Acta Zool. Mex. (n.s.) 77: 1-22 (1999)

ZONAS DE SOBREPOSICION EN LAS AREAS DE DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE LAS ESPECIES MEXICANAS DE *DENDROCTONUS* ERICHSON (COLEOPTERA: SCOLYTIDAE) Y SUS IMPLICACIONES ECOLOGICO-EVOLUTIVAS

Gerardo ZÚÑIGA, Guadalupe MENDOZA CORREA, Ramón CISNEROS y Yolanda SALINAS-MORENO
Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN
Prol. de Carpio y Plan de Ayala s/n. CP. 11340, México D.F. MEXICO
gzuniga@vmredipn.ipn.mx

RESUMEN

Las especies del género *Dendroctonus* son parásitos específicos de bosques de coníferas (Pinaceae-Coniferales), de tal forma que su distribución geográfica está asociada con estas comunidades boscosas. La coexistencia natural entre las especies de *Dendroctonus* normalmente ocurre entre aquellas que presentan diferencias ecológicas, morfológicas y reproductivas evidentes; sin embargo, algunas observaciones realizadas en condiciones naturales, sugieren la coexistencia en espacio y tiempo entre algunas especies con atributos biológicos semejantes. El objetivo del presente trabajo fue determinar las zonas de sobreposición de las especies de *Dendroctonus* en México, por medio de registros de colecta obtenidos de las principales colecciones entomológicas del país. Se elaboràron mapas de distribución geográfica por estado, y a partir de ellos se delimitaron las áreas de sobreposición por el método de la propincuidad media. Los resultados muestran la presencia de 27 áreas de sobreposición de dos a cinco especies, las que coinciden en latitud, longitud, altitud y huésped. La presencia de estas zonas sugiere que la posible coexistencia de especies de *Dendroctonus* con atributos biológicos semejantes puede ser común y que debería considerarse en los programas de control de estos insectos. Además, plantea la posibilidad de estudiar diversos fenómenos ecológico-evolutivos que pueden presentarse en éstas especies en estos sitios.
Palabras Clave: *Dendroctonus*, áreas de sobreposición, distribución, *Scolytidae*, Coleoptera, México.

ABSTRACT

Species of *Dendroctonus* are parasites of conifer forests (Pinaceae-Coniferales), their distribution range being associated with these forest communities. Natural co-existence of *Dendroctonus* species with ecological, morphological, and reproductive differences is common; however, observations made in natural conditions suggest the co-existence, in time and space, of some species with similar biological features. The purpose of the present work was to determine overlapping zones in the distribution range of *Dendroctonus* species in México. Our study was based on records of specimenes deposited in the main national entomological collections. Maps of distribution range of the species were made per state, which were the basis to determine overlapping zones by the propinquity method. The results show the presence of 27 overlapping zones of two to five species, where latitude, altitude, and

host are similar. The presence of these zones suggests that co-existence of *Dendroctonus* species with similar biological attributes is common, and should be considered in the control of these insects. Additionally, ecological and evolutionary several aspects could be studied in these areas.
Key Words: *Dendroctonus*, overlapping zones, distribution range, *Scolytidae*, Coleoptera, Mexico.

INTRODUCCION

El género *Dendroctonus* Erichson es un grupo neártico monofilético de origen reciente (Hopkins, 1909; Wood, 1963, 1986). Sus especies guardan entre sí relaciones taxonómicas y filogenéticas complejas, que han requerido de estudios más profundos. La determinación taxonómica es un caso ilustrativo, ya que por su semejanza morfológica y atributos biológicos compartidos (Wood, 1963), las especies han sido ordenadas en cinco grupos (Cuadro 1). El empleo de caracteres morfológicos, cromosómicos, enzimáticos, químicos y reproductivos (Lanier, 1981; Bentz & Stock, 1986; Stock *et al.*, 1987; Lanier *et al.*, 1988; Furniss, 1996), ha mostrado la consistencia de esta agrupación y ha ratificado la condición natural de los grupos.

Cuadro 1

Grupos taxonómicos y distribución de *Dendroctonus* spp. (Wood 1963)

Distribución	Alaska y Canadá	Estados Unidos	México	Centro América
GRUPO I				
D. brevicomis *	X	X	X	
D. vitei *			X	X
D. frontalis *		X	X	X
D. mexicanus *			X	X
D. approximatus		X	X	X
GRUPO II				
D.adjunctus *		X	X	X
D.ponderosa *	X	X	X	
D. jeffreyi *		X	X	
GRUPO III				
D. parallelocollis			X	X
D. terebrans		X		
D. valens	X	X	X	X
D. rhizophagus *			X	
GRUPO IV				
D. rufipennis	X	X		
D. punctatus	X	X		
D. murrayanae	X	X		
GRUPO V				
D. simplex	X	X		
D. pseudotsugae *	X	X	X	

* especies consideradas primarias en México.

