



Respuesta kairomonal de coleópteros asociados a *Dendroctonus frontalis* y dos especies de *Ips* (Coleoptera: Curculionidae) en bosques de Chiapas, México

Kairomonal response of coleopterans associated with *Dendroctonus frontalis* and two *Ips* species (Coleoptera: Curculionidae) in forest of Chiapas, Mexico

Bernardo Domínguez-Sánchez^{1*}, Jorge E. Macías-Sámamo², Neptalí Ramírez-Marcial¹ y Jorge L. León-Cortés¹

¹El Colegio de la Frontera Sur, Área de Conservación de la Biodiversidad, Unidad San Cristóbal de Las Casas, 29290 Chiapas, México

²El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Sistemas de Producción Alternativos, Unidad Tapachula, 30700 Chiapas, México

*Correspondencia: bdominguez@ecosur.mx; bdominguez@oikos.org.mx

Resumen. Se evaluó la diversidad de escarabajos descortezadores y la respuesta diferencial de sus coleópteros asociados a feromonas comerciales de agregación, en bosques de pino del estado de Chiapas, México. Durante los meses de junio a octubre del 2006, se colocaron 40 trampas multiembudo tipo Lindgren cebadas con las feromonas racémicas frontalina, ipsenol e ipsdienol y un testigo (sin feromona). La captura fue más abundante para los escarabajos descortezadores *Dendroctonus frontalis* (Zimmermann) con frontalina, y de *Ips* spp. con ipsenol e ipsdienol. Se registró respuesta kairomonal específica de los depredadores *Temnochila chlorodia* (Mannerheim), *Enoclerus ablusus* (Barr) y *Elacatis* sp. hacia las feromonas de agregación. Tanto para descortezadores como para depredadores, las mayores abundancias fueron registradas durante el verano y a comienzos del otoño. *Temnochila chlorodia* exhibió una atracción diferencial hacia los semioquímicos evaluados, mientras que *E. ablusus*, *Elacatis* sp. y *Leptostylus* sp. fueron atraídos principalmente por las feromonas ipsenol e ipsdienol. Además, por primera vez para México se determinó la respuesta kairomonal del fitófago *Leptostylus* sp. (Cerambycidae). Estos resultados indican que hay una comunicación intra e inter específica entre los escarabajos descortezadores y sus especies asociadas que promueven interacciones de competencia y depredación.

Palabras clave: atracción química, bosque de *Pinus*, *Dendroctonus*, enemigos naturales, *Ips*, respuesta kairomonal.

Abstract. We assessed the bark beetle diversity and the response of associated predators to aggregation pheromones in pine forests in Chiapas, Mexico. From June to October 2006, 40 Lindgren funnel traps were established with different baits that included frontalin, ipsenol and ipsdienol pheromones and a control (without pheromone). We registered the attractiveness of frontalin to the bark beetle *Dendroctonus frontalis* (Zimmermann), and ipsenol and ipsdienol to *Ips* spp. Kairomonal specific response of the predators *Temnochila chlorodia* (Mannerheim), *Enoclerus ablusus* (Barr) and *Elacatis* sp. was detected. We registered an important increase in abundance of bark beetles and predators during the summer to the beginning of fall. *T. chlorodia* exhibited differential attraction to the three pheromones evaluated, whereas *E. ablusus*, *Elacatis* sp. and *Leptostylus* sp. were significantly attracted to ipsenol and ipsdienol. This is the first report of kairomonal response of the phytophagous *Leptostylus* sp. (Cerambycidae) for México. Our results showed that inter- and intra-specific communication between different bark beetles and associated species may occur, which promotes competitive and predator interaction between them.

Key words: chemical attraction, *Dendroctonus*, *Ips*, kairomonal response, natural enemies, *Pinus* forest.

Introducción

Entre las plagas más importantes de los bosques de coníferas se encuentran los escarabajos descortezadores de los géneros *Dendroctonus* e *Ips* (Coleoptera: Curculionidae) que afectan árboles individuales, grupos compactos de individuos o masas forestales de cientos de

hectáreas (Billings et al., 1996).

Los escarabajos descortezadores han desarrollado sistemas de comunicación química mediada por feromonas que promueven la agregación de individuos, lo que les permite colonizar y evitar las defensas de sus hospederos. Esta comunicación feromonal la perciben como kairomonal las especies de enemigos naturales de los descortezadores (Wood, 1982; Birch, 1984). Un hospedero que ha sido atacado por escarabajos descortezadores puede contener

una comunidad diversa de insectos, algunos compitiendo por el mismo recurso, otros parasitando o depredando a los consumidores primarios (Byers, 1989).

Se ha determinado que las fluctuaciones de los comportamientos epidémicos de algunas especies de insectos descortezadores son difíciles de explicar sólo a través de los factores climáticos que afectan a sus hospederos, ya que también pueden ser debidas a interacciones denso-dependientes con sus depredadores (Reeve, 1997).

Existe evidencia del mecanismo de atracción de los depredadores de los descortezadores hacia las feromonas de agregación. Por ejemplo, *Thanasimus dubius* F. y *T. undulatus* Say (Coleoptera: Cleridae) han sido atraídas en campo hacia trampas cebadas con combinaciones racémicas y enantioméricas de feromonas de agregación del género *Dendroctonus* y volátiles de los hospederos (Dixon y Payne, 1980; Billings y Cameron, 1984; Lindgren, 1992; Zhou et al., 2001; Haberkern y Raffa, 2003).

