UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES

EFECTO DE LOS INCENDIOS FORESTALES SOBRE LA COMPOSICIÓN DE COLEÓPTEROS NECRÓFAGOS (INSECTA: SCARABAEIDAE Y SILPHIDAE) EN LA SIERRA DE MANANTLÁN, JALISCO, MÉXICO

Tesis Presentada por la Sustentante:

C. VERÓNICA JIMÉNEZ GUTIÉRREZ

Como Requisito Parcial para Obtener el Grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

AUTLÁN DE NAVARRO, JALISCO
SEPTIEMBRE 2013

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

30 de agosto de 2013 Autlán de Navarro, Jalisco.

Por el presente trabajo, la abajo firmante titular de la tesis titulada “Efecto de los incendios forestales sobre la composición de coleópteros necrófagos (Insecta: Scarabaeidae y Silphidae) en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México” para optar el titulo de Maestra en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales, declaro que su contenido ha sido elaborado bajo las normas del reglamento general de titulación de la Universidad de Guadalajara.

Dejó expresar que las citas tomadas por otros autores han sido identificadas en el trabajo y que el trabajo de laboratorio de separación de las muestras obtenidas por las trampas fueron realizadas bajo mi responsabilidad.

Por otra parte, la recolecta del material de muestreo desde el año 2003 a 2010 fue trabajo del M.C. Luis Eugenio Rivera Cervantes al cual le reconozco su esfuerzo y dedicación durante estos años de muestreo con los que pude obtener los resultados de esta tesis.

Atentamente

Bióloga Verónica Jiménez Gutiérrez

No. Código 210796229

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES – IMECBIO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

BIOL. VERÓNICA JIMÉNEZ GUTIÉRREZ
ESTUDIANTE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
PRESENTE

Por este medio le comunico de manera oficial el dictamen de su solicitud de registro para titulación, la cual fue analizada por la Junta Académica de la Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales. En este sentido, me permito informarle que el trabajo de tesis titulado "***Efecto del fuego sobre la composición de Coleptera (Scarabaeidae y Silphidae) en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México***" fue **APROBADO**.

También le informo que el Comité Académico propuesto en su solicitud fue aprobado, quedando conformado de la siguiente manera:

Director de Tesis (Tutor): Dr. Oscar Gilberto Cárdenas Hernández (UdeG)
Co-Director de Tesis (Co-Tutor): M. C. Luis Eugenio Rivera Cervantes (UdeG)
Asesor de Tesis: Dr. Miguel Ángel Morón Ríos (INECOL)

Conforme al Reglamento General de Posgrado de la Universidad de Guadalajara, cuenta usted con 12 meses para presentar su trabajo de tesis y titularse una vez concluido el tiempo de duración del programa establecido en el dictamen de creación de la Maestría, por lo que la exhorto a que mantenga el mismo espíritu de compromiso que ha demostrado hasta hoy para que pueda culminar en tiempo y forma sus estudios en nuestro programa.

Sin más por el momento le envío un cordial saludo deseándole éxito en el desarrollo de su trabajo de investigación..

A T E N T A M E N T E
"PIENSA Y TRABAJA"
Autlán de Navarro, Jalisco, a 10 de febrero de 2012

CUCSUR
COORDINACIÓN
Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales

DR. OSCAR GILBERTO CÁRDENAS HERNÁNDEZ
COORDINADOR
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

C.C.P. Archivo

Avenida Independencia Nacional # 151, Autlán de Navarro, Jalisco; C.P. 48900, Tel. (317) 382-50-10 ext. 7157.
Fax: (317) 381-14-25. Correo electrónico: imecbio@cucsur.udg.mx Página web: http://www.cucsur.udg.mx

JUNTA ACADÉMICA DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES
DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL
CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
PRESENTE

Por este medio nos permitimos informar a ustedes que habiendo revisado el trabajo de Tesis de **MAESTRÍA** titulada "**Efecto de los incendios forestales sobre la composición de coleópteros necrófagos (Insecta: Scarabaeidae y Silphidae) en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México"**, que realizó la sustentante **Verónica Jiménez Gutiérrez** con número de código **210796229**, este Comité abajo firmante consideramos que el trabajo ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión y, en su caso, programación de fecha de examen de titulación respectivo.

Sin otro particular agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

Atentamente
Autlán de Navarro, Jalisco, 30 de agosto de 2013

_____
Dr. Oscar Gilberto Cárdenas Hernández
Director de la Tesis

_____
M. C. Luis Eugenio Rivera Cervantes
Co-Director

_____
Dr. Miguel Ángel Morón Ríos
Asesor

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
DIVISION DE DESARROLLO REGIONAL
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES-IMECBIO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

Oficio MIRN/046/2013

BIOL. VERÓNICA JIMÉNEZ GUTIÉRREZ
ESTUDIANTE DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
PRESENTE

Anteponiendo un cordial saludo, aprovecho este medio para informarle que de acuerdo con la autorización para la impresión de su Trabajo Recepcional, emitida por su Comité Académico con fecha del 30 de agosto de 2013 y dirigida a la Junta Académica de la Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales, este Cuerpo Colegiado **AUTORIZA** la impresión de su trabajo de tesis titulado:

"EFECTO DE LOS INCENDIOS FORESTALES SOBRE LA COMPOSICIÓN DE COLEÓPTEROS NECRÓFAGOS (INSECTA: SCARABAEIDAE Y SILPHIDAE) EN LA SIERRA DE MANANTLÁN, JALISCO, MÉXICO"

De acuerdo con lo establecido en el Artículo 78 del Reglamento General de Posgrado de la Universidad de Guadalajara, le informo que se ha designado como Jurado Evaluador de su Trabajo Recepcional a el M. C. Luis Eugenio Rivera Cervantes (Presidente), Dr. Miguel Ángel Morón Ríos (Secretario), Dra. Lucrecia Arellano Gámez (Vocal), Dr. Andrés Ramírez Ponce (Vocal) y Dr. Oscar Gilberto Cárdenas Hernández (Vocal).

Sin más por el momento le envío un cordial saludo deseándole éxito en la presentación y defensa de los resultados su trabajo de Tesis.

A T E N T A M E N T E
"Piensa y Trabaja"
Autlán de Navarro, Jalisco, a 3 de septiembre de 2013

CUCSUR
COORDINACIÓN
Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales

DR. OSCAR GILBERTO CÁRDENAS HERNÁNDEZ
PRESIDENTE DE LA JUNTA ACADÉMICA
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

C.c.p. Archivo

Avenida Independencia Nacional # 151, Autlán de Navarro, Jalisco; C.P. 48900, Tel. (317) 382-50-10 ext. 7157.
Fax: (317) 381-14-25. Correo electrónico: imecbio@cucsur.udg.mx Página web: http://www.cucsur.udg.mx

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Guadalajara y en especial al Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR) por darme la oportunidad de aprender un poco más en su casa de estudios y formar parte de mi formación académica y profesional.

A la Estación Científica “Las Joyas” donde fue realizado el muestreo de esta tesis bajo el Proyecto de “Monitoreo de coleópteros necrófagos de la Sierra de Manantlán”.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada, que me dio la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría en Manejo de Recursos Naturales, en el estado de Jalisco

De manera muy especial a mi Co-Director M.C. Luis Eugenio Rivera Cervantes por aceptarme como su alumna para realizar esta tesis bajo su dirección y el aporte invaluable para guiar mis ideas, además de la enorme confianza que deposito en mi trabajo, también le agradezco el haberme extendido la mano desde mi llegada a Autlán, así como a la M.C. Edith García Real. “Nunca voy a olvidar sus atenciones conmigo”.

Debo agradecer de manera sincera a mi Director de Tesis Dr. Oscar Cárdenas también por aceptarme como su alumna en la maestría y por su suntuosa dirección que fue muy importante sobre todo para ordenar el documento, quien con sus conocimientos, experiencia, paciencia y motivación ha logrado que termine esta tesis.

Agradezco enormemente la colaboración de la M.C. Sarahy Contreras en la parte del análisis de los parámetros ambientales en el programa R y el tiempo que me dedicó, así como la amistad que me fue brindando con el paso del tiempo.

Al Dr. Miguel Olvera y Dr. Ramón Cuevas por todo el tiempo que les robé para poder entender las ordenaciones en PC-ORD y que siempre tuvieron la disponibilidad para atenderme.

Al M.C. Arturo Solís, M.C. Luis Guzmán Dr. Ramón Cuevas y Coty por ayudarme en la identificación de mis ejemplares de los sitios de muestreo.

Al Dr. Miguel Ángel Morón como asesor y revisor de esta tesis, al Dr. Andrés Ramírez y la Dra. Lucrecia Arellano por la revisión exhaustiva y sus valiosos comentarios y observaciones.

También me gustaría agradecer a todos mis profesores de la maestría y a todos los investigadores del área de Fauna, porque todos han aportado un conocimiento nuevo en mi formación con sus observaciones durante mi estancia, para que fuera mejorando el trabajo.

Al Dr. Carlos Palomera por todo el ánimo y consejos que me daba para avanzar, además de su gran su sentido del humor, que todos los días me brindaba en el área de fauna.

A toda la gente buena que conocí en Jalisco que aunque la lista es grande, los llevo muy presentes en mi corazón.

A Gina, Coty, Jessy, Ixchel, Christian y Tere, por su amistad, compañía, paciencia, apoyo y cariño que me han brindado en los momentos difíciles, y por hacer que la estancia en Autlán sea como estar en casa, a pesar de estar lejos de mis seres queridos.

A Fany, Rubén, Hilario, Citlali y Ana Rosa por el apoyo para el muestreo de la flora en mis sitios de muestreo.

Tambíén agradezco la alegría de otros seres vivos, que de alguna manera también me dieron mucha compañía, y muchos momentos para admirar su comportamiento y belleza sobre todo en el último año de la maestría, Gary, Maggie, un trío de Búhos (*Glaucidum palmarium*) colibrí, golondrina (*Hirundo rustica*) y un gorrión.

DEDICATORIAS

Esta tesis está, en parte dedicada a mis padres por que han sabido formarme con buenos principios y valores, además de ser los pilares más importantes en mi vida, gracias por el gran apoyo y la paciencia que he recibido de su parte principalmente en estos últimos años.

A mis hermanos Alberto y Oscar por el inmenso cariño que siempre me han demostrado.

A mi familia en general, porque me han dado siempre la alegría y el ánimo para seguir adelante.

En otra parte está dedicada al M.C. Luis Eugenio Rivera Cervantes y a la M.C Edith García Real como resultado de su esfuerzo por mantener este proyecto, así como a los estudiantes que ayudaron durante los años de muestreo en campo de este trabajo, parte de su trabajo es un granito de arena en esta tesis.

Por último está dedicada al grupo de los insectos que es parte de las grandes maravillas de este planeta y en el cual he encontrado una especial admiración y atracción ante su belleza.

"El amor por todas las criaturas vivientes es el más noble atributo del hombre"

Charles Darwin

FORMA DE CITAR

Jiménez Gutiérrez, V. 2013. Efecto de los incendios forestales sobre la composición de coleópteros necrófagos (Insecta: Scarabaeidae y Silphidae) en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales. Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. Autlán de Navarro, Jalisco, México.

COMITÉ ACADÉMICO DEL ESTUDIANTE:

Director: Dr. Oscar Gilberto Cárdenas Hernández	Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Universidad de Guadalajara
Co-Director: M.C. Luis Eugenio Rivera Cervantes	Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Universidad de Guadalajara
Asesor: Dr. Miguel Angel Morón Ríos	Instituto Nacional de Ecología, CONACYT

EFECTO DE LOS INCENDIOS FORESTALES SOBRE LA COMPOSICIÓN DE COLEÓPTEROS NECRÓFAGOS (INSECTA: SCARABAEIDAE Y SILPHIDAE) EN LA SIERRA DE MANANTLÁN, JALISCO, MÉXICO

Verónica Jiménez Gutiérrez

RESUMEN

En México los incendios forestales son uno de los factores que más afectan la estructura y composición de bosques y selvas, ya que en general se relacionan con la pérdida de hábitat de muchas especies. En este trabajo se evalúa el efecto de los incendios forestales sobre la composición, riqueza y diversidad de especies de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en la Estación Científica Las Joyas, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Se obtuvieron datos provenientes de muestreos de colectas mensuales de ocho años (mayo de 2003 a diciembre de 2010), empleando necrotrampas permanentes (NTP-80) en seis sitios; tres con la existencia de incendios y tres no afectados y contiguos a los primeros. Se realizó un análisis de los parámetros ambientales que pueden influir en la presencia-ausencia de los coleópteros necrófagos de estas familias Se colectaron un total de 29,183 individuos, de los que 20,471 pertenecen a la familia Scarabaeidae (70%) y 8,712 a la familia Silphidae (30%). La familia Scarabaeidae estuvo representada por 8 géneros y 14 especies. La familia Silphidae estuvo representada por 3 géneros y 4 especies. La mayor abundancia se registró en las áreas no afectadas y la mayor riqueza de especies se encontró en sitios afectados. La presencia de incendios registró un incremento en la diversidad y un recambio en la composición de especies durante los últimos años del muestreo. Las especies más tolerantes y que estuvieron presentes en todos los sitios y durante todo el muestreo fueron *Nicrophorus mexicanus, N. olidus, Oniticellus rhinocerulus* y *Onthophagus chevrolati.* Las especies más abundantes en las áreas afectadas fueron *Onthophagus mariozuninoi*, *Sisyphus submonticolus, Geotrupes fisheri* y *Canthidium riverai*; las cuales podrían ser consideradas como especies resistentes a la perturbación, que podrían aumentar resiliencia en el ecosistema. En contraste, las especies encontradas sólo en áreas no afectadas fueron *Ceratotrupes bolivari, C. fronticornis, Onthophagus tarascus*, *Copris armatus* y *Oxelytrum discicolle*, las cuales podrían ser tratadas como especies no resistentes a los distubios. Los parámetros ambientales que registraron una mayor importancia sobre la composición de especies de estas dos familias fueron la precipitación, la temperatura máxima, la humedad relativa y el tiempo después del incendio.

EFFECT OF FOREST FIRES ON THE COMPOSITION OF NECROPHAGOUS BEETLES (INSECTA: SCARABAEIDAE AND SILPHIDAE) IN THE SIERRA MANANTLAN, JALISCO, MEXICO

Verónica Jiménez Gutiérrez

ABSTRACT

In Mexico forest fires are amongst the factors that affect the structure and composition of forests and are usually related to the loss of habitat for many species. In this paper we evaluate the effect of forest fires on the composition of necrophagous beetles of the Scarabaeidae and Silphidae families (Insecta: Coleoptera) in Las Joyas Research Station, Sierra of Manantlan Biosphere Reserve, Jalisco, Mexico. Data were obtained from a sample of eight years of monthly beetle collections using necrotraps (NTP-80) from May 2003 to December 2010 in six sites (three sites were affected by fires and three adjacent sites not affected by fires). We also made an analysis of the environmental parameters that may influence the presence or absence of beetles. We collected a total of 29,183 individuals, 20,471 belonged to the Scarabaeidae family (70%) and 8,712 to the Silphidae family (30%). The Scarabaeidae family was represented by 8 genera and 14 species and Silphidae was represented by 3 genera and 4 species. The highest abundance was registered in the unaffected areas and the highest species richness was found at the affected sites. The presence of fire caused an increase in the diversity of species in the affected sites and a turnover in species composition among the years of sampling. The more tolerant species that were present at all sites and all years of sampling were *Nicrophorus mexicanus*, *N. olidus*, *Oniticellus rhinocerulus* and *Onthophagus chevrolati*. The species better represented in the affected areas were *Onthophagus mariozuninoi*, *Sisyphus submonticolus*, *Geotrupes fisheri* and *Canthidium riverai*, which can be considered as disturbance resistant species and could help in the ecosystem resilience. Moreover, the species found only in unaffected areas were *Ceratotrupes bolivari*, *C. fronticornis, Onthophagus tarascus*, *Oxelytrum discicolle* and *Copris armatus*, which suggests that species do not resist ambiental perturbations. Important environmental parameters on the species composition of these two families were precipitation, maximum temperature, relative humidity and time after the fire.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS i
DEDICATORIAS iii
RESUMEN v
ABSTRACT vi
TABLA DE CONTENIDO vii
LISTA DE CUADROS ix
LISTA DE FIGURAS x
LISTA DE APÉNDICES xii
1. INTRODUCCIÓN 1
2. HIPÓTESIS 5
3. OBJETIVOS 6
3.1. Objetivo general. 6
3.2. Objetivos particulares. 6
4. MARCO DE REFERENCIA 7
4.1. Importancia de los estudios a largo plazo y los regímenes de disturbio. 7
4.2. La función natural del fuego. 11
4.3. Estado actual de la biodiversidad y su interacción con incendios en ecosistemas forestales. 14
4.4. Efectos benéficos de los coleópteros y otros artrópodos. 17
4.5. Efecto de los incendios forestales sobre los insectos. 21
5. MATERIALES Y MÉTODOS 23
5.1. Área de estudio. 23
5.2. Diseño experimental. 25
5.3. Descripción de los sitios de estudio. 26
5.4. Trabajo de campo. 29
5.5. Trabajo de laboratorio. 30
6. RESULTADOS 36
6.1. Análisis de la abundancia en tiempo y espacio de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 37
6.1.2 Patrón temporal de abundancia individual de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 38
6.1.3 Patrón espacial de abundancia individual de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 39

6.1.4 Abundancia específica de las familias Scarabaeidae y Silphidae en tiempo y espacio. 41
Sitios: SD20 (San Campús dentro de la estación), SF20 (San Campús fuera de la estación), BNQ (El Belloteadero área no quemada), B0 (El Belloteadero área quemada), PNQ (Piedra Bola área no quemada) y P0 (Piedra Bola área quemada). 43
6.1.5 Patrón estacional de abundancia de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 43
6.1.6 Abundancia estacional total de las especies necrófagas de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 46
6.1.7 Diferencia de abundancia específica entre sitios quemados y no quemados de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 47
6.2 Análisis de diversidad alfa. 50
6.3 Evaluación de parámetros físicos y ambientales. 54
6.3.1 Análisis de los parámetros ambientales sobre las especies para cada uno de los sitios. 55
6.4 Reconocimiento de especies tolerantes e intolerantes a los parámetros analizados. 61
6.5 Análisis de diversidad Beta. 63
6.5.1 Reemplazo en la composición de especies de las familias Scarabaeidae y Silphidae. 63
6.5.2 Diversidad beta total en los sitios a lo largo de todo el monitoreo. 64

7 DISCUSIÓN 66
7.1 Cambios de abundancia en las comunidades de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae durante ocho años de muestreo. 66
7.2 Estructura espacio-temporal de la comunidad de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae en sus diferentes componentes de diversidad alfa. 68
7.3 El componente Beta de la diversidad de coleópteros necrófagos de las especies Scarabaeidae y Silphidae. 69
7.4 Análisis de parámetros físicos y ambientales. 71

8 CONCLUSIONES 75

9 LITERATURA CITADA 78

10 APÉNDICES 90

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Especies registradas y número total de individuos colectados en los sitios de estudio en la ECLJ durante el periodo 2003-2010. 36

Cuadro 2. Número de individuos colectados en los sitios de muestreo, por especie y año, de las familias Scarabeidae y Silphidae. 42

Cuadro 3. Número de individuos por especie en los sitios de muestreo en la ECLJ. 43

Cuadro 4. Especies y número total de individuos capturados por mes a lo largo de todo el periodo de monitoreo (2003-2010). 47

Cuadro 5. Especies presentes y número de individuos colectados en el sitio El Belloteadero. .48

Cuadro 6. Especies presentes y número de individuos colectados en las áreas quemada y no quemada del sitio Piedra Bola. 49

Cuadro 7. Especies presentes y número de individuos colectados dentro y fuera de la ECLJ en el sitio de San Campús 50

Cuadro 8. Resultados de las correlaciones para cada una de las variables por sitio. 55

Cuadro 9. Tolerancia a cambios en parámetros de las especies colectadas de las familias Scarabaeidae y Silphidae durante el periodo de 2003-2010 y sus posibles tendencias poblacionales. 62

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Artrópodos involucrados en el proceso de descomposición de animales y plantas. Diplopoda (1 y 2), Isopoda (3), Collembola (4), larvas de Diptera (5), Coleoptera (6), Acari (7) (Fuente: Galante y Marcos-García, 1997). 18

Figura 2. Macho y hembra de *Nicrophorus* (Coleoptera: Silphidae) enterrando un cadáver de ratón; estos insectos están muy adaptados a los cadáveres de organismos pequeños (Fuente: Galante y Marcos-García 1997). 19

Figura 3. Ubicación geográfica de la Estación Científica Las Joyas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México. 24

Figura 4. Ubicación de los sitios de estudio en la Estación Científica Las Joyas. (1) El Belloteadero,(2) San Campús y (3) Piedra Bola. 26

Figura 5. Área en recuperacion del sitio Piedra Bola y renuevo de pino 28

Figura 6. Necrotrampa permanente NTP-80 modificada de Morón y Terrón (1984). 30

Figura 7. Separación del material colectado en las instalaciones de la colección entomológica del Departamento de Ecología y Recursos Naturales-IMECBIO. 31

Figura 8. Abundancia total para los sitios del monitoreo. 37

Figura 9. Abundancia total para las familias Scarabaeidae y Silphidae recolectados en el periodo 2003-2010 (los bigotes indican los valores límites superior e inferior y ○ los valores aislados). 38

Figura 10. Abundancia de las familias Scarabaeidae y Silphidae a lo largo de ocho años de monitoreo en la ECLJ. 39

Figura 11. Abundancia de las familias Scarabaeidae y Silphidae en cada uno de los sitios de monitoreo en la ECLJ. 40

Figura 12. Patrón de abundancia estacional de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae utilizando los valores totales mensuales de los ocho años de monitoreo. 44

Figura 13. Patrón de abundancia estacional de la familia Scarabaeidae utilizando los valores totales mensuales de los ocho años de monitoreo. 45

Figura 14. Patrón de abundancia estacional de la familia Silphidae utilizando los valores totales mensuales de los ocho años de monitoreo. 46

Figura 15. Valores de la riqueza de especies registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo. 51

Figura 16. Valores del índice Shannon-Wiener (H´) registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo. 52

Figura 17. Valores del índice de Equidad de Pielou (J´) registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo. 53

Figura 18. Valores del índice de Dominancia de Simpson (D) registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo. 54

Figura 19. Mapa de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies encontradas de coleópteros necrófagos en el sitio de San Campús. 57

Figura 20. Mapa de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies encontradas de coleópteros necrófagos en el sitio de El Belloteadero. 59

Figura 21. Mapa de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies encontradas de coleópteros necrófagos en el sitio de Piedra Bola. 61

Figura 22. Mapa de ordenación Bray & Curtis de las especies encontradas durante todo el monitoreo (2003-2010) de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae en la ECLJ. 64

Figura 23. Índice Magurran cuantitativo en espacio-tiempo. 65

LISTA DE APÉNDICES

Apéndice 1. Datos de precipitación promedio mensual en la ECLJ durante el periodo 1990-2010. 90

Apéndice 2. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Scarabaeidae por año para el sitio de San Campús. 90

Apéndice 3. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae por año para el sitio de San Campús. 91

Apéndice 4. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Scarabaeidae por año para el sitio de Belloteadero. 91

Apéndice 5. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae por año para el sitio de Belloteadero. 92

Apéndice 6. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Scarabaeidae por año para el sitio de Piedra Bola. 92

Apéndice 7. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae por año para el sitio de Piedra Bola. 93

Apéndice 8. Valores obtenidos de R^2 para las especies presentes del sitio de San Campús en los análisis de ordenación en PC-ORD y En las regresiones se incluye la R^2 y el modelo resultante. 93

Apéndice 9. Valores obtenidos de R^2 para las especies presentes del sitio El Belloteadero en los análisis de ordenación en PC-ORD y En las regresiones se incluye la R^2 y el modelo resultante. 94

Apéndice 10. Valores obtenidos de R^2 para las especies presentes del sitio Piedra Bola en los análisis de ordenación en PC-ORD y En las regresiones se incluye la R^2 y el modelo resultante. 94

1. INTRODUCCIÓN

Existen diferentes escalas temporales a las que ocurren los fenómenos ecológicos (Levin 2000), pero una gran proporción de los estudios realizados han sido a corto plazo (Tilman 1989), lo que constituye un reto formidable para extrapolar o relacionar estos estudios con fenómenos a mayores extensiones de tiempo (Likens 1998). Además, los estudios de corta duración capturan sólo una porción de la variabilidad y se corre el riesgo de alcanzar conclusiones incorrectas acerca del comportamiento de los sistemas ecológicos (Wiens 1997; Likens 1998; Symnstad *et al*. 2003). En este sentido, una perspectiva temporal es crítica y sólo puede ser obtenida mediante un monitoreo sistemático sobre periodos de tiempo largos. Estos monitoreos proveen de información vital para el desarrollo de estrategias efectivas para la conservación de la biodiversidad (Conrad *et al*. 2003).

Algunas de las interacciones en los sistemas terrestres ocurridas entre las actividades humanas y el medio ambiente han resultado en diferentes procesos de perturbación, fragmentación y degradación de hábitats que potencialmente han afectado a la biodiversidad del planeta. Actualmente esta interacción negativa se ha venido incrementado de manera tal que los sistemas están perdiendo su capacidad de regeneración a causa de una pérdida de procesos, que contribuyen en problemas globales tales como el cambio climático.

Los incendios forestales son un fenómeno natural que aparece en el registro geológico poco después de la aparición de las plantas terrestres (Bowman *et al*. 2009). Influyen en los procesos globales de los ecosistemas, incluida la distribución y estructura de la vegetación, el ciclo del carbono y el clima. En México, los incendios forestales son uno de los factores que más afectan en la estructura y composición de bosques y selvas, y en general se relacionan con la pérdida de hábitat de muchas especies; sin embargo, son escasos los estudios que evalúan el efecto de los incendios forestales sobre la fauna silvestre en México. Estos estudios son muy importantes debido a que la dinámica de los ambientes heterogéneos como los bosques ha sido, hasta hace poco, ignorada por la ciencias ecológicas (Risser *et al*. 1984 en Rivera-Cervantes y García-Real 1998). Conocer este efecto en el funcionamiento de los ecosistemas es importante para un manejo racional y lograr una conservación óptima de los recursos naturales (Jardel, 1991). Como consecuencia para enfrentar el deterioro ambiental a nivel global, se encuentra el empleo de estrategias de manejo para proteger, mantener y restaurar las funciones ecosistémicas esenciales, conociendo cada uno de sus componentes y cómo están conformados los ecosistemas.

Los insectos son componentes importantes de los ecosistemas y juegan un papel fundamental en los procesos ecosistémicos, incluyendo la polinización, la descomposición y una serie de interacciones como el parasitismo, la depredación, la competencia, y la simbiosis, que dan como resultado servir como alimento para vertebrados y permiten la regulación del tamaño de las poblaciones de algunas otras especies vegetales o animales.

De esta manera, los insectos desempeñan un papel importante en el funcionamiento del ecosistema forestal, ya que pueden acelerar o retrasar las sucesiones ecológicas y su evolución. El entendimiento del cambio en la composición de especies y la estructura de los bosques a través de la sucesión es fundamental como base para el diseño de prácticas sustentables de silvicultura (el manejo científico de los bosques para la producción continua de bienes y servicios) y para la conservación de la diversidad biológica (Jardel y Sánchez 1989).

Varios estudios sobre ecosistemas han prestado una atención preferente a los procesos de descomposición de los restos de origen vegetal, dada la importancia que el proceso de humificación tiene en la configuración de las capas del suelo y en el aporte de nutrientes al mismo. Por el contrario, el proceso de descomposición de los productos de origen animal (cadáveres y excrementos) es menos conocido y ha sido poco estudiado en muchos ecosistemas; estos medios abundantes en materia orgánica presentan no sólo una rica fuente de energía, sino un hábitat muy particular que es explotado por una entomofauna muy especializada, la cual obtiene su alimento en estos restos orgánicos (Galante y Marcos-García, 1997). Es el caso de los coleópteros coprófagos y necrófagos, cuya acción es complementaria a la de otros organismos como los microorganismos.

La descomposición animal es un proceso esencial para cualquier ecosistema, el cual requiere de la entrada de energía y contribuye en el reciclado de la materia orgánica, mientras otros factores abióticos se encargan de su movilización en el suelo, permitiendo una serie de ciclos importantes, entre ellos el ciclo de nutrientes. Los nutrientes entonces, serán accesibles para las plantas, los insectos y otros organismos del suelo como protozoos, bacterias y hongos. Todos ellos juegan un papel esencial en los ecosistemas contribuyendo en su dinámica y su permanencia.