La distribución geográfica en América de 17 de las 19 especies conocidas del género corresponde al patrón neártico descrito para la entomofauna de Norteamérica (Halffter, 1964, 1976, 1987) y está asociada con bosques de coníferas (Pinaceae-Coniferales), las dos especies restantes son paleárticas (Wood, 1982). No obstante, no es clara la relación alopátrida o simpátrida que poblaciones y especies del género guardan entre sí. Con base en datos ecológicos y biológicos, algunos autores han considerado poco probable que exista sobreposición de sus áreas de distribución geográfica (Hendrichs, 1977; Perusquía, 1978; Wood 1982; Lanier *et al.*, 1988), sin embargo, otros han observado la coexistencia en tiempo y espacio de algunas especies de *Dendroctonus* (e.g. Wood, 1982; Zuñiga *et al.*, 1995).

La discusión sobre distribución geográfica ha tomado lugar en un sistema bidimensional de latitud y longitud; no obstante, Berthold (1990) considera que el análisis debería realizarse en un sistema multidimensional donde además de latitud y longitud deberían considerarse otros elementos, como altitud, especificidad al huésped y otras características del nicho. Reconocer las áreas de sobreposición de las especies de *Dendroctonus* en México no sólo tiene importancia desde un punto de vista biogeográfico, sino por las implicaciones que conlleva el control de estas especies, que ocasionan grandes pérdidas en el recurso forestal.

A pesar de que la distribución de las especies no está restringida por límites políticos, los objetivos del presente trabajo son: documentar la sobreposición probabilística de las áreas de distribución de las especies de *Dendroctonus* por entidad federativa, explorar las posibles causas que determinan la coexistencia de las especies e inferir las implicaciones ecológicas y evolutivas que pudieran presentarse en dichas áreas.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo se basó en consultas de los registros de colecta de especies de *Dendroctonus* que se obtuvieron de diferentes colecciones entomológicas de México. Las colecciones consultadas pertenecen a las siguientes instituciones: Instituto de Fitosanidad del Colegio de Postgraduados; División de Bosques de la Universidad Autónoma de Chapingo; Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN; Instituto de Biología-UNAM; Museo de Historia Natural de la Ciudad de México; Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias; Instituto de Silvicultura-UANL; Dirección General de Sanidad Vegetal de la Secretaría de Agricultura de Recursos Hidráulicos (SEMARNAP) y Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

De cada registro se capturaron los siguientes datos: número de catálogo, especie, sitio y fecha de colecta, altitud, huésped, colector y persona que

determinó el material. Con la finalidad de tener una mayor confiabilidad de los datos, los registros dudosos o incompletos no fueron considerados.

Para propósitos prácticos, México fue dividido en tres regiones. Los estados al norte del paralelo 23 fueron incluidos en la región norte, los comprendidos entre los paralelos 23 y 18 en la región centro, y los que se ubican al sur de este último, en la región sur. El análisis excluye a Baja California Sur, Nayarit, Guanajuato, Tamaulipas y Quintana Roo donde no se han registrado estos insectos, así como Tabasco, Campeche y Yucatán donde no hay especies nativas de pino.

Los sitios de colecta de las especies fueron referenciados mediante cartografía de escala 1: 50,000 y las áreas de distribución fueron delimitadas mediante el método de la propincuidad media (Rapoport, 1975). El método consiste en unir mediante arcos a los puntos de distribución más cercanos (propincuos) y formar colonias de máxima propincuidad, las que se conectan a su vez con las colonias más cercanas.

Las áreas se establecen para aquellas especies que presentan dos o más puntos de colecta, con excepción de localidades tan separadas donde la media aritmética resulta ser tan grande como para ser representada en los mapas. Los sitios donde ocurre la intersección más inclusiva de las áreas de distribución y coinciden los datos de longitud, latitud, altitud y huésped de las especies, son considerados zonas de sobreposición.