Para el género *Ips*, se ha registrado la atracción de sus enemigos naturales por diferentes combinaciones de sus feromonas de agregación racémica y enantiomérica: ipsenol, ipsdienol, y *cis*-verbenol. Algunos coleópteros depredadores que son atraídos con este estímulo químico son: *Enoclerus* spp., *Thanasimus* spp., *Temnochila* spp., *Elacatis* sp., *Platysoma* sp. y *Tenebroides* sp. (Bakke y Kvamme, 1981; Billings y Cameron, 1984; Kohnle y Vité, 1984; Raffa y Klepzig, 1989; Raffa, 1991; Erbilgin y Raffa, 2001; Rivera, 2001; Schroeder, 2003).

Los estudios previos que se llevaron a cabo en bosques de coníferas de México indican que *Temnochila chlorodia* es atraída hacia la frontalina, mientras que el clérido *Enoclerus ablusus*, a diferencia de algunas poblaciones de Cleridae en Estados Unidos, es atraído por feromonas de agregación de *Ips* spp. en vez de hacia feromonas de *Dendroctonus* spp. (Rivera, 2001.). *Elacatis* sp. (Coleoptera: Salpingidae) un depredador poco estudiado, ha sido atraído a trampas cebadas con feromonas de agregación del género *Ips* (Rivera, 2001; Gaylord et al., 2006). Estos hallazgos exhiben el fenómeno de variación regional en términos geográficos, de la respuesta de atracción de los coleópteros depredadores hacia semioquímicos específicos (Berisford y Payne, 1988; Raffa, 1991).

Con este trabajo se pretende caracterizar la respuesta de atracción de los principales coleópteros depredadores hacia diferentes feromonas de escarabajos descortezadores de pinos, en un bosque del estado de Chiapas. Mediante el uso de trampas cebadas con semioquímicos, se determinó la respuesta de atracción por parte de algunas especies de depredadores y se comparan con las respuestas observadas en otros estudios.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en un bosque de pino (*Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl.) en el Parque Nacional Lagunas de Montebello (16°04'40''–16°10'20'' N y 91°37'40''–91°47'40'' O). El Parque Nacional (6 463 ha) se encuentra en un área de transición entre las regiones fisiográficas Altiplanicie Central y Montañas del Oriente en Chiapas, México. Presenta una elevación promedio de 1 500 m snm y un clima templado húmedo con lluvias abundantes en verano (C(fm)w'ig). La vegetación más importante es el bosque de coníferas, dominado por *Pinus oocarpa* y *P. maximinoii* H. E. Moore en asociación con *Liquidambar styraciflua* L., *Quercus sapotifolia* Liebm. y *Clethra suaveolens* Turcz. Desde mediados de la década de 1980 muchas áreas dentro del parque fueron reforestadas con *Cupressus lusitanica* Mill y *P. oocarpa* (Sánchez-Rodríguez, 2006).

Diseño experimental. En una superficie aproximada de 1 ha ubicada en la parte central del Parque, se instalaron 40 trampas tipo Lindgren de 16 embudos (Lindgren, 1983), dispuestas a lo largo de 4 líneas de 10 trampas y separadas por un mínimo de 15 m entre ellas. A cada trampa se le asignó aleatoriamente uno de 4 tipos de atrayentes químicos hasta completar un total de 10 repeticiones por atrayente. Se decidió la aleatorización para disminuir posibles efectos de un mismo atrayente entre trampas contiguas.

Los 4 tipos de atrayentes utilizados en este experimento fueron 3 feromonas de agregación, frontalina, ipsenol y ipsdienol, adquiridas a través de ChemTica Internacional (San José, Costa Rica), y el cuarto lo constituyó el testigo, consistente en trampas sin feromona. Para aumentar el efecto del atrayente, a cada trampa (incluido el testigo) se le agregó un frasco ámbar con tapa conectada a una mecha de fibra de algodón con 50 ml de aguarrás de pino comercial (Pinosa, Cd. de México). Todos los atrayentes se sustituyeron mensualmente. Con la finalidad de que los insectos capturados no escaparan o se dañaran entre sí, en todas las trampas se depositó una pastilla del insecticida de contacto (Ercon Environmental, Pennsylvania, EUA) para asegurar su reconocimiento.

El periodo de trampeo, del 31 de mayo al 31 de octubre de 2006, coincide con el tiempo de mayor actividad para varias especies de descortezadores y otros insectos (Erbilgin et al., 2002; Gaylord et al., 2006). Por lo anterior, las trampas fueron inspeccionadas semanalmente durante este periodo y los insectos capturados se procesaron en campo y en laboratorio para su determinación taxonómica y estimación de la abundancia.