Muchas especies de coleópteros necrófagos aceleran la conversión de la carroña y la materia en descomposición de plantas y animales a humus, aumentando la fertilidad del suelo (Morón y Terrón 1984). Se conocen diferentes familias de coleópteros asociadas a

cadáveres, pero destacan por su biomasa las especies de las familias Silphidae y Scarabaeidae (Gennard 2007).

El estudio de este grupo resulta atractivo desde el punto de vista de la conservación, ya que estudios recientes han demostrado que el grupo Scarabaeidae es sensible a las perturbaciones de los ecosistemas, principalmente en los paisajes tropicales. Se ha observado que en una misma área geográfica, la composición taxonómica del grupo Scarabaeidae es distinta entre sitios donde ha ocurrido una perturbación, de esta manera su estructura interna y su organización son también diferentes y crean su propia estructura ecológica. Estas diferencias hacen del grupo un excelente modelo para medir las consecuencias del cambio o la transformación parcial de los ecosistemas forestales sobre la biodiversidad (Halffter *et.al* 1992).

Los coleópteros de las familias Silphidae y Scarabaeidae son importantes dentro de la macro-fauna, teniendo importancia en la destrucción y enterramiento de la materia animal de vertebrados pequeños, por lo que es importante evaluar las diferencias en su diversidad y estructura de los ensambles como resultado de los disturbios en los ecosistemas. Además, en las últimas décadas la pérdida de la biodiversidad ha sido un tema de interés ambiental, ya que muchas poblaciones y especies han desaparecido sin que se hayan podido evaluar sus pérdidas en el funcionamiento de los sistemas biológicos.

Los ecosistemas funcionan a escalas temporales y espaciales diferentes, por lo cual resultan de gran importancia las investigaciones a diferentes escalas espaciotemporales para monitorear sus variaciones, con la finalidad de ir reduciendo la incertidumbre en su conocimiento y en el momento de tomar una decisión de intervención o manejo, ésta sea planificada y adaptable a los cambios ecológicos y socioeconómicos.

La información obtenida a diferentes escalas de estudio es crítica y ayuda a conocer mejor el sistema de interés, así como también debe tenerse en cuenta la presencia de las perturbaciones naturales como parte inherente de los ecosistemas que dependen de patrones espacio-temporales (es decir de regímenes) que van a definir el paisaje, por lo que es de suma importancia entender su ecología.

La composición de la vegetación dentro de un bosque cambia con el paso del tiempo (es a lo que llamamos sucesión ecológica); estos cambios observados en una comunidad ecológica en muchos casos se dan a raíz de una perturbación, causando un espacio relativamente

grande. En muchos estudios se encuentra la descripción de la secuencia de las especies y en otros, características tales como la biomasa, la productividad, entre otros; en este trabajo se analiza el cambio en la composición de especies de coleópteros necrófagos en el tiempo (diversidad beta temporal). La evaluación de tal efecto en el bosque de pino depende del entendimiento de la diversidad de especies y la organización de las comunidades, la cual puede ser explicada por la dinámica de sus poblaciones.

Por todo lo anterior, es necesario realizar estudios de especies particulares que nos permitan inferir la respuesta de la biodiversidad frente a los factores que intervienen en su actividad a lo largo del tiempo. La integración de respuestas de diferentes grupos como componentes del ecosistema nos proporciona mejor conocimiento para entender el sistema de estudio.

La relevancia de este trabajo es que en la actualidad se conocen pocos estudios que traten sobre el impacto de los incendios forestales en los ensambles de coleópteros a largo plazo, sobre la dinámica temporal y cambios de diversidad de coleópteros necrófagos, además de que en los últimos años ha existido una pérdida de la diversidad biológica a nivel global y por ende se desconoce el impacto de esas pérdidas en el funcionamiento de los sistemas biológicos, los insectos en general se encuentran insertos en papeles ecológicos claves dentro de los ecosistemas. La actividad de los coleópteros necrófagos representa una modificación de las propiedades físicas y químicas del suelo promoviendo un suelo poroso e incrementando un mejor desarrollo de las raíces de las plantas, además el hábito de transportar materia orgánica al nido puede generar islas de fertilidad para algunas plantas gracias al aporte de nitrógeno y potasio y en última instancia forman parte de los organismos encargados de limpiar al sistema cumpliendo con una de las funciones ecológicas más importantes. De esta manera, se analiza el efecto de los incendios forestales, con una severidad moderada a alta, sobre la variabilidad temporal y espacial de la diversidad de Scarabaeidae y Silphidae en áreas perturbadas y no perturbadas Esta información contribuirá con el conocimiento del impacto de una de las perturbaciones provocadas por el hombre, como lo es el fuego, sobre la biodiversidad a escala local y regional de este grupo de insectos y se espera pueda ser aplicada, en un futuro, en aspectos de manejo y restauración de la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México.

2. HIPÓTESIS

a) Los incendios en bosques de pino de la ECLJ promueven un incremento en la abundancia de especies de coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae.
b) Existe una similitud en los patrones de riqueza y composición de especies de ambas familias entre áreas afectadas por incendios forestales antiguos y recientes.
c) La composición taxonómica y diversidad temporal de la familia Scarabaeidae de los sitios afectados por incendios será muy diferente al de las áreas no afectadas.
d) Existirán diferentes parámetros físicos y ambientales que influyen en la presencia y abundancia de especies de Silphidae y Scarabaeidae, independientemente del parámetro incendio en las áreas no afectadas.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general.

Evaluar el impacto de los incendios forestales sobre la riqueza, abundancia y composición de especies de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae, asociados a bosque de pino de la ECLJ.

3.2. Objetivos particulares.

1. Analizar la composición y abundancia de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae en áreas de bosque de pino afectadas por un incendio forestal y en áreas contiguas no afectadas.

2. Comparar la abundancia estacional de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae entre los diferentes sitios de estudio.

3. Determinar la riqueza de especies y el grado de cambio o reemplazo espacial y temporal en la composición de especies de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae.

4. Realizar un análisis preliminar de los parámetros físicos y ambientales que determinan la presencia-ausencia de las especies de coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae en áreas afectadas y no afectadas por incendios en bosque de pino.

5. Reconocer especies tolerantes y no tolerantes a la perturbación.

4. MARCO DE REFERENCIA

4.1. Importancia de los estudios a largo plazo y los regímenes de disturbio.

Desde la introducción del término “Ecología” por Ernst Haeckel en 1866, el principal interés de esta ciencia era comprender las interacciones locales y a corto plazo (menos de tres años) entre los organismos y su entorno biótico y abiótico, cuyos resultados no pueden ser extrapolados a periodos más amplios ni a otro sistema diferente debido a la falta de conocimiento sobre su dinámica. En este sentido, en las escalas que se usaban resultaba difícil captar eventos ecológicos raros o poco frecuentes, así como sus consecuencias en el comportamiento del sistema de interés (Wiens, 1997; Likens, 1998; Symstad *et al*. 2003).

La necesidad de estudios ecológicos a largo plazo fue propuesta ya desde los años sesenta por Likens (1983), seguido por los trabajos de Franklin (1989) y Risser (1991), quienes han orientado la información hacia la comprensión de fenómenos eventuales o raros en procesos complejos. Actualmente estos trabajos han producido resultados científicos derivando en actividades y programas importantes en Estados Unidos (US LTER) y en otras partes del mundo que demuestran la gran importancia de las investigaciones a largo plazo (por ejemplo Greenland *et al.* 2003; Hobbie *et al.* 2003; Symstad *et al*. 2003; Turner *et al.* 2003; Müller *et al*. 2010). Desgraciadamente, a pesar del amplio reconocimiento de su utilidad, los estudios ecológicos de largo plazo son aún insuficientes en la ecología moderna, debido a una falta de visión de largo plazo en la investigación ecológica y se relacionan con las dificultades económicas y logísticas para su realización, y con las políticas de investigación científica vigentes (Strayer *et al*. 1986; Armesto 1990).

En primera instancia, los fenómenos que caracterizan a los sistemas ecológicos (poblaciones, comunidades, ecosistemas) son de naturaleza histórica, es decir en gran medida los patrones y los cambios observados en un tiempo determinado están restringidos por estados previos del sistema. Para evaluar en forma inequívoca si un determinado cambio en un sistema ecológico es el producto de una causa postulada (ejemplo, factor ambiental, impacto humano, etc.), es preciso tener un conocimiento lo más completo posible de la historia de cambios precedentes del sistema.

Las variaciones diurnas, mensuales, anuales, y estacionales del clima afectan a todos los sistemas naturales. La falta de reconocimiento de esta fuente de variabilidad limita la utilidad de muchos estudios ecológicos realizados durante un período no superior a un ciclo anual.

En ocasiones las fluctuaciones climáticas importantes como las sequías, las tormentas, tienen efectos significativos y prolongados sobre la estructura de las comunidades y ecosistemas (Pickett y White 1985).

La ecología moderna reconoce que los fenómenos o patrones observados a una determinada escala espacial y temporal (ejemplo, cambios en la abundancia de una especie) son consecuencia de la integración de procesos que ocurren en diferentes escalas espaciales y temporales, por ejemplo, los cambios climáticos ó régimenes de perturbaciones, el ataque de herbívoros, etc. Las tendencias a largo plazo de algunos procesos ecológicos sólo son detectables a través de mediciones sistemáticas por períodos prolongados (Likens 1991).

La interpretación correcta de los resultados de observaciones o experimentos de campo generalmente requiere integrar datos de varios ciclos anuales. Los estudios de corto plazo pueden muchas veces conducir a conclusiones erradas (Tilman 1989), debido a la existencia de cambios de corta duración, o respuestas retardadas que sólo son detectables después de una observación prolongada del sistema.

Los efectos de impactos antrópicos como la contaminación industrial sobre sistemas ecológicos no pueden ser claramente separados de otros efectos como las fluctuaciones climáticas, sin una línea base de datos sobre el comportamiento del sistema, colectados por un período prolongado (Magnuson 1990).

Nuestra capacidad para predecir y enfrentar con éxito los cambios climáticos y ambientales futuros, ya sea por fluctuaciones naturales o a su interacción con efectos antrópicos, depende de la profundidad de nuestro conocimiento del estado actual de los sistemas ecológicos y su variabilidad temporal y espacial (Arroyo *et al*. 1993). Este conocimiento será más completo en la medida que un sistema pueda ser estudiado por un período suficiente como para comprender su dinámica.

La investigación ecológica ha demostrado que los ecosistemas son dinámicos y que las perturbaciones son parte de los procesos naturales y el motor de la sucesión (White 1979, Pickett y White 1985). Existe una diferencia entre perturbación y disturbio propuesta por Pickett y White (1985) quienes mencionan que una perturbación es “un cambio explícitamente definido de un estado, conducta o trayectoria” de un sistema ecológico. Un disturbio es “el evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura del

ecosistema, la comunidad o la población y cambia los recursos, disponibilidad de substrato o el ambiente físico".

El término perturbación es utilizado más frecuentemente como equivalente del inglés "*disturbance"*. En este trabajo se utiliza el término perturbación en el sentido en que lo plantean White y Pickett (1985) y el "factor" o "evento de perturbación" como sinónimo de disturbio, sería en este caso el incendio forestal.

Los incendios representan desde el punto de vista ecológico una perturbación, es decir, una pérdida de individuos o biomasa que se produce de forma súbita o episódica. Un componente importante de las perturbaciones es la liberación de recursos. Entre ellos, el más evidente es la liberación del espacio físico. De esta forma, se modifican los patrones espaciales y temporales de composición de especies (presencia o ausencia, abundancia, riqueza), estructura (distribución espacial, tanto vertical como horizontal, diversidad y equitabilidad, redes tróficas, estructura de edades y tamaños de las poblaciones), así como la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas (tasas de flujo de energía y reciclaje de nutrientes, interacciones de las especies, sucesión, etc.) (Bormann y Likens 1979, Pickett y White 1985). Todo lo anterior conlleva a establecer nuevas relaciones entre los organismos que sobreviven o que acceden al área perturbada.

Los incendios forestales pueden ser caracterizados por su magnitud (tamaño ó superficie afectada), por su intensidad (como la energía liberada por unidad de tiempo y área), severidad por el grado de afectación de la perturbación en los organismos o en las propiedades del sistema, (como, el porcentaje de árboles muertos por el fuego); por su frecuencia, que es medida (como el número de perturbaciones que se producen en un área concreta a lo largo de un período de tiempo determinado), por su tasa de retorno (medida como el tiempo necesario para que un área vuelva a ser afectada por la misma perturbación); y por su estacionalidad o época del año en que se producen. A este conjunto de atributos se le denomina régimen de perturbación (Pickett y White 1985, Valladares 2004).

Por esta razón, las perturbaciones no pueden tratarse como un fenómeno aislado, ya que después de la perturbación ocurre un proceso de recuperación del ecosistema que consiste en el retorno más o menos rápido a un sistema similar previo a la perturbación. Alternativamente, puede aparecer una comunidad diferente que, a través de un proceso

sucesional, puede confluir con el tiempo en una comunidad como la existente antes de la perturbación (ciclo adaptativo).

El ciclo adaptativo es una herramienta analítica que permite entender que los sistemas ecológicos no son estáticos, y tienden a moverse a través de cuatro fases: una fase de crecimiento rápido (inicio de la sucesión por ejemplo) que pasa a una fase en la que la conservación de los recursos disponibles se acumula (almacenamiento de energía), luego sigue una fase de liberación (o destrucción) que se mueve rápidamente a una fase de reorganización, y de ahí de nuevo pasa a otra fase de crecimiento (Carpenter *et al* 2001). Las fases de crecimiento y conservación constituyen un periodo de desarrollo relativamente largo, mientras que las fases de liberación y reorganización constituyen un periodo rápido y caótico (Resilience Alliance 2007).

De esta manera, podemos hablar de un concepto de régimen de perturbaciones que se refiere a la caracterización de las perturbaciones que afectan a un espacio determinado a lo largo del tiempo (Valladares 2004).

Todos los ecosistemas se han considerado entidades dinámicas de forma no lineal, que pueden presentar diferentes estados transitorios o estables (Holling *et al.* 1995), aunque muchos de los cambios que ocurren en los ecosistemas por causas antropogénicas pueden ser irreversibles o persistentes por períodos prolongados (Foster *et al.* 1990). Algunos de estos cambios pueden percibirse como positivos, ya que pueden favorecer a especies utilizadas como recursos o crear condiciones favorables para los seres humanos. Sin embargo, en muchos casos los cambios inducidos por causas humanas directas o indirectas pueden afectar la calidad ambiental así como las opciones futuras de manejo.

Desde la perspectiva del manejo de los recursos naturales, considerando integralmente los aspectos de producción, conservación y restauración, es importante entender la respuesta de los ecosistemas a las perturbaciones, así como detectar el cambio en el estado de los sistemas ecológicos. Dado que se trata de procesos que ocurren a escalas temporales y espaciales extensas, el enfoque de investigación ecológica de largo plazo y de observación continua (monitoreo) es esencial (Foster *et al*. 1990, Franklin *et al*. 1990).

En este sentido, se requieren estudios ecológicos para entender la complejidad del ecosistema y desarrollar modelos dinámicos que permitan explorar medidas apropiadas para controlar su comportamiento. Los estudios a largo plazo forman una estrategia para cumplir

con este propósito, y de manera integral sus principales objetivos son conocer y poder explicar las variaciones ocurridas por eventos poco comunes, mejorar y generar conocimientos y/o datos para el desarrollo y la evaluación de las nuevas generaciones de los ecosistemas para mejorar su gestión (Müller *et al*. 2010, Jardel *et al*. 2011).

La mayoría de los estudios realizados sobre diversidad de insectos son de corto plazo y básicamente documentan el efecto de la estacionalidad sobre sus patrones temporales de diversidad (Janzen y Schoener 1968, Janzen 1983, Palacios-Vargas *et al*. 1998, Noguera *et al.* 2002, Toledo *et al.* 2002, Zaragoza *et al*. 2003).

Por otra parte, se han realizado estudios sobre la diversidad de insectos a largo plazo generalmente en regiones templadas, bosques tropicales húmedos o subhúmedos y han mostrado que temporalmente las poblaciones de insectos varían grandemente y que esta variación es mayor en especies poco comunes (ver Wolda 1983). Además, también hay evidencia que demuestra que una mayor estabilidad climática produce una mayor estabilidad de las poblaciones de insectos (Wolda 1978) y que los cambios en el clima afectan los niveles de abundancia de algunos grupos de insectos (Szentkiralyi *et al*. 2007, Jiménez-Gutiérrez 2009).

Finalmente, existen algunos estudios con escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae) que documentan los cambios a largo plazo, en la diversidad temporal de sus especies, relacionados con cambios climáticos y de vegetación (Howden y Howden 2001) pérdida de hábitat (Escobar *et al*. 2008) y fragmentación (Quintero y Roslin 2005, Halffter *et al*. 2007, Quintero y Halffter 2009), pero en ninguno de ellos se analizan los cambios a largo plazo como consecuencia de regímenes de perturbación.

4.2. La función natural del fuego.

El papel de las perturbaciones en los ecosistemas, como factor determinante de su estructura, composición de especies y funcionamiento, se ha convertido en los últimos años en un objeto de estudio importante, dada su relevancia tanto para el entendimiento de los procesos ecológicos como para la conservación biológica, el manejo forestal y la restauración ecológica (Pickett y White 1985, Foster *et al.* 1996, Turner *et al.* 1997).

Los incendios forestales como agentes de perturbación pueden estar determinados por un régimen que puede ser de origen natural, o bien pueden estar relacionados con regímenes de manejo resultantes de las actividades humanas como el roza, tumba y quema o las quemas accidentales; sin embargo, en los últimos años se ha evaluado que estos regímenes han estado en constante modificación en sus atributos en espacio-tiempo (Jardel *et al.* 2006).

En la Sierra de Manantán y en base a estudios realizados acerca de los tipos de vegetación y observaciones realizadas se plantea un régimen potencial de incendios en el área en condiciones naturales, es decir en ausencia de incendios antropogénicos. Obteniendo cuatro tipos de regímenes de fuego:

1) Incendios muy raros con frecuencia muy baja, superficiales y de baja intensidad, asociados con condiciones de sequía extrema, a veces combinados, con otras perturbaciones anteriores como ciclones que aumentan la carga de combustibles por la mortalidad de árboles. Caracteristico de zonas húmedas como (bosque tropical subcaducifolio y bosque mesófilo de montaña) estos incendios ocasionan severos daños en las especies árboreas ya que son poco resistentes al fuego. (Jardel *et al.* 2006).
2) Incendios poco frecuentes en bosques húmedos de coníferas y Oyamel (*Abies*) (superficiales o de copa, severos que provocan el reemplazo de rodales, localizados en los sitios más fríos y húmedos del área (Jardel *et al.* 2006).
3) Incendios frecuentes generalmente superficiales de baja severidad (consumo de vegetación del sotobosque, muerte de árboles individuales y formación de pequeños parches, característico de bosques de pino y encino (Jardel *et al.* 2006).
4) Incendios poco frecuentes de baja severidad corresponde a bosques que se desarrollan en condiciones más secas como el bosque tropical caducifolio donde hay poca acumulación de combustibles y la temporada de sequía e incendios coincide con la época en que las plantas son menos susceptibles al daño. En estos el fuego es poco probable, y se asocia con desmontes agrícolas, alteraciones por tala o la introducción de pastos (Jardel *et al.* 2006).

Los incendios frecuentes pueden ser benéficos para algunas especies retardando la invasión a estos rodales de especies de etapas sucesionales posteriores e impidiendo el desarrollo de

un subnivel denso de las especies de latifoliadas. Asimismo, tienen como paralelo efectos benéficos sobre el hábitat de muchas especies de animales silvestres. En climas secos y fríos los residuos de madera y la hojarasca tienden a acumularse de manera más rápida que el ritmo en que pueden descomponerse, por lo que la presencia de incendios superficiales ligeros y ocasionales puede reducir esta acumulación de combustible que podría desencadenar en incendios catastróficos.

El fuego ha sido usado desde la antigüedad para el control de plagas en la agricultura, en cultivos y en los bordes de campos de pastoreo. Sin embargo, los estudios sobre el efecto de los incendios forestales en insectos están limitados a unos grupos y documentan un incremento de la abundancia de estos organismos después del fuego, relacionándolo con la inmediata recolonización de herbáceas, saltamontes e insectos "hoja" en praderas y pastizales (Hurst 1970 en Siemann *et al.*1997). En otro trabajo (Gillon 1971 en Siemann *et al.* 1997) realizado en bosque quemado de *Pinus banksiana* Lambert 1803, Pinaceae en Minnesota, Estados Unidos de Norteamerica (Kral 1993), se encontró que el incremento de los saltamontes fue posiblemente causado por la recolonización de herbáceas de las áreas no quemadas adyacentes o bien por la supervivencia de los parches de tierra que no fue afectada durante el incendio. En un trabajo sobre hormigas (Rice 1932 en Siemann *et al.*1997) se reporta que estos organismos son menos afectados por los incendios debido a sus adaptaciones al calor en condiciones xéricas y a su organización social, lo que les permite sobrevivir y recolonizar las áreas quemadas. En bosques de pino en New Jersey, Estados Unidos de Norteamerica, se reporta que las poblaciones de hormigas se redujeron a una tercera parte y dos géneros fueron más numerosos en el área quemada, asociándolo a una provisión acumulada de semillas en la zona (Tester y Marshall 1961 en Ahlgren, 1974). En pastizales de Mississipi, Estados Unidos de Norteamerica, se encontró un incremento en la abundancia de una especie de hormiga del género *Solenopis* en suelos quemados (Hurst 1970 en Siemann *et al.* 1997). En cambio, para el caso de termitas se ha reportado que existe una reducción en las poblaciones en áreas de pino después de un incendio (Heyward y Tissot 1936 en Ahlgren, 1974).

Para el caso de coleópteros, chinches y pulgones, muchos géneros disminuyen temporalmente su abundancia al mínimo en áreas de bosque quemado. Sin embargo, existen otras especies de Elatéridos (Coleópteros) que en estado larval se les encuentra sólo en áreas quemadas (Hurts 1970 en Siemann *et al.* 1997).

En los diferentes resultados de estos estudios es importante resaltar las diferencias en el método de muestreo, el hábitat, la intensidad del fuego y el tiempo de estudio. En general la intensidad del fuego en los incendios es alta en los bosques por la gran cantidad de combustible presente. Sin embargo, las reducciones en las poblaciones de insectos no se han visto directamente afectadas por el fuego. Por otra parte, la transición a condiciones xéricas es frecuentemente mencionada, así como las grandes fluctuaciones de temperatura (Ahlgren 1974).

4.3. Estado actual de la biodiversidad y su interacción con incendios en ecosistemas forestales.

La diversidad biológica, considerada como la variedad de la vida con tres niveles jerárquicos de organización biológica comprendre a) la variabilidad genética, b) la variedad de ecosistemas y c) la variedad de especies, entendiendo por esta última el número de especies diferentes en un área determinada presentes, resulta ser un factor fundamental para determinar la composición y estructura en que están organizados los componentes de los ecosistemas (Heywood 1995). También varía con relación al tipo de ecosistema y factores como la productividad primaria, estructura de la vegetación y estacionalidad (Whittaker 1975; Bisbby 1996).

En las últimas décadas la pérdida de la diversidad biológica se ha convertido en uno de los grandes problemas ambientales globales (Ehrlich y Ehrlich 1981). Miles de especies y poblaciones se han extinguido sin que se haya podido evaluar los impactos negativos que genera su ausencia en el funcionamiento de los sistemas ecológicos. Esto a pesar de que existen evidencias sólidas de que el número de especies tiene una influencia profunda en los procesos de los ecosistemas (Bisbby 1996).

Las condiciones y procesos que caracterizan a los ecosistemas naturales son esenciales para el ser humano, ya que proporcionan una serie de servicios ambientales de los que depende la sociedad (Daily 1997). Las especies que constituyen un ecosistema y su diversidad de respuesta a los disturbios, le confieren un “seguro” contra los cambios que pueda experimentar en el futuro. De ahí que los sistemas que pueden conservar o mantener su biodiversidad también suelen tener una mayor resiliencia y mantener los flujos biogeogeoquímicos y de nutrientes para la provisión de servicios ecosistémicos y

potencialmente pueden ser menos vulnerables a crisis ambientales y sociales (Martín-López *et al*. 2007).

La calidad de estos servicios ambientales depende en gran medida de las condiciones en las que se encuentren los sistemas naturales. En este sentido es extremadamente relevante evaluar la relación entre la diversidad biológica y el funcionamiento de los ecosistemas (Daily 1997), sin embargo, el problema fundamental para determinar tales relaciones es la falta de información acerca de la variabilidad temporal y espacial en la diversidad biológica de los sistemas naturales y perturbados.

Para el caso de México los incendios forestales son un fenómeno ampliamente distribuido en los ecosistemas, principalmente en áreas naturales protegidas, tales como parques nacionales, reservas de la biosfera entre otros (Jardel *et al*. 2003; Rodríguez y Fulé, 2003).

La Sierra de Manantlán es un área protegida desde 1987 que se localiza en el occidente de México y que presenta una alta incidencia de incendios forestales, incentivando el desarrollo de un programa de manejo del fuego (Jardel 1992; INE 2000). Una caracterización general de la incidencia de incendios forestales en la Sierra de Manantlán (Rubio 2007, Jardel 2008) en bosques de pino-encino con métodos dendrocronológicos, indican que en rodales individuales el intervalo medio entre incendios es de 5 a 14 años, y que en las zonas dentro del área núcleo Manantlán-Las Joyas ha mostrado una disminución en el número y superficie de los incendios, debido a la construcción en los últimos años de sistemas de brechas cortafuego, control de combustibles forestales y presencia de brigadas para el combate de incendios durante la temporada de riesgo (Jardel 1991; Enríquez 1998; Balcázar 2011).

En 1987 se realizó en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) un estudio sobre la regeneración natural de un área quemada en el año 1983 por incendios de reemplazo de rodal, con severidad moderada a alta causando la mortalidad de árboles (Anaya 1989). En 2007 se llevaron a cabo nuevamente mediciones en el área afectada y se adicionaron otras áreas afectadas en el año 2003 con las mismas características que las primeras. Se determinaron, asimismo, los cambios ocurridos durante los últimos 24 años en la estructura y composición de bosques de pino-encino del área afectada por el incendio de 1983 y mostraron una alta capacidad de regeneración natural en los bosques de pino-encino (Llamas-Casillas 2009).

Por otra parte, la ECLJ ha sido un sitio dedicado a la investigación ecológica a largo plazo en la parte centro-oeste de la ahora Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Santana *et al*. 2004). Durante las últimas dos décadas se han puesto en práctica medidas de manejo de fuego para favorecer la restauración del Bosque Mesófilo de Montaña y la recuperación de áreas de bosque de pino quemadas severamente en las décadas de los setentas y ochentas (Jardel 2008), con la finalidad de mantener el mosaico de hábitat necesario para conservar la diversidad de especies de plantas y animales (Jardel *et al*. 2006).

Estudios realizados en la ECLJ sobre el efecto del fuego en la avifauna, como el realizado por Contreras y Santana (1995), registran una mayor riqueza de especies en un área de regeneración de bosque de pino-encino afectada por un incendio de reemplazo de rodal que en un bosque de pino-encino no quemado, pero menor que en un rodal de bosque mesófilo de montaña cercano. Otro trabajo realizado por Contreras *et al*. (2006) con 14 años de registros sistemáticos, muestra la variedad de respuestas de las aves a la modificación del hábitat por el fuego, ya que entre especies de un mismo gremio trófico existen diferencias en su abundancia, como es el caso de los colibríes *Selasphorus rufus* (Gmelin 1788) y *Lampornis amethystinus* (Swainson, 1987); el primero es abundante en claros abiertos por el fuego, pero su abundancia va disminuyendo conforme avanza la sucesión en ese sitio, mientras que para la segunda especie ocurre lo contrario, prefiere lugares no dañados y es más abundante conforme éste madura.

Respecto a pequeños roedores, Vargas (2007) evaluó el efecto de una quema preescrita sobre una comunidad de estos organismos en relación con los cambios en la vegetación y los combustibles del piso del bosque. En el trabajo se muestrearon dos áreas; no quemada y quemada, ésta antes de la quema, inmediatamente después de la quema y después de la quema hasta que el área cubriera un ciclo anual. La quema redujo la carga de combustible y la cobertura sin dañar el dosel, la vegetación se recuperó en el periodo de lluvias y el suelo volvió a cubrirse de hojarasca, no se observaron cambios significativos en la comunidad de roedores antes y después de la quema, pero si hubo respuestas diferentes en los patrones temporales de cambio en la abundancia de las especies de roedores *Peromyscus spicilegus* (Allen 1897) y *Reithrodontomys fulvescens* (Allen 1894), el primero no se encontró en los siguientes meses de la quema y el segundo aumentó su abundancia después de la quema.

