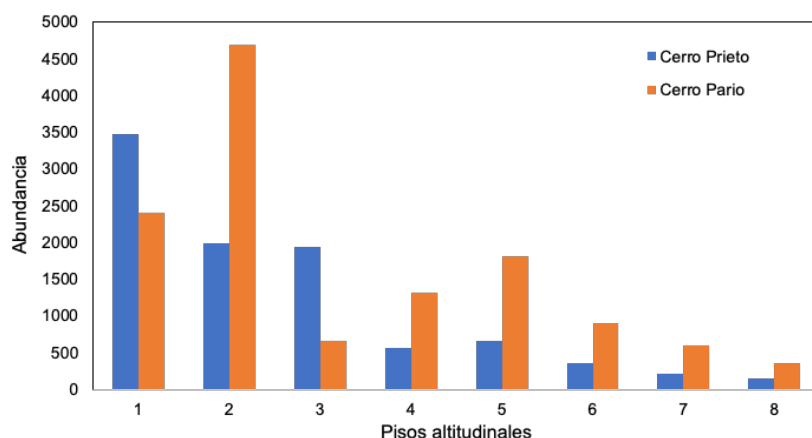
#### 5.1.1 Efecto de la altitud en el ensamblaje de escarabajos descortezadores

*Abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores en un gradiente altitudinal.* Se observó que la abundancia del ensamblaje de los escarabajos descortezadores en el cerro Prieto disminuyó con la altitud. En el caso del cerro Pario la disminución no fue lineal, ya que en el segundo piso altitudinal se presentó la mayor abundancia seguida del piso cinco; sin embargo, se observó una tendencia a disminuir en los últimos pisos altitudinales (**Figura 3**).

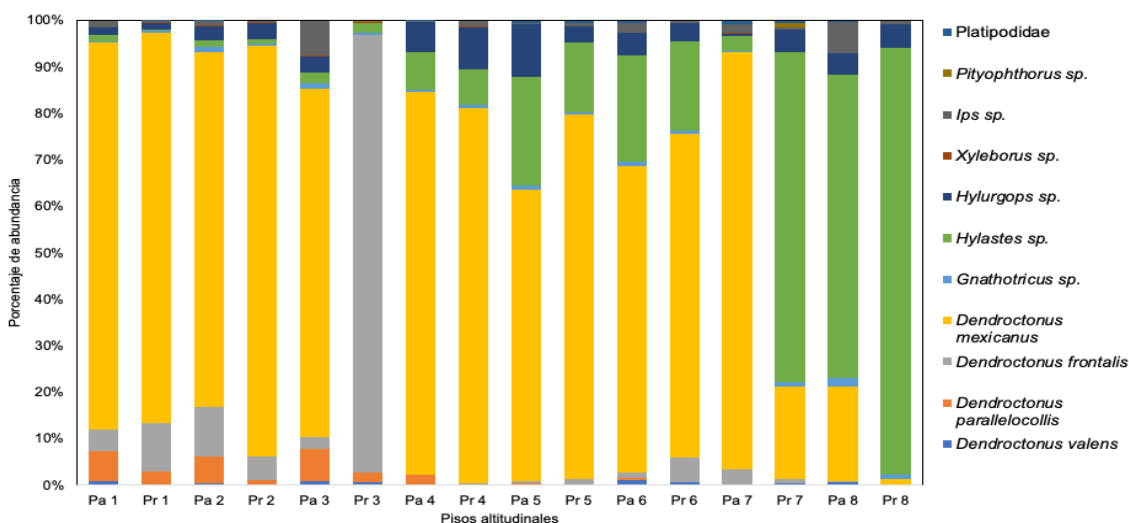
En la mayoría de los puntos de muestreo predominó la morfoespecie *D. mexicanus*, excepto en el tercer piso altitudinal del cerro Prieto donde dominó *D. frontalis* y en los dos últimos pisos altitudinales donde *Hylastes sp.* fue muy abundante. El resto de las especies tuvieron abundancias variables y generalmente no superaron el 10% de la captura por piso altitudinal (**Figura 3**).



**Figura 2.** Abundancia relativa de las diferentes morfoespecies que conforman el ensamblaje de escarabajos descortezadores muestreados de febrero de 2015 a marzo de 2016 en los cerros Prieto y Pario dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.



**Figura 3.** Variación de la abundancia total escarabajos descortezadores a lo largo del gradiente altitudinal capturados entre febrero de 2015 y marzo de 2016 en los cerros Prieto y Parío dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2130 a 2830 m s.n.m. en el cerro Parío y de 2189 a 2889 m s.n.m. en el cerro Prieto (para mayor detalle ver **tabla 3**).



**Figura 4.** Abundancia (%) de las diferentes morfoespecies capturadas del ensamblaje de escarabajos descortezadores a lo largo del gradiente altitudinal en muestras tomadas de febrero de 2015 a marzo de 2016 en los cerros Parío (Pa) y Prieto (Pr) en un gradiente altitudinal, dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2130 a 2830 m s.n.m. en el cerro Parío y de 2189 a 2889 m s.n.m. en el cerro Prieto (para mayor detalle ver **tabla 3**).

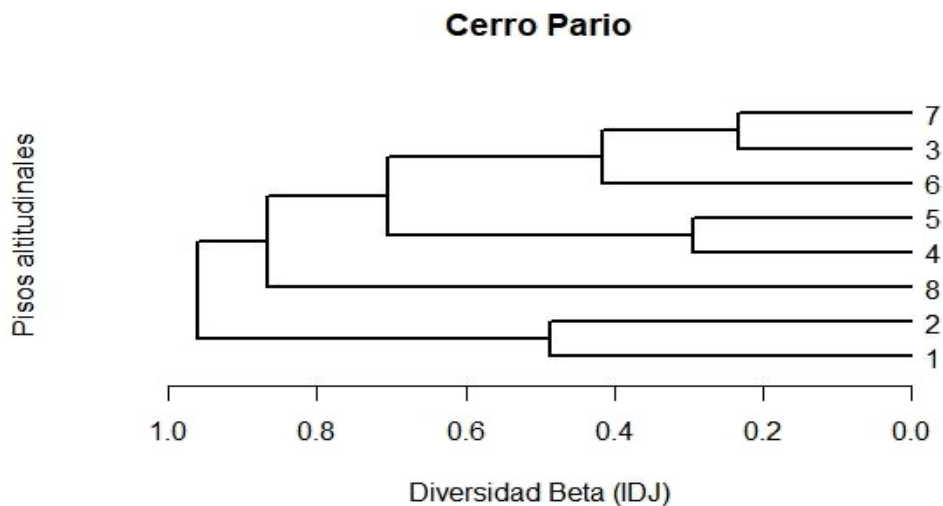
*Recambio en el ensamblaje de escarabajos descortezadores en un gradiente altitudinal.*

Los resultados del análisis de los índices de disimilitud de Jaccard en el cerro Pario variaron de 0.23 a 0.96. Los valores más altos se observaron al comparar los primeros dos pisos altitudinales con el último. En este cerro también fue posible identificar un valor alto de la diversidad  $\beta$  entre los pisos dos y tres, donde hay un descenso muy grande de las abundancias (**Tabla 4**). El dendrograma generado muestra que en este sitio se conformaron cuatro grupos de pisos altitudinales, en este caso el piso número tres se une al grupo donde están los pisos seis y siete (**Figura 5**). En el caso del cerro Prieto los valores de la disimilitud variaron de 0.22 a 0.99. Los valores más altos se registraron al comparar los primeros tres pisos altitudinales con el último piso (**Tabla 5**). El dendrograma agrupó a los sitios altitudinales en tres grupos. El primer grupo se conformó por los pisos uno al tres, el segundo por los pisos cuatro al seis y el último se conformó por los pisos siete y ocho (**Figura 6**).

Los valores de la diversidad  $\beta$  entre cada par de pisos altitudinales en cerro Pario tuvieron valores altos al pasar del piso 2-3, 5-6 y del 7-8. Por su parte, para cerro Prieto sólo hubo dos picos el del recambio de los pisos 3-4 y del 6-7 (**Figura 7**).

**Tabla 4.** Valores del índice de disimilitud de Jaccard obtenidos de evaluar los diferentes pisos altitudinales del cerro Pario y el ensamblaje de escarabajos descortezadores, dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. En negritas se muestran los valores del índice con valores > 0.8. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2130 a 2830 m s.n.m. en el cerro (para mayor detalle ver **tabla 3**).

		Pisos altitudinales						
		1	2	3	4	5	6	7
Pisos altitudinales	2	0.487						
	3	0.737	<b>0.861</b>					
	4	0.525	0.73	0.59				
	5	0.583	0.72	0.705	0.293			
	6	0.721	<b>0.842</b>	0.415	0.471	0.52		
	7	0.756	<b>0.873</b>	0.232	0.582	0.685	0.364	
	8	<b>0.94</b>	<b>0.961</b>	<b>0.843</b>	<b>0.858</b>	<b>0.817</b>	0.651	<b>0.867</b>

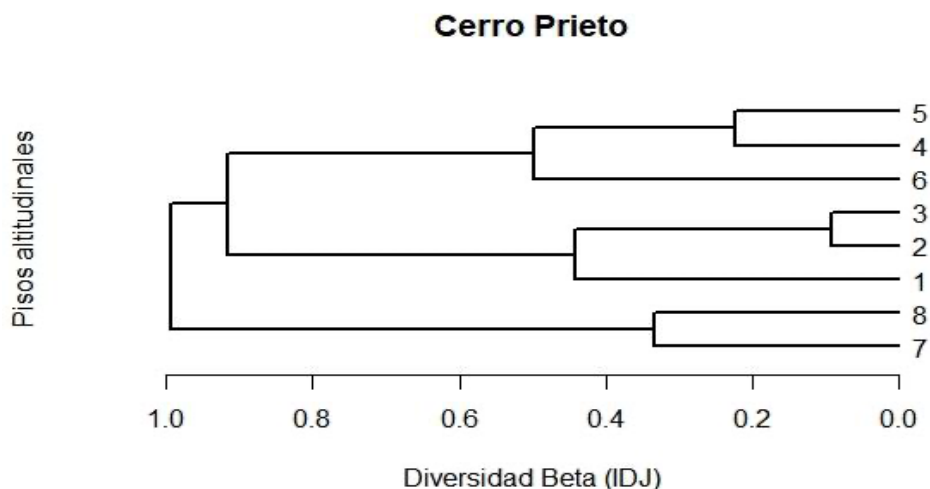


**Figura 5.** Dendrograma para la diversidad  $\beta$  calculada con el índice de disimilitud de Jaccard por pisos altitudinales del ensamblaje de escarabajos descortezadores del cerro Pario dentro del área la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2130 a 2830 m s.n.m. en el cerro Pario (para mayor detalle ver **tabla 3**).

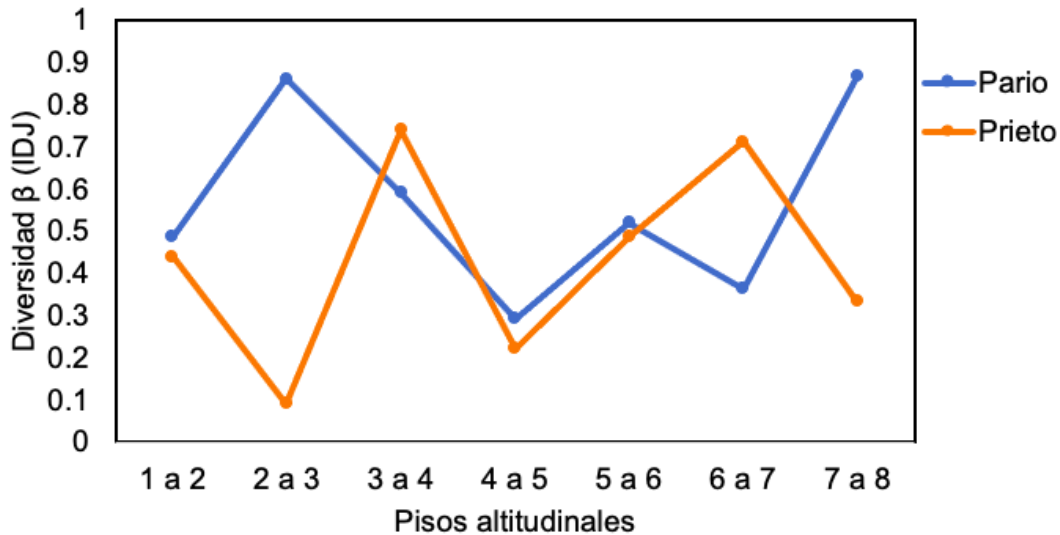


**Tabla 5.** Valores del índice de disimilitud de Jaccard obtenidos de evaluar los diferentes pisos altitudinales de cerro Prieto y el ensamblaje de escarabajos descortezadores, dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. En negritas se muestran los valores del índice con valores > 0.9. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2189 a 2889 m s.n.m. en el cerro Prieto (para mayor detalle ver **tabla 3**).

		Pisos altitudinales						
		1	2	3	4	5	6	7
Pisos altitudinales	2	0.441						
	3	0.442	0.091					
	4	0.849	0.73	0.74				
	5	0.841	0.725	0.723	0.223			
	6	<b>0.916</b>	0.851	0.853	0.498	0.487		
	7	<b>0.981</b>	<b>0.965</b>	<b>0.968</b>	0.855	0.778	0.713	
	8	<b>0.994</b>	<b>0.986</b>	<b>0.99</b>	<b>0.917</b>	0.84	0.808	0.333



**Figura 6.** Dendrograma para la diversidad  $\beta$  calculada con el índice de disimilitud de Jaccard por pisos altitudinales y el ensamblaje de escarabajos descortezadores del cerro Prieto dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2189 a 2889 m s.n.m. en el cerro Prieto (para mayor detalle ver **tabla 3**).

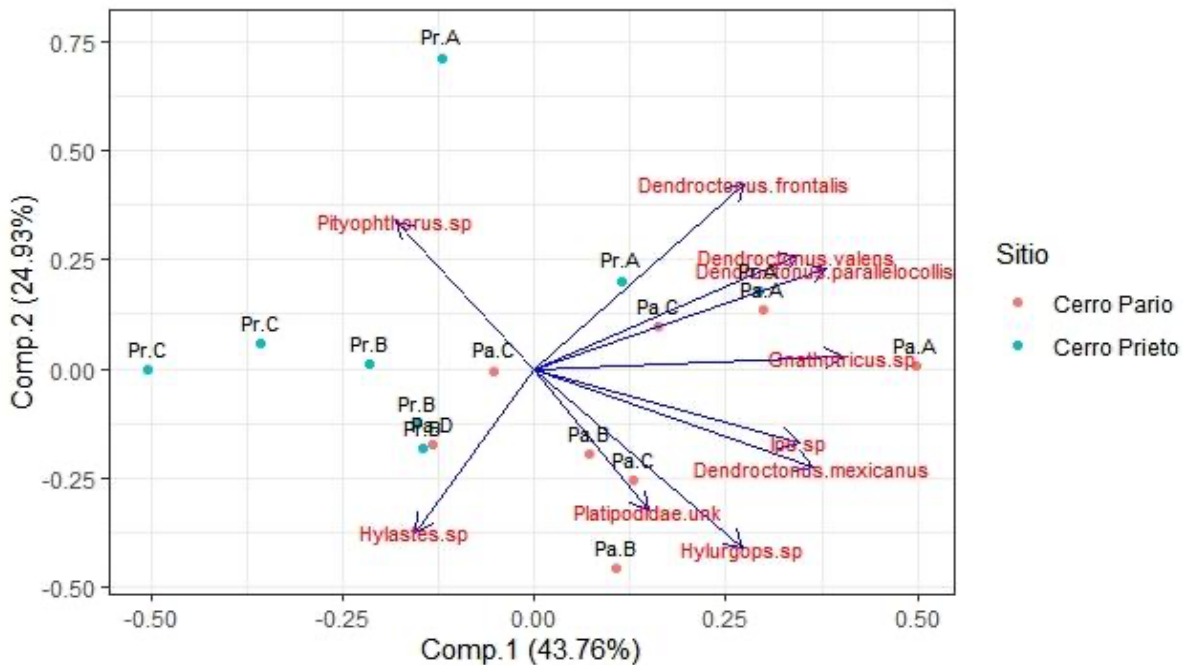


**Figura 7.** Valores de la diversidad  $\beta$ , calculados con el índice de disimilitud de Jaccard (IDJ), entre los pisos altitudinales de los cerros Prieto y Pario dentro de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2130 a 2830 m s.n.m. en el cerro Pario y de 2189 a 2889 m s.n.m. en el cerro Prieto (para mayor detalle ver **tabla 3**).