Análisis estadístico. En varios estudios sobre diversidad de especies, incorrectamente se acepta que las variables de respuesta (número de especies o número de organismos),

conjuntamente con los términos de error, tienen una distribución normal o que puede ajustarse a ella mediante alguna transformación de los datos originales. Debido a que los datos de los organismos colectados en las trampas fueron conteos periódicos, se usaron directamente las presencias (número de organismos) para analizarlos mediante un modelo lineal generalizado (glm), el cual supone una distribución tipo Poisson (McCullough y Nelder 1989; Quinn y Keough 2002). Para este análisis la estimación del error no se realiza mediante el ajuste de mínimos cuadrados sino a través de métodos de máxima verosimilitud (*maximum likelihood methods*). En este sentido, la ausencia de organismos en las trampas fue considerada como valor real de la distribución. El modelo que se analizó fue la presencia (abundancia) de cada especie en función de los 4 tipos de atrayentes, los 5 periodos mensuales de muestreo y las interacciones de segundo y tercer orden (especie * atrayente * tiempo). Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Development Core Team, 2007). De manera resumida, la sintaxis para los modelos considerados en R fue:

```
mod1<glm(abundancia~atrayente*especie,family=
"poisson",data= dd)
mod2<glm(abundancia~atrayente*especie+mes,family=
"poisson",data= dd)
mod3<glm(abundancia~atrayente*especie*mes,family=
"poisson",data= dd)
```

Resultados

Riqueza de especies. Se registró un total de 14 especies de coleópteros pertenecientes a las familias Curculionidae, Trogositidae, Cleridae, Salpingidae, Cerambycidae, Histeridae, Tenebrionidae, Staphylinidae y Elateridae. Concretamente, se capturaron individuos de 4 especies de descortezadores (*Dendroctonus frontalis* Zimmermann, *D. valens* Le Conte, *Ips grandicollis* Eichhoff, *I. bonanseai* Hopkins), 6 especies de depredadores (*T. chlorodia*, *E. ablusus*, *Elacatis* sp., *Corticeus* sp., *Platysoma* sp. y 1 especie de la familia Staphylinidae), además de 4 especies de coleópteros herbívoros (*Leptostylus* sp., *Cossonus* sp., *Pityophthorus* sp. y una especie de la familia Elateridae). De estas especies, sólo 7 fueron registradas en número suficiente para incluirse en los análisis: 3 de la familia Curculionidae (*D. frontalis*, *I. grandicollis* e *I. bonanseai*) y 1 de cada una de las familias Trogositidae (*T. chlorodia*), Cleridae (*E. ablusus*), Salpingidae (*Elacatis* sp.) y Cerambycidae (*Leptostylus* sp.).

La captura mensual de organismos ocurrió entre el 8.8 y el 12.0% de las trampas con los 3 atrayentes, excepto en el testigo (0.4%). El atrayente más efectivo en cuanto a

número de capturas fue la frontalina (14.5%) seguido del ipsenol (13.2%) e ipsdienol (13%).

Respuesta química en el tiempo. Las tendencias registradas para las abundancias obtenidas de cada especie, exhibieron fluctuaciones importantes respecto al tiempo. Esta tendencia presenta 3 periodos bien definidos de capturas máximas, que coinciden con las estaciones de verano e inicios de otoño. La especie *D. frontalis* mostró mayores abundancias durante los meses de julio, agosto y septiembre, *I. grandicollis* y *E. ablusus* en el mes de junio, *I. bonanseai* y *Leptostylus* sp. en el mes de octubre, y *T. chlorodia* y *Elacatis* sp. durante junio, agosto y septiembre (Fig. 1).

Respuesta específica. La atracción de los compuestos químicos utilizados resultó significativamente diferente entre las especies (Figura 2). El descortezador *D. frontalis* fue atraído principalmente hacia la feromona frontalina, y los escarabajos del género *Ips* mostraron una respuesta de atracción diferencial hacia las feromonas ipsenol e ipsdienol. Se observó sólo cierta especificidad por parte de *I. grandicollis* hacia ipsdienol mientras que *I. bonanseai* fue atraído principalmente hacia ipsenol.

Las especies depredadoras *T. chlorodia*, *E. ablusus* y *Elacatis* sp. respondieron en forma diferencial y significativa hacia los atrayentes evaluados. La atracción de *T. chlorodia* se presentó hacia las 3 feromonas utilizadas, mientras que *E. ablusus* y *Elacatis* sp. mostraron una respuesta diferencial hacia las feromonas del género *Ips*.

Se registró un escarabajo barrenador del duramen *Leptostylus* sp. (Cerambycidae), cuya respuesta de atracción fue específica hacia ambas feromonas del género *Ips* (Fig. 2).

Después del análisis del glm se identificó que la feromona frontalina fue significativamente diferente respecto a los demás atrayentes en cuanto al número de organismos atraídos, presentándose capturas estadísticamente significativas para este atrayente de las especies *D. frontalis* y *T. chlorodia*. Se determinó que las feromonas ipsenol e ipsdienol son atrayentes específicos de las especies *I. grandicollis*, *I. bonanseai*, *Enoclerus ablusus*, *Elacatis* sp. y *Leptostylus* sp. (Cuadro 1).

Aunque la interacción triple (modelo 3) mostró una diferencia significativa ($z < 0.05$), con base en el criterio de información de Akaike (AIC), se reconoció que la contribución del modelo 3 es relativamente pequeña ($AIC_{mod3} = 3438.825$), respecto a los modelos 1 ($AIC_{mod1} = 3458.551$) y modelo 2 ($AIC_{mod2} = 3438.287$), por lo que la interpretación más parsimoniosa corresponde a las interacciones entre las especies y el tratamiento entre las especies y el mes (Cuadro 1).