Para el caso de la fauna de insectos López-Vieyra y Rivera-Cervantes (1998) destacan la importancia ecológica y económica, ya que están presentes en los diferentes ecosistemas

forestales de la reserva, permitiendo conocer diferentes patrones de sucesión temporal y espacial e indican también una relación estrecha entre la temperatura y la precipitación con su abundancia.

4.4. Efectos benéficos de los coleópteros y otros artrópodos.

En cualquier ecosistema natural existen básicamente tres tipos de organismos: productores, consumidores y descomponedores. Los llamados productores lo constituyen las plantas verdes generalmente, los consumidores son organismos heterótrofos que obtienen el alimento a partir de los productores o también de otros consumidores, y podemos encontrar consumidores primarios, secundarios y terciarios. Finalmente, tenemos el grupo de los descomponedores (también llamados saprófagos) por que se alimentan de materia muerta o de desechos de los consumidores. Toda la materia que no es utilizada por los consumidores y productores será utilizada por los descomponedores reciclándola en el ecosistema. Se ha encontrado que el 95% de la materia orgánica sintetizada por las plantas no es consumida y pasa a los descomponedores junto con los cadáveres y productos de excreción de todos los niveles (Galante y Marcos-García, 1997).

Putman (1983) define el proceso de descomposición como *"el proceso mediante el cual un organismo (animal o vegetal) o derivado del mismo se llega a fraccionar en diferentes partes que lo componen, desintegrándose gradualmente hasta que sus estructuras ya no son reconocibles y sus moléculas orgánicas se han fragmentado".* En este proceso se encuentra una fase inicial, en la que interactúan agentes biológicos (descomponedores), que fragmentan en pedazos la materia orgánica, haciendo uso de energía mecánica de modo que al final se obtienen partículas de pequeño tamaño de la misma. Una segunda fase incluye la desintegración de estas pequeñas partículas o bien la dispersión, donde factores abióticos (lluvia, temperatura ó viento) las trasladan a otros sitios lejos de la fuente original, esto es lo que llamamos el ciclo de nutrientes; sin embargo, existe otra parte de la materia orgánica que es una fuente de alimento para otras especies de animales, por lo que este ciclo puede seguir otro curso. Los organismos que intervienen en estos procesos son de taxones muy variados, obviamente son grupos ligados al medio edáfico y tienen tamaños igual de variados por lo que son comúnmente divididos en micro, meso y macrofauna (Fig.1).

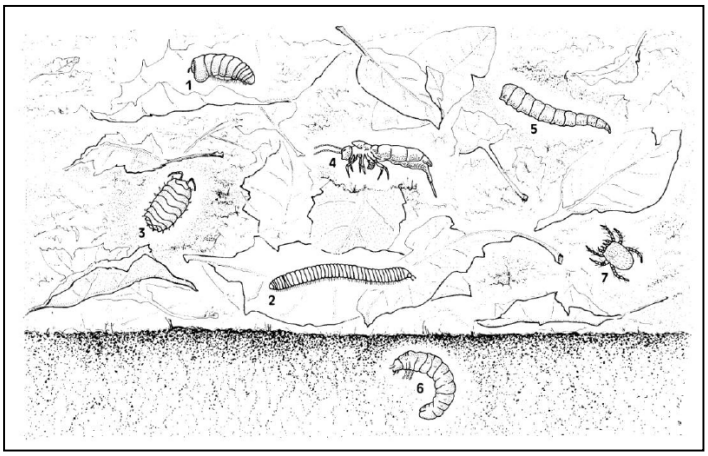


Figura 1. Artrópodos involucrados en el proceso de descomposición de animales y plantas. Diplopoda (1 y 2), Isopoda (3), Collembola (4), larvas de Diptera (5), Coleoptera (6), Acari (7) (Fuente: Galante y Marcos-García, 1997).

Los coleópteros pertenecen a la macrofauna y son las especies de las familias Scarabaeidae y Silphidae las que están asociadas a cadáveres, aunque también podemos mencionar a otros insectos como los dípteros (moscas) en particular de las familias Muscidae, Sarcophagidae o Calliphoridae, y otros coleópteros como los Geotrupidae, Histeridae, Dermestidae, Cleridae, Staphylinidae y otras familias de coleópteros, así como otros artrópodos como los miriápodos e isópodos, son los responsables de la trituración y fragmentación de los restos vegetales o animales que actúan en la fase de destrucción y también contribuyen en gran medida a la formación de la capa superficial del suelo.

La fauna descomponedora que llega a los cadáveres varía de acuerdo con el medio y las condiciones ambientales. En ecosistemas templados existen grupos dominantes como dípteros y coleópteros, los cuales aceleran el proceso de descomposición reduciendo en un 60% el tiempo de permanencia del cadáver en el suelo (Payne 1965). Sin embargo, este porcentaje también varía con la ubicación espacial del cadáver y la profundidad a la que es enterrado (Putman, 1983).

Los insectos que colonizan un cadáver lo hacen de forma secuencial y la duración de la descomposición también depende del tamaño del cadáver y de las condiciones climatológicas y edáficas donde se encuentre el cadáver (Gullan y Cranston, 1994). Por otra parte, Putman (1983) documenta que existe una competencia entre vertebrados carroñeros e invertebrados descomponedores. En ecosistemas templados muchos de los cadáveres son

destruidos por aves, como los córvidos, o por mamíferos como los tejones o zorros. Esto ocurre porque existen pocas diferencias entre una presa que acaba de ser cazada y el cadáver de un animal que acaba de morir, lo cual resulta benéfico para los vertebrados durante el otoño e invierno. En cambio, la estación favorable para los invertebrados descomponedores es durante el verano, donde las temperaturas son altas y provocan la descomposición de los cadáveres antes de que sean localizados por los vertebrados, ya que estos generalmente no lo consumen llegado ese estado.

Los insectos descomponedores de cadáveres por excelencia son los dípteros, en contraste, la acción de los coleópteros tiene mayor incidencia en la destrucción de los mismos. La familia Silphidae tiene una acción similar a la de los dípteros en algunos ecosistemas (Katakura *et.al.* 1986). Dentro de esta familia las especies más estudiadas desde el punto de vista del comportamiento han sido las del género *Nicrophorus* (Halffter y Edmonds 1982), que son un grupo de coleópteros perfectamente adaptados a vivir en la carroña. Los adultos forman galerías debajo del cadáver, después construyen una cámara donde lo entierran, ahí desprenden los pelos o plumas para formar una bola con el resto del cadáver y finalizan depositando sus huevos, de esta manera aseguran su supervivencia proporcionando cuidados parentales a las larvas hasta llegar a estado de ninfa. En ocasiones transportan las bolas al igual que algunos escarabeidos coprófagos por varios metros con el fin de enterrarlo en lugares con suelo más propicio (Fig. 2).

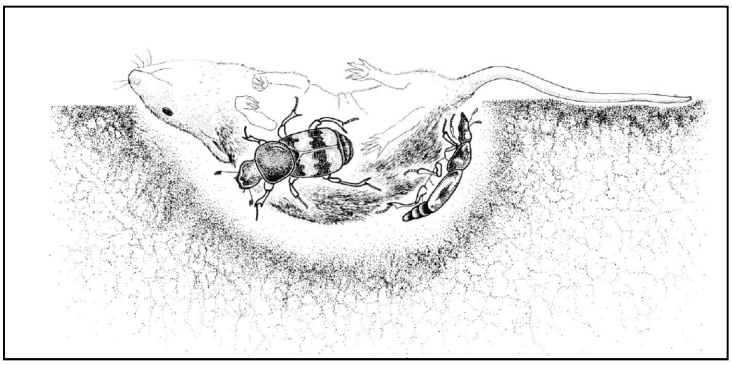


Figura 2. Macho y hembra de *Nicrophorus* (Coleoptera: Silphidae) enterrando un cadáver de ratón; estos insectos están muy adaptados a los cadáveres de organismos pequeños (Fuente: Galante y Marcos-García 1997).

Por otra parte, algunos miembros de la familia Scarabaeidae (*sensu lato*) adscritos a las familias Scarabaeinae y Geotrupinae frecuentan el excremento de vertebrados, usualmente de mamíferos y la carroña como fuentes de alimento y sustratos de nidificación. En varias formas los adultos de algunas especies entierran *in situ* el recurso para su consumo o de sus larvas y otras especies lo desplazan lejos para después enterrarlo. Esta familia se ha propuesto además como grupo indicador de perturbación, debido a su amplia distribución geográfica, rol funcional en el ecosistema, una estrecha relación con otros taxones especialmente mamíferos y su alta sensibilidad a cambios del hábitat (Halffter y Matthews 1966; Halffter y Edmonds 1982). Sin embargo, es importante recordar que los Scarabaeinae no son estrictamente necrófagos, como los Silphidae, pero como son atraídos por los fermentos volátiles de las trampas junto con muchos otros artrópodos, se ha aprovechado tal situación para realizar prospecciones y evaluaciones comparativas (Morón y Terrón 1984).

Tanto los flujos de energía como de materiales están en función del tipo de ecosistema. La productividad de un ecosistema representa la energía disponible para los consumidores y es la base sobre la cual el resto de la vida de la tierra depende. En cada ecosistema la productividad varía dependiendo de la disponibilidad de nutrientes, agua, temperatura, estacionalidad o de la actividad de los gremios alimenticios de los organismos. Por ejemplo, tanto los herbívoros como los degradadores presentan valores altos de abundancia al inicio de las lluvias, siendo éste el momento cuando empieza la foliación de las plantas favoreciendo a los primeros y el proceso de degradación de la hojarasca del ciclo anterior comienza para los segundos, aunque parece ser la presencia de la precipitación el factor que dispara la actividad de estos organismos (Noguera *et al*. 2002, Jiménez-Gutiérrez 2009). También pueden existir otros factores que modulen esta respuesta, en el caso de los degradadores podemos observar que aunque el recurso alimenticio está físicamente disponible, no es hasta que los organismos encuentran el momento preciso, quizás en sincronía con la temperatura, humedad y la disponibilidad de recursos alimenticios para el desarrollo de sus larvas, cuando se inicia el proceso (Jiménez-Gutiérrez 2009). Como tal, muchas de las variantes tienen un componente histórico, esto es, que muchas de las respuestas son resultado de procesos evolutivos del pasado, y la influencia de este pasado se puede encontrar en las similitudes encontradas dentro de los diferentes grupos (Wiens 2011).

En los insectos se ha demostrado que tanto sus poblaciones como sus comunidades varían temporalmente y es mayor en especies poco comunes (Wolda 1983). De acuerdo con este

autor, una mayor estabilidad climática produce una mayor estabilidad de las poblaciones de insectos, y los cambios en el clima afectan los niveles de abundancia de algunos grupos de insectos.

4.5. Efecto de los incendios forestales sobre los insectos.

En los ecosistemas en los que el fuego no es un mecanismo de alteración natural, éste puede tener efectos devastadores sobre las especies de vertebrados e invertebrados, no sólo porque les causa la muerte directa, sino también porque provoca efectos indirectos más duraderos como estrés y desaparición de hábitats, territorios, cobijo y alimento. La desaparición de organismos de gran importancia para los ecosistemas forestales, tales como invertebrados, polinizadores y descomponedores, puede retardar de forma muy significativa el índice de recuperación del bosque. De acuerdo con Boer (1989), entre los impactos que los incendios forestales ocasionan podemos considerar principalmente:

a) *Desaparición de hábitats, territorios y cobijo*. La destrucción de árboles huecos en pie y de árboles muertos caídos tiene efectos negativos sobre la mayor parte de las especies de mamíferos (como los murciélagos) y sobre las aves que anidan en las cavidades (Kinnaird y O´Brien 1998). Los incendios provocan el desplazamiento de aves, mamíferos y artrópodos, lo cual puede alterar el equilibrio local y en última instancia la pérdida de vida silvestre, dado que los ejemplares desplazados no tienen lugar al que dirigirse.
b) *Pérdida de alimento*. La pérdida de árboles con frutos se traduce en una reducción del número de especies de aves y otros animales que se alimentan de frutos; este efecto es particularmente acusado en los bosques tropicales. Por el contrario, pueden aumentar en gran número otras especies que se beneficien con una dieta insectívora, como las aves.
c) *Adaptación de la fauna al fuego*. Los incendios no afectan a todas las especies. Por ejemplo, las especies de escarabajos de las sabanas australianas muestran una notable capacidad de resistencia al fuego, así los incendios influyen en la abundancia de especies y familias (Orgeas y Andersen 2001).

En un estudio realizado con escarabajos necrófagos en la ECLJ por Rivera-Cervantes y García-Real (1998), se analizó la composición de las familias Silphidae y Scarabaeidae durante un año de muestreo en un bosque de pino dañado y una parte contigua no dañada por un incendio forestal en 1983, dando como resultado una abundancia mayor en el bosque de pino no dañado por el incendio de manera general, sobre todo para los coleópteros sílfidos. Los escarabeidos presentaron una mayor abundancia en el bosque de pino quemado; estacionalmente los silfidos se mantienen en la mayor parte del año, en cambio los escarabaeidos muestran su pico en el periodo de lluvias (junio a octubre). De esta manera, se revisó la abundancia para las especies encontradas y su relación con posibles factores como la temperatura, la precipitación o la vegetación. Sin embargo, no se pudo asegurar si estos factores están afectando su actividad en el tiempo. Así, surgío la necesidad de realizar monitoreos a largo plazo para poder comparar la composición de especies en áreas perturbadas por fuego y áreas contiguas no perturbadas, con la finalidad de poder determinar con mayor certeza la presencia de ciertas especies así como su vulnerabilidad a la perturbación o a otros factores.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio.

La Sierra de Manantlán es un sistema montañoso que forma parte de la fisiografía de la Sierra Madre del Sur y se localiza en los límites de los estados de Jalisco y Colima en el centro occidente de México, con una amplitud altitudinal entre 400 y 2860 metros sobre el nivel del mar. El área de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán comprende una extensión de 139,500 ha y presenta una marcada variación de condiciones climáticas, geológicas, geomorfológicas y de suelos que se reflejan en la notable diversidad de hábitats y riqueza de especies en un espacio relativamente reducido.

El presente estudio se realizó en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), ubicada entre los 19º35’42’’ y 19º37’40’’ de latitud norte y 104º15’21’’ y 104º17’40’’ de longitud oeste en la zona núcleo Manantlán-Las Joyas de la Reserva (Fig. 3). El área de la ECLJ tiene una superficie de 1,245 ha y un gradiente altitudinal de 1600 a 2220 msnm, debido a esto el área presenta una variación climática importante. Sin embargo, el clima predominante es templado subhúmedo con régimen de lluvias de verano y presenta condiciones de transición hacia clima semicálido subhúmedo, con una temperatura media anual de 15.5ºC y precipitación anual de 1826 mm (Cuevas *et al.* 2004).

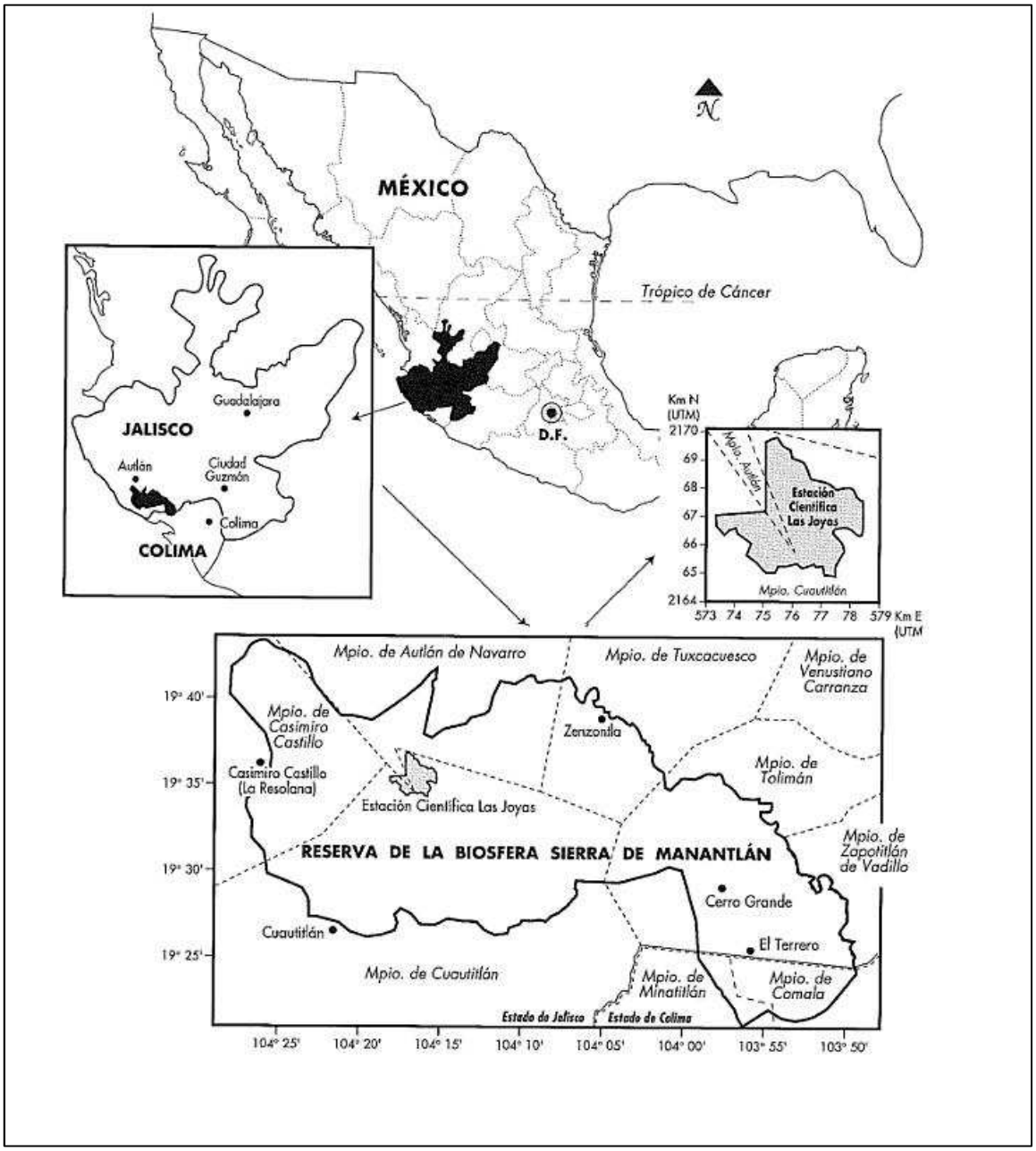


Figura 3. Ubicación geográfica de la Estación Científica Las Joyas en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México.

5.2. Diseño experimental.

Los muestreos se realizaron mensualmente desde mayo de 2003 (mes en que ocurrió un incendio forestal de severidad moderada a alta) hasta la fecha, en dos localidades ubicadas en el límite occidental de la ECLJ. Estas localidades se conocen como “El Belloteadero” y “La Piedra Bola”. Se emplearon necrotrampas permanentes NTP-80 modificadas de Morón y Terrón (1984) para colectar los insectos. Las trampas se colocaron en los límites de bosque de pino: partes afectadas por el incendio y áreas contiguas no afectadas por el mismo. Debido a que estas trampas capturan volúmenes altos de insectos y por encontrarse los sitios de muestreo en un área natural protegida, decidimos emplear una necrotrampa por localidad.

Adicionalmente, se colocaron dos trampas en otro sitio llamado “Cuesta de San Campús” que sufrió una perturbación por incendio forestal de severidad moderada a alta en el año 1983, con el propósito de responder a la pregunta de si la composición y la abundancia de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae de los sitios perturbados recientemente mostrarían una tendencia similar a la de este sitio, que ya contaba con un proceso de regeneración de veinte años para el año 2003 (Fig. 4).

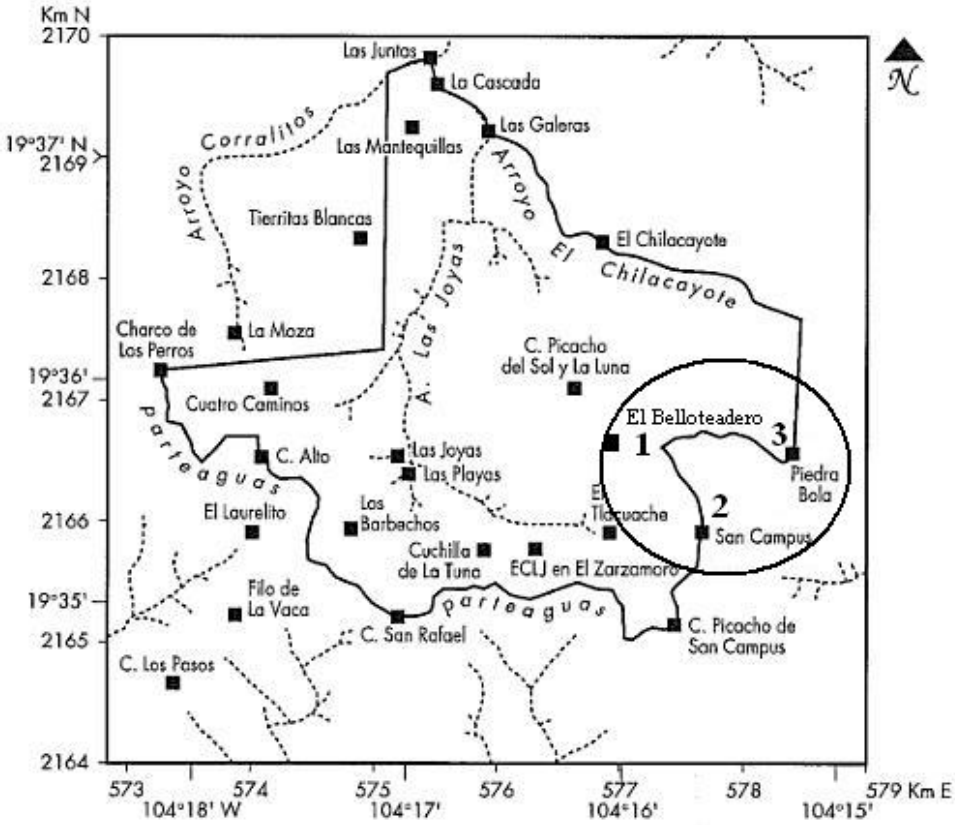


Figura 4. Ubicación de los sitios de estudio en la Estación Científica Las Joyas. (1) El Belloteadero,(2) San Campús y (3) Piedra Bola.

5.3. Descripción de los sitios de estudio.

El sitio "Belloteadero" se localiza en el noroeste de la ECLJ, fue afectado por un incendio de severidad moderada a alta en el año 2003, las necrotrampas se encuentran ubicadas a una altitud aproximada de 2226 msnm, una de ellas se localiza en los límites del área afectada (B0); el sitio tuvo una superficie quemada de 0.45 ha y una pendiente de 22%, la otra necrotrampa se ubica en la parte contigua en una área no afectada (BNQ) con una pendiente de 20% y exposición suroeste. La vegetación anterior al incendio fue clasificada como bosque de pino-encino dominada por *Pinus douglasiana* Martínez (1943) Pinaceae (Jardel *et al*. 2004). No se ha presentado ningún tipo de incendio desde entonces. En 2011 se hicieron colectas de ejemplares de flora en cada sitio para conocer las especies presentes después

de los incendios del año 2003 (ocho años) y del año 1983 (veintiocho años). En el área no quemada de este sitio se encontraron las especies *Arbutus xalapensis* Kunth Ericaceae *Magnolia iltisiana* Vazquez Magnoliaceae y *Pinus douglasiana*; los pinos alcanzaban una altura promedio de 20.7 m y un diámetro de 0.9 m. En el área quemada se encontró a *Arbutus xalapensis* y *Pinus douglasiana*, estos últimos presentaban una altura promedio de 20.9 m y un diámetro de 1 m aproximadamente.

El sitio llamado "Piedra Bola" se localiza en el noroeste de la ECLJ, fue afectado por un incendio de severidad moderada a alta en el 2003, las necrotrampas se encuentran ubicadas a una altitud aproximada de 2207 msnm, con una pendiente de 35%; una de ellas se encuentra en los límites del área afectada (P0) que tiene una superficie de 2.7 ha, con una pendiente de 32%; la otra necrotrampa se ubicó en la parte contigua en un área no afectada (PNQ), con una pendiente de 60% y exposición sureste. La vegetación anterior al incendio fue clasificada como bosque de pino-encino dominada por *Pinus douglasiana* (Jardel *et al*. 2004). No se ha presentado ningún tipo de incendio desde entonces. En el año 2011 en el área no quemada se encontraron las especies *Arbutus xalapensis* y *Pinus douglasiana,* los pinos presentaban una altura de 21 m en promedio y un diámetro de 1 m aproximadamente. Por otra parte, en el área quemada se encontraron las especies; *Calliandra longipedicellata* (Mc Vaugh) Mac Queen & H.M. Hernández Leguminosae *Magnolia iltisiana*, *Solanum aphyodendrum* Solanaceae, *P. douglasiana* y un parche de renuevo de pino, que presentaban una altura de 2.4 m en promedio y un diámetro de 0.1 m. Los pinos jóvenes medían en promedio 20.2 m y 1.3 m de diámetro (ver Figura 5).

Figura 5. Área en recuperacion del sitio Piedra Bola y renuevo de pino

El sitio ubicado en la cuesta de San Campús fue afectado por un incendio de severidad moderada a alta en el año de 1983 afectando una superficie de 40 ha, y no se ha presentado ningún otro incendio desde entonces, de esta manera se encontraba ya en un proceso de regeneración en el año 2003 cuando inició este proyecto. Así, una necrotrampa se ubicó en el área que fue quemada (SD20), con exposición noroeste y una pendiente de 60%, la otra necrotrampa ubicada también en un área afectada pero fuera de los límites de la ECLJ (SF20) con exposición noreste y una pendiente de 45%. Esta última área fue ocupada principalmente para uso ganadero hasta 1987. En 1991 el área se encontraba formada por un renuevo de árboles de las especies *P. douglasiana, Arbutus xalapensis y Ternstroemia pringlei* (Rose) Standley Theaceae, los pinos median entre 1 y 1.8 m de altura. Las necrotrampas se encuentran a 2209 msnm aproximadamente (Rivera-Cervantes y García-Real 1998). Para el año 2011 el sitio fuera de los limites de la ECLJ presentó las siguientes especies: *A. xalapensis*, *Ilex brandegeana* Loes Aquifoliaceae, *Magnolia iltisiana*, *Miconia*

glaberrima Naud Melastomataceae, *Prunus serótina* Ehrh Rosaceae, *Solanum aphyodendrum*, *Zinowiewia conncina* Lundell Celastraceae y *P. douglasiana*; los pinos presentaban ya una altura promedio de 22.4 m y un diámetro de 1.3 m. En el área dentro de los límites de la ECLJ se encontraron las especies *A. xalapensis*, *Fraxinus uhdei* (Wenz) Lingeish (1907) Oleaceae, *I. brandegeana*, *M. iltisiana* y *P. douglasiana*, aquí los pinos presentaban una altura de 23.9 m y un diámetro de 1 m en promedio.

5.4. Trabajo de campo.

Para caracterizar la composición florística en la descripción de cada una de los sitios se realizó un muestreo en el año 2011 con parcelas circulares de 500 m^2 para árboles y 10 m^2 para arbustos, tomando como referencia cada necrotrampa, bajo el criterio de tener una distancia suficiente para el movimiento de nuestros organismos; en cada parcela se identificaron las especies presentes con ayuda de especialistas del herbario ZEA del Departamento de Ecología y Recursos Naturales del Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara. Se tomaron aquellas especies formadas por tallos mayores a 2.5 cm y una altura de 1.3 m de diámetro a la altura del pecho (DAP). Además, se tomaron datos como exposición, pendiente y altitud con el fin de saber si estas características físicas tendrían alguna influencia en la abundancia, presencia-ausencia o diversidad de las familias Silphidae y Scarabaeidae. Los datos de las características del régimen de incendios en los sitios de muestreo están basados en la información obtenida por estudios hechos por Anaya (1989), para el caso del incendio ocurrido en 1983 y por Llamas-Casillas (2009), en el caso de los incendios ocurridos en 2003.

En cada sitio se colocaron dos necrotrampas permanentes NTP-80, para colectar los insectos; este tipo de trampa requiere de un atrayente o cebo, en cuyo caso se utilizó un trozo de calamar en descomposición, el cual tiene la propiedad de liberar los gases característicos de un cadáver, y ese olor perdura por mucho tiempo, por lo que la trampa permanece activa todo el mes. El diseño de la trampa es simple ya que consta de tres partes: un bote de plástico de 16 cm de altura por 13 cm de diámetro con tapadera, a la cual se le adiciona un bote perforado más pequeño que se coloca en el interior de la tapadera y donde se introduce el cebo (Figura 6).