Al analizar la composición de los ensamblajes de escarabajos descortezadores por medio del análisis de componentes principales, se observa que los primeros dos componentes explicaron el 68.69% de la variación. Los pesos ponderados (*PP*) de las variables que explicaron la mayor variación en estos dos componentes se describen a continuación. El primer componente, representado por el eje X, estuvo definido por las morfoespecies *Gnathotricus* sp. (*PP* = 0.423) y *Dendroctonus parallelcollis* (*PP* = 0.401). Por su parte, el segundo componente (eje Y), estuvo definido por las morfoespecies *Dendroctonus frontalis* (*PP* = 0.445) e *Hylurgops* sp. (*PP* = -0.431). El resto de los pesos ponderados pueden consultarse en el material suplementario (**Tabla S5**).

En cuanto a los pisos altitudinales, se observó que las morfoespecies *Dendroctonus valens*, *D. parallelcollis*, *D. frontalis*, *D. mexicanus*, *Gnathotricus* sp.,

*Hylurgops* sp., *Xyleborus* sp., *Ips* sp. y Platipodinae unk. estuvieron presentes en los primeros seis pisos altitudinales en cerro Pario y los dos primeros pisos altitudinales de cerro Prieto. Por su parte, *Hylastes* se encontró principalmente en los pisos más altos de cerro Prieto etiquetados como Pr.C y Pr.D (**Figura 8**).



**Figura 8.** Análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) del ensamblaje de escarabajos descortezadores. Se muestra el gráfico con los dos primeros componentes y su porcentaje de explicación. En color rojo, las morfoespecies que conforman al ensamblaje de escarabajos descortezadores. En negro se muestran los siete niveles en que se caracterizó el gradiente altitudinal a partir del dendrograma de diversidad  $\beta$ , donde PaA = pisos altitudinales 1 y 2 del cerro Pario, PaB = pisos altitudinales 4 y 5 del cerro Pario, PaC = pisos altitudinales 3, 6 y 7 del cerro Pario, PaD = piso altitudinal 8 del cerro Pario, PrA = pisos altitudinales 1, 2 y 3 del cerro Prieto, PrB = pisos altitudinales 4, 5 y 6 de cerro Prieto, PrC = pisos altitudinales 7 y 8 del cerro Prieto. Ambos cerros se ubican dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Los pisos altitudinales están separados por 100 m entre sí y van de 2130 a 2830 m s.n.m. en el cerro Pario y de 2189 a 2889 m s.n.m. en el cerro Prieto (para mayor detalle ver **tabla 3**).

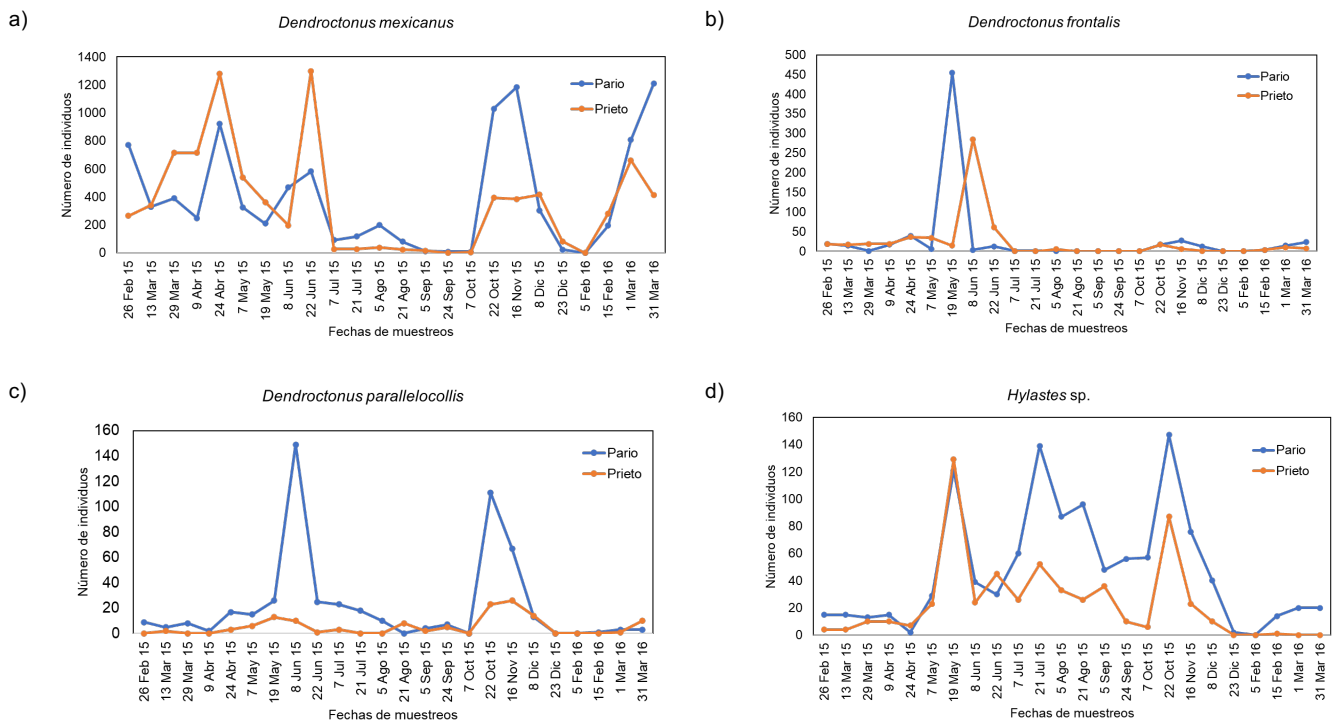
### 5.1.2 Efecto de la temporalidad en el ensamblaje de escarabajos descortezadores

#### *Abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores en los meses de análisis.*

Las abundancias de las principales morfoespecies del ensamblaje de descortezadores mostraron que en ambos cerros la especie *D. mexicanus* tuvo dos picos de abundancia, uno en primavera y otro en otoño en ambos cerros, pero en el cerro Pario el pico de abundancia de otoño fue mayor que el del cerro Prieto (**Figura 9a**). En el caso de la morfoespecie *D. frontalis* tuvo un solo pico de abundancia en primavera para el cerro Pario, mientras que, en el cerro Prieto el pico de abundancia ocurrió a finales de primavera e inicios del verano (**Figura 9b**). La morfoespecie *D. parallelcollis*, en el cerro Pario, tuvo un incremento de abundancia en las temporadas de primavera y otoño, por su parte en el cerro Prieto se observó un pico en otoño (**Figura 9c**). Finalmente, la morfoespecie *Hylastes* sp. tuvo picos en la temporada de primavera, verano y otoño en el cerro Pario, y mostró picos en primavera y otoño para el cerro Prieto (**Figura 9d**). En el caso del resto de las morfoespecies del ensamblaje, tuvieron abundancias bajas y no se observaron patrones temporales evidentes.

*Recambio en el ensamblaje de escarabajos descortezadores durante el periodo de muestreo.* Al analizar la composición de la comunidad de escarabajos descortezadores durante el periodo de muestreo, se observó que la diversidad  $\beta$  fue variable. En el caso de Pario, los dos puntos de disimilitud más altos se encontraron al comparar el muestreo de septiembre (8), con los de febrero (1), marzo (2) y abril (3) de 2015 (**Tabla 6**). Para el cerro Prieto, los valores de disimilitud más altos se presentaron en el mes de agosto (7) con respecto a febrero (1), marzo (2) y mayo (4) del 2015 (**Tabla 7**).

Los dendrogramas agruparon a meses de muestreo en diferentes grupos. En el caso del cerro Pario encontramos dos grandes grupos. El primer grupo correspondió a los meses julio, agosto, septiembre, diciembre de 2015 y febrero de 2016 (6, 7, 8, 11 y 12, respectivamente). El segundo grupo se conformó de los meses febrero, marzo, abril, mayo, junio, octubre, noviembre de 2015 y marzo de 2016 (**Figura 10**). En el cerro Prieto también se distinguieron dos grandes grupos. El primero de ellos se conformó por los meses junio, julio y agosto (5, 6 y 7, respectivamente); el segundo, agrupó el resto de los meses (**Figura 11**).

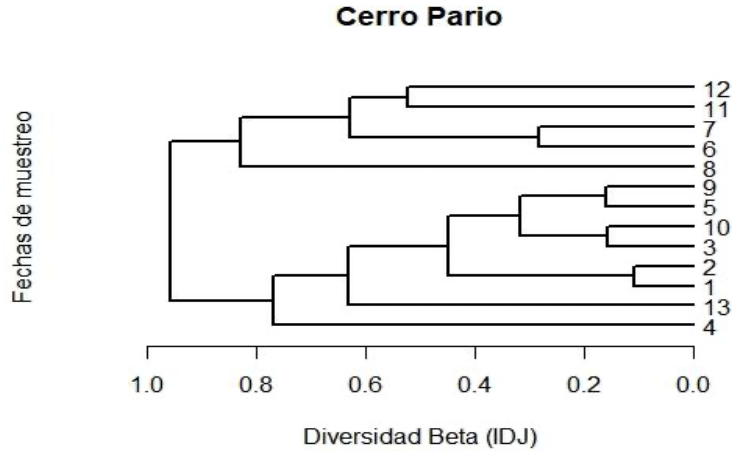


**Figura 9.** Abundancia de las cuatro morfoespecies de escarabajos descortezadores más representativas del ensamblaje a lo largo de los meses de muestreo en los cerros Pario y Prieto, ubicados en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

Los valores de la diversidad  $\beta$  entre pares de meses de muestreo tuvieron cuatro picos en ambos cerros. Los valores más altos de la diversidad  $\beta$  en el cerro Pario se encontraron al pasar los meses junio a julio, septiembre a octubre, febrero de 2016 a marzo de 2016 y de diciembre de 2015 a febrero de 2016. Por su parte en el cerro Prieto se presentaron al pasar de junio a julio, de agosto a septiembre, de noviembre a diciembre y de febrero de 2016 a marzo de 2016 (**Figura 12**).

**Tabla 6.** Valores del índice de disimilitud de Jaccard obtenidos de evaluar las diferencias en el tiempo utilizando los meses de muestreo y el ensamblaje de escarabajos descortezadores en el cerro Pario, dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Cada número representa un mes de muestreo, el cual se inició el 26 de febrero del 2015 y finalizó en 31 de marzo de 2016 para mayor detalle ir a la sección 4.2 de materiales y métodos. En negritas se muestran los valores del índice con valores  $> 0.9$ .

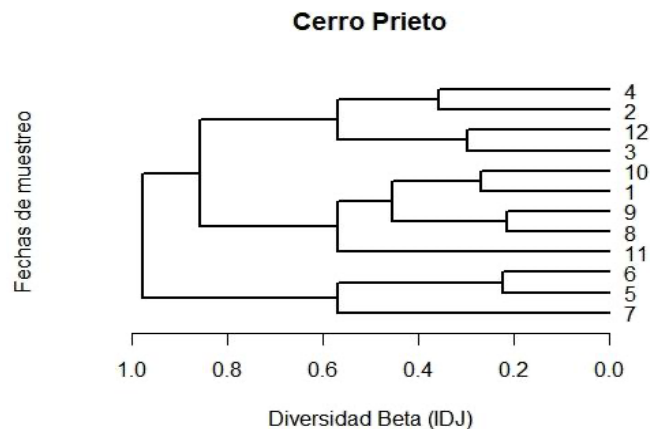
		Números correspondientes a los meses de muestreo											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Números correspondientes a los meses de muestreo	2	0.110											
	3	0.365	0.404										
	4	0.607	0.578	0.661									
	5	0.412	0.431	0.283	0.620								
	6	0.782	0.749	0.816	0.663	0.742							
	7	0.725	0.689	0.794	0.642	0.728	0.283						
	8	<b>0.942</b>	<b>0.916</b>	<b>0.946</b>	0.846	0.878	0.620	0.666					
	9	0.436	0.448	0.317	0.581	0.162	0.657	0.658	0.868				
	10	0.431	0.447	0.158	0.619	0.190	0.750	0.729	0.880	0.215			
	11	0.589	0.536	0.713	0.648	0.678	0.538	0.435	0.764	0.693	0.691		
	12	0.750	0.733	0.813	0.820	0.830	0.571	0.630	0.828	0.841	0.841	0.525	
	13	0.614	0.632	0.420	0.769	0.528	0.879	0.855	0.958	0.544	0.443	0.814	0.887



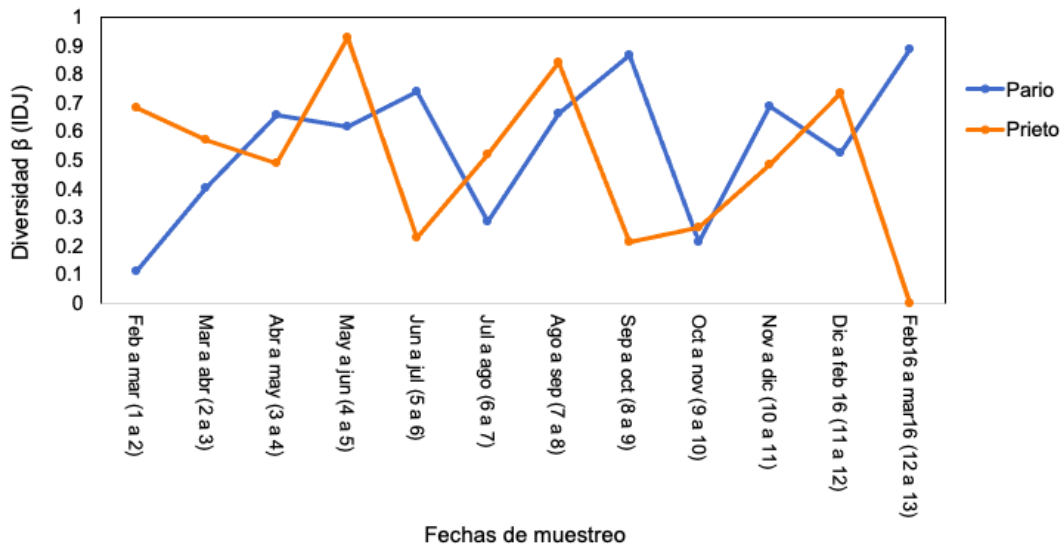
**Figura 10.** Dendrograma para la diversidad  $\beta$  calculada con el índice de disimilitud de Jaccard entre los meses de muestreo y el ensamblaje de escarabajos descortezadores en el cerro Pario, ubicado dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Cada número representa un mes de muestreo, el cual se inició el 26 de febrero del 2015 y finalizó en 31 de marzo de 2016 para mayor detalle ir a la sección 4.2 de materiales y métodos.

**Tabla 7.** Valores del índice de disimilitud de Jaccard obtenidos de evaluar las diferentes fechas de muestreo y el ensamblaje de escarabajos descortezadores en el cerro Prieto, dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Cada número representa un mes de muestreo, el cual se inició el 26 de febrero del 2015 y finalizó en 31 de marzo de 2016 para mayor detalle ir a la sección 4.2 de materiales y métodos. En negritas se muestran los valores del índice con valores  $> 0.9$ .