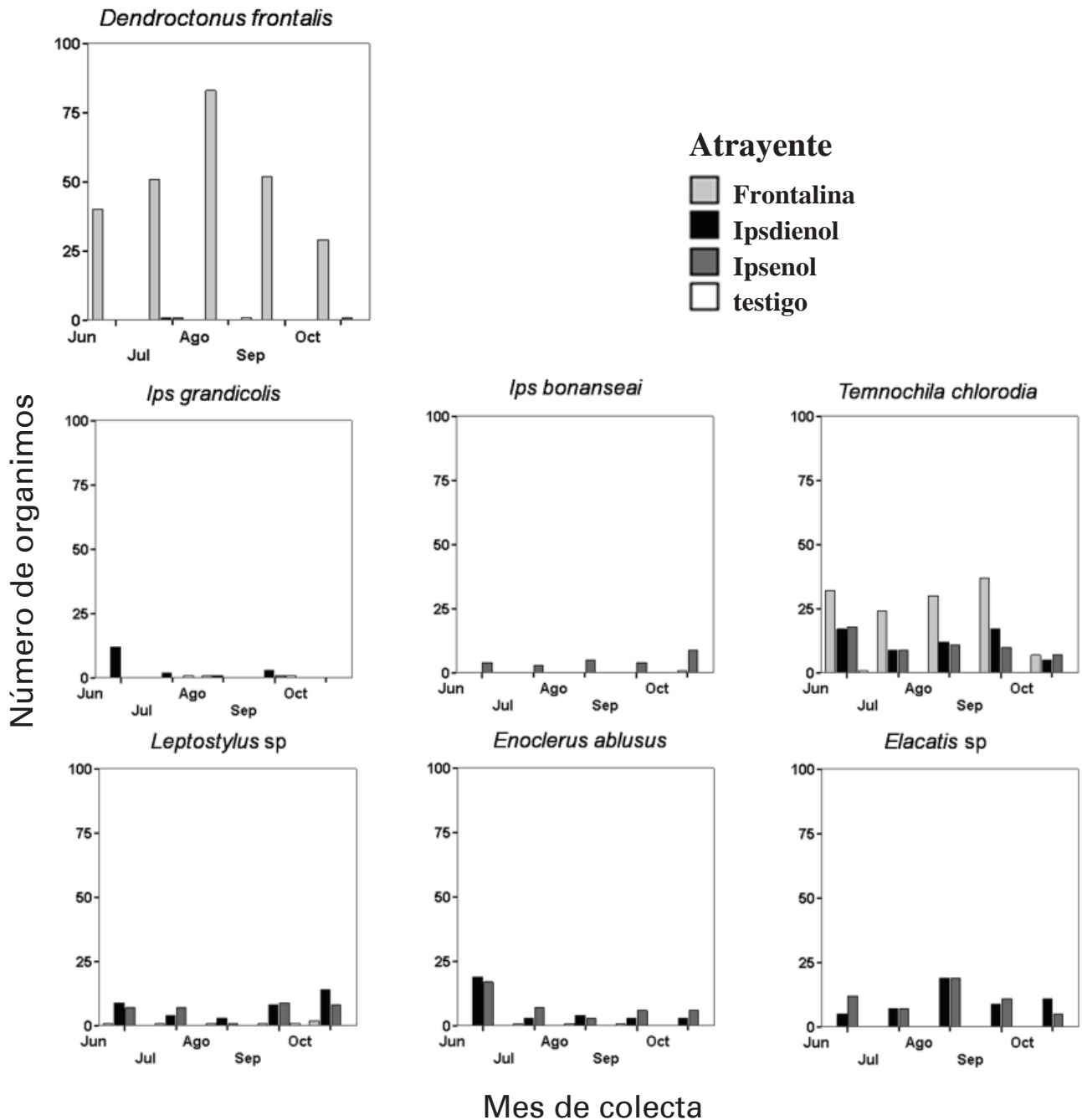


Figura 1. Tendencias temporales de las abundancias totales colectadas para 7 especies de escarabajos descortezadores y coleópteros asociados durante el periodo de muestreo (junio-octubre de 2006) en el Parque Nacional Lagunas de Montebello.

Discusión

Diversidad de coleópteros. A pesar de haber capturado un número limitado de especies de coleópteros (14), la composición de especies registrada en este trabajo es comparable con la que se obtuvo en estudios previos,

ya que comúnmente se registran escarabajos fitófagos de los géneros *Dendroctonus* e *Ips* (Curculionidae); y coleópteros depredadores de las familias Cleridae, Trogositidae, Tenebrionidae e Histeridae, como especies dominantes (Dixon y Payne, 1980; Billings y Cameron, 1984; Aukema et al., 2000; Erbilgin y Raffa, 2001;