Para instalar la trampa en el campo o área de estudio se requirió cavar un hoyo con una pala en la superficie del suelo de aproximadamente 16 cm de profundidad donde se enterró el bote al ras del suelo. Este bote presentaba cuatro aberturas de aproximadamente 4-5 cm por 3 cm de alto alrededor de la circunferencia y debían de coincidir con la superficie del suelo de modo que los insectos al ir caminando y ser atraídos por el cebo se introduzcan al bote colector, al cual se le colocaba unos 5 cm de una mezcla de alcohol al 70% con ácido acético glacial como fijador y conservador (Fig. 6). A inicios de cada mes se recogía el material en recipientes de plástico debidamente etiquetados, y posteriormente se volvía a colocar el cebo y el líquido fijador que sería recogido para el siguiente mes.

Figura 6. Necrotrampa permanente NTP-80 modificada de Morón y Terrón (1984).

5.5. Trabajo de laboratorio.

Los datos que se presentan en este estudio forman parte de un proyecto de investigación a largo plazo, planeado para conocer el impacto de los incendios forestales sobre la composición de los coleópteros necrófagos asociados a los bosques de pino en la ECLJ. El estudio inició en 2003 y continuó hasta el mes de octubre de 2011, debido a la presencia del huracán “Jova”, el cual al destruir el camino a la estación no permitió continuarlo. De esta manera, el material utilizado hasta el 2010 ha sido recolectado previamente y almacenado para su separación en la colección entomológica del Departamento de Ecología y Recursos Naturales-IMECBIO, en el Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara, en Autlán de Navarro, Jalisco.

Todo el material capturado fue separado y cuantificado, para ello se hizo uso de un microscopio estereoscópico (Figura 7). Para su determinación se emplearon como apoyo claves taxonómicas para laccs especies de las familias Silphidae y Scarabaeidae, además de la ayuda de especialistas. Posteriormente los organismos colectados fueron depositados en frascos herméticos con alcohol al 70%. Cabe mencionar que las necrotrampas capturan diferentes órdenes y otras familias de insectos necrófagos como el caso del orden Díptera (moscas). En su mayoría se capturaron individuos de las familias Sarcophagidae, Calliphoridae, Muscidae y Drosophilidae. Del orden Lepidoptera (mariposas nocturnas) se capturaron principalmente individuos de la familia Tineidae, y del orden Coleoptera, además de las familias Silphidae y Scarabaeidae, se colectaron individuos de las familias Staphylinidae, Histeridae, Trogidae, Dermestidae, Aphodidae, Carabidae y Leiodidae. Todo este material también se encuentra en la colección entomológica del DERN-IMECBIO, aunque no se realizó su conteo total por no formar parte de los objetivos de este estudio.

Figura 7. Separación del material colectado en las instalaciones de la colección entomológica del Departamento de Ecología y Recursos Naturales-IMECBIO.

5.6 Análisis de datos.

La descripción de la composición de especies se realizó usando datos de abundancia con el número de individuos de cada especie por año y sitio del muestreo.

Para conocer la normalidad de los datos se realizaron análisis con la prueba Shapiro-Wilk usando datos de abundancia total (datos reales) con la finalidad de describir de manera acertada los resultados obtenidos de este grupo de insectos.

Para describir la abundancia total de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae se realizó prueba de ANOVA de medidas repetidas utilizando como variable dependiente el número de individuos y como variables independientes el tiempo (años) y los sitios (área afectadas y no afectadas por incendios).

Para conocer las diferencias de abundancia entre sitios y años por familia,se empleó la prueba Tukey en los casos en que la prueba de normalidad de datos era aceptada y en caso de que era rechazada se usaba la prueba Kruskall-Wallis.

Para la descripción de la abundancia estacional del muestreo se utilizaron los datos de número de individuos totales del muestreo de cada especie por mes para cada una de las familias (Scarabaeidae y Silphidae).

Para la descripción de la diversidad alfa se obtuvieron valores de riqueza específica (S) mediante el número total de especies encontradas por sitio y por año.

Se empleó el índice de diversidad de Shannon-Wiener para obtener la abundancia proporcional de las diferentes especies por sitio y año, de acuerdo con la siguiente ecuación (Moreno 2001):

$$\mathrm{H}' = -\Sigma\, p_{\mathrm{i}} \ln p_{\mathrm{i}}$$

Donde:
H'= Índice de diversidad de Shannon
***p*i**= Abundancia proporcional de la especie i con respecto al total de individuos.

Otro índice utilizado para conocer que tan similar o no puede ser la abundancia proporcional entre las especies en cada uno de los años y sitios, es el Coeficiente de similitud de Jaccard (I_J') (Moreno 2001):

$$I_J = c / a+b-c$$

Donde:

a = Número de especies presentes en el sitio A
b = Número de especies presentes en el sitio B
c= Número de especies presentes en ambos sitios A y B.

A los índices anteriores se les conoce como índices de diversidad y equidad respectivamente.

Contrario a estos se encuentran los índices de dominancia, que nos indican qué años y qué sitios presentaron una distribución de las especies más dominante y menos dominante en todo el monitoreo, en este caso el índice de dominancia de Simpson (D) fue utilizado para este trabajo (Moreno 2001).

$$\lambda = \Sigma\, p_i^2$$

Donde:
λ = Índice de Simpson
***p*i**= es la proporción de la i-ésima dentro de la muestra.

Para el análisis de diversidad beta se hizó un arreglo espacial para clasificar y comparar las familias Silphidae y Scarabaeidae durante todo el muestreo.

Para poder analizar el arreglo espacial de los sitios en base a la composición de especies de las dos familias a través de los años, se utilizó una ordenación Bray & Curtis usando datos

de abundancia de las especies en los sitios y años en el programa PC-ORD versión 6 (McCune y Mefford 2011).

Para reforzar la información anterior de manera cuantitativa se realizó un índice de reemplazo de especies por año y sitio propuesto por Magurran (1988):

$$\beta = (a+b)\ (1-I_J)$$

Donde:
I_J = Similitud entre los sitios A y B medida con el coeficiente de Jaccard.

Para la evaluación de los parámetros físicos y ambientales se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con la finalidad de seleccionar aquellas variables que tienen mayor importancia sobre la abundancia de los coleópteros necrófagos y descartar aquellas con menor relevancia. Para ello se utilizaron datos de la estación meteorológica "El Zarzamoro", ubicada entre las coordenadas 19°35'09'' N y 104°16'26'' W, a 1950 m de altitud de la ECLJ en la parte central de la Sierra de Manantlán, ya que es la única estación en la zona con registros a una altitud por encima de los 1500 msnm (Jardel *et al*. 2010). Se ingresaron todas las variables a evaluar en el análisis de correlación, las cuales fueron de dos tipos: variables ambientales (como temperatura máxima, media y mínima, humedad relativa, precipitación, evapotranspiración) y variables físicas (como la pendiente, exposición, altitud y tiempo después del incendio). De esta manera este análisis se empleó como un análisis exploratorio de datos.

Para el análisis de los parámetros ambientales que están determinando la abundancia y presencia-ausencia de las especies de coleópteros necrófagos se utilizó el programa R 2.14.2 *package Leaps* (Lumley 2009) mediante un análisis de regresión múltiple, que nos informa de la posible presencia de relaciones entre una o varias variables independientes (predictivas o explicativas) sobre una variable dependiente (de respuesta).

La bondad del ajuste en este análisis es el valor de *r squared* (R^2), que es un valor que se interpreta como un porcentaje; cuanto más se acerque a uno, mayor poder explicativo tendrá el modelo (Barón-López y Téllez- Montiel 2004).

Para representar como se encuentran distribuidas nuestras especies en los sitios y observar el cambio en abundancia, presencia o ausencia a través de los años de las especies, se utilizó un método multivariado directo llamado Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) utilizando el programa PC-ORD versión 6 (McCune y Mefford 2011), de la misma forma que se usaron los datos en el programa R (R Development Core Team, 2008). De esta manera, se intenta explicar patrones ecológicos mediante un arreglo de información con los datos de los parámetros ambientales y los datos de abundancia de las especies en cada uno de los sitios.

6. RESULTADOS

Entre el año 2003 y el 2010 se colectaron un total de 29,183 individuos de coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae.

De estos, 20,471 corresponden a la familia Scarabaeidae y 8,712 a la familia Silphidae, con un total de 14 y 4 especies respectivamente. A cada especie se le asignó una clave para facilitar el manejo de la información en los análisis; esta clave está formada por las primeras dos letras del género y las primeras dos letras de la especie. Por ejemplo, a *Onticellus rhinocerulus* se le asignó la clave ONRH (Cuadro 1).

Cuadro 1. Especies registradas y número total de individuos colectados en los sitios de estudio en la ECLJ durante el periodo 2003-2010.

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	CLAVE	AUTOR	TOTAL INDIV.
SCARABAEIDAE	*Oniticellus*	*rhinocerulus*	**ONRH**	Bates, 1887	8,529
	Onthophagus	*chevrolati*	**ONCH**	Harold, 1869	7,631
	Onthophagus	*tarascus*	**ONTA**	Zunino y Halffter, 1988	62
	Onthophagus	*mariozuninoi*	**ONZU**	Delgado, Navarrete y Blackaller, 1993	379
	Onthophagus	*guatemalensis*	**ONGU**	Bates, 1887	7
	Onthophagus	*sp.*	**ONSP**		1
	Copris	*armatus*	**COAR**	Harold, 1869	2,625
	Ceratotrupes	*fronticornis*	**CEFR**	Erichson, 1847	666
	Ceratotrupes	*bolivari*	**CEBO**	Halffter y Martínez, 1962	325
	Ceratotrupes	*sp.*	**CESP**		1
	Geotrupes	*fisheri*	**GEFI**	Howden, 1967	100
	Canthidium	*riverai*	**CARI**	Kohlmann y Solis, 2006	123
	Phanaeus	*flohri*	**PHFL**	Nevinson, 1892	1
	Sisyphus	*submonticolus*	**SISU**	Howden, 1965	21
SILPHIDAE	*Nicrophorous*	*mexicanus*	**NIME**	Matthews, 1888	6,281
	Nicrophorous	*olidus*	**NIOL**	Matthews, 1888	2,342
	Oxelytrum	*discicolle*	**OXDI**	(Brullé, 1840)	88
	Thanatophilus	*truncatus*	**THTR**	(Say, 1823)	1
TOTAL					**29,183**

6.1. Análisis de la abundancia en tiempo y espacio de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

6.1.1. Abundancia total.

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia total de individuos de las familias Scarabeidae y Silphidae entre sitios (*F*= 1.025, gl= 5, *P*= 0.416) y entre años (*F*= 4.040, gl= 7, *P*= 0.002).

Los sitios que presentaron un mayor número de individuos fueron el sitio Belloteadero No Quemado (BNQ) con 7,242 individuos, y San Campús Dentro (SD20) con 6,150 individuos. En cambio el sitio con menor número de individuos fue Piedra Bola Quemado (P0) con 2,884 individuos. Hubo diferencias significativas en la abundancia de individuos entre sitios, particularmente en el sitio de El Belloteadero No Quemado (BNQ) y Belloteadero Quemado (B0) (Tukey HSD *P*= 0.032). En contraste, no las hubo entre los sitios de Piedra Bola No Quemado (PNQ) y Piedra Bola Quemado (P0)(Tukey HSD, *P*= 0.805), ni entre los sitios de San Campús Dentro (SD20) y San Campús Fuera (SF20) (Tukey HSD, *P* = 0.06). Se pueden apreciar valores aislados en los sitios no quemados (Piedra Bola y El Belloteadero) (Figura 8).

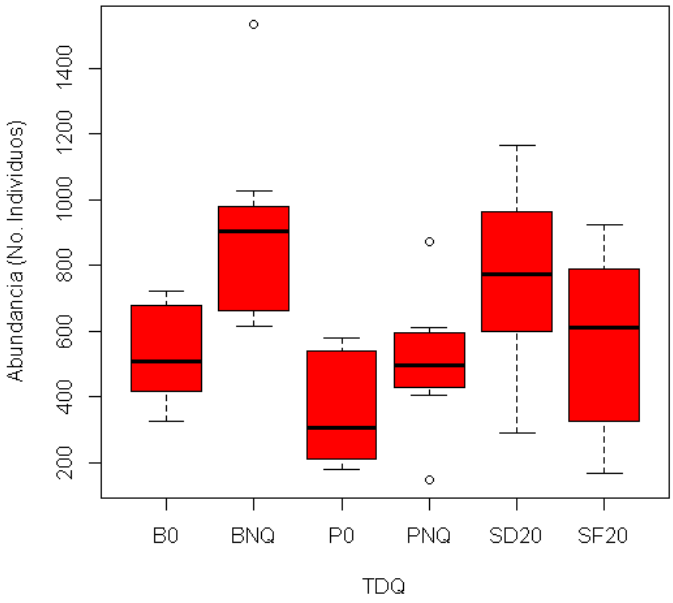


Figura 8. Abundancia total para los sitios del monitoreo.

Por otra parte, los años que mostraron diferencias significativas en su abundancia fueron 2008 y 2004 (Tukey HSD, *P*= 0.0009), los años 2009 y 2004 (Tukey HSD, *P*= 0.033) y 2008 y 2005 (Tukey HSD, *P*= 0.018) (Figura 9).

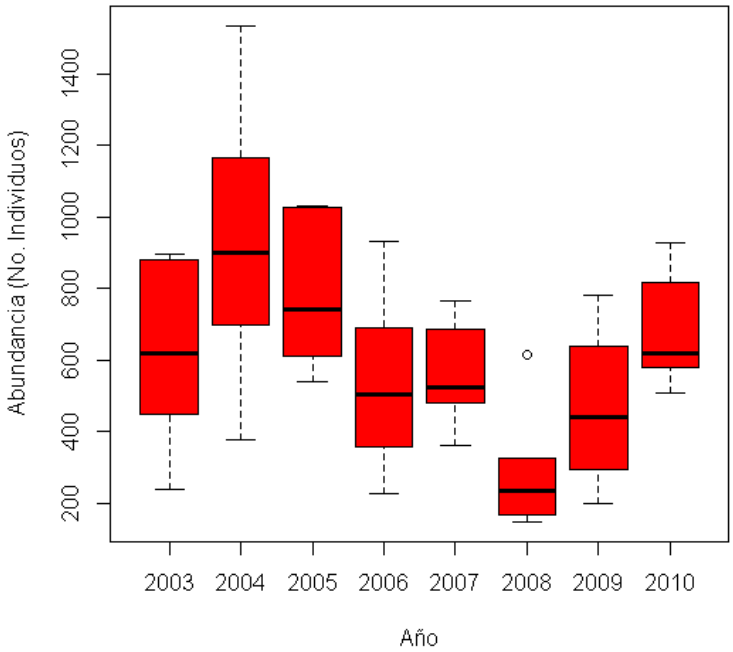


Figura 9. Abundancia total para las familias Scarabaeidae y Silphidae recolectados en el periodo 2003-2010 (los bigotes indican los valores límites superior e inferior y ○ los valores aislados).

6.1.2 Patrón temporal de abundancia individual de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de la familia Scarabaeidae y el tiempo (años) (Kruskall Wallis, *H*= 29.76, *P* = 0.001) y en la abundancia de la familia Silphidae (Kruskall Wallis, *H*= 16.74, *P* = 0.019).

En la familia Scarabaeidae se pueden observar dos picos de abundancia (años 2004 y 2005) pero para los años 2006, 2008 y 2009 decreció su abundancia, comenzando a incrementarse nuevamente hasta el año 2010 (Figura 10). En cambio la familia Silphidae muestra una menor abundancia al inicio del muestreo, presentando un primer pico en el año 2005,

posteriormente se incrementa su abundancia casi tres veces más que al inicio del monitoreo en los años 2008 y 2009, siendo ya abundante en el año 2010 (Fig. 10).

Al revisar la abundancia total presentada en cada una de las dos familias en los ocho años de muestreo, encontramos diferencias significativas importantes derivadas de un número más alto de individuos de la familia Scarabaeidae que de la familia Silphidae. Además, se observó una mayor presencia de individuos de Scarabaeidae en los primeros años del muestreo, tendencia que cambia conforme pasaron los años, ya que se observó un incremento de individuos colectados para la familia Silphidae en los últimos años del monitoreo (Fig. 10).

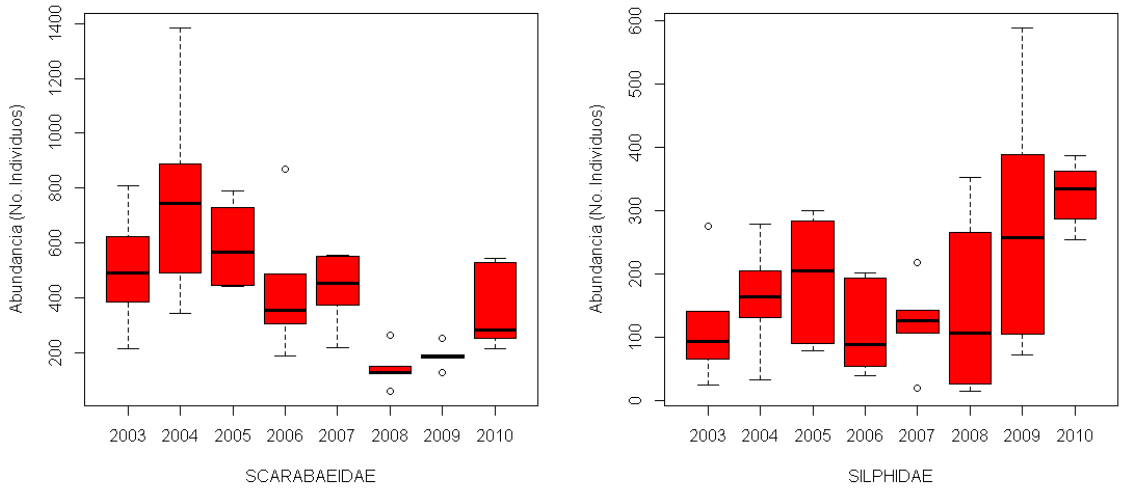


Figura 10. Abundancia de las familias Scarabaeidae y Silphidae a lo largo de ocho años de monitoreo en la ECLJ.

6.1.3 Patrón espacial de abundancia individual de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

Se encontraron diferencias significativas en las abundancias de Scarabaeidae entre los sitios (Figura 11) encontrándose que los sitios Belloteadero No Quemado (BNQ) y Belloteadero Quemado (B0) fueron diferentes en sus abundancias (Tukey HSD, *P*= 0.030). En cambio, en los demás sitios la abundancia no fue significativamente diferente: Piedra Bola Quemado (P0) y Piedra Bola No Quemado (PNQ) (Tukey HSD, *P*= 0.96), San Campús Dentro (SD20) y San Campús Fuera (SF20) (Tukey HSD, *P*= 0.99) (R Development Core Team, 2008).

Para el caso de la familia Silphidae, se encontraron diferencias en su abundancia y entre sitios (Kruskal Wallis, *H*= 16.07, *P* = 0.007) (SPSS Inc, 2006). En este caso, se puede observar la gran variación en el número de individuos que existe entre las familias para el sitio de San Campús. (Fig. 11).

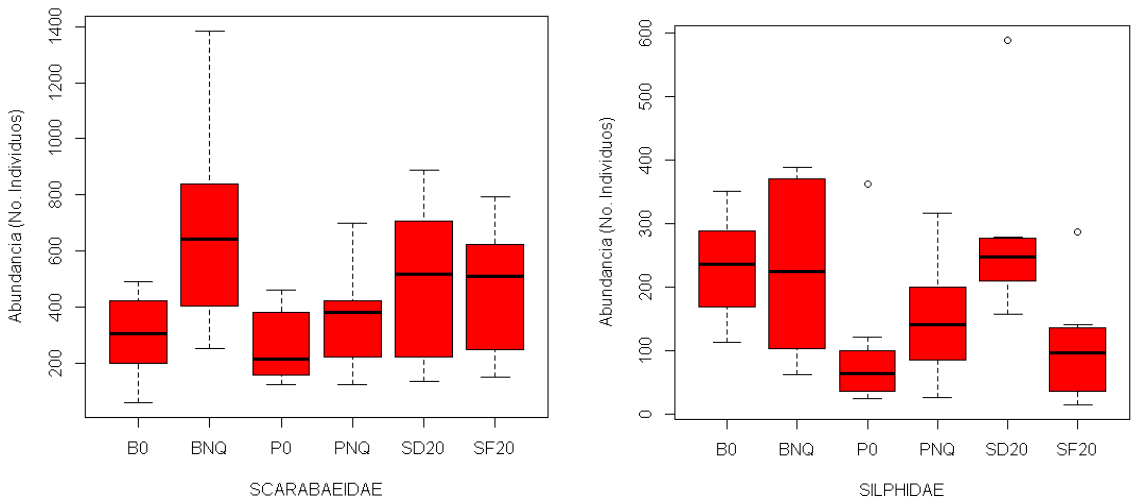


Figura 11. Abundancia de las familias Scarabaeidae y Silphidae en cada uno de los sitios de monitoreo en la ECLJ.

Debido a que los resultados anteriores nos proporcionaron una información muy general, es decir, no nos proporcionan el sitio y el año de manera conjunta, se realizó una regresión lineal por sitio entre la abundancia de cada una de las familias de coleópteros necrófagos (Scarabaeidae y Silphidae) y cada uno de los años del monitoreo de los tres sitios por separado.

La familia Scarabaeidae no presentó grandes diferencias pero si presentó valores bajos en los años 2006 y 2010, con valores de *P*= 0.35 y 0.19 respectivamente para el sitio de San Campús. En El Belloteadero los valores más bajos fueron en los años 2004 con valores de *P*= 0.05, y *P*= 0.07 para el año 2007 y *P*= 0.307 para el año 2003. Para el sitio Piedra Bola si se presentó una diferencia significativa en el año 2006 con un valor de *P*= 0.03 (ver Apéndices 2, 4 y 6).

Por su parte, la familia Silphidae presentó diferencias significativas en San Campús durante el año 2006 con un valor de *P*= 0.03. En el sitio El Belloteadero la diferencia se presentó en el año 2003 con un valor de *P*= 0.04 y por último el sitio Piedra Bola presentó diferencias en el año 2004 con un valor de *P*= 0.07 (ver Apéndices 3, 5 y 7).

6.1.4 Abundancia específica de las familias Scarabaeidae y Silphidae en tiempo y espacio.

Todas las especies capturadas mostraron una variación en su patrón de abundancia en los ocho años de monitoreo; sin embargo, destacan las especies *Oniticellus rhinocerulus, Onthophagus chevrolati* y *Copris armatus* de la familia Scarabaeidae porque fueron más abundantes durante los primeros tres años del monitoreo. En el caso de la familia Silphidae, las especies *Nicrophorous mexicanus* y *N. olidus* fueron las más abundantes en los últimos dos años de monitoreo. Por otra parte, las especies que presentaron un sólo individuo y que pueden ser consideradas como “raras” en este trabajo, fueron *Phanaeus flohri*, *Tanathophilus truncatus, Onthophagus sp.* y *Ceratotrupes sp.*, en el caso de las dos últimas no se logró identificar la especie (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de individuos colectados en los sitios de muestreo, por especie y año, de las familias Scarabeidae y Silphidae.

FAMILIA	AÑO								TOTAL
Scarabaeidae	**2003**	**2004**	**2005**	**2006**	**2007**	**2008**	**2009**	**2010**	
Canthidium riverai	3	3	5	23	17	43	10	19	123
Ceratotrupes bolivari	19	8	30	12	0	19	85	152	325
Ceratotrupes fronticornis	160	121	140	29	28	10	22	156	666
Ceratotrupes sp	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Copris armatus	807	620	496	163	177	96	69	197	2,625
Geotrupes fisheri	7	6	78	2	7	0	0	0	100
Oniticellus rhinocerulus	1,307	1,606	1,639	883	1,220	312	595	967	8,529
Onthophagus chevrolati	717	2,143	1,116	1,383	1,114	334	309	515	7,631
Onthophagus guatemalensis	0	1	0	0	4	0	0	2	7
Onthophagus sp	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Onthophagus tarascus	0	12	0	2	15	3	18	12	62
Onthophagus mariozuninoi	20	98	31	61	24	38	20	87	379
Phanaeus flohri	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Sisyphus submonticolus	2	0	3	0	11	2	1	2	21
Silphidae	**2003**	**2004**	**2005**	**2006**	**2007**	**2008**	**2009**	**2010**	**Total**
Nicrophorus mexicanus	610	715	702	360	380	637	1,244	1,633	6,281
Nicrophorus olidus	77	242	444	288	335	229	406	321	2,342
Oxelytrum discicolle	5	14	13	13	22	5	15	1	88
Thanatophilus truncatus	0	0	1	0	0	0	0	0	1
TOTAL	**3,734**	**5,589**	**4,699**	**3,220**	**3,354**	**1,728**	**2,794**	**4,065**	**29,183**

Por otra parte, los sitios que presentaron un mayor número de individuos fueron el sitio Belloteadero No Quemado (BNQ) con 7,242 individuos y San Campús Dentro (SD20) con 6,150 individuos. En cambio, el sitio con menor número de individuos fue Piedra Bola Quemado (P0) con 2,884 individuos. Al comparar la abundancia específica entre áreas quemadas y no quemadas encontramos que *Canthidium riverai*, *Geotrupes fisheri* y *Sisyphus submonticolus* fueron más abundantes en el sitio quemado Piedra Bola. En cambio *Onthophagus mariozuninoi* fue la especie más abundante para los dos sitios quemados de El Belloteadero y Piedra Bola. Por otra parte, la abundancia de las especies mencionadas anteriormente fue relativamente baja en los sitios de San Campús. En contraste, las especies *Nicrophorus mexicanus* y *N. olidus* presentaron su mayor abundancia en el sitio de San Campús dentro de la ECLJ (SD20), y *Oxelytrum discicolle* se encontró mejor representado en los sitios no quemados de Piedra Bola y el Belloteadero (Cuadro 3.).

Cuadro 3. Número de individuos por especie en los sitios de muestreo en la ECLJ.

Scarabaeidae	SD20	SF20	BNQ	B0	PNQ	P0	Total
Canthidium riverai	8	18	8	2	37	50	123
Ceratotrupes bolivari	41	71	55	68	70	20	325
Ceratotrupes fronticornis	67	192	127	154	46	80	666
Ceratotrupes sp	0	0	0	1	0	0	1
Copris armatus	331	669	508	547	283	287	2,625
Geotrupes fisheri	0	30	17	6	0	47	100
Oniticellus rhinocerulus	1,521	1,341	1,612	938	2,008	1,109	8,529
Onthophagus chevrolati	1,960	1,387	3,044	635	375	230	7,631
Onthophagus guatemalensis	1	2	3	0	1	0	7
Onthophagus sp	0	0	1	0	0	0	1
Onthophagus tarascus	5	9	19	16	5	8	62
Onthophagus mariozuninoi	4	4	4	42	70	255	379
Phanaeus flohri	0	1	0	0	0	0	1
Sisyphus submonticolus	0	1	1	4	2	13	21
Silphidae	**SD20**	**SF20**	**BNQ**	**B0**	**PNQ**	**P0**	**Total**
Nicrophorus mexicanus	1,548	628	1,330	1,376	829	570	6,281
Nicrophorus olidus	653	194	493	460	340	202	2,342
Oxelytrum discicolle	11	15	20	8	21	13	88
Thanatophilus truncatus	0	0	0	0	1	0	1
TOTAL	6,150	4,562	7,242	4,257	4,088	2,884	29,183

Sitios: SD20 (San Campús dentro de la estación), SF20 (San Campús fuera de la estación), BNQ (El Belloteadero área no quemada), B0 (El Belloteadero área quemada), PNQ (Piedra Bola área no quemada) y P0 (Piedra Bola área quemada).

6.1.5 Patrón estacional de abundancia de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

Analizando el patrón estacional para todos los años del muestreo (2003-2010) y compactando los datos de todos los años en un mismo mes, en cada uno de los sitios (sin considerar áreas quemadas y no quemadas), podemos apreciar el incremento en el número de registros a partir del mes de mayo, con el mayor pico de abundancia en el mes de julio y un decremento significativo a partir del mes de agosto; sin embargo, se presenta un pequeño incremento en el mes de noviembre para el sitio de San Campús y en el mes de diciembre para San Campús y el Belloteadero (Figura 12). Este patrón es muy similar al que presentan los datos de precipitación de la estación meteorológica “El Zarzamoro” de la ECLJ (Jardel *et al.* 2010) (ver Apéndice 1).