		Números correspondientes a los meses de muestreo										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Números correspondientes a los meses de muestreo	2	0.685										
	3	0.442	0.570									
	4	0.665	0.357	0.488								
	5	<b>0.913</b>	<b>0.963</b>	0.861	0.931							
	6	0.899	<b>0.956</b>	0.850	0.923	0.232						
	7	<b>0.963</b>	<b>0.978</b>	<b>0.928</b>	<b>0.957</b>	0.573	0.522					
	8	0.456	0.797	0.545	0.746	0.792	0.750	0.845				
	9	0.445	0.806	0.612	0.774	0.798	0.771	0.875	0.215			
	10	0.270	0.754	0.528	0.724	0.843	0.827	<b>0.912</b>	0.350	0.266		
	11	0.569	0.858	0.753	0.852	0.857	0.815	<b>0.923</b>	0.475	0.396	0.484	
	12	0.448	0.480	0.298	0.440	<b>0.946</b>	<b>0.928</b>	<b>0.969</b>	0.639	0.647	0.541	0.737



**Figura 11.** Dendrograma para la diversidad  $\beta$  calculada con el índice de disimilitud de Jaccard con los meses de muestreo del ensamblaje de escarabajos descortezadores en el cerro Prieto, ubicado dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Cada número representa un mes de muestreo, el cual se inició el 26 de febrero del 2015 y finalizó en 31 de marzo de 2016 para mayor detalle ir a la sección 4.2 de materiales y métodos.



**Figura 12.** Valores de la diversidad  $\beta$ , calculados con el índice de disimilitud de Jaccard (IDJ), entre los meses de muestreo y el ensamblaje de escarabajos descortezadores de los cerros Prieto y Pario ubicados dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo. Cada número en paréntesis representa un mes de muestreo, el cual se inició el 26 de febrero del 2015 y finalizó en 31 de marzo de 2016 para mayor detalle ir a la sección 4.2 de materiales y métodos.



### 5.1.3 Efecto de la temperatura en el ensamblaje de escarabajos descortezadores

Las temperaturas registradas en el cerro Prieto tendieron a disminuir conforme aumentó la altitud, así que las temperaturas más altas las encontramos en el primer piso altitudinal ( $T_{\text{prom}} = 15.96$  °C,  $T_{\text{mín}} = 13.12$  °C y  $T_{\text{máx}} = 18.14$  °C) y las más bajas en el último piso ( $T_{\text{prom}} = 12.32$  °C,  $T_{\text{mín}} = 9.35$  °C y  $T_{\text{máx}} = 14.71$  °C). En el cerro Pario las temperaturas no siguieron un patrón descendente, las temperaturas más altas se registraron en el cuarto piso altitudinal ( $T_{\text{prom}} = 16.95$  °C,  $T_{\text{mín}} = 14.55$  °C y  $T_{\text{máx}} = 18.8$  °C) y en el primer piso ( $T_{\text{prom}} = 16.24$  °C,  $T_{\text{mín}} = 13.96$  °C y  $T_{\text{máx}} = 17.81$  °C); las temperaturas mínimas se registraron en los pisos ocho ( $T_{\text{prom}} = 15.9$  °C,  $T_{\text{mín}} = 9.98$  °C y  $T_{\text{máx}} = 17.81$  °C) y seis ( $T_{\text{prom}} = 16.24$  °C,  $T_{\text{mín}} = 13.96$  °C y  $T_{\text{máx}} = 17.81$  °C; **Figura S1 del material suplementario**).

Las relaciones lineales muestran que la temperatura promedio tuvo una relación positiva con la abundancia total, con la abundancia de los saprófagos de sucesión temprana, con la abundancia del complejo *Dendroctonus frontalis* y con la abundancia de *Dendroctonus mexicanus*. Al analizar el efecto de las temperaturas máximas encontramos las mismas relaciones. En cuanto a las temperaturas mínimas, encontramos que la abundancia total, la abundancia de los saprófagos de sucesión temprana y la abundancia del complejo *Dendroctonus* tendieron a aumentar al aumentar las temperaturas mínimas (**Tabla 8; Figuras S2-4 material suplementario**).

**Tabla 8.** Valores de las regresiones realizadas entre las temperaturas (°C) máximas, promedio y mínimas y las abundancias totales, las abundancias de escarabajos descortezadores saprófagos de sucesión temprana y tardía, y de los complejos *Dendroctonus*, *D. frontalis* y *D. mexicanus* para los cerros Pario y Prieto en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

Temperaturas (°C)	Abundancias	Pendiente	R <sup>2</sup>	p-valor	
Promedio	Totales	0.693	0.605	0.000	*
	Descortezadores saprófagos de sucesión temprana	1.345	0.627	0.000	*
	Descortezadores saprófagos de sucesión tardía	0.048	-0.064	0.767	NS
	Complejo <i>Dendroctonus</i>	1.334	0.624	0.000	*
	<i>Dendroctonus frontalis</i>	0.776	0.077	0.155	NS
	<i>Dendroctonus mexicanus</i>	1.394	0.458	0.002	*
	Máximas	Totales	0.809	0.567	0.000
Descortezadores saprófagos de sucesión temprana		1.615	0.627	0.000	*
Descortezadores saprófagos de sucesión tardía		0.111	-0.046	0.567	NS
Complejo <i>Dendroctonus</i>		1.603	0.625	0.000	*
<i>Dendroctonus frontalis</i>		0.776	0.032	0.242	NS
<i>Dendroctonus mexicanus</i>		1.712	0.483	0.002	*
Mínimas		Totales	0.595	0.625	0.000
	Descortezadores saprófagos de sucesión temprana	1.116	0.602	0.000	*
	Descortezadores saprófagos de sucesión tardía	0.039	-0.065	0.778	NS
	Complejo <i>Dendroctonus</i>	1.106	0.598	0.000	*
	<i>Dendroctonus frontalis</i>	0.712	0.104	0.120	NS
	<i>Dendroctonus mexicanus</i>	-6.992	0.366	0.008	NS

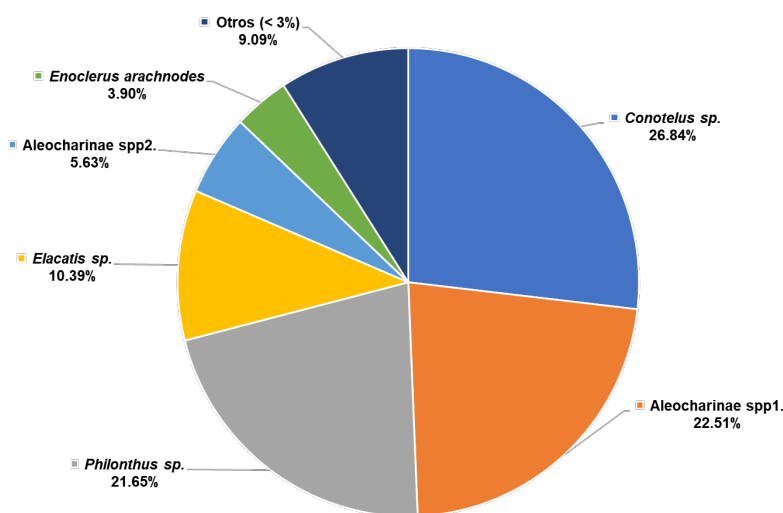
(\*) Indica valores de *P* estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ )

(NS) Indica valores de *P* no significativos

## 5.2 Ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados

*Abundancia de los grupos que conforman el ensamblaje de posibles escarabajos depredadores asociados a escarabajos descortezadores.* En el periodo de muestreo se capturaron 483 escarabajos asociados al ensamblaje de escarabajos descortezadores. De estos, sólo 231 individuos fueron catalogados como potenciales depredadores de escarabajos descortezadores. La mayoría de los individuos que conforman este ensamblaje fueron capturados en el cerro Pario (66.23%,  $n = 153$ ).

Se identificaron 14 morfoespecies, de las cuales 3 se identificaron a nivel de especie, 9 a nivel de género y 2 a nivel de subfamilia (**Tabla S4 del material suplementario**). De éstas, las que presentaron las mayores abundancias fueron *Conotelus* sp. (familia Nitidulidae) con el 27% ( $n = 62$ ), Aleocharinae spp1 con el 22.51% ( $n = 52$ ) y *Philonthus* sp. con 21.65% ( $n = 50$ ), (ambas pertenecientes a la familia Staphylinidae); las 11 morfoespecies restantes tuvieron abundancias relativas menores al 10% (**Figura 13**).



**Figura 13.** Abundancia relativa de las morfoespecies capturadas que conforman el ensamblaje de posibles escarabajos depredadores. La categoría otros (< 3%), corresponde a ocho morfoespecies: *Leptochirus* sp. (2.16%,  $n = 5$ ), *Temnoscheila virescens* (1.73%,  $n = 4$ ), *Paranchus* sp. (1.3%,  $n = 3$ ), *Tymphanophorus* sp. (1.3%,  $n = 3$ ), *Stenolophus* sp. (0.87%,  $n = 2$ ), *Enoclerus erro* (0.87%,  $n = 2$ ), *Notiobia* sp. (0.43%,  $n = 1$ ) y *Xestipyge* sp. (0.43%,  $n = 1$ ). Datos provenientes del muestreo entre febrero de 2015 y marzo de 2016 en los cerros Prieto y Pario dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

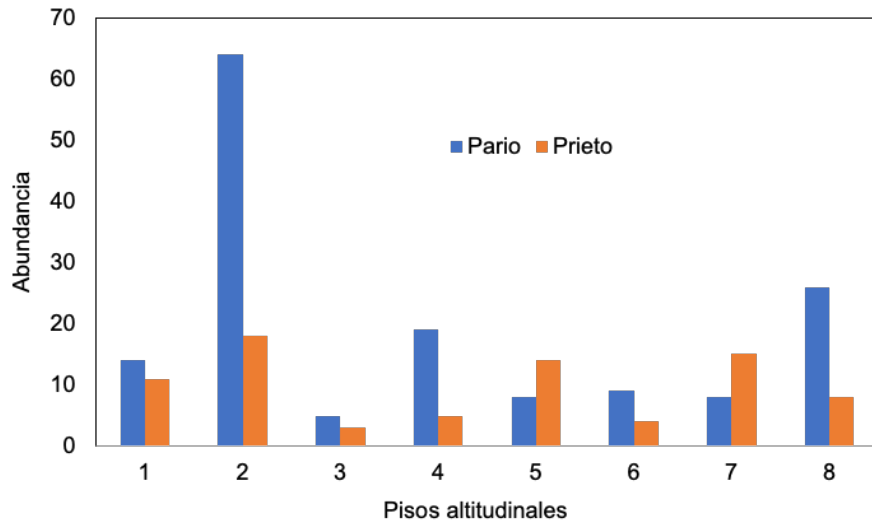
### 5.2.1 Efecto de la altitud en el ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados

*Abundancia del ensamblaje de los posibles escarabajos depredadores asociados a escarabajos descortezadores en un gradiente altitudinal.* En el cerro Pario se presentó la mayor abundancia de morfoespecies en el segundo piso altitudinal, seguida del piso número ocho. En el cerro Prieto, las mayores abundancias se observaron en los pisos dos, cinco y siete. En ambos cerros el menor porcentaje de abundancia se presentó en el piso altitudinal tres (**Figura 14**).

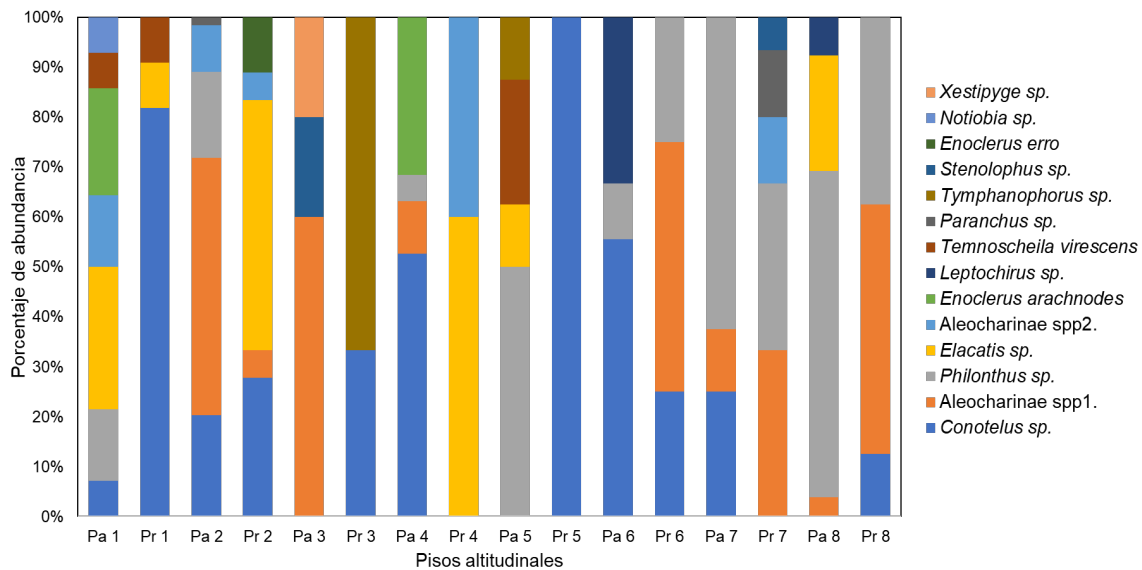
En el cerro Pario se presentaron variaciones entre los pisos altitudinales en la abundancia de potenciales escarabajos depredadores de descortezadores, y en cada piso altitudinal sobresalieron diferentes morfoespecies. En el segundo piso altitudinal predominaron las morfoespecies *Aleocharinae spp1*, *Conotelus sp.* y *Paranchus sp.*, mientras que en el piso altitudinal ocho predominaron *Philonthus sp.* y *Elacatis sp.* En el cerro Prieto, predominaron *Elacatis sp.* y *Conotelus sp.* en el segundo piso altitudinal, mientras que en el séptimo piso altitudinal el mayor porcentaje de abundancia correspondió a *Aleocharinae spp1* y *Philonthus sp.* En cuanto a las morfoespecies exclusivas, encontramos que *Enoclerus arachnodes*, *Leptochirus sp.*, *Notiobia sp.* y *Xestipyge sp.* solo se registraron en el cerro Pario, mientras que *Enoclerus erro* sólo se capturó en el cerro Prieto (**Figura 15**).

#### 5.2.2 Efecto de la temporalidad en el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores

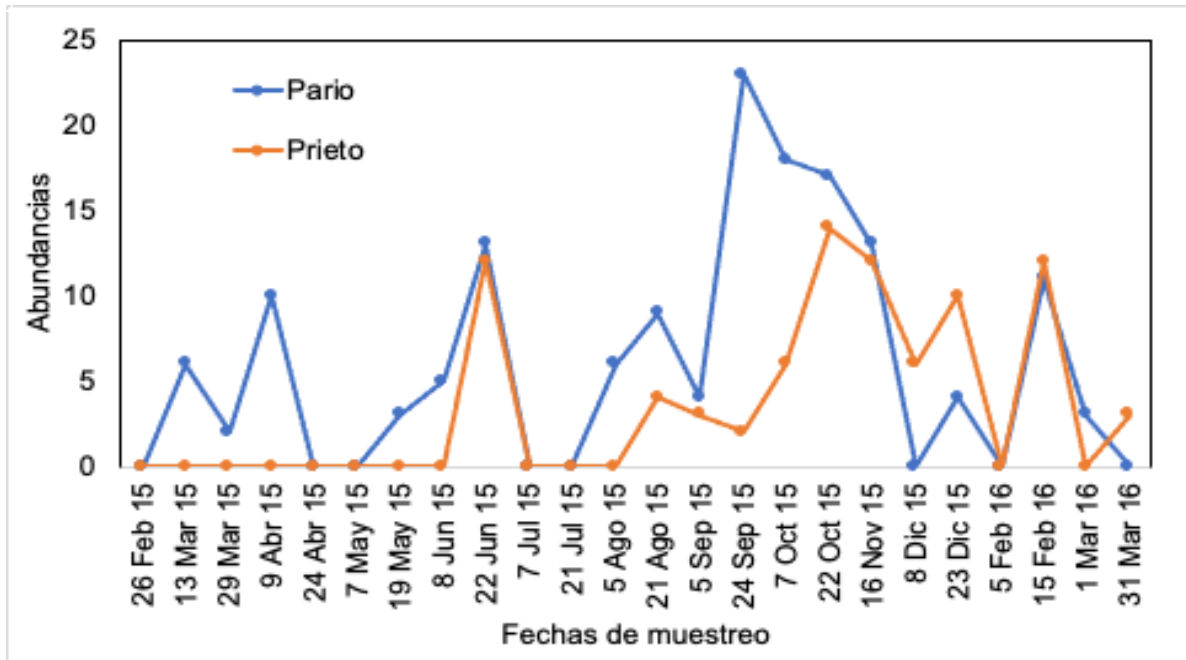
*Abundancia del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores en los meses de análisis.* Las abundancias totales de los escarabajos depredadores en el cerro Pario presentaron notables fluctuaciones a lo largo del periodo de estudio; las mayores abundancias se observaron durante marzo, abril, junio, septiembre y octubre de 2015, y febrero de 2016. Por su parte, en el cerro Prieto las mayores abundancias se presentaron en junio y octubre de 2015 (**Figura 16**).