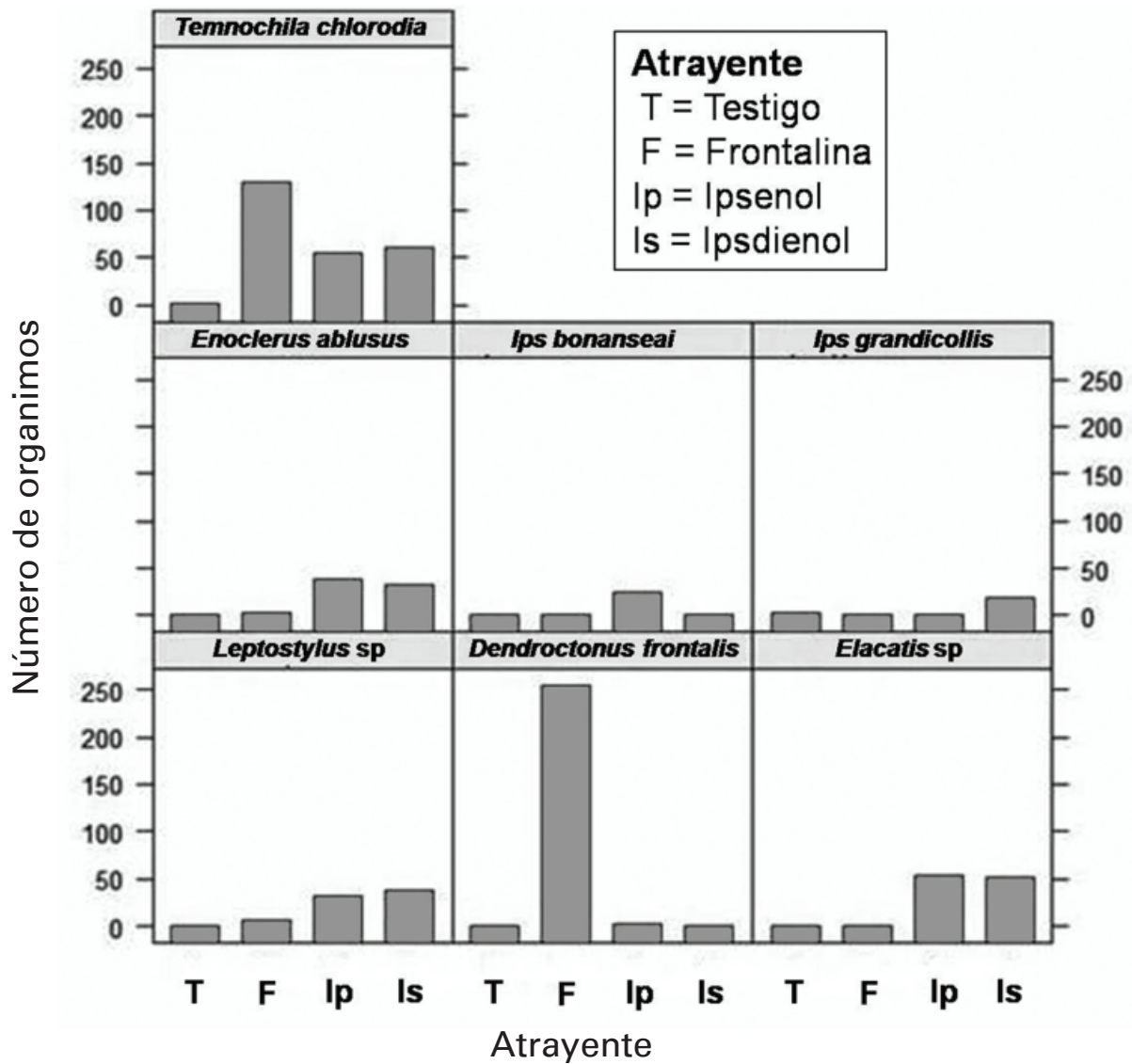


Figura 2. Abundancia total de organismos para cada una de las 7 especies de escarabajos descortezadores y coleópteros asociados en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, en función de 4 tipos de atrayentes químicos.

Haberkern y Raffa, 2003).

Los patrones de colecta obtenidos concuerdan en parte con lo determinado en otros estudios donde se muestra que las mayores abundancias de escarabajos descortezadores y coleópteros asociados se presentan durante el periodo comprendido entre las estaciones de primavera y verano (mayo-agosto; ver Raffa, 1991; Aukema et al., 2000; Gaylord et al., 2006), temporada que corresponde con etapas de mayor temperatura y humedad ambiental, específicamente en el Parque Nacional Lagunas de Montebello (Sánchez-Rodríguez, 2006).

Respuesta específica. *Dendroctonus frontalis*, *Ips grandicollis* e *I. bonansea* mostraron una respuesta de atracción específica y diferencial que es consistente con lo señalado en investigaciones anteriores (Billings y Cameron, 1984; Zhou et al., 2001; Gaylord et al., 2006).