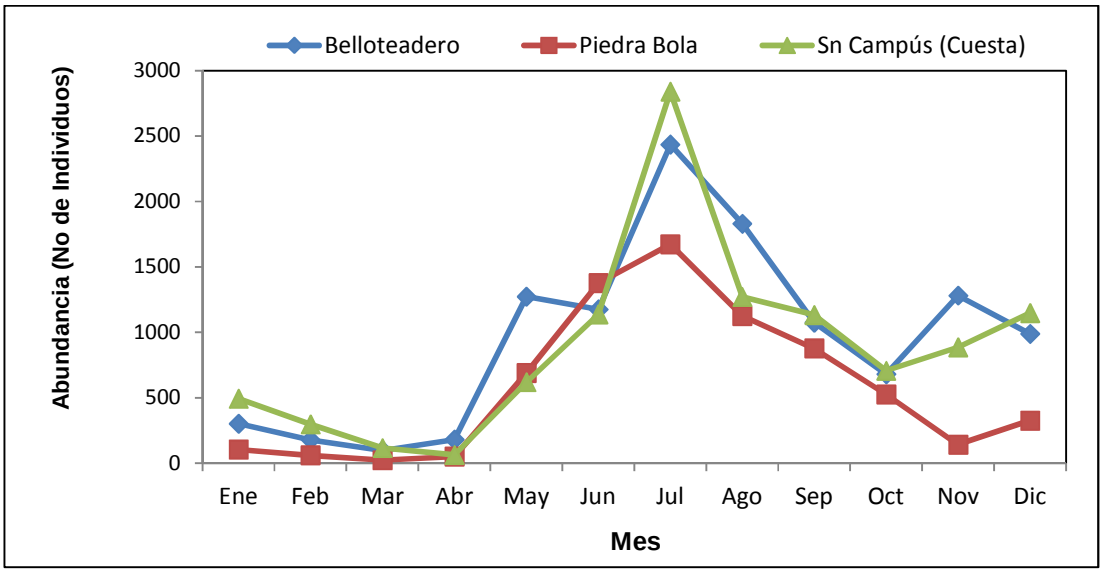


Figura 12. Patrón de abundancia estacional de los coleópteros necrófagos de las familias Silphidae y Scarabaeidae utilizando los valores totales mensuales de los ocho años de monitoreo.

En el caso de la familia Scarabaeidae se puede observar un pico máximo en el mes de julio para todos los sitios, y la mayor abundancia en el sitio San Campús, seguido de El Belloteadero y en menor medida el sitio de Piedra Bola. Posteriormente, en los meses de agosto, septiembre y octubre se observa un claro descenso de la abundancia; sin embargo, para el sitio El Belloteadero se presenta un pequeño aumento en el número de registros en el mes de noviembre, presentándose la misma situación en el mes de diciembre para el sitio de San Campús (Fig.13).

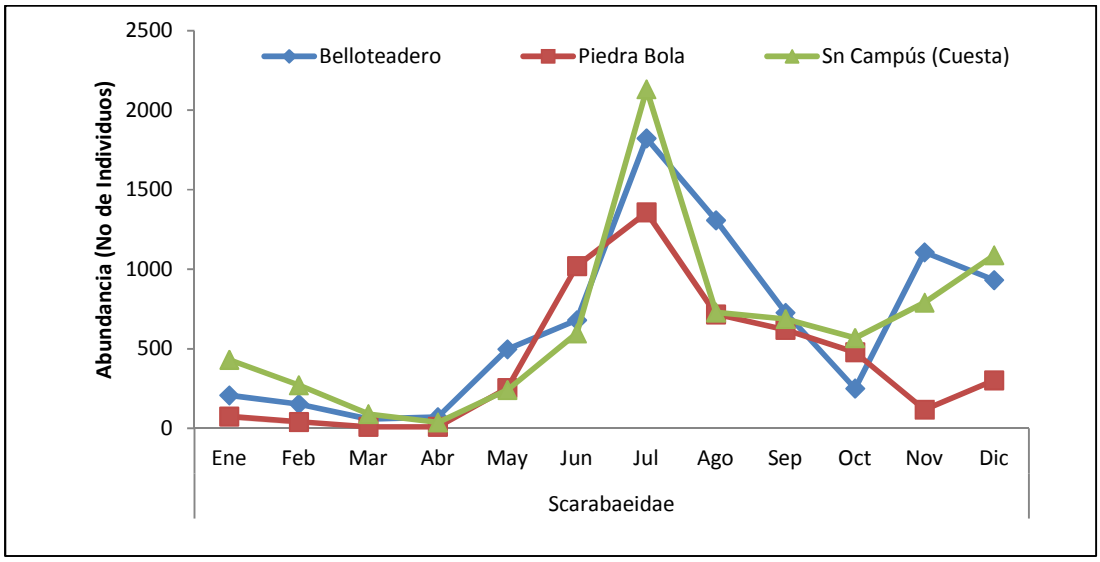


Figura 13. Patrón de abundancia estacional de la familia Scarabaeidae utilizando los valores totales mensuales de los ocho años de monitoreo.

Para la familia Silphidae el patrón de abundancia presentado es diferente; la mayor abundancia se presenta en el mes de mayo para los sitios de El Belloteadero y Piedra Bola mientras que para el sitio de San Campús se presentó en el mes de julio y es en el Belloteadero donde se presenta un segundo pico de abundancia en el mes de octubre, mientras que en los otros dos sitios la abundancia decreció significativamente a partir del mes de septiembre (Fig.14).

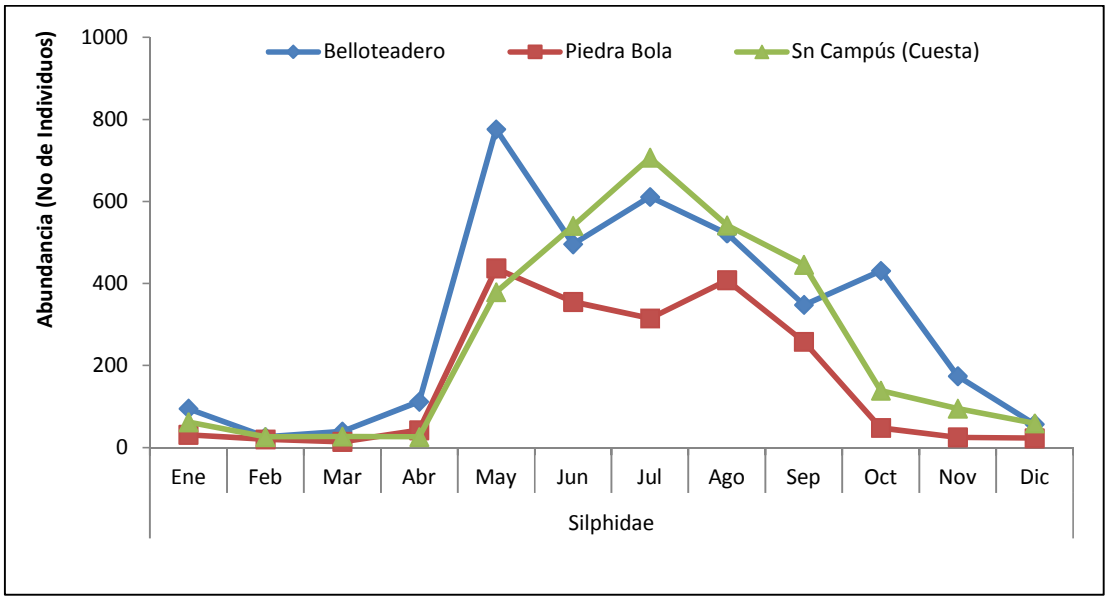


Figura 14. Patrón de abundancia estacional de la familia Silphidae utilizando los valores totales mensuales de los ocho años de monitoreo.

6.1.6 Abundancia estacional total de las especies necrófagas de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

Las especies *Onthophagus chevrolati* (ONCH) y *Nicrophorus mexicanus* (NIME) predominaron en todos los meses del periodo de muestreo (2003-2010).

Algunas especies presentaron picos de mayor abundancia total en un sólo mes, como es el caso de *Onthophagus tarascus* (ONTA) en agosto, *Sisyphus submonticolus* (SISU), *Oxelytrum discicolle* (OXDI) en mayo y *Canthidium riverai* (CARI) en junio.

Las especies que presentaron los valores más altos de abundancia registrados en conjunto durante todos los años del muestreo incluyen a *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH) con un total de 3,317 individuos en el mes de julio, *Onthophagus chevrolati* (ONCH) con 2,245 individuos en el mes de diciembre y *Nicrophorus mexicanus* (NIME) con 1,236 individuos en el mes de agosto (Cuadro 4).

Cuadro 4. Especies y número total de individuos capturados por mes a lo largo de todo el periodo de monitoreo (2003-2010).

FAMILIA	MES												TOTAL
Scarabaeidae	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	
CARI	0	0	0	2	7	46	8	18	19	20	3	0	123
CEB0	0	0	0	23	61	70	114	48	5	3	1	0	325
CEFR	0	0	0	0	3	12	261	197	98	74	9	12	666
CESP	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
COAR	2	0	0	2	99	218	762	760	486	197	73	26	2,625
GEFI	0	0	0	0	1	4	82	13	0	0	0	0	100
ONCH	690	461	150	76	532	316	737	191	286	203	1744	2245	7,631
ONRH	7	0	0	9	245	1,554	3,317	1,411	1,052	714	180	40	8,529
ONGU	0	3	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	7
ONSP	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
ONTA	12	0	5	1	8	8	5	14	2	7	0	0	62
ONZU	0	0	0	0	25	65	22	101	85	77	4	0	379
PHFL	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
SISU	0	2	1	2	6	3	4	1	0	1	1	0	21
Silphidae	**Ene**	**Feb**	**Mar**	**Abr**	**May**	**Jun**	**Jul**	**Ago**	**Sep**	**Oct**	**Nov**	**Dic**	
NIME	188	71	80	157	805	872	1,126	1,236	866	519	231	130	6,281
NIOL	0	1	0	23	741	502	504	233	186	93	54	5	2,342
OXDI	0	0	0	0	45	18	3	3	0	6	9	4	88
THTR	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	899	536	236	295	2,583	3,690	6,948	4,226	3,085	1,914	2,309	2,462	29,183

Especies: CARI *Canthidium riverai,* CEBO *Ceratotrupes bolivari,* CEFR *Ceratotrupes fronticornis,* CESP *Ceratotrupes sp,* COAR *Copris armatus,* GEFI *Geotrupes fisheri,* NIME *Nicrophorus mexicanus,* NIOL *N.olidus,* ONSP *Onthophagus sp,* ONGU, *Onthophagus guatemalensis*, ONCH *O. chevrolati,* ONTA *O. tarascus,* ONZU *O. mariozuninoi,* ONRH *Oniticellus rhinocerulus,* OXDI *Oxelytrum discicolle,* SISU *Sisyphus submonticolus,* PHFL *Phanaeus flohri,* THTR *Thanathophilus truncatus.*

6.1.7 Diferencia de abundancia específica entre sitios quemados y no quemados de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

Para el sitio El Belloteadero se colectaron un total de 11,499 individuos, de los cuales el mayor número de individuos (7,242) se encontró en la parte no quemada. La especie más representativa fue *Onthophagus chevrolati* con 3,679 individuos en este sitio.

La abundancia en general fue muy similar entre los sitios quemados y no quemados para todas las especies, excepto para *Onthophagus chevrolati* (ONCH) y *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH), las cuales presentaron un mayor número de individuos en los sitios no quemados. En cambio, la especie *Onthophagus mariozuninoi* (ONZU) presentó el valor más alto de registros en los sitios quemados. Por otra parte, nuestros resultados muestran un incremento en la abundancia de registros del sílfido *Oxelytrum discicolle* (OXDI) en los sitios no quemados de los incendios ocurridos en el año 2003 (Cuadro 5).

Cuadro 5. Especies presentes y número de individuos colectados en el sitio El Belloteadero.

ESPECIE	Scarabaeidae (B0)	Silphidae (B0)	Scarabaeidae (BNQ)	Silphidae (BNQ)	TOTAL
CARI	2	0	8	0	10
CEB0	68	0	55	0	123
CEFR	154	0	127	0	281
CESP	1	0	0	0	1
COAR	547	0	508	0	1,055
GEFI	6	0	17	0	23
NIME	0	1,376	0	1,330	2,706
NIOL	0	460	0	493	953
ONCH	635	0	3,044	0	3,679
ONRH	938	0	1,612	0	2,550
ONSP	0	0	1	0	1
ONTA	16	0	19	0	35
ONZU	42	0	4	0	46
OXDI	0	8	0	20	28
SISU	4	0	4	0	8
TOTAL	2,413	1,844	5,399	1,843	11,499

Sitios: BNQ (El Belloteadero área no quemada) y B0 (El Belloteadero área quemada). Especies: CARI *Canthidium riverai,* CEBO *Ceratotrupes bolivari,* CEFR *Ceratotrupes fronticornis,* CESP *Ceratotrupes sp,* COAR *Copris armatus,* GEFI *Geotrupes fisheri,* NIME *Nicrophorus mexicanus,* NIOL *N.olidus,* ONSP *Onthophagus sp,* ONCH *O. chevrolati,* ONTA *O. tarascus,* ONZU *O. mariozuninoi,* ONRH *Oniticellus rhinocerulus,* OXDI *Oxelytrum discicolle,* SISU *Sisyphus submonticolus.*

En el sitio Piedra Bola se colectó un total de 6,972 individuos de las familias Scarabaeidae y Silphidae. Las especies con mayor número de individuos fueron *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH) de la familia Scarabaeidae y *Nicrophorus mexicanus* (NIME) de la familia Silphidae con 3,117 y 1,399 individuos respectivamente. De la familia Silphidae se encontró a *Oxelytrum discicolle* (OXDI) bien representado en el área no quemada y se colectó un sólo individuo de la especie *Thanatophilus truncatus* (THTR) en el mismo sitio. Por otra parte, especies de la familia Scarabaeidae como *Sisyphus submonticolus* (SISU), *Onthophagus mariozuninoi* (ONZU), *Geotrupes fisheri* (GEFI), *Ceratotrupes fronticornis* (CEFR) y *Canthidiun riverai* (CARI) fueron las más abundantes en el sitio Piedra Bola quemado.

La mayor abundancia para todas las especies en general se registró en el sitio Piedra Bola No Quemado, con un total de 4,088 individuos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Especies presentes y número de individuos colectados en las áreas quemada y no quemada del sitio Piedra Bola.

ESPECIE	Scarabaeidae (P0)	Silphidae (P0)	Scarabaeidae (PNQ)	Silphidae (PNQ)	TOTAL
CARI	50	0	37	0	87
CEB0	20	0	70	0	90
CEFR	80	0	46	0	126
COAR	287	0	283	0	570
GEFI	47	0	0	0	47
NIME	0	570	0	829	1,399
NIOL	0	202	0	340	542
ONCH	230	0	375	0	605
ONRH	1,109	0	2,008	0	3,117
ONTA	8	0	5	0	13
ONZU	255	0	70	0	325
OXDI	0	13	0	21	34
SISU	13	0	3	0	16
THTR	0	0	0	1	1
TOTAL	**2,099**	**785**	**2,897**	**1,191**	**6,972**

Sitios: PNQ (Piedra Bola área no quemada) y P0 (Piedra Bola área quemada). Especies: CARI *Canthidium riverai,* CEBO *Ceratotrupes bolivari,* CEFR *Ceratotrupes fronticornis,* COAR *Copris armatus,* GEFI *Geotrupes fisheri,* NIME *Nicrophorus mexicanus,* NIOL *N.olidus,* ONCH *O. chevrolati,* ONTA *O. tarascus,* ONZU *O. mariozuninoi,* ONRH *Oniticellus rhinocerulus,* OXDI *Oxelytrum discicolle,* SISU *Sisyphus submonticolus,* THTR *Thanatophilus truncatus.*

En el sitio San Campús las especies *Onthophagus chevrolati* (ONCH) y *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH) fueron las especies con mayor número de individuos de la familia Scarabaeidae, mientras que *Nicrophorus mexicanus* (NIME) y *N. olidus* (NIOL) fueron las más abundantes de la familia Silphidae; todas las anteriores se encontraron en el área dentro de la ECLJ (SD20). Las especies *Canthidium riverai* (CARI), *Ceratotrupes fronticornis* (CEFR), *C. bolivari* (CEBO), *Geotrupes fisheri* (GEFI) y *Copris armatus* (COAR) presentaron mayor número de individuos en los sitios de San Campus fuera de la ECLJ (SF20).

Por otra parte, las especies con muy pocos individuos colectados en este sitio fueron *Onthophagus tarascus* (ONTA), *O. mariozuninoi* (ONZU) y *Sisyphus submonticolus* (SISU), encontrándose preferentemente en el sitio fuera de la ECLJ. También se colectó en este sitio la especie *Phanaeus flohri* (PHFL) con un sólo individuo en todo el muestreo.

La abundancia fue mayor en el área dentro de la ECLJ con 6,152 registros. El número de individuos colectados en total para San Campús fue de 10,712 individuos y la especie más abundante fue *Onthophagus chevrolati* (ONCH) con 3,347 individuos (Cuadro 7).

Cuadro 7. Especies presentes y número de individuos colectados dentro y fuera de la ECLJ en el sitio de San Campús

ESPECIE	Scarabaeidae (SD20)	Silphidae (SD20)	Scarabaeidae (SF20)	Silphidae (SF20)	TOTAL
CARI	8	0	18	0	26
CEB0	41	0	71	0	112
CEFR	67	0	192	0	259
COAR	331	0	669	0	1,000
GEFI	0	0	30	0	30
NIME	0	1,550	0	626	2,176
NIOL	0	653	0	194	847
ONCH	1,960	0	1,387	0	3,347
ONRH	1,521	0	1,341	0	2,862
ONTA	5	0	9	0	14
ONZU	4	0	4	0	8
OXDI	0	11	0	15	26
PHFL	0	0	1	0	1
SISU	1	0	3	0	4
TOTAL	**3,938**	**2,214**	**3,725**	**835**	**10,712**

Sitios: SD20 (San Campús dentro de la ECLJ) y SF20 (San Campús fuera de la ECLJ). Especies: CARI *Canthidium riverai,* CEBO *Ceratotrupes bolivari,* CEFR *Ceratotrupes fronticornis,* COAR *Copris armatus,* GEFI *Geotrupes fisheri,* NIME *Nicrophorus mexicanus,* NIOL *N.olidus,* ONSP *Onthophagus sp,* ONCH *O. chevrolati,* ONTA *O. tarascus,* ONZU *O. mariozuninoi,* ONRH *Oniticellus rhinocerulus,* OXDI *Oxelytrum discicolle,* SISU *Sisyphus submonticolus,* PHFL *Phanaeus flohri.*

6.2 Análisis de diversidad alfa.

6.2.1 Riqueza específica.

Al comparar la riqueza de especies de las familias Scarabaeidae y Silphide en conjunto, por sitios y por años, se encontró que los años 2005, 2006, 2007 y 2010 fueron los años con mayor número de especies, con un total de 10 especies y un intervalo de confianza entre 6 y 13 especies; en cambio los años 2003 y 2008 fueron los años con menor riqueza registrándose un valor mínimo de 6 especies.

Espacialmente la mayor riqueza de especies se presentó en el sitio de El Belloteadero área quemada (BQ) y el menor número de especies se presentó en el sitio de San Campus área dentro de la ECLJ (SD20)

Para todos los demás sitios los valores de las especies oscilan entre 12 como máximo y 6 como mínimo. Cabe resaltar que en las gráficas de la Figura 15 para los años 2005 y 2006 y el sitio Piedra Bola área quemada, se muestran valores (extremos u *outliers*) que indican un dato numéricamente diferente al resto de la información.

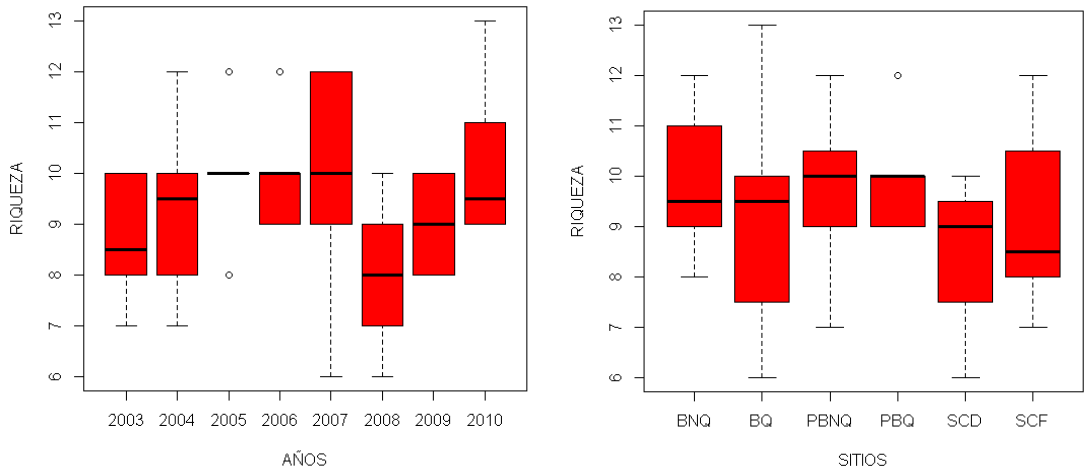


Figura 15. Valores de la riqueza de especies registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo.

Para el caso del índice Shannon-Wiener (H´), el valor más alto se encontró en el año 2010, y los valores más bajos en el año 2007, aunque en ambos casos se mostraron valores aislados. Para el caso de los sitios con los valores más altos se encontraron en los sitios El Belloteadero y Piedra Bola dentro de las áreas quemadas, encontrándose valores aislados en las dos áreas de El Belloteadero (BNQ y BQ) (Figura 16).

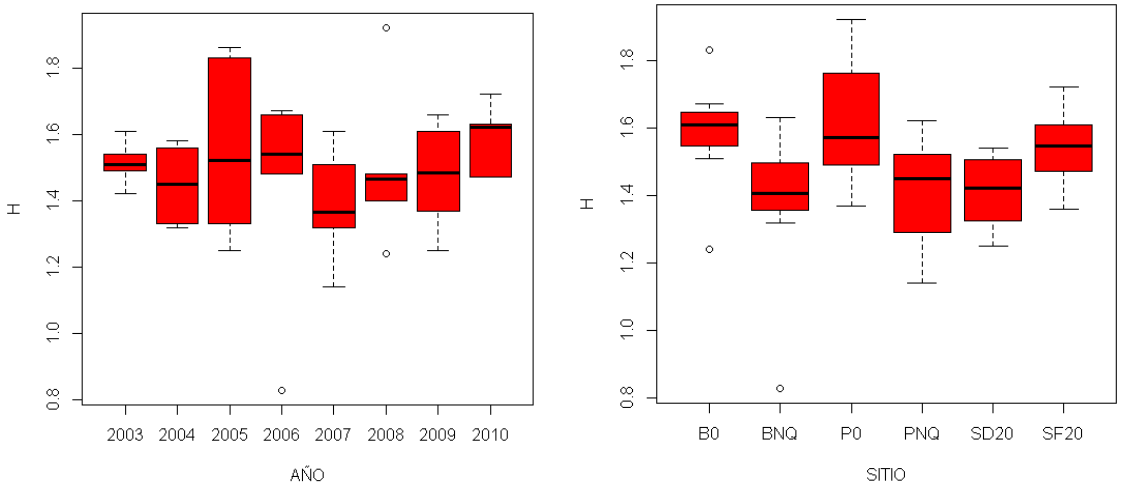


Figura 16. Valores del índice Shannon-Wiener (H´) registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo.

Por otra parte, el coeficiente de similitud de Jaccard (I_J´) presentó una gran similtud entre los primeros y últimos años, y el año que mostró el valor más bajo fue en el año 2007. Con respecto a los sitios, los valores más altos se encuentran en los sitios quemados de El Belloteadero y Piedra Bola. Para los sitios de San Campús la diferencia fue mayor en San Campús fuera de la ECLJ (Figura 17).

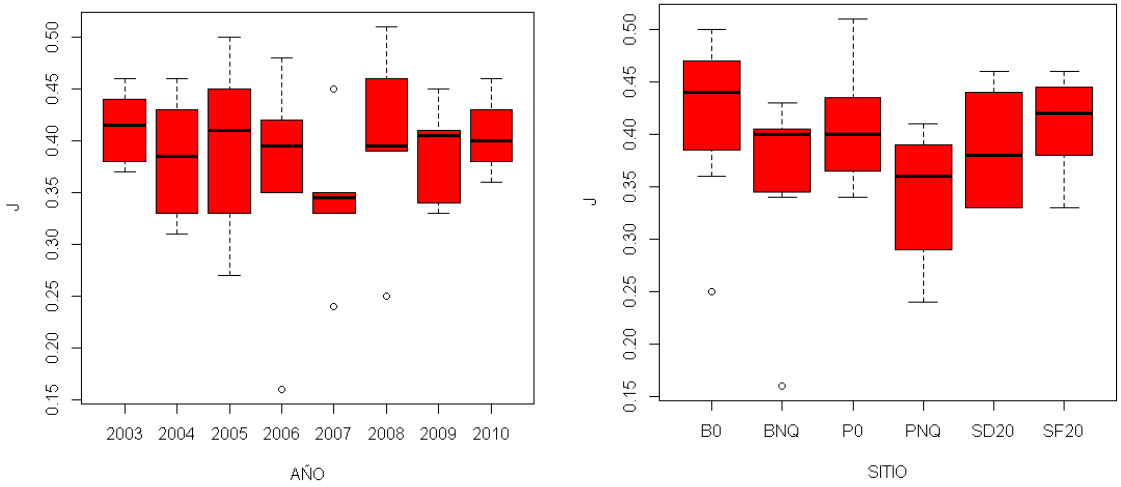


Figura 17. Valores del índice de Equidad de Pielou (J´) registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo.

El índice de dominancia de Simpson (D) nos muestra valores negativos, en cuyo caso los más negativos serán los menos dominantes y se encontraron en los años 2006 y 2010; en cambio los valores menos negativos y por consiguiente más dominantes se encontraron en los años 2007, 2008 y 2009.

Los sitios no quemados de El Belloteadero (BNQ) y Piedra Bola (PNQ) presentaron los valores más dominantes y los menos dominantes fueron sus respectivos sitios quemados. Los sitios de San Campús, en especial el sitio dentro de la estación (SD20), presentó el valor más dominante de todos los sitios (Figura 18).

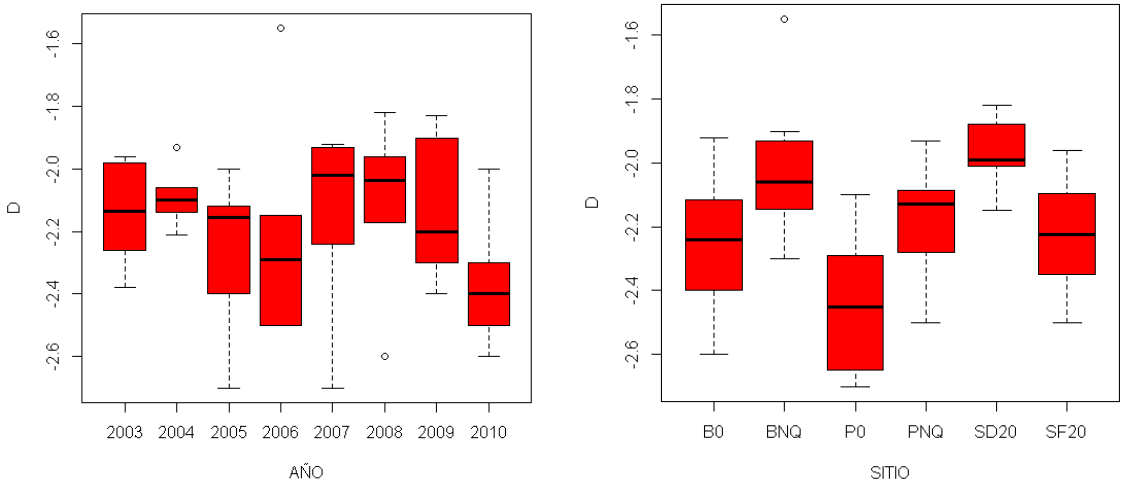


Figura 18. Valores del índice de Dominancia de Simpson (D) registrados en cada uno de los años y sitios del monitoreo.

6.3 Evaluación de parámetros físicos y ambientales.

Los resultados del Análisis de Componentes Principales arrojaron los siguientes resultados: en el eje 1 explicó un porcentaje de varianza de 41.61%, el eje 2 presentó un 27.22%, y el eje 3 un 22.16%. Tomando los valores más altos de correlación del primer eje, fue posible seleccionar las variables de importancia que fueron la precipitación (-0.92), temperatura máxima (0.67), humedad relativa (-0.63), evapotranspiración, (0.95) y el tiempo después del incendio (0.82).