**Figura 14.** Variación de la abundancia del ensamblaje de posibles escarabajos depredadores asociados a escarabajos descortezadores en los pisos altitudinales, en muestras tomadas de febrero de 2015 a marzo de 2016 en los cerros Prieto y Pario dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.



**Figura 15.** Abundancia (%) de las diferentes morfoespecies capturadas del ensamblaje de posibles escarabajos depredadores asociados al ensamblaje de escarabajos descortezadores en los pisos altitudinales. A partir de las muestras tomadas de febrero de 2015 a marzo de 2016 en los cerros Pario (Pa) y Prieto (Pr). Los cerros Pario y Prieto se localizan dentro del área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.



**Figura 16.** Variación de la abundancia total de los potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores a lo largo del periodo de muestreo en los cerros Pario y Prieto, ubicados en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

### 5.2.3 Efecto de la temperatura en el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores

No se encontró ningún efecto significativo de la temperatura sobre la abundancia del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores (**Tabla 9**).

**Tabla 9.** Valores de las regresiones realizadas entre las temperaturas (°C) máximas, promedio y mínimas y las abundancias totales del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores en los cerros Pario y Prieto en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

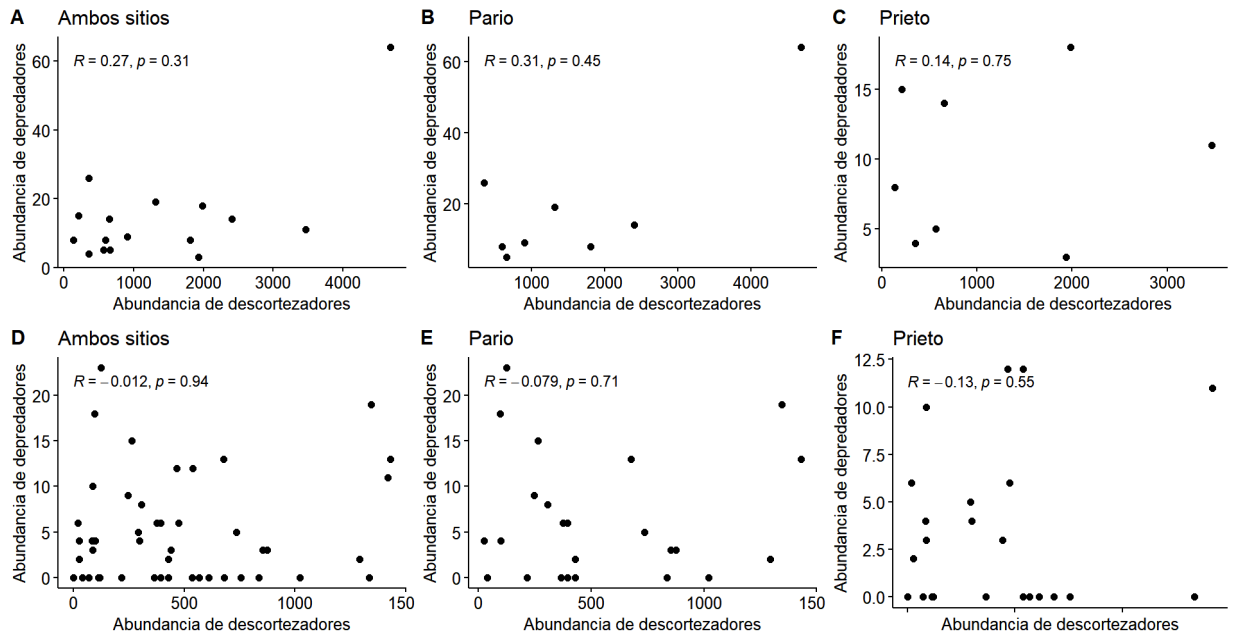
Temperaturas (°C)	Pendiente	R <sup>2</sup>	p-valor
Promedio	0.201	-0.003	0.345 NS
Máximas	0.162	-0.008	0.364 NS
Mínimas	0.127	-0.017	0.399 NS

(NS) Indica valores de *P* no significativos

### 5.3 Relación entre el ensamblaje de escarabajos descortezadores y el ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores

En cuanto a los resultados de las correlaciones entre la abundancia de escarabajos descortezadores y la abundancia de potenciales escarabajos depredadores, no encontramos una relación entre ellas cuando consideramos la abundancia total en ambos cerros juntos o separados, ni tampoco considerando las abundancias por cada piso altitudinal en ambos sitios o por separado (**Figura 17**).





**Figura 17.** Análisis de correlación entre la abundancia total por pisos altitudinales (a, b, c) y por fechas de muestreo (d, e, f) de los ensamblajes de escarabajos descortezadores y sus potenciales escarabajos depredadores asociados. El análisis se realizó sin distinción de sitios (a, d) y con distinción. Los datos se obtuvieron de los cerros Pario y Prieto, ubicados en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.

## VI. DISCUSIÓN

### 6.1 El ensamblaje de los escarabajos descortezadores

La especie de escarabajo descortezador con mayor abundancia en este trabajo fue *D. mexicanus*, resultado que concuerda con los reportados por Cambrión-Sandoval *et al.* (2018) para diferentes bosques del estado de Michoacán. El segundo descortezador más abundante fue *D. frontalis*. En otros trabajos que han realizado colectas de escarabajos descortezadores con el mismo semioquímico que utilizamos y llevados a cabo en sitios de la Faja Volcánica Transversal (FVT), se ha encontrado que *D. frontalis* es la especie más abundante, seguida por *D. mexicanus* (Hernández-Muñoz *et al.*, 2007; Avilés-Carrillo *et al.* 2016). En el trabajo de Avilés-Carrillo *et al.* (2016) se colocaron las trampas en altitudes de 1600 a 2200 m s.n.m, mientras que Hernández-Muñoz *et al.* (2007) utilizó un gradiente altitudinal de los 2040 a los 2222 m s.n.m. El hecho de que *D. frontalis* sea la especie más capturada en estos estudios puede deberse a que, si bien se distribuye en la región de la FVT, estos trabajos se llevaron a cabo en la zona más oriental, en el estado de Hidalgo, donde la estructura y la composición de la vegetación, así como el clima, son diferentes. En el presente trabajo el gradiente altitudinal fue más amplio y alcanzó elevaciones más altas (2100 a 2900 m s.n.m.), por lo que probablemente las poblaciones de *D. mexicanus* sean más abundantes debido a sus preferencias altitudinales (Armendáriz-Toledano *et al.*, 2018).

*Efecto de la altitud, temperatura y vegetación en la abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores.* En las zonas montañosas, la variabilidad climática depende de variables como la altitud, la fisionomía de la montaña, la radiación y los

vientos (Dobler, 2010). En el cerro Prieto observamos una disminución de la abundancia de descortezadores al aumentar la altitud, lo cual estuvo relacionado con la disminución de la temperatura. Por su parte, en el cerro Pario se presentó un patrón de temperatura que no disminuyó linealmente con la altitud, y observamos un pico en la abundancia de descortezadores en un piso intermedio. Sin embargo, la temperatura más alta (piso cuatro) no coincidió con un incremento de la abundancia en el piso cinco. A pesar de ello, es posible que este pico de abundancia sí estuviera relacionado con un incremento de temperatura, ya que, aunque no tuvo la temperatura más alta, ésta sí fue mayor que en los siguientes pisos superiores.

El efecto de la temperatura en estos organismos es de gran relevancia debido a que son poiquiloterms, lo que indica que la temperatura es un factor que influye directamente sobre su ciclo de vida y sus tasas de desarrollo (Hernández-Muñoz *et al.*, 2007; Six y Bracewell, 2015). En trabajos previos realizados con especies de escarabajos descortezadores, se ha demostrado que las temperaturas altas pueden favorecer el aumento poblacional (p.e. en *D. frontalis*), así como disminuir la duración de su ciclo de vida (Hernández-Muñoz *et al.*, 2007, Six y Bracewell, 2015; Aguilar-Castillo *et al.* 2020). En otros estudios se ha registrado que el incremento de la temperatura ambiental por encima de los 18 °C provoca un aceleramiento en el desarrollo de las poblaciones de las especies *D. frontalis* y *D. adjunctus*, así como un aumento en su capacidad reproductiva (Leal, 2014). A temperaturas por encima de los 29 °C en primavera y verano, los descortezadores pueden alcanzar su desarrollo completo e iniciar la etapa de vuelo y dispersión, lo cual coincide con las estaciones de inicio de estrés fisiológico y

susceptibilidad de los árboles hospederos, provocando potenciales brotes epidémicos (Pérez-De la Cruz *et al.*, 2009). Además, otros aspectos de la biología de los escarabajos descortezadores también dependen de la temperatura. Por ejemplo, la actividad del vuelo aumenta con la temperatura, lo que puede generar una mayor dispersión de los individuos y con ello aumentar las áreas de infestación (Brockerhoff *et al.*, 2017). Por otro lado, la temperatura del floema determina la tasa de desarrollo en los estadios inmaduros de los escarabajos. Los huevos y las larvas de otras especies del mismo género (p.ej., *D. ponderosae*) no se desarrollan por debajo de temperaturas de 5.6 °C en el interior de la corteza de los árboles, mientras que los estadios larvarios posteriores y las pupas requieren al menos 15 °C (Brockerhoff *et al.*, 2017). Esta relación de los Scolytinae con la temperatura sugiere que en sitios como el cerro Pario es necesario llevar a cabo un trabajo más exhaustivo que evalúe variables como la exposición de la ladera o la cobertura del sitio, con el objetivo de entender mejor las fluctuaciones de temperatura en los pisos altitudinales intermedios.

Al analizar por separado los grupos de descortezadores saprófagos de sucesión temprana y tardía, los resultados indican que el primer grupo tuvo una preferencia por los sitios más cálidos (temperaturas mínimas y máximas más altas), pero esto no se observó con el segundo grupo. Este último resultado podría deberse al comportamiento de colonización de los saprófagos de sucesión tardía, o a sus preferencias por huéspedes específicos. También, es importante considerar que la captura de estas morfoespecies fue muy baja debido a que se usó una mezcla de semioquímicos específica para *D. frontalis* y *D. mexicanus*.

Sin embargo, para los descortezadores del género *Dendroctonus*, podemos corroborar que en nuestro sitio de estudio y considerando las variables que medimos, la temperatura es la principal variable que explica la abundancia de estos escarabajos descortezadores, pues está estrechamente ligada con el gradiente altitudinal y la estacionalidad. Estos resultados también concuerdan con los trabajos realizados por Rubín-Aguirre *et al.* (2015), Morales-Rangel *et al.* (2016) y por Aguilar-Castillo *et al.* (2020), en los estados de Michoacán, Querétaro y Chiapas, respectivamente, donde reportan una relación positiva entre la abundancia y riqueza de los escarabajos descortezadores con la temperatura. Por su parte, Mendoza-Villa y Obregón-Zúñiga (2016), en el estado de Querétaro, no observaron una correlación significativa entre las especies *D. frontalis* y *D. mexicanus* con respecto a la altitud y la temperatura promedio de los meses de muestreo. Morales-Rangel *et al.* (2016), postulan que las condiciones del sitio, la temporada de lluvias, la actividad antropogénica, la asociación simbiótica con otros organismos, la fisiología de los hospederos, así como el esfuerzo de muestreo son factores que también pueden afectar la captura de los escarabajos descortezadores en las trampas cebadas.

En relación con la vegetación de los sitios de estudio, encontramos que en los cerros Pario y Prieto la composición de la vegetación está definida por una gran variedad de especies arbóreas, dominada por coníferas del género *Pinus* (*P. pseudostrobus*, *P. leiophylla* y *P. montezumae*). Conocer las especies arbóreas dominantes es importante porque se ha descrito que las especies del género *Dendroctonus* pueden atacar 24 de las 47 especies de pinos mexicanos. Además, mientras que algunas especies de

descortezadores pueden alimentarse de diversas especies arbóreas, otras muestran hábitos especialistas (Salinas-Moreno *et al.*, 2004). En nuestro trabajo medimos variables de la estructura de la vegetación que no variaron entre los dos sitios ni a lo largo del gradiente altitudinal: en todos los sitios la especie arbórea dominante fue *P. pseudostrobus* por lo que no pudimos relacionar la vegetación con el ensamblaje de escarabajos descortezadores. Sin embargo, se ha observado que la variación de la abundancia de *Dendroctonus* a largo plazo, se relaciona fuertemente con el área basal de los pinos, lo cual sugiere que la disponibilidad de recursos (árboles hospederos) juega un papel importante en la dinámica de las poblaciones de estos descortezadores (Weed *et al.*, 2017).

*Recambio de morfoespecies en el gradiente altitudinal.* En nuestro trabajo, la composición de los ensambles varió entre pisos altitudinales. Como lo mencionamos anteriormente, la especie *D. mexicanus* fue la más abundante, sin embargo, hubo fluctuaciones en la abundancia de las diferentes morfoespecies a lo largo del gradiente altitudinal. El número de morfoespecies y sus abundancias decrecieron conforme a la altitud. Este patrón coincide con lo encontrado por Rubín-Aguirre *et al.* (2015) para la abundancia y riqueza de escarabajos descortezadores saprófagos de sucesión tardía en la misma región. Por otro lado, Brockerhoff *et al.* (2017) encontraron que el número y la frecuencia de invasiones por descortezadores en regiones templadas depende de la latitud, disminuyendo hacia la parte norte con climas más fríos. Además, mencionan que la actividad del vuelo de especies de escarabajos descortezadores en los bosques de pino de las regiones montañosas en Nueva Zelanda disminuye a medida que se incrementa

la altitud. Lo cierto es que la mayoría de los escarabajos descortezadores muestran un patrón de gradiente altitudinal, prefiriendo las altitudes bajas e intermedias, donde las condiciones ambientales son menos extremas (Rubín-Aguirre *et al.*, 2015).

*Recambio de morfoespecies con respecto a la variación temporal.* Encontramos que las morfoespecies del género *Dendroctonus* presentaron picos de abundancia en las épocas cálidas, este patrón coincide con el reportado previamente para este género (Hernández-Muñoz *et al.*, 2007; Avilés-Carillo *et al.* 2016; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2010). Por ejemplo, en otras regiones montañosas como la de Chiapas, se han reportado picos de abundancia de *D. frontalis* durante el verano (julio a septiembre) que también coinciden con los de mayor temperatura ambiental (Domínguez-Sánchez *et al.*, 2008).

Por otro lado, para la morfoespecie *Hylastes* sp. no detectamos un patrón temporal en su abundancia. Esto es contrario a lo reportado en regiones de latitudes templadas. Por ejemplo, en trabajos realizados en bosques de Nueva Zelanda, se ha reportado que la actividad de vuelo del género *Hylastes* ocurre durante periodos específicos (Brockhoff *et al.*, 2017). Esto indica que especies del mismo género pueden tener patrones de comportamiento muy diferentes en latitudes templadas y tropicales.