Las diferencias de atracción mostradas por las especies del género *Ips*, pueden ser producto de un fenómeno de variación geográfica. En este sentido, Miller et al. (2005) han detectado respuestas diferenciales de especies de descortezadores del género *Ips* a las feromonas ipsenol e ipsdienol. Algunas especies presentan atracción hacia

Cuadro 1. Modelo lineal generalizado del efecto de los factores “tratamiento”, “especie” y “mes de colecta”, sobre las abundancias registradas de insectos capturados por trampa. Las diferencias significativas entre factores están indicadas por asteriscos al final de la última columna (* = P<0.05; ** = P< 0.01; ***= P<0.001)

<i>Factor^l</i>	<i>Estimado</i>	<i>Error estándar</i>	<i>z</i>	<i>Prob (> z)</i>
Tratamiento				
T3	1.67398	0.44488	3.763	0.000168 ***
T4	1.84583	0.43930	4.202	2.65e-05 ***
Especie				
<i>D. frontalis</i>	3.38294	0.48721	6.943	3.83e-12 ***
<i>Elacatis</i> sp.	-15.18165	417.10292	-0.036	0.970965
<i>E. ablusus</i>	0.08383	0.74828	0.112	0.910804
<i>I. bonanseai</i>	-15.18128	406.51488	-0.037	0.970210
<i>I. grandicollis</i>	-0.80507	1.11609	-0.721	0.470710
<i>T. chlorodia</i>	3.27673	0.48049	6.820	9.13e-12 ***
Mes de colecta				
Julio	-0.34831	0.37704	-0.924	0.355591
Agosto	-1.22378	0.50875	-2.405	0.016152 *
Septiembre	0.34484	0.33820	1.020	0.307901
Octubre	0.63252	0.31700	1.995	0.046007 *
Tratamiento * Especie				
T3 x <i>D. frontalis</i>	-6.52209	0.83776	-7.785	6.96e-15 ***
T4 x <i>D. frontalis</i>	-7.38709	1.09403	-6.752	1.46e-11 ***
T3 x <i>Elacatis</i> sp.	15.38167	417.10286	0.037	0.970583
T4 x <i>Elacatis</i> sp.	15.15266	417.10286	0.036	0.971021
T3 x <i>E. ablusus</i>	0.89097	0.74625	1.194	0.232505
T4 x <i>E. ablusus</i>	0.52130	0.74670	0.698	0.485095
T3 x <i>I. bonanseai</i>	14.56014	406.51465	0.036	0.971428
T4 x <i>I. bonanseai</i>	11.16941	406.51582	0.027	0.978080
T3 x <i>I. grandicollis</i>	-1.67398	1.48254	-1.129	0.258843
T4 x <i>I. grandicollis</i>	1.04455	1.11738	0.935	0.349883
T3 x <i>T. chlorodia</i>	-2.53418	0.47307	-5.357	8.46e-08 ***
T4 x <i>T. chlorodia</i>	-2.61902	0.46620	-5.618	1.93e-08 ***
Mes * Especie				
Julio x <i>D. frontalis</i>	0.62972	0.43131	1.460	0.144282
Julio x <i>Elacatis</i> sp.	0.15415	0.52193	0.295	0.767728
Julio x <i>E. ablusus</i>	-0.83732	0.51073	-1.639	0.101118
Julio x <i>I. bonanseai</i>	0.06062	0.85176	0.071	0.943258
Julio x <i>I. grandicollis</i>	-1.44345	0.85176	-1.695	0.090137 .
Julio x <i>T. chlorodia</i>	-0.11872	0.42531	-0.279	0.780148
Agosto x <i>D. frontalis</i>	1.95374	0.54394	3.592	0.000328 ***
Agosto x <i>Elacatis</i> sp.	2.02815	0.58648	3.458	0.000544 ***
Agosto x <i>E. ablusus</i>	-0.28030	0.64156	-0.437	0.662180
Agosto x <i>I. bonanseai</i>	1.44692	0.84192	1.719	0.085687 .
Agosto x <i>I. grandicollis</i>	-0.56798	0.91769	-0.619	0.535964
Agosto x <i>T. chlorodia</i>	0.98937	0.54094	1.829	0.067401 .
Septiembre x <i>D. frontalis</i>	0.20521	0.39826	0.515	0.606373
Septiembre x <i>Elacatis</i> sp.	0.10536	0.47244	0.223	0.823526
Septiembre x <i>E. ablusus</i>	-1.33809	0.49209	-2.719	0.006544 **

Cuadro 1. Continúa

Factor ¹	Estimado	Error estándar	z	Prob (> z)
Septiembre x <i>I. bonanseai</i>	-0.05716	0.78382	-0.073	0.941868
Septiembre x <i>I. grandicollis</i>	-1.15577	0.66911	-1.727	0.084111 .
Septiembre x <i>T. chlorodia</i>	-0.10297	0.38070	-0.270	0.786796
Octubre x <i>D. frontalis</i>	-0.63252	0.39853	-1.587	0.112478
Octubre x <i>Elacatis</i> sp.	-0.40547	0.47097	-0.861	0.389286
Octubre x <i>E. ablusus</i>	-1.73113	0.48926	-3.538	0.000403 ***
Octubre x <i>I. bonanseai</i>	0.57145	0.67119	0.851	0.394545
Octubre x <i>I. grandicollis</i>	-16.32695	517.28818	-0.032	0.974821
Octubre x <i>T. chlorodia</i>	-1.60509	0.40994	-3.915	9.02e-05 ***

¹ El elemento faltante dentro de cada factor principal o en interacción corresponde al contraste de éste con los demás elementos correspondientes. Por ejemplo, para el caso del tratamiento de atrayentes, T2 corresponde al elemento contrastado contra T3 y T4.

ambas feromonas, mientras que otras la exhiben por sólo una; además de que dicha preferencia varía en función de la ubicación geográfica. Esta respuesta puede ser debida a características locales del hábitat, tales como la estructura y diversidad de árboles hospederos (Fettig et al., 2007), y la composición de especies de escarabajos descortezadores presentes en el ecosistema. La habilidad de respuesta discriminante junto con las abundancias estacionales y el comportamiento de dispersión pueden servirle a estos escarabajos como mecanismos para evitar la competencia interespecífica, y para evitar los riesgos de depredación ante coleópteros que presentan una respuesta kairomonal a su comunicación química (Raffa, 1991).