Es importante mencionar que se usaron los datos de sólo siete años debido a que no se contaba con un registro completo para todos los parámetros en el año 2003, de esta manera se realizó el análisis del año 2004 a 2010 y se eliminaron aquellas especies que sólo se colectaron una vez en todo el monitoreo con la finalidad de evitar discrepancias en el análisis.

6.3.1 Análisis de los parámetros ambientales sobre las especies para cada uno de los sitios.

De acuerdo con el CCA la variable tiempo despúes del incendio presentó un valor importante en todos los sitios; por otra parte, parámetros como la humedad relativa, la precipitación y la temperatura máxima tuvieron un efecto importante en el sitio San Campús. En los sitios El Belloteadero y Piedra Bola los parámetros más importantes fueron la temperatura máxima y el incendio; sin embargo, para este último sitio la precipitación también tuvo una influencia en el área no quemada (Cuadro 8).

Cuadro 8. Resultados de las correlaciones para cada una de las variables por sitio.

VARIABLE	SCD	SCF	BNQ	BQ	PNQ	PQ
PP	0.166	**-0.575**	-0.166	-0.47	0.162	**0.736**
TMED	-0.474	-0.224	-0.044	0.283	0.195	-0.391
TMAX	-**0.794**	**0.558**	**0.617**	-0.427	**0.74**	0.417
HREL	**0.53**	-0.243	-0.47	0.268	-0.312	-0.122
EVAP	-0.496	-0.228	-0.044	0.283	0.195	-0.391
INCENDIO	**-0.61**	**0.903**	**0.81**	**-0.88**	**0.757**	**0.924**

En el diagrama del CCA correspondiente al sitio San Campús dentro de la ECLJ, las especies *Nicrophorus mexicanus* (NIME) y *N. olidus* (NIOL) presentaron valores altos de abundancia en los tres últimos años (2008, 2009 y 2010) y una relación estrecha con el incendio. En cambio las especies *Ceratotrupes fronticornis* (CEFR), *Ceratotrupes bolivari* (CEBO) incrementaron en el último año, y parece estar relacionado con la temperatura máxima y el incendio. Por otra parte, las especies *Oxelytrum discicolle* (OXDI), *Canthidium riverai* (CARI), *Sisyphus submonticolus* (SISU), *Onthophagus tarascus* (ONTA) y *Onthophagus chevrolati* (ONCH) estuvieron mejor representadas en este sitio en los años intermedios del muestreo (2006 y 2007) y el parámetro importante fue la humedad relativa.

En el sitio fuera de la ECLJ las especies más importantes fueron *Copris armatus* (COAR) y *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH), los parámetros sugeridos en este sitio fueron la precipitación y la temperatura máxima; finalmente, la especie *Onthophagus mariozuninoi* (ONZU) presentó pocos individuos en este sitio y *Geotrupes fisheri* (GEFI) parece tener una relación con la precipitación (Figura 19).

Los valores más importantes en las regresiones múltiples en este sitio fueron para CEBO dentro de la ECLJ (0.57) en interacción con dos parámetros la precipitación y la temperatura máxima y fuera de la ECLJ (0.74) el parámetro incendio.

Para COAR en el área fuera de la ECLJ (0.8) y una interacción con los parámetros incendio y la humedad relativa. La especie GEFI muestra un valor (0.5) fuera de la estación y una relación con la precipitación (Apéndice 8).

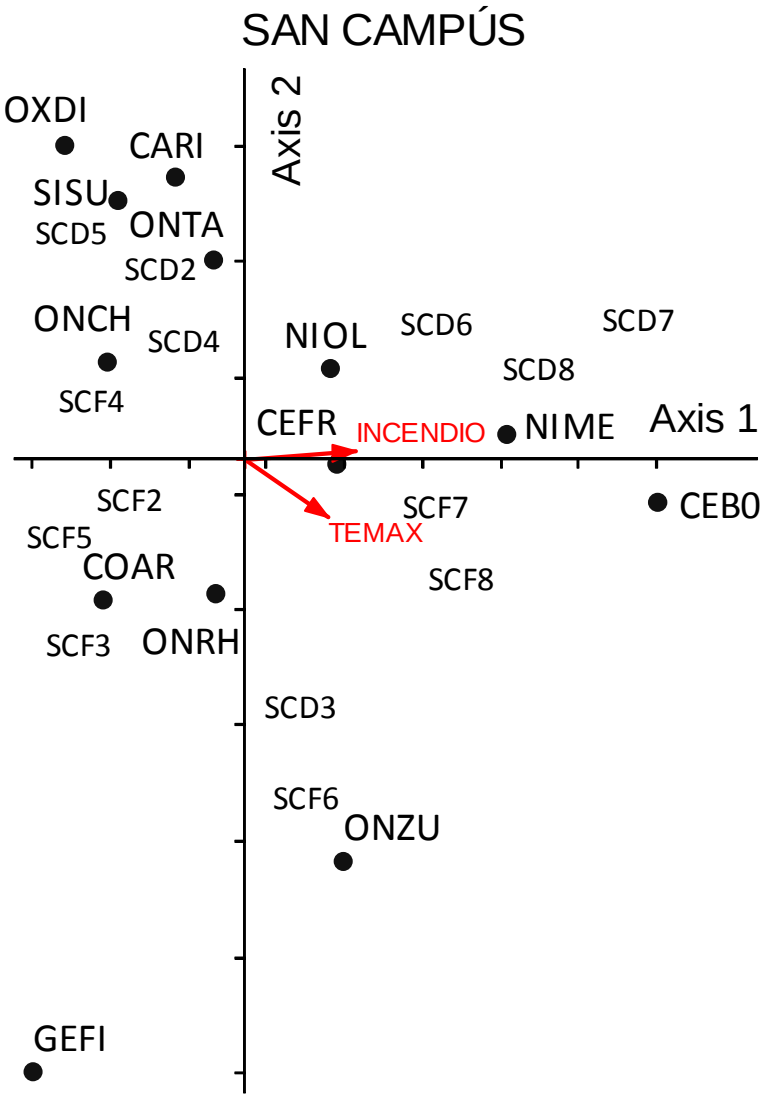


Figura 19. Mapa de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies encontradas de coleópteros necrófagos en el sitio de San Campús[1].

En el área no afectada del sitio El Belloteadero las especies registradas con mayor abundancia fueron *Onthophagus chevrolati* (ONCH) en los años 2005, 2006 y 2007 y el parámetro más importante fue la humedad relativa y para *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH) el parámetro fue la evapotranspiración; las especies con menor abundancia en este sitio fueron

[1] Los sitios se describen con las primeras letras según el caso del sitio, para San Campús dentro (SD), San Campús fuera (SF) seguido de los años de muestreo empezando con el segundo año (2004), siendo su equivalente SD2 o SF2 según el área así el último año (2010), le corresponde SD8 o SF8.

Oxelytrum discicolle (OXDI), *Canthidium riverai* (CARI), y *Nicrophorus olidus* (NIOL), así como también presentaron valores muy bajos en los análisis de ordenación.

Para el sitio afectado las especies más importantes fueron *Copris armatus* (COAR), *Ceratotrupes fronticornis* (CEFR), *C. bolivari* (CEBO) y *Onthophagus mariozuninoi* (ONZU) respondiendo a la temperatura máxima y la humedad relativa; por otra parte, para *Nicrophorus mexicanus* (NIME), *Onthophagus tarascus* (ONTA) y *Sisyphus submonticolus* (SISU) los parámetros más importantes fueron la precipitación, el incendio y la temperatura máxima (Figura 20).

En las regresiones múltiples las especies que presentaron una fuerte relación en este sitio fueron CEBO (0.85) en el área afectada respondiendo de manera significativa con el parámetro temperatura máxima, ONRH (0.7) con dos parámetros, la temperatura media y la evapotranspiración, así como NIME (0.8) con la temperatura máxima y la precipitación y SISU (0.9), en el área afectada, con la precipitación y la humedad relativa.

La especie ONCH respondió al parámetro temperatura máxima (0.71 y 0.66) en las áreas afectada y no afectada respectivamente, y COAR en el área no afectada (0.92) con los parámetros temperatura media y evapotranspiración y el área afectada (0.88) con los parámetros temperatura máxima y el tiempo después del incendio. GEFI en el área no afectada (0.9) con la humedad relativa y el incendio (Apéndice 9).

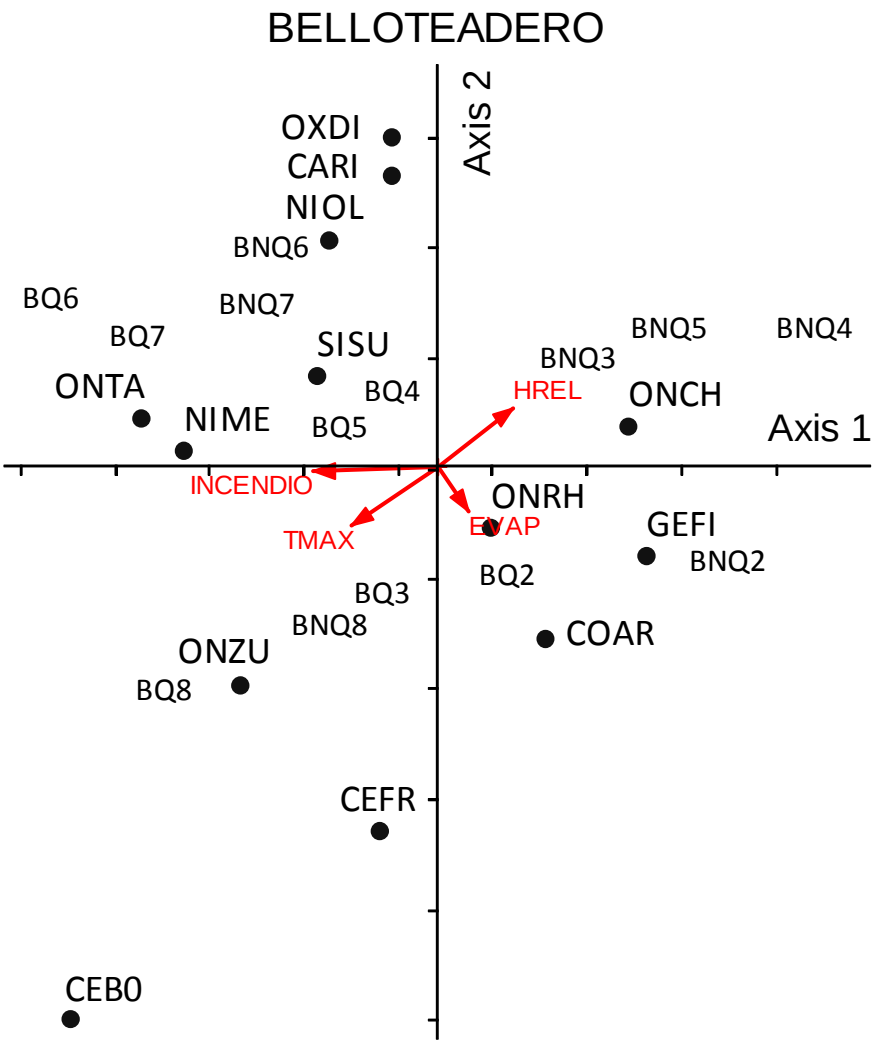


Figura 20. Mapa de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies encontradas de coleópteros necrófagos en el sitio de El Belloteadero[2].

En el sitio Piedra Bola no quemado, las especies *Ceratotrupes bolivari* (CEBO) y *Nicrophorus olidus* (NIOL) presentaron mayor abundancia en los últimos años, los parámetros que influyeron fueron la temperatura máxima y el incendio. Las especies *Onthophagus chevrolati* (ONCH), *Oniticellus rhinocerulus* (ONRH), *Onthophagus tarascus* (ONTA), *Copris armatus*

[2] Los sitios se describen con las primeras letras según el caso del sitio, para El Belloteadero no quemado (BNQ), El Belloteadero quemado (BQ) seguido de los años de muestreo empezando con el segundo año (2004), siendo su equivalente BNQ2 o BQ2 según el área, así el último año (2010), le corresponde BNQ8 o BQ8.

(COAR) y *Oxelytrum discicolle* (OXDI) respondieron a diferentes parámetros como la humedad relativa, la evapotransporación y la temperatura media

En el sitio afectado las especies *Canthidium riverai* (CARI) y *Onthophagus mariozuninoi* (ONZU) presentaron una relación con la precipitación y en este sitio tuvieron la mayor abundancia y las especies *Geotrupes fisheri* (GEFI) y *Ceratotrupes fronticornis* (CEFR), estuvieron relacionados con los parámetros precipitación, temperatura máxima y evapotranspiración. La especie *Nicrophorus mexicanus* (NIME) tuvo una relación con el incendio en los últimos años en el área afectada y finalmente *Sisyphus submonticolus* (SISU) con evapotranspiración (Figura 21).

Los resultados en las regresiones múltiples reportan que las especies que se encontraron en el área no afectada fueron ONRH (0.7), ONCH (0.5) y COAR (0.5), y los parámetros más importantes en este sitio fueron el incendio para las dos primeras y la precipitación para la tercera, y SISU (0.7) en esta área presentó una relación con la humedad relativa.

Para el área afectada las regresiones sugieren que las especies que respondieron a un sólo parámetro fueron NIOL (0.5) presentando una relación muy fuerte con la humedad relativa y ONCH (0.6) con el parámetro incendio (Apéndice 10).

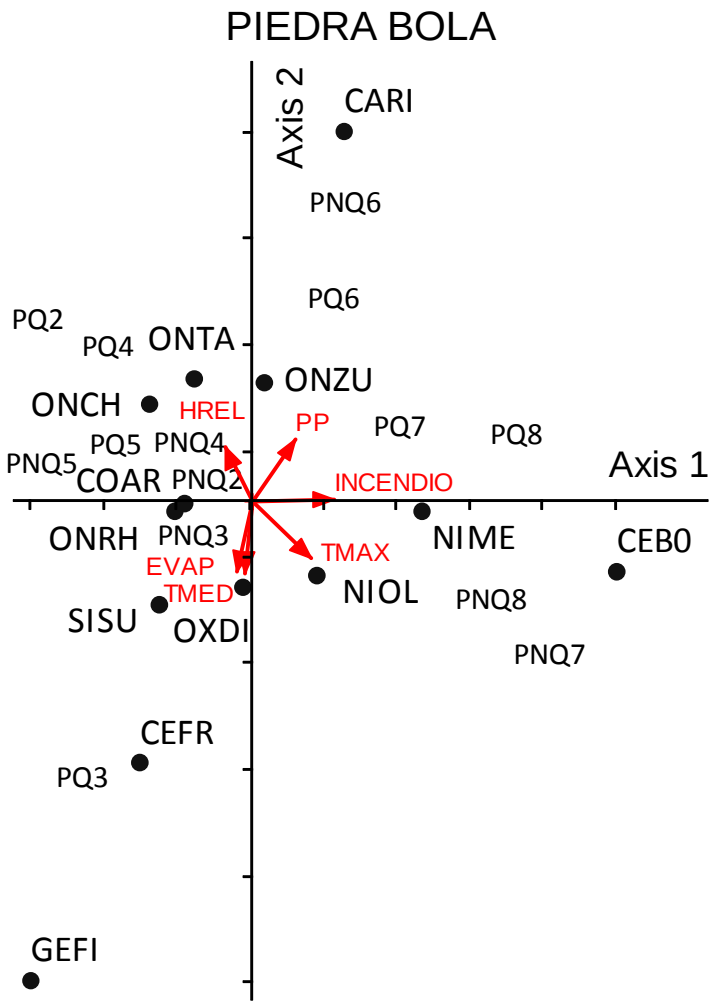


Figura 21. Mapa de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies encontradas de coleópteros necrófagos en el sitio de Piedra Bola[3].

6.4 Reconocimiento de especies tolerantes e intolerantes a los parámetros analizados.

Los parámetros que influyen en la presencia-ausencia de las especies en las zonas de estudio se identificaron con la revision de todos los resultados y fueron reforzadas con la

[3] Los sitios se describen con las primeras letras según el caso del sitio, para Piedra Bola no quemado (PNQ), Piedra Bola quemado (PQ) seguido de los años de muestreo empezando con el segundo año (2004), siendo su equivalente PNQ2 o PQ2 según el área así el último año (2010), le corresponde PNQ8 o PQ8.

ayuda de los análisis multivariados y las regresiones múltiples. A partir de nuestros análisis se obtuvo el siguiente listado de especies clasificando a cada una de las mismas según tres criterios: ***Rara***: aquellas especies que presentan una densidad poblacional baja en este trabajo. ***Tolerante***: aquellas especies que persisten en todos los sitios a pesar de los cambios en la disponibilidad de recursos causados por los diferentes parámetros en el tiempo. E ***Intolerante***: aquellas especies que a través de un cambio en un parámetro, se reduce o aumenta su abundancia y dependen de su habilidad para entrar, permanecer o desaparecer en ambientes nuevos (Cuadro 12).

Cuadro 9. Tolerancia a cambios en parámetros de las especies colectadas de las familias Scarabaeidae y Silphidae durante el periodo de 2003-2010 y sus posibles tendencias poblacionales.

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	CRITERIO	TENDENCIA	PARÁMETRO
SCARABAEIDAE	*Oniticellus*	*rhinocerulus*	Tolerante	↓	TMAX
	Onthophagus	*chevrolati*	Tolerante	↓	HREL
	Onthophagus	*tarascus*	Intolerante	↑	INCENDIO
	Onthophagus	*mariozuninoi*	Intolerante	↑	PP
	Onthophagus	*guatemalensis*	Rara	-	-
	Onthophagus	*sp*	Rara	-	-
	Copris	*armatus*	Intolerante	↓	TMAX
	Ceratotrupes	*fronticornis*	Intolerante	↓	PP
	Ceratotrupes	*bolivari*	Intolerante	↑	TMAX
	Ceratotrupes	*sp*	Rara	-	-
	Geotrupes	*fihseri*	Intolerante	↓	EVAP/PP
	Canthidium	*riverai*	Intolerante	↑	PP
	Phanaeus	*flohri*	Rara	-	-
	Sisyphus	*submonticolus*	Rara	↓	INCENDIO
SILPHIDAE	*Nicrophorous*	*mexicanus*	Tolerante	↑	INCENDIO
	Nicrophorous	*olidus*	Tolerante	↑	TMAX
	Oxelytrum	*discicolle*	Intolerante	↑	TMAX
	Thanatophilus	*truncatus*	Rara	-	-

6.5 Análisis de diversidad Beta.

6.5.1 Reemplazo en la composición de especies de las familias Scarabaeidae y Silphidae.

Como resultado de la ordenación se formaron dos grupos: en la parte derecha del eje 1 se encuentran las especies con menor número de individuos y se les relaciona con los años de poca presencia de coleópteros necrófagos en todo el monitoreo. En cambio, en la izquierda se localizan las especies más abundantes como *Oniticellus rhinocerulus, Geotrupes fisheri, Onthophagus tarascus* y *O. guatemalensis*, que se colectaron en los años 2004, 2005, 2006 y 2007 y corresponden a la familia Scarabaeidae.

Finalmente en la parte inferior del eje 2 se pueden encontrar agrupadas las especies de la familia Silphidae (*Nicrophorus mexicanus, N. olidus, Oxelytrum discicolle* y *Tanatophilus truncatus*) que se muestran más relacionados con los últimos años del monitoreo (2008, 2009 y 2010), presentándose también las especies *Ceratotrupes bolivari* y *Ceratotrupes sp*, puesto que son las dos especies de la familia Scarabaeidae que incrementan su abundancia en los últimos años del monitoreo.

El análisis muestra que la variación a lo largo del eje 1 presentó un 31.8% de varianza y este eje está relacionado con la menor abundancia. El eje 2, que explica el 52.8% de la varianza y está relacionado con la mayor abundancia, que corresponde a la familia Scarabaeidae, y el eje 3, que explica el 67.3% y representa el reemplazo de especies a Silphidae para los últimos años del monitoreo. Estos porcentajes indican la variación de las distancias representadas por los ejes, es decir el primer eje presenta la variación más baja y en base a este valor se busca los demás extremos.

En este caso la similitud se encuentra en el eje 3 porque aquí se encuentran las especies de la familia Silphidae y todas presentan una abundancia similar, además de que coinciden con los años a diferencia de la familia Scarabaeidae (Fig. 22).

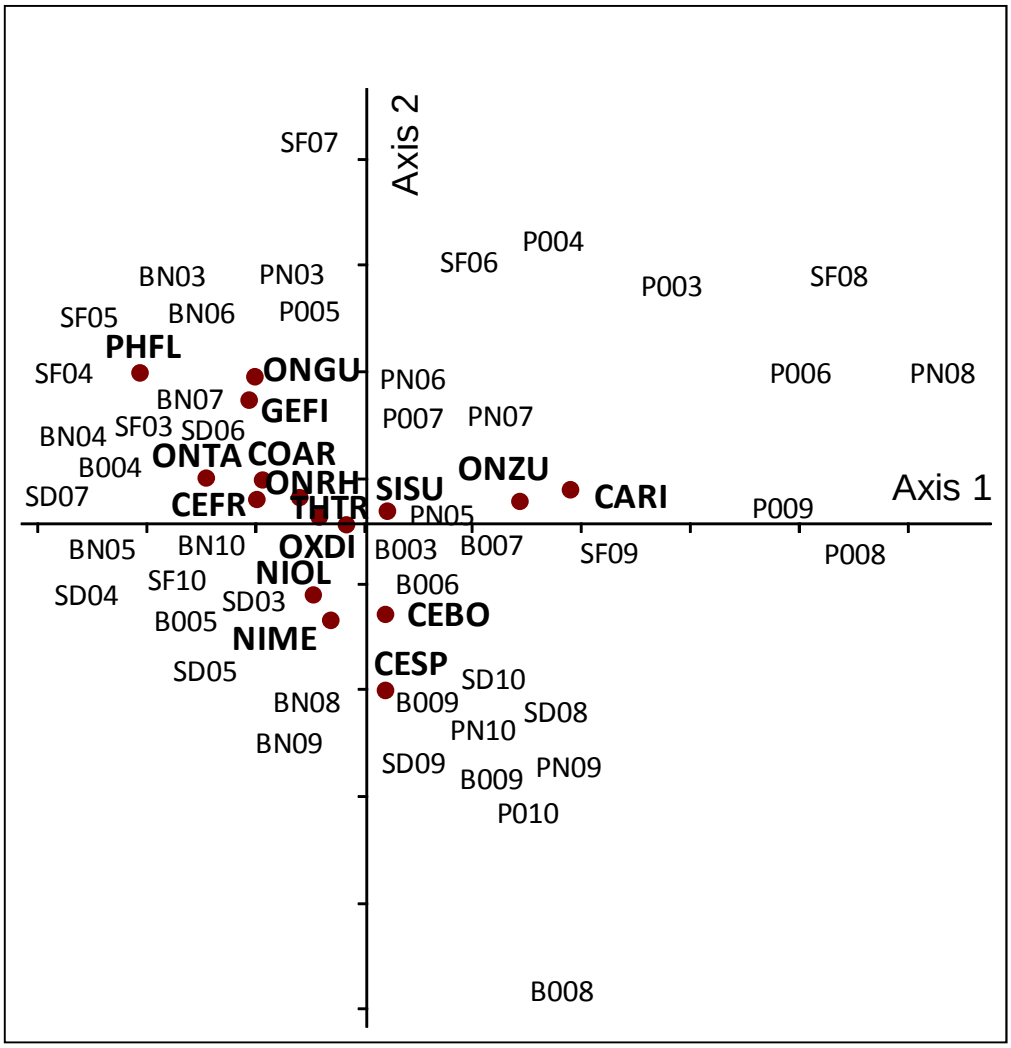


Figura 22. Mapa de ordenación Bray & Curtis de las especies encontradas durante todo el monitoreo (2003-2010) de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae en la ECLJ[4].

6.5.2 Diversidad beta total en los sitios a lo largo de todo el monitoreo.

Nuestros resultados muestran un contraste con el numero total de especies a partir del número de especies presentes en cada sitio. En los primeros años el sitio San Campús presenta un incremento alcanzando un punto máximo en 2006, a partir de 2007 empieza a tener una disminución y en los últimos años alcanza valores de 1 a 2.

[4] Los sitios se describen con las dos primeras letras según el caso, para San Campús dentro (SD), San Campús fuera (SF), Belloteadero no quemado (BN), Belloteadero quemado (B0), Piedra Bola no quemado (PN) y Piedra Bola quemado (P0) y los años del muestreo se indican del 2003-2010 seguido de estas claves.

Para el sitio Piedra Bola se presenta un valor de cero en el año 2006, se incrementa en 2007 presentando su valor más alto, pero disminuye en los siguientes años, sin embargo en el 2010 se observa un pequeño aumento.

En cambio, el sitio El Belloteadero presentó los valores mas altos que en los dos anteriores sobre todo en los años 2004, 2007 y 2010 y valores de cero en 2005 (Fig. 23). De esta manera, el mayor recambio de especies se encuentra en este sitio. En contraste el sitio de San Campús presenta un menor recambio de especies.

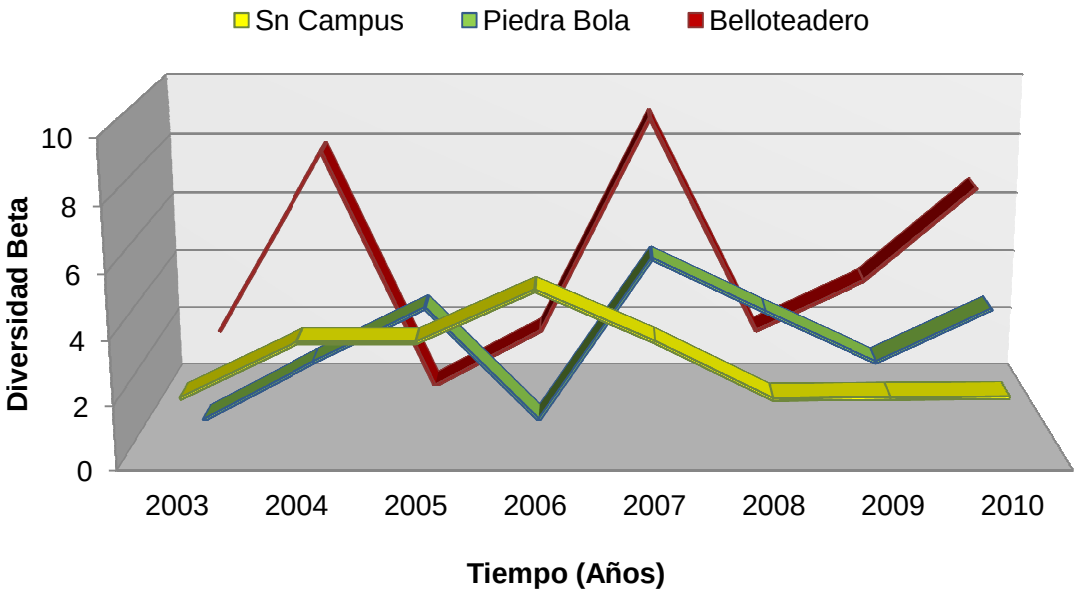


Figura 23. Índice Magurran cuantitativo en espacio-tiempo.

7 DISCUSIÓN

Este trabajo nos permitió describir las diferentes variaciones temporales y espaciales en abundancia, riqueza y recambio de las especies de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae presentes en la ECLJ, después de haberse presentado un incendio forestal de severidad moderada a alta. También nos permitió conocer los posibles factores ambientales que afectan y/o promueven las variaciones espaciales y temporales en su actividad.

7.1 Cambios de abundancia en las comunidades de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae durante ocho años de muestreo.

Muchos insectos muestran una notable disminución en su abundancia durante y después de ocurrido un incendio si es que se trata de un estudio a corto plazo (horas, 1 ó 2 meses, o bien un año después del incendio) (Hansen 1986; Anderson *et al* 1989 y Siemann *et al* 1997). En este trabajo se realizó una comparación con un muestreo despúes del incendio y con los sitios control en áreas no quemadas contiguas y los resultados obtenidos coinciden con lo encontrado en trabajos anteriores, ya que la abundancia en el año 2003 fue menor en los sitios quemados a comparación de los sitios contiguos no quemados en ese año.