## 6.2 El ensamblaje de los potenciales escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores

En este trabajo encontramos que la abundancia de los escarabajos depredadores asociados a descortezadores fue de sólo el 1.05% con respecto a la abundancia de estos

últimos. Esta baja abundancia se debe principalmente a que se usó una mezcla de semioquímicos específica para atraer a especies del género *Dendroctonus*. Es posible que los individuos hayan caído a las trampas por azar, pero su presencia indica que coexisten en el sitio y posiblemente coexistan en los mismos árboles. Esta suposición se basa en reportes en los que se describe que las especies de árboles infestados por escarabajos descortezadores a menudo albergan organismos depredadores y parasitoides (Williams *et al.*, 2009; Vega y Hofstetter, 2014). Asimismo, en el trabajo realizado por Macías *et al.* (2014) en Chiapas utilizando múltiples semioquímicos reportaron la captura de los depredadores *Temnochila virescens*, *T. chlorodia*, *Tenebroides corticalis*, *Enoclerus ablusus* y *Elacatis* sp., en las trampas donde se encontraban las especies de escarabajos descortezadores *D. frontalis* e *Ips grandicollis*. En el presente trabajo fue posible identificar la presencia de morfoespecies de *Elacatis* sp., *Enoclererus* sp. y *Temnoscheila* sp., que a nivel de género, coinciden con algunos de los géneros reportados por Macías *et al.* (2014).

*Efecto de la altitud, temperatura y variación estacional en la abundancia del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores.* Debido al bajo número de capturas en este ensamblaje, no fue posible analizar su abundancia respecto a la variación espacial y temporal, tampoco encontramos una relación de estos escarabajos con la temperatura. En otros trabajos donde se han analizado los ensamblajes de escarabajos depredadores de descortezadores, sí ha sido posible encontrar patrones espaciales. Por ejemplo, en el estudio realizado por Williams *et al.* (2009) se observó que *Temnochila chlorodia* fue la especie más abundante en las elevaciones bajas y *Enoclerus spegeus* fue más



abundante en elevaciones altas. En el futuro será necesario evaluar con mayor precisión las abundancias de los depredadores para identificar los posibles patrones altitudinales y estacionales en nuestros sitios de estudio.

### 6.3 Relación entre los ensamblajes de los potenciales escarabajos depredadores asociados con los de escarabajos descortezadores

Conocer las relaciones entre las especies de escarabajos descortezadores y sus depredadores asociados es de gran importancia porque estos enemigos naturales pueden reducir las poblaciones de Scolytinae a niveles significativos (Islas, 2016). Se ha observado que algunas especies de escarabajos depredadores pueden coexistir con los Scolytinae en los árboles huéspedes durante los meses más fríos y emerger en los meses más cálidos, acoplando su crecimiento poblacional al de los descortezadores (Vega y Hofstetter, 2014). En nuestro trabajo no fue posible identificar ninguna relación significativa entre las abundancias de ambos grupos, por el efecto del bajo número de depredadores capturados. Sin embargo, con base en la revisión de la literatura, sabemos que los enemigos naturales juegan un papel importante en la regulación de las poblaciones de Scolytinae, incluso en especies agresivas, ocasionando que éstas mantengan números poblacionales por debajo de niveles perjudiciales (Vega y Hofstetter, 2014; Islas, 2016; Weed *et al.*, 2017). En este trabajo identificamos dos morfoespecies que pertenecen a la familia Cleridae, la cuál es reconocida por poseer la mayor diversidad de especies de escarabajos depredadores de Scolytinae. Por ejemplo, las hembras de *Enoclerus lecontei*, pueden producir hasta 100 huevos por cada evento reproductivo, los

cuales son colocados en las grietas de los árboles atacados previamente por los descortezadores. Al emerger, las larvas emigran a las galerías, donde se alimentan de los primeros estadios larvarios de los Scolytinae (Vega y Hofstetter, 2014). Se ha descrito que otros cléridos como *Thanasimus formicarius*, pueden reducir el tamaño poblacional de descortezadores como *Tomicus piniperda* en un 81%, y hasta un 18% de *Ips typographus* en Europa (Schroeder, 1997; Mills, 1985). La presencia de estos depredadores podría ser una variable que, entre otras, explique las fluctuaciones poblacionales de los descortezadores (Vega y Hofstetter, 2014; Islas, 2016; Weed *et al.*, 2017).

Entre algunos de los patrones que se han reportado en la literatura sobre los escarabajos descortezadores y sus depredadores asociados, está el descrito por Weed *et al.* (2017), quienes encontraron una sincronía espacial entre ambas comunidades. Los depredadores de la familia Cleridae tienden a actuar en respuesta inmediata a la abundancia de los descortezadores y pueden sobrevivir localmente cuando *Dendroctonus* está ausente. Al ser organismos generalistas, estos depredadores son capaces de mantener sus poblaciones estables consumiendo otras especies de Scolytinae.

Comprender cómo las interacciones entre las poblaciones de escarabajos descortezadores agresivos y sus enemigos naturales varían geográficamente, permite llevar a cabo el manejo de plagas (Weed *et al.*, 2017). Dicho control consiste en mantener los brotes de descortezadores a niveles tolerables usando estrategias preventivas y reguladoras que sean ecológica y económicamente competentes (Islas, 2016). Esto, a

su vez, permite disminuir los problemas causados por el uso indiscriminado de insecticidas.

#### 6.4 Efecto de los semioquímicos en la captura de escarabajos descortezadores y sus depredadores asociados

Los semioquímicos empleados en este trabajo se utilizan principalmente como atrayentes de machos y hembras de *Dendroctonus frontalis* y *D. mexicanus* (Francke y Heemann, 1976, Sánchez-Martínez y Reséndiz-Martínez, 2020). Según el estudio de Sánchez-Martínez y Reséndiz-Martínez (2020), donde usaron tres mezclas diferentes de semioquímicos para atraer a descortezadores (*D. frontalis* y *D. mexicanus*), la mejor mezcla es la de frontalina + *endo*-brevicomina + una fuente de monoterpenos. Esta mezcla es similar, pero no idéntica, a la que nosotros empleamos en este estudio.

Para otras especies de escarabajos descortezadores se han propuesto diferentes mezclas atrayentes. Por ejemplo, para la captura de machos y hembras de *D. valens*, se han propuesto mezclas de semioquímicos como las de monoterpeno (-) - beta-pineno y (+) - 3-careno y (+) - alfa-pineno (Hobson *et al.*, 1993). Por su parte, el ipsenol racémico y los tres componentes de feromonas ((-) - ipsenol, (+) - ipsdienol y (+) - cis-verbenol) se han utilizado para la captura masiva del descortezador secundario *Ips paraconfusus*. Sin embargo, se ha observado que esta última mezcla tiene efectos negativos en la abundancia de los individuos capturados de *D. valens* (Shea y Neustein, 1995; Fettig *et*

*al.*, 2005). El uso de diversos semioquímicos podría permitir obtener un muestreo más representativo de las especies en un sitio de estudio.

Se ha descrito que los depredadores aprovechan las kairomonas liberadas por los descortezadores para localizar a sus presas, por lo que son atraídos por las trampas embudo cebadas con señuelos semioquímicos (Williams *et al.*, 2009). Entre algunos de los semioquímicos atrayentes utilizados está la frontalina (Weed *et al.* 2017), misma que fue usada en nuestras trampas. Otras mezclas incluyen sustancias como ipsenol e ipsdienol, monoterpeno  $\alpha$ -pineno, las cuales no consideramos en este estudio. El uso de frontalina en nuestras trampas cebadas podría explicar la atracción de varias morfoespecies de potenciales escarabajos depredadores.

La colecta de individuos usando mezclas de semioquímicos también se ve afectada por otros factores. Por ejemplo, Cuellar-Rodríguez *et al.* (2012) y Leal (2014), mencionan que la captura de los escarabajos se ve afectada por la precipitación o la humedad relativa, las cuales pueden disminuir el efecto atrayente de las feromonas y producir bajos números de capturas de escarabajos descortezadores. Estos autores mencionan que las lluvias pueden diluir la mezcla usada, mientras que el viento puede modificar la dirección del atrayente. Por otro lado, Aguilar-Castillo *et al.* (2020) describen que en condiciones cálidas y secas, los semioquímicos pueden volatilizarse más fácilmente.

En bosque de coníferas de nuestro país, el uso de semioquímicos ha permitido la captura de escarabajos descortezadores con diversos propósitos, como el monitoreo y el trampeo masivo de estos insectos (Sánchez-Martínez y Reséndiz-Martínez, 2020). La

captura periódica de los escarabajos descortezadores mediante trampas cebadas con feromonas y kairomonas ayuda a tomar decisiones cuando detectamos cambios importantes en las abundancias de las poblaciones de estos insectos y sus escarabajos depredadores. Además, al evaluar la presencia y abundancia de los enemigos naturales de los Scolytinae se pueden generar planes de monitoreo y estrategias de manejo para el control de las poblaciones.

En México, poco se ha evaluado sobre el papel de los depredadores en la dinámica poblacional de los descortezadores. Este estudio permitió identificar diversas morfoespecies de potenciales escarabajos depredadores, así como reconocer que este ensamblaje coexiste con el de escarabajos descortezadores. A pesar de que no se encontró una influencia directa de los potenciales depredadores en la fluctuación poblacional de los descortezadores, este estudio hizo un primer acercamiento en la identificación de morfoespecies de escarabajos depredadores en un bosque de pino de Michoacán. En un futuro podrá utilizarse esta información para realizar monitoreos con atrayentes adecuados para las morfoespecies registradas, y con ello analizar mejor las interacciones entre los descortezadores y los escarabajos que los depredan.

## VII. CONCLUSIONES

En nuestros dos sitios de estudio *Dendroctonus mexicanus* fue la especie más capturada. Encontramos que en el cerro Prieto, la abundancia del ensamblaje de escarabajos descortezadores disminuyó a medida que incrementa la altitud, y por lo tanto, disminuye la temperatura. En el cerro Pario presentó temperaturas más altas en pisos altitudinales intermedios, lo cual provocó un pico de abundancia de escarabajos descortezadores en esas altitudes. Observamos un recambio alto de la composición de las especies entre los primeros y los últimos pisos altitudinales.

En ambos sitios, *D. mexicanus* presentó dos picos de abundancia, uno durante la temporada de primavera y otro en el otoño. En cuanto a la especie *D. frontalis*, observamos incrementos de la abundancia durante la primavera en el cerro Pario, y a finales de la primavera e inicios del verano en el cerro Prieto. Encontramos que la composición de las especies de los escarabajos descortezadores varió entre los meses de septiembre y octubre de 2015, y entre diciembre de 2015 y enero de 2016.

En el caso del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores de descortezadores, encontramos 14 morfoespecies y una muy baja abundancia total en comparación con el ensamblaje de Scolytinae. Debido al bajo número de capturas, no fue posible encontrar patrones en la abundancia de este ensamblaje. Tampoco encontramos una relación entre las abundancias de los depredadores y de los escarabajos descortezadores. En este trabajo logramos un primer acercamiento a la identificación de morfoespecies de posibles escarabajos depredadores de escarabajos descortezadores en un bosque de pino michoacano, con una mezcla de semioquímicos atrayente.

Dado que se prevé que el cambio climático siga teniendo un impacto negativo sobre los bosques en nuestro país: este estudio presenta información sobre la importancia del monitoreo de descortezadores agresivos. El uso de semioquímicos adecuados y el conocimiento de potenciales escarabajos depredadores podrían ser herramientas útiles para el control biológico de estas plagas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar-Castillo, C. E., Aguilar-Astudillo, E. y Niño-Domínguez, A. (2020). *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae) y su relación con la temperatura en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. *Dugesiana*, 27(1), 17-24.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M. y Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660-684.
- Armendáriz-Toledano, F., Niño, A., Sullivan, B. T., Kirkendall L. R. y Zúñiga, G. (2015). A new species of bark beetle, *Dendroctonus mesoamericanus*, sp. Nov. (Curculionidae: Scolytinae), in Southern Mexico and Central America. *Annals of the Entomological Society of America*, 108(3), 403-414.
- Armendáriz-Toledano, F., Zúñiga, G., García-Román, L.J., Valerio-Mendoza, O. y García-Navarrete, P.G. (2018). *Guía ilustrada para identificar a las especies del género Dendroctonus presentes en México y Centroamérica*. Instituto Politécnico Nacional. CDMX, México.
- Aukema, B. H. y Raffa, K. F. (2002). Relative effects of exophytic predation, endophytic predation, and intraspecific competition on a subcortical herbivore: consequences to the reproduction of *Ips pini* and *Thanasimus dubius*. *Oecologia*, 133(4), 483-491.
- Atkinson, T. H. (2017a). *Bark and ambrosia beetles of the Americas*. <http://www.barkbeetles.info>. (Junio 20, 2022).
- Atkinson, T.H. (2017b). Curculionidae: Scolytinae: escarabajos descortezadores y escarabajos ambrosiales. En Cibrián T., D. (Ed.) *Fundamentos de Entomología Forestal* (pp. 306-313). Universidad Autónoma Chapingo. Estado de México, México.
- Atkinson, T. H. y Equihua, A. (1986). Biology of the Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera) in a tropical deciduous forest at Chamela, Jalisco, Mexico. *Florida Entomologist*, 69(2), 303-310.
- Atkinson, T.H. y Riley, E.G. (2013) Atlas and checklist of the bark and ambrosia beetles of Texas and Oklahoma (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Insecta Mundi*, 292,1-46.
- Avilés-Carrillo, I., Vergara-Pineda, S., Cambrón-Sandoval, V. H. y Obregón-Zúñiga, J. A. (2016). Fluctuación poblacional de *Dendroctonus frontalis* Zimmermann, 1968 y



*Dendroctonus mexicanus* Hopkins, 1909 (Curculionidae: Scolytinae) en relación a la variación en la altitud y factores climáticos en un bosque de pino en Zimapán, Hidalgo. *Entomología Mexicana*, 3, 649-655.

- Başer, K. H. C., Demirci, B., Tabanca, N., Özek, T. y Gören, N. (2001). Composition of the essential oils of *Tanacetum armenum* (DC.) Schultz Bip., *T. balsamita* L., *T. chiliophyllum* (Fisch. & Mey.) Schultz Bip. var. *chiliophyllum* and *T. haradjani* (Rech. fil.) Grierson and the enantiomeric distribution of camphor and carvone. *Flavour and Fragrance Journal*, 16(3), 195-200.
- Battisti, A., Stastny, M., Netherer, S., Robinet, C., Schopf, A., Roques, A. y Larsson, S. (2005). Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. *Ecological Applications*, 15(6), 2084-2096.
- Bentz, B. J., Regniere, J., Fettig, C. J., Hansen, E. M., Hayes, J. L., Hicke, J. A., Kelsey, R. G., Negron, J. F. y Seybold, S. J. (2010). Climate change and bark beetles of western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience*, 60(8), 602-613.
- Bentz, B., Vandygriff, J., Jensen, C., Coleman, T., Maloney, P., Smith, S. y Schen-Langenheim, G. (2014). Mountain pine beetle voltinism and life history characteristics across latitudinal and elevational gradients in the western United States. *Forest Science*, 60(3), 434-449.
- Bocco, G., Velázquez, A., y Torres, A. (2000). Ciencia, comunidades indígenas y manejo de recursos naturales. Un caso de investigación participativa en México. *Interciencia*, 25(2), 64-70.
- Borden, J.H., Hunt, D.W.A., Miller, D.R. y Slessor, K.N. (1986). Orientation in forest Coleoptera: An uncertain outcome of responses by individual beetles to variable stimuli. En T.L. Payne, M. C. Birch, y C.E.J Kennedy (Eds.), *Mechanisms in insect olfaction* (pp. 97-109). Clarendon Press, Oxford, UK.
- Borman, T., Eckermann, H., Benchraka, C., y Lahti, L. (2021). *Introducción a la ciencia de datos de microbiomas con Miaverse*. Escuela de verano de Radboud. [http://microbiome.github.io/course\\_2021\\_radboud/](http://microbiome.github.io/course_2021_radboud/)
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H. y Smith, A. B. (2011). Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1-972.