El patrón de respuesta registrado para el depredador *Temnochila chlorodia*, aunque fue estadísticamente significativo sólo hacia la feromona frontalina, también fue colectado en números considerables con las feromonas ipenol e ipsdienol (Fig. 2). Este patrón puede ser equivalente al determinado para el depredador *Thanasimus dubius* (Cleridae), el cual parece no tener mayor especialización al depredar, y aunque se le haya asociado más con *Dendroctonus frontalis* como presa principal, cuando este descortezador se encuentra ausente o en bajas densidades poblacionales se asocia más frecuentemente con escarabajos del género *Ips* (Billings y Cameron, 1984). Suponemos que en la zona de estudio, *T. chlorodia* es un depredador de hábitos generalistas que prefiere alimentarse de *D. frontalis*, pero ante la presencia de bajas densidades de este descortezador, puede depredar individuos de *Ips*. Diversos trabajos registran que este depredador responde de forma particular hacia las feromonas de agregación del género *Ips* (Bakke y Kvamme, 1981; Billings y Cameron, 1984; Kohnle y Vité, 1984; Raffa y Klepzig, 1989; Raffa, 1991; Erbilgin y Raffa, 2001; Rivera, 2001; Schroeder,

2003).

La respuesta diferencial de *E. ablusus*, que en este trabajo se encontró hacia feromonas de agregación de *Ips*, es consistente también con los registros para otras especies del género en Estados Unidos y México (Kohnle y Vité, 1984; Aukema et al., 2000; Rivera, 2001; Gaylord et al., 2006). Sin embargo, Haberkern y Raffa (2003) obtuvieron una respuesta específica de *E. nigrifons* hacia frontalina. Por lo que, al parecer, *Enoclerus* spp se comportan de manera oportunista al igual que *T. chlorodia*.

Elacatis sp. es una especie registrada como depredadora de *D. adjunctus* Blandford (Cibrán, 1987). En este trabajo, *Elacatis* sp. respondió diferencial y específicamente hacia las feromonas de agregación del género *Ips*, lo que concuerda con lo que registró Rivera (2001) en México y Gaylord et al. (2006) en un estudio desarrollado en el norte de Arizona (EUA). También se obtuvo la respuesta kairomonal de *Leptostylus* sp. (Cerambycidae) hacia feromonas de *Ips*, lo que coincide con observaciones previas en las que los Cerambycidae son atraídos hacia las mismas feromonas (Raffa, 1991; de Groot y Noot, 2004; Pajares et al., 2004; Gaylord et al., 2006). Se considera esta respuesta como adaptativa, puesto que se traduce en la selección adecuada de hospederos para la alimentación y crianza de la progenie (Billings y Cameron, 1984).

Estos resultados son indicativos de la dinámica de comunicación intra e inter específica entre los escarabajos descortezadores y sus especies asociadas que promueven interacciones de competencia y depredación. Dichas interacciones pueden afectar las densidades poblacionales de estos insectos hacia uno u otro extremo y las poblaciones de los árboles hospederos. Específicamente, en el plan de manejo del Parque Nacional Lagunas de Montebello se reconoce la necesidad de examinar el estado de salud del

bosque, por lo que los resultados de este estudio pueden ser la línea base de futuras investigaciones dentro del Parque.

Agradecimientos

A la Dra. Helda Morales y Dr. Sergio López Mendoza, por su apoyo en la revisión del manuscrito. Al Dr. Jacques Rifkind y al M. en C. Jesús Luna Cozar, por la confirmación de las determinaciones taxonómicas de los insectos colectados, y a dos revisores anónimos por sus atinadas observaciones.