Los efectos de los incendios en los insectos a mediano plazo (del segundo al tercer año después del incendio) son muy variados, ya que algunas especies persisten en menor número de individuos, algunos otros llegan a ser similares a los controles y otros, por el contrario, resultan ser más abundantes (Nagel 1973, Warren *et* al. 1987). Nuestros resultados mostraron tendencias similares a los tres casos anteriormente mencionados, las especies que persistieron en menor número durante los primeros años fueron *Copris armatus*, *Nicrophorus mexicanus, N. olidus* y *Onthophagus tarascus*; aquellas que fueron similares en abundancia fueron *Geotrupes fisheri, Ceratotrupes fronticornis* y *Oxelytrum discicolle* y las que fueron más abundantes en los sitios quemados fueron *Canthidium riverai* y *Onthophagus mariozuninoi*. Todas estas características pueden ser interpretadas como los resultados directos del incendio y van a generar otros efectos (a largo plazo). Diversos estudios realizados en Estados Unidos de Norteamerica señalan que los hábitats que son frecuentemente modificados por incendios forestales pueden ejercer una fuerte selección para unas pocas especies de amplio poder de adaptación o capacidad para mantenerse y

volver a tener acceso al recurso, sobre muchas otras especies que están adaptadas a nichos más específicos y que por lo tanto no tienen una mayor persistencia en el ecosistema (McArthur *et al*. 1962, Force, 1981, Swengel 2001,).

En este trabajo se pudo identificar a la especie *Nicrophorus mexicanus* como aquella de amplio poder de adaptación, ya que estuvo presente en todo el muestreo y en todos los sitios, lo cual coincide con un estudio, en el que *N. mexicanus* fue la especie más importante de los necrófagos estrictos de la familia Silphidae (Terrón *et al.*1991). En el trabajo de Rivera Cervantes y García Real (1998) dicha especie también se presentó con mayor abundancia; sin embargo, ellos reportan que no fue abundante para el área del bosque de pino quemado, lo que coincide parcialmente con nuestros resultados, ya que en el sitio El Belloteadero se presentó un número de individuos similar tanto en el área quemada como la no quemada. Sin embargo, cabe resaltar que fue del periodo del 2008 en adelante donde se incrementó su abundancia a nivel general. Peck y Anderson (1985) mencionan que esta especie se distribuye principalmente en zonas boscosas, lo que sugeriría que le resultó difícil de adaptarse a zonas con escasa cobertura arbórea, y que conforme el bosque quemado fue recuperándose, esta especie fue encontrando las condiciones apropiadas para poder establecerse y así incrementar su abundancia.

La abundancia estacional mostrada por los Scarabaeidae en este estudio coincide con los resultados obtenidos por Lopez Vieyra y Rivera Cervantes (1998), Janzen y Schoener (1968) y Janzen (1983), en donde el dominio presentado en el mes de julio por esta familia parece estar relacionado con los altos requerimientos de los niveles de humedad, por lo que los individuos tienden a estar más activos cuando el suelo está lo suficiente húmedo para cavar. Nuestros resultados también coinciden con los comentarios de Halffter y Matthews (1966), ya que ellos observaron ciertas tendencias en los ciclos de vida de los Scarabaeinae, que mostraban una relación directa entre la temperatura-humedad y la presencia de especies de esta familia, las que eran univoltinas (una generación anual). Algo similar reportado por Deloya (1992), quien encontró una emergencia de coleópteros en la temporada de lluvias en una selva baja ubicada en Puebla, México. Cabe mencionar que estos tipos de vegetación presentan una marcada estacionalidad y las poblaciones de coleópteros en estos sitios se caracterizan por poseer un ciclo de vida estacional muy similar. Por otra parte, las especies *Onthophagus chevrolati* y *Oniticellus rhinocerulus* estuvieron activas durante la estación seca; en relación con esto Navarrete-Gutiérrez (2009) menciona que en los bosques húmedos, a diferencia de los bosques secos, la mayoría de las especies de tamaño pequeño

permanecen activas en la estación seca, debido a un intercambio en la dominancia de hábitats con sitios intermedios, donde se incrementa la apertura del dosel y se presenta la insolación del suelo.

En el trabajo de Rivera-Cervantes y García Real (1998) el número de escarabaeidos superó a la familia Silphidae en el mes de julio para descender en invierno, esto es similar a los encontrados en los trabajos de Arellano (1992), Morón y Terrón (1984), García-Real (1995), Halffter *et al.* (1995) y en este trabajo. En cambio, la familia Silphidae se presentó mayormente en los meses de mayo a octubre, siendo su presencia más espaciada a lo largo del año en forma general, estos resultados coinciden con los obtenidos por Trumbo (1990) y Quiroz-Rocha *et al*. (2008), quienes muestran que algunas especies del género *Nicrophorus* se han registrado en estos meses. En este estudio *N. olidus* presentó un pico importante de abundancia en el mes de mayo, lo que explica por qué esta familia presentó esa diferencia estacional con la familia Scarabaeidae. Navarrete-Heredia y Fierros-López (2001) (en Quiroz Rocha *et al.* 2008) mencionan que *N. mexicanus* y *N.olidus* presentan una estrategia similar de explotación de recursos ya que se alimentan principalmente de cadáveres pequeños; sin embargo, con frecuencia presentan una sucesión estacional y una dominancia diferencial como la encontrada en nuestro trabajo.

7.2 Estructura espacio-temporal de la comunidad de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae en sus diferentes componentes de diversidad alfa.

Nuestro trabajo presentó similitudes con otros estudios como los de Bendell (1974), Kaynaş y Gürkan (2008) y Swengel (2001), en el sentido de que la riqueza de especies presentó un incremento durante los primeros años después de ocurrido un incendio. Este patrón pudo haber sido influenciado quizás por los cambios en la colonización de plantas y con ello el incremento en la presencia de especies de coleópteros necrófagos tolerantes a condiciones de escasa cobertura vegetal en los sitios quemados. Para la familia Scarabaeidae una posible explicación es que el número de especies es alto si existe una amplia gama de recursos, como: material fecal, carroña, hongos en descomposición. En nuestros resultados la mayor riqueza de especies de coleópteros necrófagos se encontró en el sitio de El Belloteadero afectado por el incendio en 2003 y los años con mayor número de especies fueron 2005, 2006, 2007 y 2010, posiblemente a causa de la existencia de un alto recambio de especies con las áreas contiguas El análisis de la estructura de la comunidad de este

grupo indica una diversidad Shannon (H`) alta en los sitios quemados en 2003 (El Belloteadero y Piedra Bola) encontrándose los valores más altos de importancia de las especies en el año 2010 y observándose una gran variación a lo largo de los ocho años de muestreo; esto nos da una idea de que aunque la presencia del incendio provocó en primera instancia una disminución de diversidad en el año 2004, en el año 2007 existe otro factor diferente al incendio, que provoca otra disminución en su diversidad. La dominancia de especies (D) se encontró en el sitio San Campús dentro de la ECLJ y los años más dominantes fueron 2007 y 2008, resultando ser los años con menor abundancia, y finalmente la similitud en abundancia proporcional entre las especies (J) fue más equitativa entre los primeros y últimos años, siendo el año 2007 el más diferente, y los sitios quemados son más diferentes a comparación de los sitios de San Campús.

Si comparamos la estructura de la comunidad de insectos necrófagos del último año de muestreo (2010) de los sitios quemados de 2003 con el estudio en 1991 por Rivera-Cervantes y García Real (1998), con respecto al incendio ocurrido en 1983, se puede notar que hubo una riqueza de especies mayor en El Belloteadero, en cambio Piedra Bola fue similar a lo encontrado en el sitio de 1991. Esto puede ser posible porque el área de Piedra Bola presentó características similares al sitio en 1991 con un renuevo de pinos. Por su parte los sitios de San Campús ya presentaban en 2003 veinte años de recuperación y veintisiete años en 2010, la riqueza fue muy variable presentando los valores más bajos de riqueza en los años 2003 y 2008 en este trabajo y en estos sitios, posiblemente influenciado por la dispersión de algunas especies no adaptadas a las condiciones presentadas en esos años debido a que fueron años que presentaron cambios en el clima. Sin embargo, la diversidad (H) no fue muy diferente y por consiguiente se mostró una mayor uniformidad de especies (J) durante todo el muestreo a diferencia del año 2007, cabe mencionar que en este sitio de San Campús ya no se ha presentado ningún incendio después del ocurrido el 1983.

7.3 El componente Beta de la diversidad de coleópteros necrófagos de las especies Scarabaeidae y Silphidae.

Al revisar la abundancia y presencia de las especies de Scarabaeidae se encontró que hay un reemplazo temporal en donde las especies *Oniticellus rhinocerulus* y *Onthophagus chevrolati* están mejor representados en los sitios no quemados y durante los primeros años, pero con el paso del tiempo su abundancia fue disminuyendo; sin embargo, siguieron siendo

especies dominantes en todo el muestreo. Por otra parte, las especies *Ceratotrupes bolivari, Canthidium riverai* y *Onthophagus mariozuninoi* fueron incrementando su abundancia en los últimos años. Se ha reportado en muchos escarabaeidos una repartición de recursos relacionada a una competencia interespecifica como resultado de la evolución (MacArthur 1972 en Hanski y Cambefort 1991). De esta forma, la selección de microhábitats es un poderoso mecanismo para facilitar la coexistencia, y en los casos en que esta competencia no es fuerte, diferentes especies pueden usar diferentes maneras de explotar el recurso, siendo unos coleópteros más generalistas o especialistas con el alimento, presentando hábitos diurnos o nocturnos, estacionalmente hablando pueden encontrarse en temporada de secas o lluvias, o bien con una diferencia en tamaño junto con un tipo de gremio (cavador, enterrador y rodador) (nicho ecológico), estos tipos de comportamientos y características de sucesión temporal también tienen que ver con el ciclo de vida, algunas especies emergen más tarde o más temprano para evitar la competencia, esto ya ha sido descrito por Morón y Terrón (1984); Halffter *et al.* (1995) y Escobar *et al*. (2008). Por otra parte, los silfidos son especies estrictamente necrófagas y enterradoras, y en este trabajo estuvieron mejor representadas temporalmente en los últimos años, estacionalmente en los meses de mayo a agosto, y espacialmente en los sitios de San Campús y El Belloteadero. Se pudo observar que en todos los sitios existió un recambio de especies a lo largo del tiempo y el sitio que presentó un valor alto de diversidad beta fue el sitio de El Belloteadero, esto quiere decir que las especies en este sitio difieren entre sí en cuanto a la composición de especies. Por el contrario, el sitio de San Campús presentó los valores más bajos manteniendo para los últimos años valores en 1.9, entendiéndose que para estos años la composición de especies se empieza a mostrar similar.

De esta manera, se puede observar que después de ocurrido el incendio en 2003 el patrón temporal de recambio en su composición de especies para los casos de Piedra Bola y Belloteadero es alto. En cambio, para San Campús, que en 2003 ya presentaba 20 años bajo un proceso de regeneración, la composición de especies no varía mucho, esto podría explicarse porque existe una relación inversa entre la diversidad beta de una región y las áreas de distribución de las especies dentro de esa región (Harrison *et al*. 1992). En su definición más amplia el área de distribución de una especie es la extensión geográfica que ocupa (Brown *et al.* 1996); de manera intuitiva se puede suponer que áreas de distribución pequeñas para los coleópteros como el caso de los sitios el Belloteadero y Piedra Bola con 0.45 ha y 2.7 ha respectivamente presentarán una diversidad beta alta. De esta manera

cuando ocurre un incendio y se abre un espacio este puede ser colonizado por especies de lugares cercanos (efecto de masa) lo que favorece el recambio de especies entre sitios. En cambio, en el sitio de San Campús, con 40 ha, las especies se encontrarán más distribuidas por el tamaño del área, y por consecuencia la diversidad beta sería más baja, además del periodo de estabilidad en que que se encuentra, ya que no ha presentado ningún incendio. Otro elemento que mencionan diferentes autores como posible respuesta a un elevado recambio de especies es la presencia de especies con áreas de distribución restringidas a condiciones muy particulares Arita y Ceballos (1997). Por otra parte Moreno y Halffter (2001) han demostrado cómo la importancia de parámetros ambientales influye en los patrones de diversidad a escala de un paisaje.

7.4 Análisis de parámetros físicos y ambientales.

Las ordenaciones y regresiones múltiples permitieron reconocer a los parámetros ambientales como los más importantes en la abundancia y presencia de los coleópteros necrófagos, entre los que destacaron la precipitación, la temperatura máxima, la humedad relativa y el tiempo después del incendio. Esta última está relacionada con las diferentes etapas sucesionales en tiempo que presenta el área afectada después de ocurrida la perturbación.

Las especies que respondieron al factor precipitación fueron principalmente *Geotrupes fisheri*, *Oniticellus rhinocerulus*, *Oxelytrum discicolle, Ceratotrupes fronticornis, Onthophagus mariozuninoi* y *Canthidium riverai*, de las cuales sólo las dos últimas especies parecieron tener un efecto más positivo, es decir, contribuyeron a incrementar su población en presencia de este factor.

La precipitación es uno de los factores más importantes para los insectos en general, ya que participa de forma directa en la productividad primaria neta en el ecosistema y es, por tanto, cuando incrementa la cantidad de biomasa producida por los autótrofos, y este grupo encontrará mayor cobertura vegetal o hábitats con características favorables. Para las especies de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae, la disponibilidad de humedad y la cantidad de lluvia en combinación con la temperatura, tienen un impacto fuerte en su presencia y abundancia. Estudios en Australia han demostrado esta variación y cómo afecta el éxito reproductivo de muchos coleópteros y el desarrollo de sus

crías (Hughes y Walker 1970 en Hanski y Cambefort 1991). Si bien es cierto que la precipitación es un factor importante que influye positivamente en la variación de la abundancia de estos organismos, también parece tener un efecto negativo cuando los valores exceden por mucho el valor medio de precipitación. Lo anterior parece indicar un fenómeno oscilatorio en el que años con fuertes precipitaciones resultan en el decremento de la abundancia de insectos y años con precipitaciones cercanas al promedio resultan en un incremento de esta abundancia. Este patrón también se ha observado en otros hábitats con otros grupos y a diferentes escalas de tiempo. Por ejemplo, en un estudio de homópteros en un bosque templado realizado durante un periodo de tres años, se encontró que en el año de mayor precipitación la abundancia fue menor y que bajo condiciones secas o moderadamente húmedas de los otros dos años, la abundancia fue relativamente mayor (Gorham *et al*. 2002). En otros casos se ha registrado una fuerte relación negativa entre el contenido de agua del suelo y la abundancia de colémbolos (Sinka *et al*. 2007), o el decremento de la abundancia de geométridos debido a altas precipitaciones (Intachat *et al*. 2001).

Aunque muchos de estos datos no muestran en qué forma la precipitación podría estar afectando negativamente en la abundancia de insectos, es posible indicar que este efecto puede ser directo o indirecto. En el primer caso, la lluvia puede tener un efecto físico sobre los individuos, ya sea dañándolos por el golpe de la gota al caer sobre ellos y alterando con ello su patrón de comportamiento (Collier 2007). Además, precipitaciones fuertes pueden provocar que se excedan los umbrales de humedad entre los cuales hay un progreso exitoso de los diferentes estados de desarrollo de un individuo (Hirose *et al*. 2006, Sinka *et al*. 2007) y con ello influir negativamente en su abundancia. En el segundo caso, la lluvia puede favorecer la dispersión y actividad de patógenos que impactan negativamente la sobrevivencia de los primeros estados de desarrollo de los insectos (Intachat *et al*. 2001, Collier 2007). Esto podría estar ocurriendo en las áreas donde existió la perturbación y estaría afectando a algunas especies. Sin embargo, las diferencias en abundancia encontradas entre ambos tipos de bosque parecen estar explicadas por diferencias ambientales asociadas a la cobertura vegetal, si entendemos al factor incendio en los resultados como una respuesta de sucesión.

La temperatura junto con la disponibilidad de recursos y la precipitación son en general los tres factores más importantes que controlan la variación en la abundancia de los insectos (Wolda 1988 en Hanski y Cambefort 1991). Para los coleópteros necrófagos la tasa de

renuevo del recurso varía de poco a nada estacionalmente, aunque la disponibilidad y la calidad puede mostrar ciertas variaciones durante la temporada seca o lluviosa convirtiéndose rápidamente adaptable para más coleópteros, por lo tanto, la disponibilidad de recursos puede experimentar una variación con grandes diferencias en la precipitación y la temperatura. En este trabajo y en especial el año 2007 la temperatura máxima y media empiezan a presentar un incremento en sus valores mensuales y promedio, generando cambios en la abundancia de las siguientes especies: *Nicrophorus olidus, Ceratotrupes bolivari* y *Oniticellus rhinocerulus*, resultando un incremento en su abundancia para los últimos dos años. Sin embargo, para *Copris armatus* provocó una baja en su abundancia, posiblemente como resultado de las grandes variaciones ocurridas con los parámetros de precipitación y temperatura máxima durante nuestro periodo de muestreo.

La humedad relativa y la evapotranspiración están muy relacionadas con la precipitación, la temperatura y la cobertura vegetal, es decir existe una colinearidad entre estos parámetros, además presentan una aparente preferencia para los coleópteros necrófagos, ya que proveen de un microclima más característico para ciertas especies como fue el caso de *Oniticellus rhinocerulus, Geotrupes fisheri*, *Copris armatus*, *Sisyphus submonticolus, Onthophagus tarascus* y *O. chevrolati*, representándolos de acuerdo con su adaptación a ciertos niveles favorables de estos parámetros, Sin embargo, se pudo observar que en el caso de estos coleópteros necrófagos y los eventos climáticos pueden alterar estos microclimas dando como posible resultado condiciones desfavorables en su alimentación, desarrollo y/o reproducción, generando cambios en su abundancia.

Como lo indican nuestros resultados, la variación temporal de la abundancia, aunque relacionada con las variables ambientales ya mencionadas, parece estar también influenciada por la existencia de eventos catastróficos, que pueden ejercer otra serie de cambios sobre la dinámica y estructura del ecosistema. En los últimos años en la región del Pacífico ocurren con mayor frecuencia temporadas de sequías extremas y fluctuaciones climáticas como huracanes, asociadas al fenómeno de “El Niño” y “La Niña”, que potencialmente pueden generar pulsos de mortalidad y reclutamiento de árboles (Durán *et al*. 2002) y así provocar cambios importantes en las variaciones ambientales y la disponibilidad de recursos alimenticios. En este sentido, en el periodo 2005 se registró la menor precipitación de todo el estudio (1480.7 mm), estando por debajo del promedio anual normal de la región, así como también disminuyó la humedad relativa en este mismo año. Este periodo “seco” probablemente causó una gran mortalidad de árboles y animales,

generándose con ello una mayor disponibilidad de recursos para organismos como fue el caso de *Oniticellus rhinocerulus*, que presentó un valor alto de abundancia en ese año en el mes de julio. Para el mes de agosto de ese mismo año la precipitación aumentó 622 mm, lo que pudo provocar que disminuyera la abundancia de esta especie.

Debido aparentemente a que en el bosque no quemado hay una cobertura vegetal diferente y con ello una mayor disponibilidad de recursos, durante el año 2008 la precipitación tuvo un gran incremento por encima del promedio normal (2485 mm); en cambio la temperatura máxima se incrementó un grado, lo que pudo provocar que los valores de abundancia favorecieran para la familia Silphidae representada por *Nicrophorus mexicanus y N. olidus, Oxelytrum discicolle y Tanatophilus truncatus* en ese año, esto es más claro para *N. olidus* ya que se presentó en los meses más calurosos como lo fue mayo. Se ha observado que ciclos de desarrollo coordinados por señales ambientales predecibles, como el fotoperiodo y la temperatura, producen ciclos con una periodicidad regular (esto es, la mayor abundancia se presentaría regularmente en el mismo periodo del año y no variaría entre años). En cambio, ciclos de desarrollo determinados por parámetros ambientales variables, como la precipitación o la disponibilidad de alimento, produciría ciclos menos regulares (esto es, la mayor abundancia se presentaría irregularmente y dependería de la presencia de esos factores) (Denlinger 1980), y podría explicar la gran variación de nuestros resultados.

Finalmente, el parámetro incendio resultó ser muy importante en todos los sitios y particularmente para las siguientes especies: *Ceratotrupes bolivari*, *Copris armatus*, *Onthophagus chevrolati*, *Oniticellus rhinocerulus*, *Geotrupes fisheri* y *Nicrophorus mexicanus*. Es importante resaltar nuevamente que el tiempo después del incendio y más específicamente los años de este muestreo, resultan ser un reflejo del grado de recuperación de su cobertura vegetal y la estructura de su vegetación en las áreas dañadas en el año 2003, así como también de las variaciones climatológicas entre años, mostrando cómo influyen en la comunidad de coleópteros necrófagos de estas familias. Todo esto se traduce en una combinación de factores y características que están influyendo en las variaciones de presencia-ausencia, abundancia, riqueza y diversidad de este grupo.

8 CONCLUSIONES

La abundancia de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae estuvo representada por un 70% y un 30% respectivamente. Temporalmente se observó que en los primeros años la abundancia fue mayor para los Scarabaeidae y en los últimos años se presentó un incremento significativo para la familia Silphidae.

Las variaciones registradas durante ocho años de muestreo en la abundancia de coleópteros necrófagos de las familias Scarabaeidae y Silphidae, tanto entre años, sitios y estacionalidad parecen estar relacionadas con la presencia del incendio forestal en el año 2003, como el primer factor explicatorio que inicia una sucesión, aunque no es el único factor que parece explicar esta variación a lo largo del muestreo, ya que la vegetación, la precipitación, la temperatura máxima y la humedad relativa juegan un papel importante para este grupo de coleópteros en estos cambios.

Los componentes de la estructura o diversidad alfa mostraron que a nivel familia la mayor riqueza específica se observó en la familia Scarabaeidae, presentándose un total de 14 especies contra 4 especies de la familia Silphidae. La respuesta de la riqueza de especies al año de haberse presentado el incendio de severidad moderada a alta, fue la disminución de una especie, pero conforme pasaban los años, a pesar de haberse presentado variaciones, esta fue incrementándose en los últimos años del muestreo. La diversidad Shannon presentó los valores más altos en los sitios quemados; en cambio, los valores más altos de abundancia se presentaron en los sitios no quemados.

Se presentaron similitudes en riqueza de especies entre los sitios afectados en el año 1983 con el sitio Piedra Bola del año reciente en 2003. La abundancia fue mayor en los sitios de San Campús porque ya presentaba en el 2010 un periodo de recuperación de 27 años; sin embargo, el estudio realizado por Rivera-Cervantes y García Real en 1990-1991 registra una mayor abundancia de especies en ese año en un sitio no quemado a comparación de cualquier sitio no quemado de los años registrados en este estudio. Los valores bajos de riqueza de especies en San Campús pueden ser resultado del tamaño del área, ya que ésta es el área más grande y por lo tanto las especies pueden encontrarse mejor distribuidas.

La composición de especies también fue diferente entre sitios. Se pudieron detectar a especies más abundantes en sitios quemados, que fueron consideradas como especies indicadoras de perturbación. Mientras que otras en los sitios no quemados, fueron consideradas especies intolerantes, que a través de un cambio en un factor, se reduce o aumenta su abundancia y dependen de su habilidad para entrar, permanecer o desaparecer en ambientes nuevos. La especie que estuvo presente en todos los sitios y todos los años fue *Nicrophorus mexicanus* y es considerada como una especie tolerante. Las especies que prefirieron los sitios en recuperación desde 1983 del sitio San Campús fueron *Nicrophorous olidus* y *Oxelytrum discicolle* y pueden ser consideradas especies indicadoras de ambientes con cobertura y estructura vegetal en un proceso de recuperación. Las especies dominantes en todo el muestreo fueron *Nicrophorus mexicanus, Onthophagus chevrolati,* y *Onthophagus rhinocerulus*, las menos dominantes *Onthophagus guatemalensis, Onthophagus tarascus, Oxelytrum discicolle, Ceratotrupes fronticornis, Geotrupes fisheri, Copris armatus, Sisyphus submonticolus* y las que se presentaron una sola vez (raras o accidentales) fueron *Onthophagus sp., Phanaeus flohri, Thanatophilus truncatus* y *Ceratotrupes sp*. Las especies *Copris armatus* y *Ceratotrupes bolivari* presentaron cambios en su abundancia, en el caso de la primera hubo una disminución en su presencia a lo largo del tiempo, y para la segunda se presentó un aumento en su presencia y abundancia con el paso del tiempo.

La recuperación de los sitios quemados en 2003 fue mayor en el sitio de El Belloteadero a comparación de Piedra Bola, este último presentó parches de renuevo de pino en 2010. En el Belloteadero el tamaño fue mucho menor (0.45 ha) y podemos creer que la existencia de parches con poca vegetación en el área afectada o bien la cercanía con el bosque contiguo no quemado en ese año, permitieron su recuperación más rápida a comparación de Piedra Bola que presenta una área más grande (2.7 ha).

El componente de reemplazo de especies ó diversidad Beta, mostró que los sitios que fueron afectados por el incendio en 2003 (El Belloteadero y Piedra Bola) presentan un reemplazo de especies en el tiempo mayor en comparación del sitio afectado en 1983 (San Campús) donde los valores fueron menores y más constantes sobre todo para los últimos años. Esto podría sugerir que los sitios son colonizados por especies infrecuentes o especies de lugares cercanos (efecto masa) que favorece el recambio de especies.

Las especies respondieron a diferentes parámetros climáticos de manera positiva o negativa, siendo estos muy importantes en sus variaciones de abundancia y/o presencia en los diferentes sitios

Actualmente muchos estudios sobre los efectos del cambio climático en bosques se han basado en la capacidad que tienen las especies de tolerar la temperatura, los cambios de precipitación y humedad y no dan gran importancia a los efectos del clima o los cambios históricos en los regímenes que sufre el sistema, como en este caso, los incendios forestales.

En la ECLJ los incendios han sido controlados y no se han presentado nuevamente en nuestros sitios de estudio debido a su manejo, pero si han existido otro tipo de eventos como “El Niño” y “La Niña”, que resultaron estar participando de manera directa en la abundancia y presencia de las diferentes especies de coleópteros necrófagos en la Sierra de Manantlán.

9 LITERATURA CITADA

Ahlgren, I. F. 1974. The effects of fire on soil organisms. In: Kozlowski, T. T; Ahlgren, C. E., (Eds.). Fire and Ecosystems. New York: Academic Press: 47-72.

Anaya, C. M. 1989. El fuego en la regeneración del bosque de Pinus-Quercus en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis profesional. Facultad de Agronomía, Universidad de Guadalajara. 76 pp.

Anderson, R. C., T. Leahy & S. Dhillion. 1989 Numbers and biomass of selected insect groups on burned and unburned sand prairie. American Midland Naturalist 122: 151–162.

Arellano, G. A.1992. Distribución y abundancia de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en un transecto altitudinal en el Estado de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 139 pp.

Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. Revista Mexicana de Mastozoología 2:33-71.

Armesto, J. J. 1990. Estudios ecológicos a largo plazo: Una prioridad para la investigación ecológica de hoy. Revista Chilena de Historia Natural 63: 7-9.

Arroyo, M. T. K., J. J. Armesto, F. Squeo & J. R. Gutiérrez. 1993. Global change: Flora and vegetation of Chile. 239-263. In: Earth System Responses to Global Change. Contrasts between North and South America (H. A. Mooney, E. R. Fuentes & B. Kronberg, Eds.). Academic Press, San Diego, California.

Barón-Lopez y Téllez-Montiel. 2004. Apuntes de Bioestadística: Tercer ciclo en Ciencias de la Salud y Medicina. Universidad de Málaga. España. 54 pp.

Balcázar, M., O. E. 2011. Patrones Geoecológicos de Incendios Forestales en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales. CUCSUR, Universidad de Guadalajara. Autlán de la Grana, Jalisco, México.

Bendell, J. F. 1974. Fire and Ecosystems. pp 73-137. In: Kozlowski, T.T; Ahlgren, C.E., (Eds.). New York: Academic Press.

Bisbby, F. A. 1996. Characterization of biodiversity. In: Global biodiversity assessment. (Heywood, V. Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, Massachussetts. pp. 21-106

Boer, C. 1989. Investigations of the steps needed to rehabilitate the areas of east Kalimantan seriously affected by fire: Effects of the forest fires of 1982/83 in east Kalimantan towards wildlife. F. R Report No. 7. Deutsche Forest Service/ITTO/GTZ, Samarinda.

Bormann, F. H. & G. E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer Verlag. Nueva York. 253 pp

Bowman, D. M. J. S., J. K. Balch, P. Artaxo, W. J. Bond, J. M. Carlson, M. A. Cochrane, C. M. D'Antonio, R. S. DeFries, J. C. Doyle, S. P. Harrison, F. H. Johnston, J. E. Keeley, M. A. Krawchuk, C. A. Kull, J. B. Marston, M. A. Moritz, I. C. Prentice, C. Roos, A. C. Scott, T. W. Swetnam, G. R. Van der Werf, & S. J. Pyne. 2009. Fire in the Earth System. Science. Vol. 324: 481.