- Brockerhoff, E. F., Chinellato, F., Facoli, M., Kimberley, M. y Pawson S. M. (2017). Effects of elevation and aspects on the flight activity of two alien pine bark beetles (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in recently-harvested pine forests. *Forest Ecology and Management*, 348, 132-136.
- Brockerhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R. y Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3005-3035.
- Browne, L. E., Wood, D. L., Bedard, W. D., Silverstein, R. M. y West, J. R. (1979). Quantitative estimates of the western pine beetle attractive pheromone components, exo-brevicomin, frontalin, and myrcene in nature. *Journal of Chemical Ecology*, 5(3), 397-414.
- Burgos, S. A. y Equihua, M. A. (2007). Platypodidae y Scolytidae (Coleoptera) de Jalisco, México. *Dugesiana*, 14(2), 59-82.
- Byers, J. A. (1992). Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short-chain alcohols and monoterpenes. *Journal of Chemical Ecology*, 18(12), 2385-2402.
- Cambrón-Sandoval, V. H., Méndez González, J., Ledesma Colunga, M. C., Luna Soria, H., García Aranda, M. A., Cerano Paredes, J., Obregón Zúñiga, J. A. y Vergara Pineda, S. (2018). *Variabilidad climática e interacción con otros factores que afectan la dinámica poblacional de descortezadores en bosques amenazados de México*. Proyecto de investigación financiado por el Fondo Sectorial CONAFOR-CONACyT-2014, C01-234547. Querétaro, México. Recuperado de [https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/576568/Libro\\_Variabilidad\\_clim\\_tica\\_compressed.pdf](https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/576568/Libro_Variabilidad_clim_tica_compressed.pdf)
- Cayuela, L., Golicher, D. J., Benayas, J. M. R., González-Espinosa, M. y Ramírez, N. (2006). Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1172-1181.
- Costa, J. T. y Costa, J. T. (2006). *The other insect societies*. Harvard University Press.
- Creeden, E. P., Hicke, J. A. y Buotte, P. C. (2014). Climate, weather, and recent mountain pine beetle outbreaks in the western United States. *Forest Ecology and Management*, 312, 239-251.
- Cuéllar-Rodríguez, G., Equihua-Martínez, A., Estrada-Venegas, E., Méndez-Montiel, T., Villa-Castillo, J. y Romero-Nápoles, J. (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.
- del-Val, E. y Sáenz-Romero, C. (2017). Insectos descortezadores (Coleoptera: Curculionidae) y cambio climático: problemática actual y perspectivas en los bosques templados. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 20(2), 53-60.
- Diaz Ramos, S. G. (2016). *El género Pityophthorus spp. (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) en bosques templados de pino en Jalisco*. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Estado de México, México.
- Dickens, J. C. y Payne, T. L. (1977). Bark beetle olfaction: Pheromone receptor system in *Dendroctonus frontalis*. *Journal of Insect Physiology*, 23(4), 481-489.
- Dobler, C. E. (2010). *Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX, México.
- Domínguez-Sánchez, B., Macías-Sámano J. E., Ramírez-Marcial, N. y León-Cortés, J. L. (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.
- Dyer, E. D. A., Hall, P. M. y Safranyik, L. (1975). Numbers of *Dendroctonus rufipennis* (Kirby) and *Thanasimus undatulus* say at pheromone-baited poisoned and unpoisoned trees. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 72, 20-22.
- Equihua, M. A. y Burgos S. A. (2002). Scolytidae. En B. J. Llorente y J. J. Morrone (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. III (pp. 539-557). CONABIO-IBUNAM. CDMX, México.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J. y McCollum, S. A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist* 147(2), 282-286.

- Fettig, C. J., Borys, R. R., Dabney, C. P. y McKelvey, S. R. (2005). Disruption of red turpentine beetle attraction to baited traps by the addition of California fivespined ips pheromone components. *The Canadian Entomologist*, 137, 748-752.
- Fonseca-González, J., Los Santos-Posadas, D., Manuel, H., Llanderal-Cázares, C., Cibrián-Tovar, D., Rodríguez-Trejo, D. A. y Vargas-Hernández, J. (2008). Ips e insectos barrenadores en árboles de *Pinus montezumae* dañados por incendios forestales. *Madera y Bosques*, 14(1), 69-80.
- Francke, W. y Heemann, V. (1976). The odour-bouquet of *Blastophagus piniperda* L. (Col.: Scol.) [pines]. *Zeitschrift fuer Angewandte Entomologie*, 82(2), 117-119.
- Franklin, A. J., Debruyne, C. y Grégoire, J. C. (2000). Recapture of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agricultural and Forest Entomology*, 2(4), 259-270.
- Fregoso, A., Velázquez, A., Bocco, G. y Cortéz, G. (2001). El enfoque de paisaje en el manejo forestal de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Investigaciones Geográficas*, 46, 58-77.
- Galicia, L., Chávez-Vergara, B. M., Kolbi, M., Jasso-Flores, R. I., Rodríguez-Bustos, L. A., Sólis, L. E., Guerra-de la Cruz, V., Pérez-Campusano, E. y Villanueva, A. (2018). Perspectivas del enfoque socioecológico en la conservación, el aprovechamiento y pago de servicios ambientales de los bosques templados. *Madera y Bosques*, 24(2), 1-18.
- García, E. (1981). *Modificaciones al sistema de clasificación de Koppen para adaptarlo a las condiciones de la república Mexicana* (No. 551.59 G37 1988). 3a. edición. Instituto de Geografía, UNAM. CDMX, México.
- García, C. M., Guevara-Féfer, F., Rodríguez, M. A. M., Silva-Sáenz, P., Chávez-Carbajal, M. A. y Ruiz, I. G. (2000). Estudio florístico en el área de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botanica Mexicana*, 52, 5-41.
- González, A., Burgos, A., Fonseca, J., De los Santos, H. y Juárez, J. (2013). Descortezadores y sus enemigos naturales en *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. et Cham. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 5(26), 90-97.
- Hernández-Muñoz, G., Soto-Correa, J. C., Cambrón-Sandoval, V. H. y Avilés-Carrillo, I. (2007). Explosión de la abundancia de descortezadores, un acontecimiento

adelantado a la primavera en el bosque de pino en Hidalgo. *Entomología Mexicana*, 4, 525-530.

Hobson, K. R., Wood, D. L., Cool, L. G., White, P. R., Ohtsuka, T., Kubo, I. y Zavarin, E. (1993). Chiral specificity in responses by the bark beetle *Dendroctonus valens* to host kairomones. *Journal of Chemical Ecology*, 19(9), 1837-1846.

INEGI 1985. *Síntesis Geográfica de Michoacán*. INEGI, México.

Islas, G. (2016). *Determinación y reproducción de nematodos con potencial bioindicador de descortezadores (Curculionidae: Scolytinae) en Querétaro y Aguascalientes*. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX, México.

Islas Salas, F. (1980). *Observaciones sobre la biología y el combate de los escarabajos descortezadores de los pinos: Dendroctonus adjunctus Blf; D. mexicanus Hpk y D. frontalis Zimm; en algunas regiones de la república Mexicana*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. CDMX, México.

Kautz, M., Schopf, R. y Imron, M. A. (2014). Individual traits as drivers of spatial dispersal and infestation patterns in a host-bark beetle system. *Ecological Modelling*, 273, 264-276.

Kirkendall, L. A., Kent, D. S. y Raffa, K. F. (1997). Interactions among males, females and of spring in bark and ambrosia beetles: the significance of living in tunnels for the evolution of social behavior. En J. C. Choe y B. J. Crespi (Eds.), *The evolution of social behavior in insects and arachnids* (pp. 181-215). Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Kolb, T. E., Fettig, C. J., Ayres, M. P., Bentz, B. J., Hicke, J. A., Mathiasen, R. y Weed, A. S. (2016). Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States. *Forest Ecology and Management*, 380, 321-334.

Koopmanns, J. M. (2011). *Spatial and temporal analyses of bark beetle population dynamics in southern British Columbia: Stand-level studies of the bole-infesting assemblage during eruptive transitions of mountain pine beetle, Dendroctonus ponderosae Hopkins*. Tesis de doctorado. University of Northern British Columbia. British Columbia, Canadá.

Kurz, W. A., Dymond, C. C., Stinson, G., Rampley, G. J., Neilson, E. T., Carroll, A. L. y Safranyik, L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452(7190), 987-990.

- Landaverde, T. R. (2001). *Los escarabajos descortezadores del género Dendroctonus Erickson: Plaga de las pináceas en Centroamérica*. Organismo Internacional Regional de Sanidad Agropecuaria. Dirección Técnica de Sanidad Vegetal. San Salvador, El Salvador.
- Långström, B. (1983). Within-tree development of *Tomicus minor* (Hart.) (Col., Scolytidae) in wind-thrown Scots pine. *Acta Entomológica Fennica*, 42, 42-46.
- Leal, O. N. (2014). *Fluctuación poblacional de Dendroctonus mexicanus Hopkins y variación estacional de la temperatura y humedad relativa, en San Juan del Estado, ETLA, Oaxaca*. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Estado de México, México.
- Lindgren, B. S. y Raffa, K. F. (2013). Evolution of tree killing in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae): trade-offs between the maddening crowds and a sticky situation. *The Canadian Entomologist*, 145(5), 471-495.
- López, R. S., Romón, O. P., Iturrondobeitia, J. C. y Goldarazena L. A. (Eds.) (2007). *Los escolítidos de las coníferas del País Vasco. Guía práctica para su identificación y control*. Vitoria-Gasteiz. Euskadi, España.
- Macías-Sámamo, J. E., Rivera-Granados, M. L., Jones, R. e Ibarra, G. (2014). Respuesta de insectos descortezadores de pino y de sus depredadores a semioquímicos en el sur de México. *Madera y Bosques*, 20(3), 41-47.
- Marini, L., Ayres, M. P., Battisti, A. y Faccoli, M. (2012). Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. *Climatic Change*, 115(2), 327-341.
- Marini, L., Økland, B., Jönsson, A. M., Bentz, B, Carroll, A., Forster, B., Grégoire, J., Hurling, C., Nageleisen, L. M., Netherer, S., Ravn, H. P., Weed, A. y Schroeder, M. (2017). Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography*, 40, 1-10.
- Martínez, M. A. (1997). *Contribución al conocimiento de las plantas vasculares en los bosques de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México.
- McNee, W. R., Wood, D. L. y Storer, A. J. (2000). Pre-emergence feeding in bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 29(3), 495-501.

- Mendoza-Villa, O. N. y Obregón-Zúñiga, J. A. (2016). Cambio en la abundancia de *Dendroctonus frontalis* Zimmerman, 1968 y *Dendroctonus mexicanus* Hopkins, 1909 (Coleoptera: Curculionidae: Scolitynae) en un gradiente altitudinal en el Cerro “La Pingüica”, Pinal de Amoles, Querétaro. *Entomología Mexicana*, 3, 644-648.
- Midtgaard, F. y Thunes, K. H. (2002). *Pine bark beetles in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize: Description of the species and advice on monitoring and combating the beetle infestations*. Norwegian Forestry Group y Banco Interamericano de Desarrollo. Isadaltø, Noruega.
- Mills, N. J. (1985). Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. *Journal of Applied Entomology*, 99, 209-215.
- Morales-Rangel, A., Cambrón-Sandoval, V. H., Vergara-Pineda, S. y Obregón-Zúñiga, A. (2016). Fluctuación poblacional de *Dendroctonus frontalis* Zimmerman, 1868 y *Dendroctonus mexicanus* Hopkins, 1909 (Coleoptera: Curculionidae: Scolitynae) y su asociación con variables climáticas en bosques de pino en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Entomología Mexicana*, 3, 633-638.
- Nilssen, A. C. (1984). Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Entomologici Fennici* 50(2), 37-42.
- Oksanen, F. J. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlinn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs y Helene Wagner (2020). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ohmart, C. P. (1989). Why are there so few tree-killing bark beetles associated with angiosperms? *Oikos*, 54, 242-245.
- Pérez-de la Cruz, M., Equihua-Martínez, A., Romero-Nápoles, J., Sánchez-Soto, S. y García-López, E. (2009). Diversidad, fluctuación poblacional y plantas huésped de escolitinos (Coleoptera: Curculionidae) asociados con el agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(3), 779-791.
- Phillips, T. W., Atkinson, T. H. y Foltz, J. L. (1989). Pheromone-based aggregation in *Orthotomicus caelatus* (Eichhoff) (Coleoptera: Scolytidae). *The Canadian Entomologist*, 121(11), 933-940.
- Price, P. W. (1997). *Insect Ecology*. (3ª ed.). John Wiley & Sons. New York, USA.

- R Core Team (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carrol, A. L., Hicke, J. A., Turner, M. G. y Romme, W. H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience*, 58, 501-517.
- Ramírez, A. y Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2016). Sobre ensambles y ensamblajes ecológicos-respuesta a Monge-Nájera. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 817-819.
- Renwick, J. A. A. y Vité, J. P. (1969). Bark beetle attractants: mechanism of colonization by *Dendroctonus frontalis*. *Nature*, 224(5225), 1222-1223.
- Ríos, A. A. (2017). *Distribución y abundancia de descortezadores del género Dendroctonus en un gradiente altitudinal en los bosques de Pinus pseudostrobus de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán*. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México.
- Robinet, C., Kehlenbeck, H., Kriticos, D. J., Baker, R. H. A., Battisti, A., Brunel, S., Dupin, M., Eyre, D., Faccoli, M., Ilieva, Z., Kenis, M., Knight, J., Reynaud, P., Yart, A. y van der Werf, W. (2012). A suite of models to support the quantitative assessment of spread in pest risk analysis. *PLoS ONE*, 7(10), e43366.
- Rodríguez-Ortega, A., Equihua-Martínez, A., Cibrián-Tovar, J., Estrada-Venegas, E. G., Méndez-Montiel, J. T. y Villa-Castillo, J. (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.
- Rubin-Aguirre, A., Saenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R., del Río-Mora, A. A., Tena-Morelos, C. A., Campos-Bolaños, R y del-Val, E. (2015). Bark beetle pests in an altitudinal gradient of a Mexican managed forest. *Forest Ecology and Management*, 343, 73-79.
- Safranyik, L. y Carroll, A. L. (2006). The biology and epidemiology of the mountain pine beetle in lodgepole pine forests. En L. Safranyik y L. Wilson (Eds.), *The mountain pine beetle: a synthesis of biology, management and impacts on lodgepole pine*



- (pp. 3-66). Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Natural Resources Canada. Victoria, Canadá.
- Salinas-Moreno, Y., Mendoza, G. M., Barrios, M. A., Lindig-Cisneros, R., Macías, S. J. y Zúñiga, G. (2004). Aerography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico. *Journal of Biogeography*, 31, 1163-1177.
- Salinas-Moreno, Y., Vargas, M. F., Zúñiga, G., Ager, A. V., y Hayes, J. L. (2010). *Atlas de distribución geográfica de los descortezadores del género Dendroctonus (Curculionidae: Scolytinae) en México*. Instituto Politécnico Nacional. CDMX, México.
- Salom, S. M. y McLean, J. A. (1989). Influence of wind on the spring flight of *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Coleoptera: Scolytidae) in a second-growth coniferous forest. *The Canadian Entomologist*, 121(2), 109-119.
- Sánchez-Martínez, G., Hernández-Hernández, A., Reséndiz-Martínez, J. F., Arriola, J. y Santana-Espinoza, S. (2020). *Guía técnica para el uso de semioquímicos para el monitoreo y trampeo masivo de Dendroctonus mexicanus y Dendroctonus frontalis en México*. Comisión Nacional Forestal. Jalisco, México.
- Sánchez-Martínez, G. y Reséndiz-Martínez, J. F. (2020). Respuesta de *Dendroctonus frontalis* Zimmerman y *Dendroctonus mexicanus* Hopkins a dos atrayentes semioquímicos en la Sierra Gorda de Querétaro, México. *Southwestern Entomologist*, 45(2), 511-520.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). (1994). *Inventario Nacional Forestal Periódico*, SARH, CDMX, México.
- Saucedo-Soto, L. A. y Acosta, B. (1987). *Modelo de organización para el aprovechamiento forestal de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán*. Tesis de licenciatura. Facultad de Arquitectura. Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo. Michoacán, México.
- Schroeder, L. M. (1997). Impact of natural enemies on *Tomicus piniperda* offspring production. En J. C. Grégoire, A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, y S.M. Salom (Eds.), *Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests* (pp. 204-214). USDA Forest Service, General Technical Report, Radnor. Vallombrosa, Italia.
- Shea, P. J. y Neustein, M. (1995). Protection of a rare stand of Torrey pine from *Ips paraconfusus*. Protection of a rare stand of Torrey pine from *Ips paraconfusus*. *En*