Literatura citada

- Aukema, B. H., Dahlsten, D. L. y K. F. Raffa. 2000. Exploiting behavioural disparities among predators and prey to selectively remove pests: maximizing the ratio of bark beetles to predators removed during semiochemically based trap-out. *Environmental Entomology* 29:651-660.
- Bakke, A. y T. Kvamme. 1981. Kairomone response in *Thanasimus* predators to pheromone components of *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 7:305-312.
- Berisford, C. W. y T. L. Payne. 1988. Regional variation: a potential factor in the integration of behavioral chemicals into southern pine beetle management. *In* Integrated control of scolytid bark beetles: Proceedings of symposium IUFRO Working Party and XVII International Congress of Entomology, July 4, 1988, T. L. Payne. y H. Saarenmaa (eds.). Vancouver. p. 275-282.
- Billings, R. F. y R. S. Cameron. 1984. Kairomonal responses of Coleoptera *Monochamus titillator* (Cerambycidae), *Thanasimus dubius* (Cleridae) and *Temnochila virescens* (Trogositidae), to behavioural chemicals of southern pine bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology* 13:1542-48.
- Billings, R. F., Flores, J. E. y R. S. Cameron. 1996. Los escarabajos descortezadores del pino, con énfasis en *Dendroctonus frontalis*: métodos de control directo. Texas Forest Service. Publication 150.
- Birch, M. C. 1984. Aggregation in bark beetles. *In* Chemical ecology of insects, W. J. Bell y R.T. Cardé (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 331-353.
- Byers, J. A. 1989. Chemical ecology of bark beetles. *Experientia* 45:271-283.
- Cibrián, D. T. 1987. Estudios sobre la biología y disposición espacial del descortezador de pinos *Dendroctonus adjunctus* Blandf. (Coleoptera: Scolytidae). Tesis maestría, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México. 140 p.
- de Groot, P. y R. W. Nott. 2004. Response of the whitespotted sawyer beetle, *Monochamus s. scutellatus*, and associated woodborers to pheromones of some *Ips* and *Dendroctonus* bark beetles. *Journal of Applied Entomology* 128:483-487.
- Dixon, W. N. y T. L. Payne. 1980. Attraction of entomophagous and associate insects of the southern pine beetle to beetle- and host tree- produced volatiles. *Journal of the Georgia Entomological Society* 15:379-389.
- Erbilgin, N. y K. F. Raffa. 2001. Kairomonal range of generalist predators in specialized habitats: responses to multiple phloeophagous species emitting pheromones vs. host odours. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 99:205-210.
- Erbilgin, N., Nordheim, E. V., Aukema, B. H. y K. F. Raffa. 2002. Population dynamics of *Ips pini* and *Ips grandicollis* in red pine plantations in Wisconsin: within- and between- year associations with predators, competitors, and habitat quality. *Environmental Entomology* 31:1043-1051.
- Fettig, C. J., Klepzig, K. D., Billings, R. F., Munson, A. S., Nebeker, T. E. Negrón, J. F. y J., T. Nowak. 2007. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest Ecology and Management* 238:24-53.
- Gaylord, M. L., Kolb, T. E., Wallin, K. F. y M. R. Wagner. 2006. Seasonality and lure preference of bark beetles (Curculionidae: Scolytinae) and associates in a northern Arizona ponderosa pine forest. *Environmental Entomology* 35:37-47.
- Haber Kern, K. E. y K. F. Raffa. 2003. Phloeophagous and predaceous insects responding to synthetic pheromones of bark beetles inhabiting white spruce stands in the Great Lakes region. *Journal of Chemical Ecology* 29:1651-1662.
- Kohnle, U. y J. P. Vité. 1984. Bark beetle predators: strategies in the olfactory perception of prey species by clerid and trogositid beetles. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 98:504-508.
- Lindgren, B. S. 1983. A multiple funnel trap for scolytid beetles (Coleoptera). *Canadian Entomologist* 115:299-302.
- Lindgren, B. S. 1992. Attraction of Douglas-fir beetle, spruce beetle and a bark beetle predator (Coleoptera: Scolytidae and Cleridae) to enantiomers of frontalin. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 89:13-17.
- McCullough, P. y J. A. Nelder. 1989. Generalized linear models, 2ª edición. Chapman and Hall, New York. 511 p.
- Miller, D. R., Asaro, C. y C. W. Berisford. 2005. Attraction of southern pine engravers and associated bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to ipsenol, ipsdienol, and lanierone in southeastern United States. *Journal of Economic Entomology* 98:2058-2066.
- Pajares, J. A., F. Ibeas, J. J. Díez y D. Gallego. 2004. Attractive responses by *Monochamus galloprovincialis* (Col. Cerambycidae) to host and bark beetle semiochemicals. *Journal of Applied Entomology* 128:633-638.
- Quinn, G. P. y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge. 537 p.
- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Raffa, K. F. 1991. Temporal and spatial disparities among bark beetles, predators and associates responding to synthetic bark beetle pheromones: *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae) in Wisconsin. *Environmental Entomology* 20:1665-1679.
- Raffa, K. F. y K. D. Klepzig. 1989. Chiral scape of bark beetles

- from predators responding to a bark beetle pheromone. *Oecologia*. 80:566-569.
- Reeve, J. D. 1997. Predation and bark beetle dynamics. *Oecologia* 112:48-54.
- Rivera, L. J. E. 2001. Field response of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann, *Ips grandicollis* (Eichoff) (Coleoptera: Scolytidae) and their predators to different semiochemicals in southern México. Tesis maestría El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas. 29 p.
- Sánchez-Rodríguez, A. M. S. 2006. Estructura y composición florística en parcelas bajo restauración forestal del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. Tesis profesional, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, 84 p.
- Schroeder, L. M. 2003. Differences in responses to δ -pinene and ethanol, and flight periods between the bark beetle predators *Thanasimus femoralis* and *T. formicarius* (Col.: Cleridae). *Forest Ecology and Management* 177:301-311.
- Wood, D. L. 1982. The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology* 27:411-446.
- Zhou, J., D. W. Ross y C.G. Niwa. 2001. Kairomonal response of *Thanasimus undulatus*, *Enoclerus spegeus* (Coleoptera: Cleridae), and *Temnochila chlorodia* (Coleoptera: Trogositidae) to bark beetle Semiochemicals in Eastern Oregon. *Environmental Entomology* 30:993-998.