Brown, J. H., G. C. Stevens & D. W. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries and internal structure. Annual Reviews Ecology Systematics Journal. 27:597-623.

Carpenter, S., B. Walker, J.M. Anderies & N. Abel. 2001. From metaphor to measurement: Resilience of the what to what?. Ecosystems 4: 765-781.

Collier, R. 2007. The impact of climate change on pests of horticultural crops. http://www2.warwick.ac.uk/fac/sci/whri./research/climatechange/cgpests/.

Conrad, K. F., R. Fox & I. Woiwood. 2003. Monitoring biodiversity: measuring long-term changes in insect abundance. pp. 203-225. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller & R. L. Kitching. (Eds.) *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge. 469 pp.

Contreras, M. S. & Santana C. E. 1995. The effect of forest fires on migratory birds in the Sierra de Manantlán, Jalisco. pp: 113-122. In: M. Wilson, & S. A Sader (Eds.). Conservation of Neotropical migratory birds in México Maine Agricultural and Forest Experiment Station. Miscellaneous Publication 727.

Contreras, M. S., C. E. Santana, M. H. Verdugo y W. Calder. 2006. Estudio de largo plazo: Efecto posterior de un incendio de copa sobre la comunidad de colibríes migratorios,

oeste de México. Atlas sin fronteras, IV Congreso de Norteamericano de Ornitología. 3-7 Octubre 2006. Veracruz, México.

Cuevas-Guzman, R., S. Koch, E. García, N. Núñez y E. J. Jardel. 2004. Flora vascular de la Estación Científica Las Joyas. pp 119-176. En: Cuevas-Guzmán, R. y E. J. Jardel (Eds.). Flora y vegetación de La Estación Científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.

Daily, G. C. 1997. Introduction: What are ecosystem services? In: Daily, G. C. (Ed.), Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems. Island Press, Washington, D.C., pp. 1–10.

Denlinger, D. L. 1980. Seasonal and annual variation of insect abundance in the Nairobi National Park, Kenya. *Biotropica* 12 (2):100-106.

Deloya, C. 1992. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae beetle of tropical deciduous forest in Tepexco, Puebla, México. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 52: 1-13 pp.

Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez–Jiménez, Á. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. In Historia Natural de Chamela, F. A. Noguera, J. H. Vega–Rivera, A. N. García–Aldrete y M. Quesada–Avendaño (Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D .F. p. 443–472.

Ehrlich, P. R. & A. Ehrlich. 1981. Extinctions. The causes and consequences of the disappearance of species Random House, New York. 305 pp.

Enríquez, P., E. G. 1998. Contribución al conocimiento de la ecología de bosques de pino y pino-encino en el Ejido El Terrero, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Colima. Tesis. Facultad de Biología. Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). México.

Escobar, F., G. Halffter, A. Solís, V. Halffter & D. Navarrete. 2008. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. Journal of Applied Ecology. 45 1584-1592.

Force, D. C. 1981. Postfire insect succession in southern California chaparral. American Naturalist 117: 575–582.

Foster, D. R., P. K. Schoomaker & S. T. A. Pickett. 1990. Insights from Paleoecology to community ecology. TREE 5 (4): 119-122.

Foster, D., D. Orwing & J. Mc Lachlan. 1996. Ecological and conservation insights from retrospective studies of old-growth forests. Trends in Ecology and Evolution 11: 419-424.

Franklin, J. F. 1989. Importance and justification of long-term studies in ecology. pp. 3–19.In: Likens, G. E. (Ed.), Long-term studies in ecology. New York, Berlin, Heidelberg: Springer.

Franklin, J. F., C. S. Bledsoe & J. T. Callahan. 1990. Contributions of the Long-Term Ecological Research Program. BioScience 40: 509-523.

Galante, E y M. A. Marcos-García. 1997. Detritívoros, Coprófagos y Necrófagos. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A). Los Artrópodos y el Hombre 20: 57-64.

García-Real, E. 1995. Abundancia, distribución y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae), en un gradiente altitudinal de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Tesis Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillos, Edo de México. 129 pp.

Gennard, D. 2007. Forensic Entomology: An introduction. Wiley Blackwell. 265 pp.

Gorham, L. E., S. L. King, B. D. Keeland & S. Mopper. 2002. Effects of canopy gaps and flooding on homopterans in a bottomland hardwood forest. Wetlands 22:541-549.

Gullan, P. J. & P. S. Cranston. 1994. Insects of soil, litter, carrion and dung. In: The Insects An outline of Entomology. (Eds. Chapman & Hall), Londres. 491 pp.

Greenland, D., B. P. Hayden, J. J. Magnuson, S. V. Ollinger, R. A. Pielke & R. C. Smith. 2003. Long-term research on biosphere–atmosphere interactions. BioScience, 53, 33–45.

Halffter, G. & E. G. Matthews. 1966. Natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Folia Entomologica Mexicana 12-14: p 1–312.

Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Publicaciones del Instituto de Ecología, México, 10: 176 pp.

Halffter, G., M. E. Favila, & V. Halffter.1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. Folia Entomológica Mexicana 84: 131-156.

Halffter, G., M. E. Favila & L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition zone and its biogeographical implications. Elytron, 9: 151-185.

Hansen, J. D. 1986 Comparison of insects from burned and unburned areas after a range fire. Great BasinNaturalist 46: 721–727

Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991) Dung Beetle Ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Harrison, S., S. Ross & J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. Journal of Animal Ecology. 67:151-158.

Heywood, V. H. 1995. Global biodiversity assessment. United Nations Environment Programme. Cambridge (UK): Cambridge University Press. Cambridge United Kingdom 1140 pp.

Hirose, E., A. R. Panizzi & A. J. Cattelan. 2006. Effect of relative humidity on emergence and on dispersal and regrouping of first instar *Nezara viridula* (Linnaeus.) (Hemiptera: Pentatomidae). Neotropical Entomology 35:757-761.

Hobbie, J. E., S. R. Carpenter, N. B. Grimm, J. R. Gosz & T. Seastedt. 2003. The US long-term ecological research program. BioScience: 53. 21–31.

Holling, C. S., D. W. Schindler, B. W. Walter & J. Roughgarden. 1995. Biodiversity in the functioning of ecosystems: an ecological synthesis. pp. 44-83. In: C. Perrings, C. Mäler, K. G. Folke, C. S. Holling & B. O. Jansson (Eds.). Biodiversity loss: economic and ecological issues. Cambridge University Press. Nueva York.

Instituto Nacional de Ecología, (INE). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Secretaria de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca/ Instituto Nacional de Ecología (INE). México. 201 pp.

Intachat, J. J., D. Holloway & H. Staines. 2001. Effects of weather and phenology on the abundance and diversity of Geometroid moths in a natural Malaysan tropical rain forest. Journal of Tropical Ecology 17: 411-429.

Janzen, D. H. 1983. Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. Oikos 41: 274-283.

Janzen, D. H. & T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. Ecology 49: 96-110.

Jardel, E. y L. R. Sánchez. 1989. La Sucesión Forestal: Fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo Vol. XIV. No. 84: 33-43.

Jardel, J. E. 1991. Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. Tiempos de Ciencia. 22: 9-26.

Jardel, P., E. 1992. Estrategia para la conservación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán: Propuesta para el programa de manejo integral. Editorial Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.

Jardel, E., R. Ramírez y F. Castillo. 2003. Fire management and restoration plan in the Sierra de Manantlan Biosphere Reserve, Mexico. Proceedings of the 2nd International Wildland Fire Ecology and Fire Management Congress, Coronado Springs Resort, Orlando.

Jardel, P., E. J., A. L. Santiago-Pérez, C. Cortéz M. y F. Castillo-Navarro. 2004. Sucesión y dinámica de rodales. pp. 177-204. En: R. Cuevas-Guzmán y E. J. Jardel (Eds.). Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco.

Jardel, P., E. J., V. R. Ramírez, N. F., Castillo, R. S., García, M. O., Balcazar, M. J., Chacón y R. J. E. Morfín. 2006. Manejo del fuego y restauración de bosques en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán México. pp: 216-242. En: Flores G.J.G y D.A. Rodríguez-Trejo (Eds.). Incendios forestales Mundi Prensa y CONAFOR, México D.F y Madrid.

Jardel, P., E. J., 2008. Sucesión ecológica y restauración de bosques subtropicales de montaña en la Estación Científica Las Joyas. pp. 179-203. En: M. González-Espinoza, J. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (Eds.) Restauración de Bosques en América Latina. Mundi-Prensa. México, D.F. y Madrid, España.

Jardel, E. J., E. Alvarado, J. E. Morfín Ríos, F. Castillo-Navarro y J. G. Flores-Garnica. 2009. Regímenes de incendios en ecosistemas forestales de México. En: J. G. Flores-Garnica (Ed.). Impacto ambiental de incendios forestales. Mundi-Prensa, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias y Colegio de Postgraduados. México, D.F. pp. 73-100.

Jardel, E. J., P. Llamas-Casillas & R. Ramírez-Villeda. 2010. Registros meteorológicos de la Estación Científica Las Joyas. Departamento de Ecología y Recursos Naturales-IMECBIO, Universidad de Guadalajara. Reporte técnico.

Jardel, E. J., J. M. Mass, y V. H. Rivera (Coordinadores). 2011. La investigación Ecológica a Largo Plazo en México. Editorial Universitaria, Centro Universitario de la Costa Sur, Red Mexicana de Investigación Ecológica a Largo Plazo, Universidad de Guadalajara. 178 pp.

Jiménez-Gutiérrez, V. 2009. Patrones espacio-temporales de abundancia de hexápodos en la región de Chamela, Jalisco (Arthropoda: Hexapoda). Tesis profesional Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.

Katakura, H, M. Sonoda & N. Yoshida. 1986. Carrion Beetle (Coleoptera: Silphidae) Fauna of Hokkaido. University Tomakomai Experiment Forest, Northern Japan, with a Note on the Habitat Preference of a Geotrupine Species, *Geotrupes laevistriatus* (Coleoptera: Sacarabaeidae). Research Bulletins of the College Experiment Forests Vol. 43 No. 1 pp 43-55.

Kaynaş, B. & B. Gürkan. 2008. Species richness and abundance of insects during post-fire succession of a *Pinus brutia* forest in Mediterranean region. Polish Journal of Ecology. 56 (1) 165-176.

Kinnaird, M. F. & T. G. O'Brien. 1998. Ecological effects of wildfire on lowland rainforest in Sumatra. Conservation Biological 12: 954-956.

Levin, S. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. Ecosystems. 3: 498-506.

Likens, G. E. 1983. A priority for ecological research. Bulletin of the Ecological Society of America. 64: 234–243.

Likens, G. E. 1991. Some consequences of long-term human impacts on ecosystems. Revista Chilena de Historia Natural 64: 596-614.

Likens, G. E. 1998. Limitations to intellectual progress in ecosystem science. 247-271. In: M. L. Pace & P. M. Groffman (Eds.). Successes, limitations, and frontiers in Ecosystem Science. 7th Conference Institute of Ecosystem Studies, Springer-Verlag, New York, Inc.

Lopez, Vieyra. M y L. E. Rivera Cervantes. 1998. Abundancia estacional de los coleópteros Melolonthidae (Insecta: Lamellicornia), asociados a un bosque mesófilo de montaña en la Estación Científica Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. En: Avances en el estudio de la diversidad, importancia y manejo de los insectos edafícolas americanos. pp. 61-70. Morón, M. A. y A. Aragón-García (Eds.). Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y la Sociedad Mexicana de Entomología, A.C. Puebla, México.

Lumley, T. Using Fortran code by Alan Miller. 2009. Leaps: Regression subset selection R package version 2.9. http://CRAN.R-project.org/package=leaps.

Llamas-Casillas, P. 2009. Sucesión en Bosques de Pino-Encino afectados por Incendios severos en la Sierra de Manantlán. Tesis Profesional Ingeniería en Recursos Naturales y Agropecuarios. Universidad de Guadalajara. CUCSUR. Autlán, Jalisco, México.

Mc Arthur, R. H., J. W. Mc Arthur & J. Preer. 1962. On bird species diversity, II. Prediction of bird census from habitat measurements. American Naturalist. 96:167-174

Magnuson, J. J. 1990. Long-term ecological research and the invisible present. BioScience. 40: 495-501.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.

Martín-López, B., C. Montes & J. Benayas. 2007. The non-economic motives behind the willingness to pay for biodiversity conservation. Biological Conservation. 139: 67-82.

McCune, B & M. J. Mefford. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la Biodiversidad. T-Manuales y Tesis S.E.A. Vol. 1. Zaragoza, España. 83 pp.

Moreno, C. E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta, and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. Biodiv. Conserv. 10: 367-382.

Morón, M. A. y R. A. Terrón 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra del Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) (3):1-47.

Müller F., C. Baessler, H. Schubert & S. Klotz. (Eds.). 2010. Long Term Ecological Research Between Theory and Application. Springer Dordrecht Heidelberg London New York. pp 451.

Nagel, H. G. 1973. Effect of spring prairie burning on herbivorous and non-herbivorous arthropod populations. Journal of the Kansas Entomological Society 46: 485–497.

Navarrete-Gutiérrez, D. A. 2009 Diversidades *α β* y *γ* de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera:Scarabaeoidea) en un paisaje de selva siempre verde en Chiapas, México. Tesis de doctorado en Ciencias de Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología Xalapa, Veracruz, México. 152 pp.

Noguera, F. A., S. Zaragoza-Caballero, J. A. Chemsak, A. Rodríguez-Palafox, E. Ramírez, E. González-Soriano & R. Ayala. 2002. Diversity of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Tropical Dry Forest of México. I. Sierra de Huautla, Morelos. Annals of the Entomological Society of America. 95: 617-627.

Orgeas, J. & A. N. Andersen. 2001 Fire and biodiversity: Responses of grass-layer beetles to experimental fire regimes in an Australian tropical savanna. Journal of Applied Ecology, 38: 49–62.

Palacios-Vargas, J. G., G. Castaño & J. A. Gómez-Anaya. 1998. Collembola from the canopy of a Mexican tropical deciduous forest. Pan-Pacific Entomologist 74: 47-54.

Payne, J. A. 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* (Linnaeus). Ecology 46: 592–602.

Peck, S. B. & R. S. Anderson. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). Quaestiones Entomologicae, 21(3): 247-317.

Pickett, S. T. A. & P. S. White (Eds.). 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press. New York 475 pp.

Putman, R. J. 1983. Carrion and dung: the decomposition of animal wastes. The Institute of Biology's Studies in Biology No. 165. Edward Arnold Ltd, London 62 pp.

Quiroz-Rocha, G. A., J. L. Navarrete-Heredia y P. A. Martínez-Rodríguez. 2008. Especies de Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. Dugesiana. Universidad de Guadalajara. 15(1): 27-37.

R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Resilience Alliance, 2007. Assessing Resilience in Social–Ecological Systems: A Workbook For Scientists. [online] URL: http://www.resalliance.org/3871.php

Risser, P. G. (Eds.). 1991. Long-term ecological research. An international perspective. Published on behalf of the Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE) of the International Council of Scientific Unions (ICSU) Chichester: Wiley. 294 pp.

Rivera-Cervantes, L. E. y E. García-Real. 1998. Análisis preliminar sobre la composición de los escarabajos necrófilos (Coleoptera: Silphidae y Scarabaeidae) presentes en dos bosques de pino (uno dañado por fuego), en la Estación Científica Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Dugesiana. 5 (1): 11-22.

Rodríguez, D. y P. Fulé. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. International Journal of Wildland Fire: 12: 23-37.

Rubio, C., E. A. 2007. Frecuencia de incendios forestales en el bosque de Pinus douglasiana del Ejido Ahuacapán, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis profesional. Ingeniería en Recursos Naturales y Agropecuarios. Universidad de Guadalajara-Centro Universitario de la Costa Sur. Autlán de la Grana, Jalisco. México.

Santana, C., E., E. J. Jardel, F. Hernández-Vázquez, R. Cuevas-Guzmán, D. Partida-Lara, L. I. Iñiguez-Dávalos y L. E. Rivera-Cervantes. 2004. Investigación y Educación en un área natural protegida. pp. 7-47. En: R. Cuevas-Guzmán y E. J. Jardel (Eds.). Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Siemann, E., J Haastard & D Tilman.1997. Short Term and Long Term Effects of Burning on Oak Savanna Arthropods. American Midland Naturalist, Vol. 137: 349-361.

Sinka, M., T. H. Jones y S. E. Hartley. 2007. The indirect effect of above-ground herbivory on Collembola populations is not mediated by changes in soil water content. Applied Soil Ecology 36: 92-99.

SPSS Inc., 2006. SPSS 15.0. Command Syntax Reference. Statistical software IBM. Chicago Ilinois.

Strayer, D., J. S. Giltzenstein, C. G. Jones, J. Kolasa, G. E. Likens, M. J. Mc Donnell, G. G. Parker & S. T. A. Pickett. 1986. Long-term ecological studies: An illustrated account of their design, operation, and importance to ecology. Occasional Publication of the Institute of Ecosystem Studies 2: 1-38.

Swengel, A. B. 2001. A literature review of insect response to fire, compared to other conservation managements of open habitat. Biodiversity and Conservation. Vol. 10: 1141-1169.

Symnstad, A. J., F. Stuart Chapin III, D. H. Wall, K. L. Gross, L. F. Huenneke, G. Mittelbach, D. Peters & D. Tilman. 2003. Long term and large scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. Bioscience 89:89-98.

Szentkiralyi, F., K. Lesko & F. Kadar. 2007. Climatic effects on long-term fluctuations in species richness and abundance level of forest macrolepidopteran assamblages in a Hungarian mountainous region. Carpth. Journal of Earth and Environmental Sciences 2 (2):73-82.

Terrón, R. A., S. Anduaga y M. A. Morón. 1991. Análisis de la coleopterofauna necrófila de la Reserva de la Biosfera “La Michilla”, Durango, México. Folia Entomológica Mexicana (81): 315-324.

Tilman, D. 1989. Ecological experiments: strengths and perceptual problems. pp. 136-157. In: G. Likens (Ed.). Long-term studies in ecology. Springer-Verlag, New York.

Toledo, V. H., F. A. Noguera, J. A. Chemsak, F. T. Hovore & E. F. Giesbert. 2002. The cerambycid fauna of the tropical dry forest of “El Aguacero”, Chiapas, México (Coleoptera: Cerambycidae). The Coleopterists Bulletin 56: 515-532.

Trumbo, S. T. 1990. Interference competition among burying beetles (*Silphidae: Nicrophorous*). Ecological Entomology. 15: 347-355.

Turner, M. G., V. H. Dale & E. E. Everham III.1997. Fires Hurricanes and volcanoes: Comparing large-scale disturbances. Biosciene 47: 758-768.

Turner, M. G., Collins, S. L., Lugo, A. L., Magnuson, J. J., Rupp, T. S., & R. J. Swanson. 2003. Disturbance dynamics and ecological response: The contributions of long-term ecological research. BioScience, 53, 46–56.

Valladares, F. 2004. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. pp 101-126. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

Vargas, J. S. 2007. Efecto de una quema prescrita sobre la estructura de las comunidades de roedores en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Tesis profesional Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.

Warren, S. D., C. J. Scifres, & P. D. Teel. 1987. Response of grassland arthropods to burning: a review. Agriculture, Ecosystems and Environment 19: 105–130.

Whittaker, R. 1975. Communities and ecosystems. Mac Millan Publishers Limited, New York. 385 pp.

White, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. The Botanical Review. 45 (3): 229-299.

Wiens, J. 1997. Lengthy ecological studies. Trends in Ecology and Evolution 12: 499 pp.

Wiens, J. 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “Ecological limits”. The Quarterly Review of Biology. 86 No. 2: 75-96.

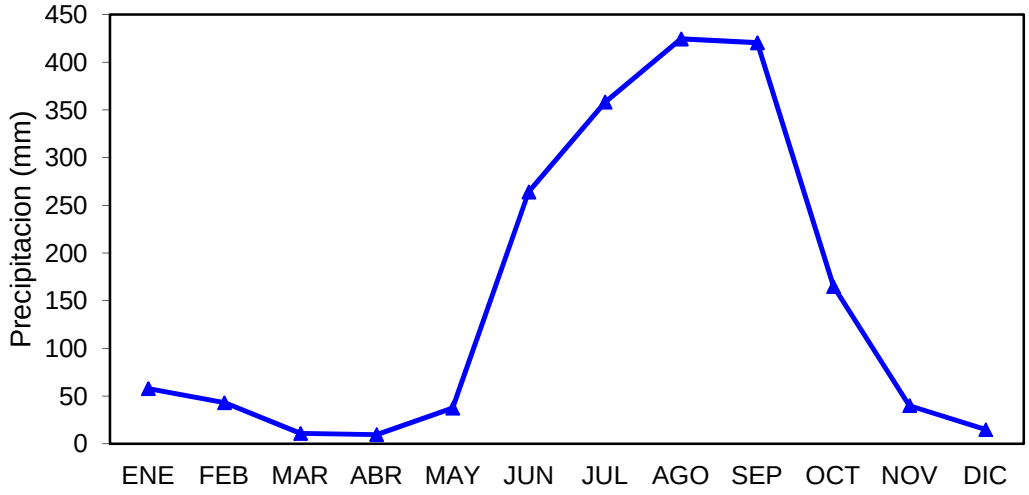
Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. Journal of Animal Ecology 47:369-381.

Wolda, H. 1983. “Long-Term” stability of tropical insect populations. Res. Pop. Ecol. Suppl. 3:112-126.

Zaragoza-Caballero, S., F. A. Noguera, J. A. Chemsak, E. González-Soriano, A. Rodríguez-Palafox, E. Ramírez-García & R. Ayala. 2003. Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a tropical dry forest region in México. The Pan-Pacific Entomologist 79: 23-37.

10 APÉNDICES

Apéndice 1. Datos de precipitación promedio mensual en la ECLJ durante el periodo 1990-2010.



Apéndice 2. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Scarabaeidae por año para el sitio de San Campús.

	Media mensual (dentro / fuera)	
Año	**SCARABAEIDAE**	***P***
2003	52.333/48.08	0.806
2004	74.583/67.08	0.719
2005	66/55.91	0.606
2006	40.667/25.583	0.353
2007	46.167/40.833	0.867
2008	11.167/12.667	0.811
2009	16.083/16.083	1
2010	21.167/44.167	0.19

Apéndice 3. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae por año para el sitio de San Campús.

Año	Media mensual (dentro / fuera) SILPHIDAE	*P*
2003	22.917/11.750	0.227
2004	25.273/10.833	0.363
2005	20.250/7.417	0.106
2006	16.401/12.567	0.034
2007	18.0803/1.583	0.356
2008	13.088/1.250	0.129
2009	49/8.6	0.074
2010	21.083/23.833	0.877

Apéndice 4. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Scarabaeidae por año para el sitio de Belloteadero.

Año	Media mensual (quemado /no quemado) SCARABAEIDAE	*P*
2003	34/67.250	0.307
2004	41/115.083	0.054
2005	36.750/60.833	0.183
2006	27.818/79	0.293
2007	18.333/46.167	0.076
2008	5.083/21.917	0.135
2009	15/20.917	0.5
2010	27.727/49.364	0.193

Apéndice 5. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae por año para el sitio de Belloteadero.

Año	Media mensual (quemado /no quemado) SILPHIDAE	*P*
2003	9.909/6.727	0.041
2004	17.083/12.500	0.551
2005	23.583/24.917	0.77
2006	16.083/5.167	0.079
2007	11.917/10.917	0.675
2008	22.083/29.333	0.647
2009	24.333/32.333	0.611
2010	29.250/32.250	0.844

Apéndice 6. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Scarabaeidae por año para el sitio de Piedra Bola.

Año	Media mensual (quemado / no quemado) SCARABAEIDAE	*P*
2003	18/33.838	0.106
2004	28.750/58.333	0.148
2005	41.909/40.364	0.787
2006	15.583/33.417	0.037
2007	35.333/31.250	0.218
2008	10.250/10.333	0.99
2009	10.583/15.417	0.415
2010	18/21.833	0.637

Apéndice 7. Comparación de la abundancia de coleópteros necrófagos de la familia Silphidae por año para el sitio de Piedra Bola.

Año	Media mensual (quemado / no quemado) SILPHIDAE	*P*
2003	2.083/5.417	0.417
2004	2.667/14.667	0.078
2005	6.583/13.917	0.184
2006	3.250/9.417	0.413
2007	10.083/8.833	0.848
2008	4.667/2.167	0.588
2009	5.917/18.500	0.135
2010	30/26.333	0.895

Apéndice 8. Valores obtenidos de R^2 para las especies presentes del sitio de San Campús en los análisis de ordenación en PC-ORD y En las regresiones se incluye la R^2 y el modelo resultante.

SAN CAMPÚS	ORDENACIÓN		REGRESIÓN			
ESPECIE	DENTRO	FUERA	DENTRO	VARIABLE	FUERA	VARIABLE
CARI	.557	-.220	0.42	H.rel/T.med	0.39	H.rel
CEBO	-.322	.983	0.57	PP/T.max	0.74	Incendio
CEFR	.325	.291	0.90	T.med/PP	0.23	T.max
COAR	.594	-.612	0.90	Incendio	0.89	Incendio/H.rel
GEFI	-	-.573	-	-	0.51	PP
NIME	-.661	.606	0.36	T.max/H.rel	0.70	T.max/PP
NIOL	.024	-.076	0.77	H.rel/PP/Incendio	0.72	PP/Evap.
ONCH	.872	-.747	0.53	T.med/Evap.	0.61	Incendio
ONRH	-.102	-.066	0.50	Evap.	-0.09	H.rel
ONTA	.452	.165	0.20	PP/Evap.	0.04	Incendio
ONZU	-.356	.374	0.73	T.med/H.rel	0.08	Incendio
OXDI	.408	-.447	0.28	H.rel/PP	0.08	Incendio
SISU	-	-.262	-	-	0.63	PP/T.max

Apéndice 9. Valores obtenidos de R^2 para las especies presentes del sitio El Belloteadero en los análisis de ordenación en PC-ORD y En las regresiones se incluye la R^2 y el modelo resultante.

BELLOTEADERO		ORDENACIÓN		REGRESIÓN		
ESPECIE	BNQ	BQ	BNQ	VARIABLE	BQ	VARIABLE
CARI	-0.09	-.05	0.21	T.max	0.49	T.max/PP
CEBO	.388	-.369	0.61	T.max/PP	0.85	T.max
CEFR	.019	.125	-.09	H.rel	0.79	H.rel/Incendio
COAR	-.321	.637	0.92	T.med /Evap.	0.88	T.max/Incendio
GEFI	-.349	.459	0.93	H.rel/Incendio	0.65	T.med/T.max/Evap.
NIME	.957	-.697	0.66	H.rel/Incendio	0.80	PP/T.max
NIOL	.490	.106	0.07	H.rel.	0.17	T.med
ONCH	-.910	.825	0.71	Incendio	0.66	Incendio
ONRH	-.439	.837	0.76	T.med/Evap.	0.69	T.med y /Evap.
ONTA	.072	-.462	0.56	T.med /Evap.	0.22	Incendio
ONZU	.287	-.462	0.00	T.max	0.60	PP/T.max
OXDI	-.131	.011	0.70	PP/Evap.	0.55	PP/Evap.
SISU	-.412	-.826	0.49	PP/T.med	0.93	PP/H.rel

Apéndice 10. Valores obtenidos de R^2 para las especies presentes del sitio Piedra Bola en los análisis de ordenación en PC-ORD y En las regresiones se incluye la R^2 y el modelo resultante.

PIEDRA BOLA		ORDENACIÓN		REGRESIÓN		
ESPECIE	PNQ	PQ	PNQ	VARIABLE	PQ	VARIABLE
CARI	-.683	.777	0.67	Evap.	0.76	PP/H.rel
CEBO	.895	.717	0.21	Incendio	0.59	T.max/PP
CEFR	.142	-.625	0.22	T.med/Evap.	0.55	H.rel/Incendio
COAR	.057	-.854	0.50	PP	0.91	T.med/Evap./PP
GEFI	-	-.636	-	-	0.85	T.med/T.max/H.rel
NIME	0.82	.766	0.50	PP T.max	0.62	PP/T.max
NIOL	0.30	.454	0.63	T.max	0.53	H.rel
ONCH	-.470	-.738	0.55	Incendio	0.68	Incendio
ONRH	-.440	-.464	0.74	Incendio	0.79	T.max/Incendio
ONTA	.253	-.134	0.75	T.med/Evap.	0.46	PP/Evap.
ONZU	.320	-.182	0.24	PP/Evap.	0.78	T.med/Evap.
OXDI	.410	-.220	0.42	T.med	0.38	PP/T.med
SISU	.260	-.261	0.78	H.rel	0.68	PP/Evap.