- S.M. Salom y K.R. Hobson (Eds.), *Application of semiochemicals for management of bark beetle infestations — proceedings of an informal conference* (pp. 39-43). U. S. Department of Agriculture Forest Service General Technical Report INT- GTR-318. Utah, USA.
- Six, D. L. (2013). The bark beetle holobiont: why microbes matter. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), 989-1002.
- Six, D.L. y R. Bracewell. (2015). *Dendroctonus*. En: Vega, F. and R. Hofstetter (Eds.). *Biology and ecology of native and invasive species* (pp. 305-339). Academic Press, Elsevier Inc. UK, London.
- Stark, R. W. (1982). Generalized ecology and life cycle of bark beetles. En J. B. Mitton y K. B. Sturgeon (Eds.), *Bark beetles in North American conifers* (pp. 21-45). Univ. Texas Press. Texas, USA.
- Valerio-Mendoza, O., García-Román, J., Becerril, M., Armendáriz-Toledano, F., Cuéllar-Rodríguez, G., Negrón, J. F., Sullivan, B. y Zúñiga, G. (2019). Cryptic species discrimination in western pine beetle, *Dendroctonus brevicomis* LeConte (Curculionidae: Scolytinae), based on morphological characters and geometric morphometrics. *Insects*, 10(11), 377.
- Vanhaelen, M., Vanhaelen-Fastré, R. y Geeraerts, J. (1978). Volatile constituents of *Trichothecium roseum*. *Journal of Medical and Veterinary Mycology*, 16(2), 141-150.
- Vega, F. E., y Hofstetter, R. W. (Eds.). (2014). *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. Academic Press. London, UK.
- Velázquez A., Bocco G., y Torres, A. (2001). Turning scientific approaches into practical conservation actions: the case of Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, México. *Environmental Management*, 27(5), 655-665.
- Viñuela, E., González, M., Vogt, H. y Jacas, J. (2002). Efectos secundarios de los plaguicidas en los enemigos naturales. Necesidad de su estudio para la autorización de productos en producción integrada y otros modernos sistemas productivos (I parte). *Phytoma España: La revista profesional de sanidad vegetal*, 133, 21-25.
- Vité, J. P., Bakke, A. y Renwick, J. A. A. (1972). Pheromones in *Ips* (Coleoptera: Scolytidae): occurrence and production. *The Canadian Entomologist*, 104(12), 1967-1975.

- Vité, J. P. y Pitman, G. B. (1970). Management of western pine beetle populations: Use of chemical messengers. *Journal of Economic Entomology*, 63(4), 1132-1135.
- Weed, A. S., Ayres, M. P., Liebhold, A. M. y Billings, R. F. (2017). Spatio-temporal dynamics of a tree-killing beetle and its predator. *Ecography*, 40, 221-234.
- Wigger, H. (1993). Ökologische Bewertung von Räuber-Beifängen in Borkenkäfer-Lockstoffallen. *Anzeiger für Schädlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz*, 66, 68-72.
- Williams, K., McMillin, J. y DeGomez, T. (2009). Relative and seasonal abundance of three bark beetle predators (Coleoptera: Trogositidae, Cleridae) across an elevation gradient in ponderosa pine forests of North Central Arizona. *Western North American Naturalist*, 69(3), 351–363.
- Zumr, V. (1992). Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods. *Journal of Applied Entomology*, 114(1-5), 348-352.

## ANEXOS

**Tabla S1.** Clasificación tradicional de los tipos de alimentación de las larvas de Scolytinae y Platypodinae (Según: Schedl, 1958; Wood, 1982; Wood, 1986; Wood, 2007). Elaborada a partir de la información de Vega y Hofstetter (2014).

Tipos de alimentación de larvas	Alimentación	Ejemplos
Herbifagia	Se alimenta de tejidos de plantas carnosas frescas o secas, incluidos tallos de plantas herbáceas, pecíolos de hojas, tallos de pastos, propágulos vivíparos de manglares.	<i>Hylastinus obscurus</i> (Marsham) (cuando es invasivo), raíces de trébol. <i>Thamnurgus euphorbiae</i> (Kuster), tallos de <i>Euphorbia</i> . <i>Xylocleptes bispinus</i> (Duftschmid) en <i>Clematis</i> . <i>Coccotrypes rhizophorae</i> Eggers, propágulos de mangle. Especies de <i>Scolytodes</i> reproductoras de pecíolos.
Espermatofagia	Se alimenta de semillas grandes y duras y de los tejidos de la fruta que lo rodean.	La mayoría de los <i>Coccotrypes</i> . <i>Conophthorus</i> , conos de gimnospermas en desarrollo. <i>Araptus</i> , en semillas de leguminosas; semillas de <i>Pagiocerus frontalis</i> (F.), Lauraceae y <i>Zea</i> . <i>Hypothenemus oscurece</i> (F.), semillas de macadamia, etc.; <i>Hypothenemus hampei</i> (Ferrari), en frutos de <i>Coffea</i> . <i>Dactylotrypes</i> , semillas de palma.
Micofagia	Se alimentan de hongos de vida libre (no cultivados).	<i>Trischidias</i> y <i>Lymantor decipiens</i> (LeConte), cuerpos fructíferos de ascomicetos en ramas secas o corteza.
Mielofagia	Se alimentan en la médula de ramitas, ramas pequeñas o tallos pequeños, incluidas las enredaderas pequeñas.	<i>Pityophthorus</i> (algunos). <i>Araptus</i> (algunos). Bothrosternini (especies no xilomicetófagas). <i>Cryptocarenum</i> ; <i>Micracisella</i> ; <i>Hypotenemus</i> (algunos); <i>Chramesus</i> (algunos); <i>Scolytodes</i> (unos pocos). <i>Dendrocranulus</i> , enredaderas de cucurbitáceas.
Fleofagia	Se alimenta en los tejidos del floema (corteza interior), aunque algunas larvas graban la albura exterior; puede o no estar asociado regularmente con hongos que aumentan el valor nutricional del sustrato.	La mayoría de Scolytinae, no Platypodinae: <i>Dendroctonus</i> , <i>Ips</i> , <i>Tomicus</i> , la mayoría de <i>Scolytus</i> , la mayoría de <i>Pityophthorus</i> , etc.
Xilemicetofagia (escarabajos ambrosiales)	Se alimentan de hongos ectosimbióticos "cultivados" que crecen en la madera; las larvas de algunas especies también ingieren madera.	Platipodinae; Xyleborini; Scolytoplatypodinae; Xyloterini; Hyorrhynchini; Corthylini-Corthylini; <i>Camptocerus</i> ; <i>Hypotenemus</i> (algunos); <i>Premnobius</i> ; <i>Scolytodes unipunctatus</i> (Blandford).
Xilofagia	Se alimentan de tejidos de xilema (albura) pero no cultivan hongos simbióticos.	<i>Dactylipalpus</i> ; <i>Hylocurus</i> , <i>Micracis</i> , <i>Thysanoes</i> ; <i>Chramesus xylophagus</i> Wood; <i>Dendrosinus</i> ; <i>Phloeoborus</i> ; algunos <i>Lymantor</i> ; <i>Scolytodes multistriatus</i> (Marsham).

**Tabla S2.** Ejemplos de ubicuidad relativa de semioquímicos de Scolytinae. Datos de PheroBase (El-Sayed, 2012). Tomado y modificado de Vega y Hofstetter (2015). Funciones: A = Atrayente, Al = Alomona, K = Kairomona, F = Feromona. Combinado como Retusol es el enantiómero S- (+) de Sulcatol.

Nombre	Tribus donde se encuentra	Función
Ipsenol	Dryocoetini	F
	Ipini	A, F
	Pityophthorini	A
Ipsdienol	Hylesinini	A, F
	Ipini	A, F
	Pityophthorini	A
	Xyloterini	A
Frontalina	Hylesinini	A, F
	Cryphalini	A
	Ipini	A
	Pityophthorini	A
	Scolytini	A
	Xyloterini	K
exo-Brevicomina	Hylesinini	A, K, F
	Dryocoetini	F
	Hylesinini	F
Lineatina	Dryocoetini	F
	Hylesinini	A
	Cryphalini	A
	Dryocoetini	A
	Ipini	A
	Xyleborini	A
	Xyloterini	A, F
Sulcatol, Retusol	Corthylini	A, F
Sulcatona	Hylesinini	F
Pititol	Pityophthorini	A, K, F
E-Mircenol	Ipini	F
Vittatol	Hylesinini	F
Chalcogran	Ipini	A, F
Conoformina	Hylesinini	A
	Ipini	A
	Pityophthorini	F
	Scolytini	A
$\alpha$ -multistriatina	Scolytini	A, F
trans-Verbenol	Hylesinini	A, Al, K, F
	Ipini	F
cis-Verbenol	Hylesinini	A, Al, F
	Corthylini	A
	Ipini	A, F
Verbenona	Xyloterini	A
	Hylesinini	A, F
Verbenene	Ipini	A, F
	Hylesinini	F
Seudenol	Ipini	F
	Hylesinini	A, F
MCOL	Polygraphini	A
	Ipini	A
MCH	Hylesinini	A, F
	Hylesinini	Al, F

**Tabla S3.** Análisis de los atributos de vegetación para los sitios de muestreo. Se muestran los valores de *F* y *P*. Los atributos medidos fueron: Número de especies, Abundancia, Altura del individuo, Área basal, Diámetro de la copa, Densidad y Mortalidad de las especies vegetales con respecto a la Altitud, Sitio e Interacción (Altitud × Sitio). Para las dos localidades, cerros Pario y Prieto, en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el estado de Michoacán de Ocampo.

Variable de respuesta	Variable explicativa	<i>F</i>	<i>P</i>	
Número de especies	Altitud	0.077	0.787	NS
	Sitio	1.511	0.242	NS
	Altitud × Sitio	0.259	0.62	NS
Abundancia	Altitud	2.697	0.126	NS
	Sitio	1.994	0.183	NS
	Altitud × Sitio	0.72	0.413	NS
Altura del individuo	Altitud	0.638	0.44	NS
	Sitio	0.094	0.764	NS
	Altitud × Sitio	0.114	0.741	NS
Área basal	Altitud	1.768	0.2084	NS
	Sitio	4.868	0.0476	*
	Altitud × Sitio	0.895	0.3629	NS
Diámetro de la copa	Altitud	2.603	0.1327	NS
	Sitio	4.329	0.0596	NS
	Altitud × Sitio	0.274	0.6101	NS
Densidad	Altitud	0.203	0.66	NS
	Sitio	2.071	0.176	NS
	Altitud × Sitio	1.594	0.231	NS
Mortalidad	Altitud	0.203	0.66	NS
	Sitio	2.071	0.176	NS
	Altitud × Sitio	1.594	0.231	NS

**Tabla S4.** Morfoespecies de escarabajos del ensamblaje de escarabajos descortezadores colectados en los cerros Pario y Prieto, en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el estado de Michoacán de Ocampo. Desc = descortezador, SStE = Saprófago de sucesión temprana, SStA = Saprófago de sucesión tardía, Dep = posible depredador

No.	Ensamblaje	Familia	Subfamilia	Tribu	Subtribu	Género	Especie	Nombre de la morfoespecie	Hábito alimenticio
1	Desc. SStE	Curculionidae	Scolytinae	Hylesinini		<i>Dendroctonus</i>	<i>valens</i>	<i>Dendroctonus valens</i>	Fleofagia
2	Desc. SStE	Curculionidae	Scolytinae	Hylesinini		<i>Dendroctonus</i>	<i>parallelocollis</i>	<i>Dendroctonus parallelocollis</i>	Fleofagia
3	Desc. SStE	Curculionidae	Scolytinae	Hylesinini		<i>Dendroctonus</i>	<i>frontalis</i>	<i>Dendroctonus frontalis</i>	Fleofagia
4	Desc. SStE	Curculionidae	Scolytinae	Hylesinini		<i>Dendroctonus</i>	<i>mexicanus</i>	<i>Dendroctonus mexicanus</i>	Fleofagia
5	Desc. SStA	Curculionidae	Scolytinae	Pityophthorini	Corthylina	<i>Gnathotrichus</i>	sp.	<i>Gnathotrichus</i> sp.	Xilemicetofagia
6	Desc. SStA	Curculionidae	Scolytinae	Hylesinini		<i>Hylastes</i>	sp.	<i>Hylastes</i> sp.	Fleofagia
7	Desc. SStA	Curculionidae	Scolytinae	Hylesinini		<i>Hylurgops</i>	sp.	<i>Hylurgops</i> sp.	Fleofagia
8	Desc. SStA	Curculionidae	Scolytinae	Xyleborini		<i>Xyleborus</i>	sp.	<i>Xyleborus</i> sp.	Xilemicetofagia
9	Desc. SStA	Curculionidae	Scolytinae	Ipini		<i>Ips</i>	sp.	<i>Ips</i> sp.	Fleofagia
10	Desc. SStA	Curculionidae	Scolytinae	Scolytini	Pitoftrina	<i>Pityophthorus</i>	sp.	<i>Pityophthorus</i> sp.	Fleofagia
11	Desc. SStA	Curculionidae	Platypodinae				Unk.	Platypodidae (Unk.)	Pos. Xilemicetofagia

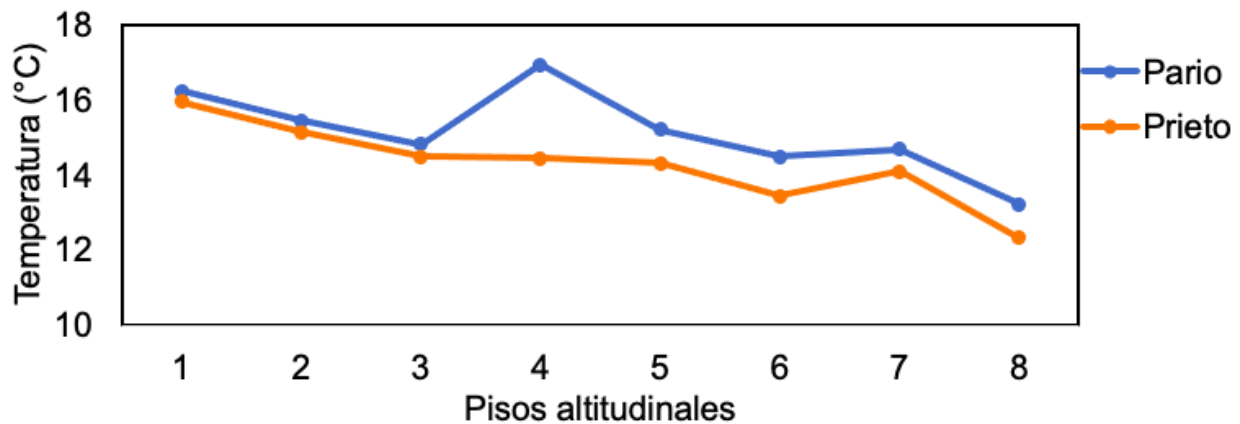
**Tabla S4.** (Continúa). Morfoespecies de escarabajos del ensamblaje de potenciales escarabajos depredadores colectados en los cerros Pario y Prieto, en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el estado de Michoacán de Ocampo. Desc = descortezador, Dep = posible depredador

No.	Ensamblaje	Familia	Subfamilia	Tribu	Subtribu	Género	Especie	Nombre de la morfoespecie	Hábito alimenticio
1	Dep.	Carabidae	Harpalinae	Harpalini	Anisodactylina	<i>Notiobia</i>	sp.	<i>Notiobia</i> sp.	Polífago - depredador
2	Dep.	Staphylinidae	Aleocharinae				Unk.	Aleocharinae spp1	Scolytinae
3	Dep.	Staphylinidae	Aleocharinae					Aleocharinae spp2	Scolytinae
4	Dep.	Nitidulidae	Cillaeinae			<i>Conotelus</i>	sp.	<i>Conotelus</i> sp.	Depredador de Scolytinae
5	Dep.	Staphylinidae	Staphylininae	Staphylinini	Philonthina	<i>Philonthus</i>	sp.	<i>Philonthus</i> sp.	Depredador de Scolytinae
6	Dep.	Salpingidae				<i>Elacatis</i>	sp.	<i>Elacatis</i> sp.	Polífago - depredador
7	Dep.	Staphylinidae	Osoriinae	Leptochirini		<i>Leptochirus</i>	sp.	<i>Leptochirus</i> sp.	Depredador de Scolytinae
8	Dep.	Carabidae	Harpalinae	Harpalini	Stenolophina	<i>Stenolophus</i>	sp.	<i>Stenolophus</i> sp.	Polífago - depredador
9	Dep.	Histeridae	Dendrophilinae	Paromalini		<i>Xestipyge</i>	sp.	<i>Xestipyge</i> sp.	Depredador de Scolytinae
10	Dep.	Carabidae	Platyninae	Platynini		<i>Paranchus</i>	sp.	<i>Paranchus</i> sp.	Polífago - depredador
11	Dep.	Trogossitidae	Trogossitinae			<i>Temnoscheila</i>	<i>virescens</i>	<i>Temnoscheila virescens</i>	Depredador de Scolytinae
12	Dep.	Cleridae	Clerinae			<i>Enoclerus</i>	<i>erro</i>	<i>Enoclerus erro</i>	Depredador de Scolytinae
13	Dep.	Cleridae	Clerinae			<i>Enoclerus</i>	<i>arachnodes</i>	<i>Enoclerus arachnodes</i>	Depredador de Scolytinae
14	Dep.	Staphylinidae				<i>Tymphanophorus</i>	sp.	<i>Tymphanophorus</i> sp.	Depredador de Scolytinae

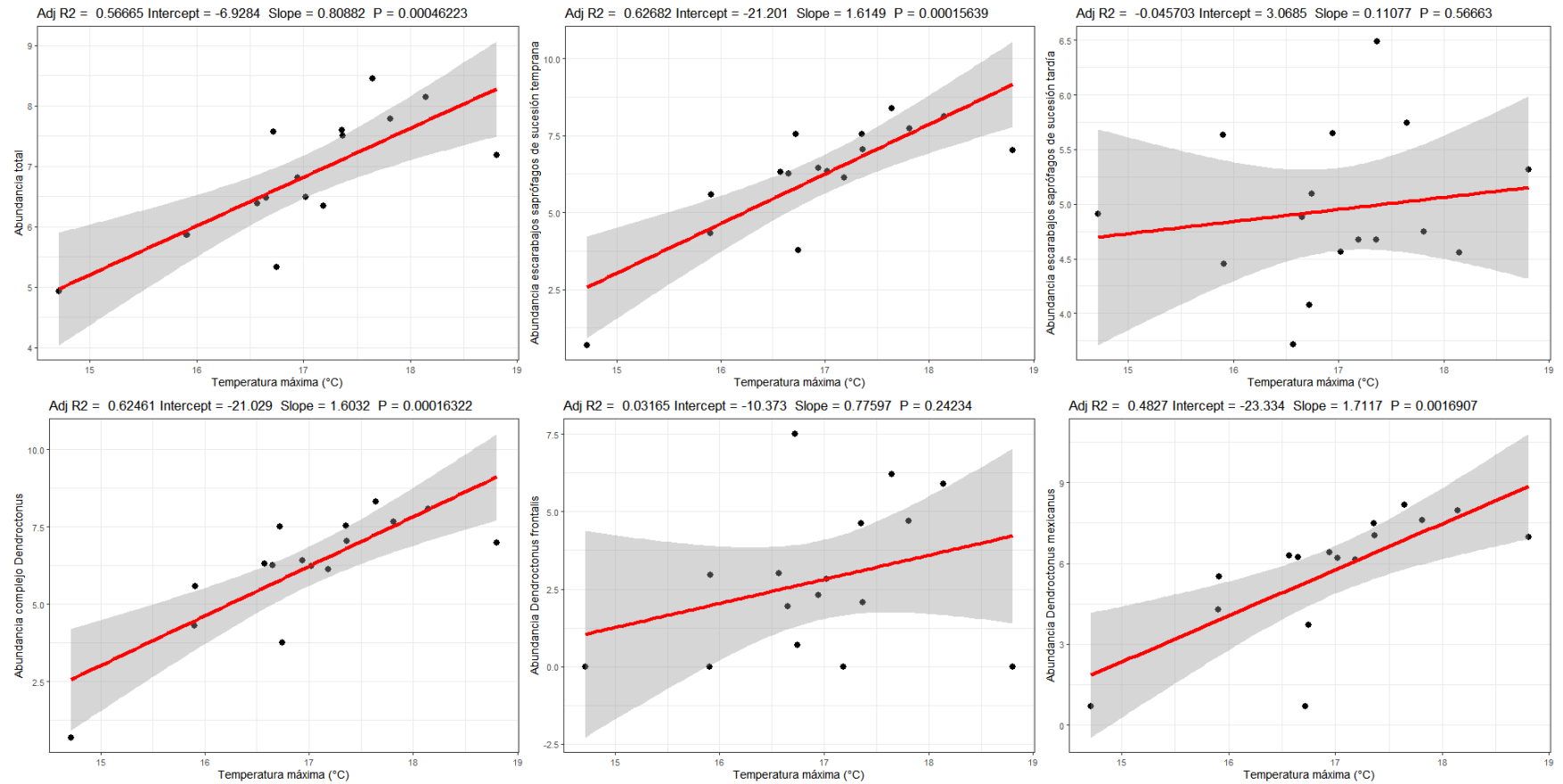


**Tabla S5.** Importancia de los componentes y pesos ponderados del análisis de componentes principales del ensamblaje de escarabajos descortezadores. Estos resultados están asociados a la Figura 9 del texto principal.

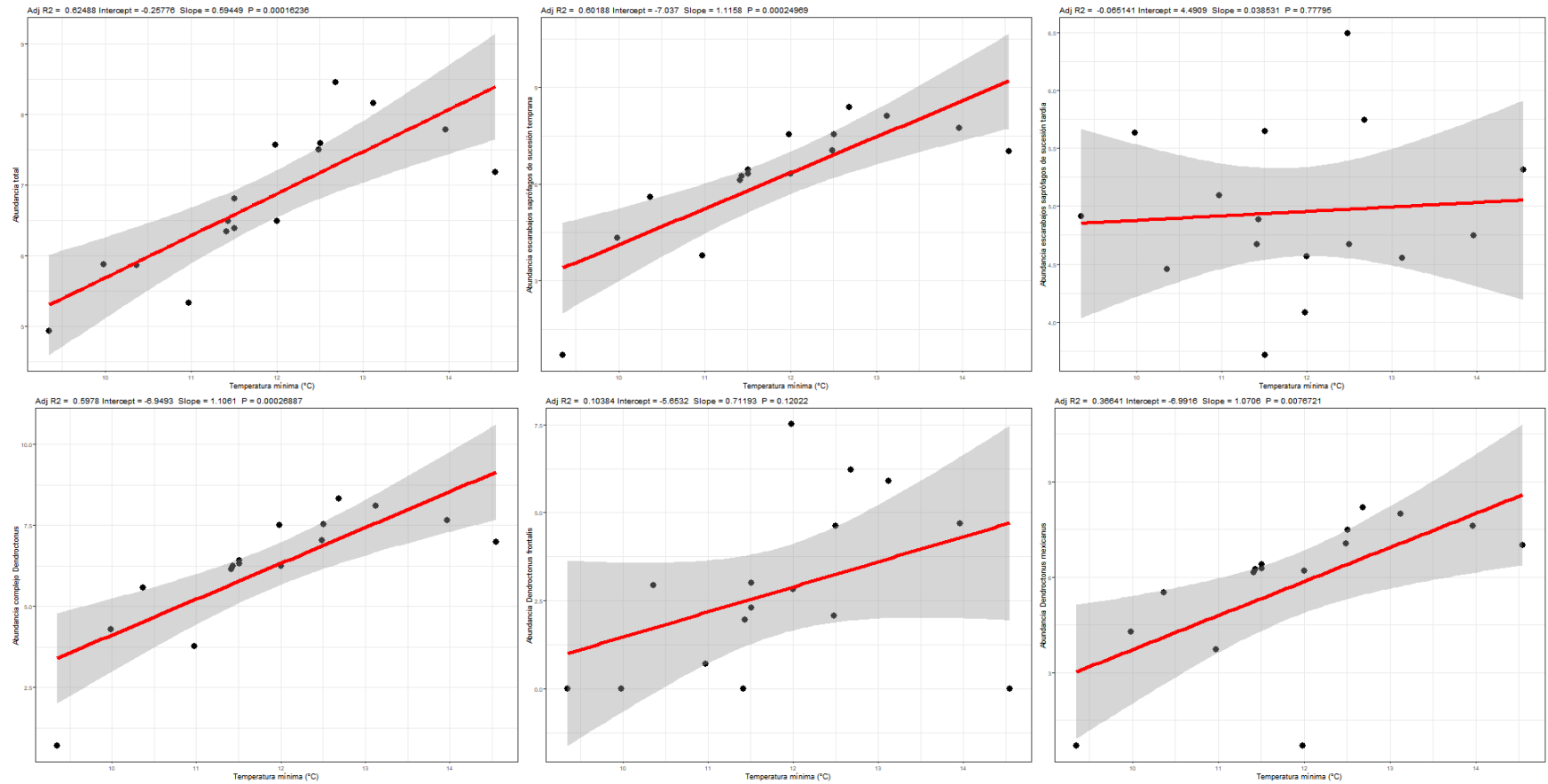
Importancia de los componentes										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Desviación estándar	2.092	1.579	1.133	0.791	0.685	0.575	0.513	0.312	0.206	0.134
Proporción de varianza	0.438	0.249	0.128	0.063	0.047	0.033	0.026	0.01	0.004	0.002
Proporción acumulada	0.438	0.687	0.815	0.878	0.925	0.958	0.984	0.994	0.998	1
Pesos ponderados										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Dendroctonus valens</i>	0.362	0.272	0.115	0.444	0.105	0.583	0.311	0.358		
<i>Dendroctonus parallelocollis</i>	<b>0.401</b>	0.24	0.23	0.343	-0.304	0.588	-0.19	-0.365		
<i>Dendroctonus frontalis</i>	0.288	<b>0.445</b>	0.168	-0.191	0.126	0.346	-0.523	-0.491		
<i>Dendroctonus mexicanus</i>	0.383	-0.238	-0.207	-0.382	-0.117	0.453	-0.113	0.24	-0.561	
<i>Gnathotricus</i> sp.	<b>0.423</b>	0.276	-0.13	-0.56	-0.252	0.571	0.126			
<i>Hylastes</i> sp.	-0.162	-0.392	0.457	0.516	0.33	0.11	-0.291	-0.371		
<i>Hylurgops</i> sp.	0.286	<b>-0.431</b>	-0.115	0.469	-0.376	-0.105	-0.335	0.481		
<i>Ips</i> sp.	0.363	-0.178	0.354	-0.708	-0.277	-0.116	-0.324	-0.107		
<i>Pityophthorus</i> sp.	-0.187	0.354	0.516	-0.164	-0.705	0.182				
Platipodidae sp.	0.156	-0.341	0.59	-0.36	-0.168	0.345	0.107	0.431	-0.145	0.126



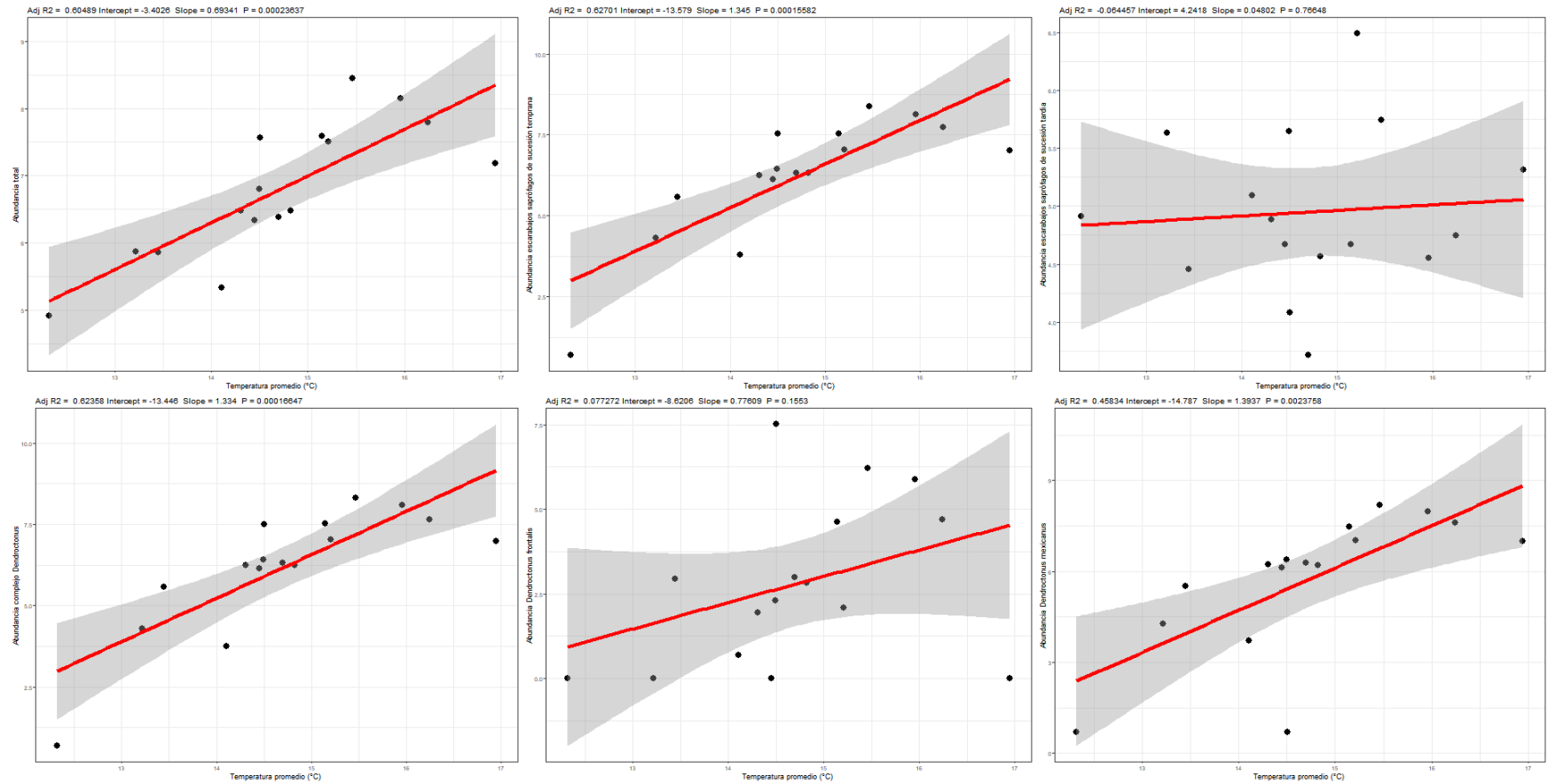
**Figura S1.** Temperaturas promedio en los diferentes pisos altitudinales. Las barras de error indican la temperatura mínima y máxima de cada piso de los cerros Pario y Prieto, en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el estado de Michoacán de Ocampo (**Ver Tabla 3**).



**Figura S2.** Gráficos de los modelos lineales realizados con la temperatura máxima y las abundancias totales, de descortezadores saprófagos de sucesión temprana y tardía, complejo *Dendroctonus*, *D. frontalis* y *D. mexicanus* para los cerros Parío y Prieto en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.



**Figura S3.** Gráficos de los modelos lineales realizados con la temperatura mínima y las abundancias totales, de descortezadores saprófagos de sucesión temprana y tardía, complejo *Dendroctonus*, *D. frontalis* y *D. mexicanus* para los cerros Parío y Prieto en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.



**Figura S4.** Gráficos de los modelos lineales realizados con la temperatura promedio y las abundancias totales, de descortezadores saprófilos de sucesión temprana y tardía, complejo *Dendroctonus*, *D. frontalis* y *D. mexicanus* para los cerros Pario y Prieto en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (CINSJP), en el Estado de Michoacán de Ocampo.