RESULTADOS

La consulta de 933 registros de colecta permitió reconocer las áreas de distribución de las 12 especies de *Dendroctonus* en México y determinar a partir de ellas 27 zonas de sobreposición, que incluyen la presencia de 2 a 5 especies, siendo *Dendroctonus adjunctus* Blandford, *D. mexicanus* Hopkins, *D. frontalis* Zimmermann, *D. parallelocollis* Chapuis y *D. valens* LeConte, las más comunes.

REGION NORTE: Los estados que presentaron un mayor número de zonas de sobreposición, con tres cada uno de ellos, fueron Chihuahua, Durango y Nuevo León. En Chihuahua se han registrado ocho especies distribuidas a lo largo de la Sierra Madre Occidental (Fig. 1). La zona 1 localizada en el municipio de Madera incluye a siete, de las cuales, *Dendroctonus adjunctus, D. approximatus* Hopkins, *D. brevicomis* LeConte y *D. parallelocollis* se colectaron sobre *Pinus durangensis* Martínez en un intervalo altitudinal de 2350 a 2400 m; *D. approximatus, D. brevicomis, D. rhizophagus* Thomas & Bright y *D. valens* se localizaron sobre *P. engelmannii* Carr. desde 1200 a 2240 m de altitud. La zona 2 se ubica en el municipio de Bocoyna, donde se ha registrado a *D. adjunctus, D. mexicanus* y *D. valens* atacando a *P. arizonica* Engelm. a una altitud de 2390 m.

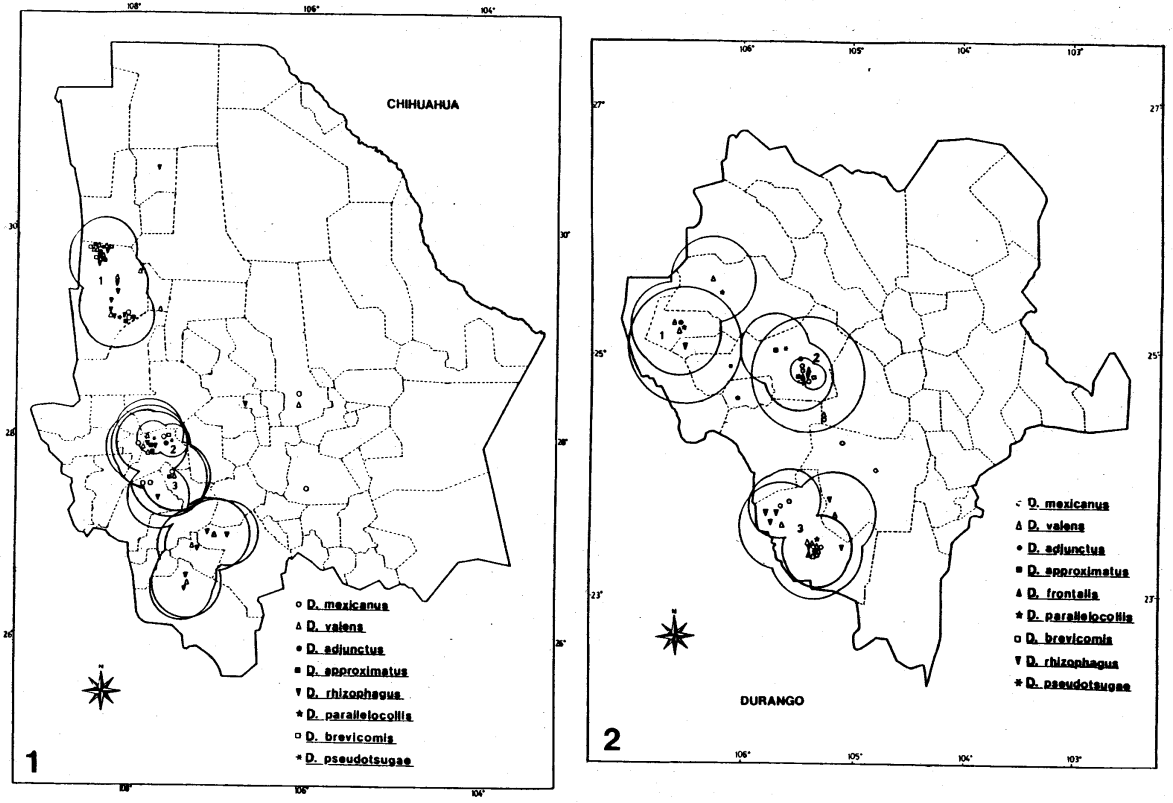


Figura 1 y 2

Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en Chihuahua Fig. 1 y Durango Fig. 2. Los números presentan las tres zonas de sobreposición definidas por algunas de ellas.

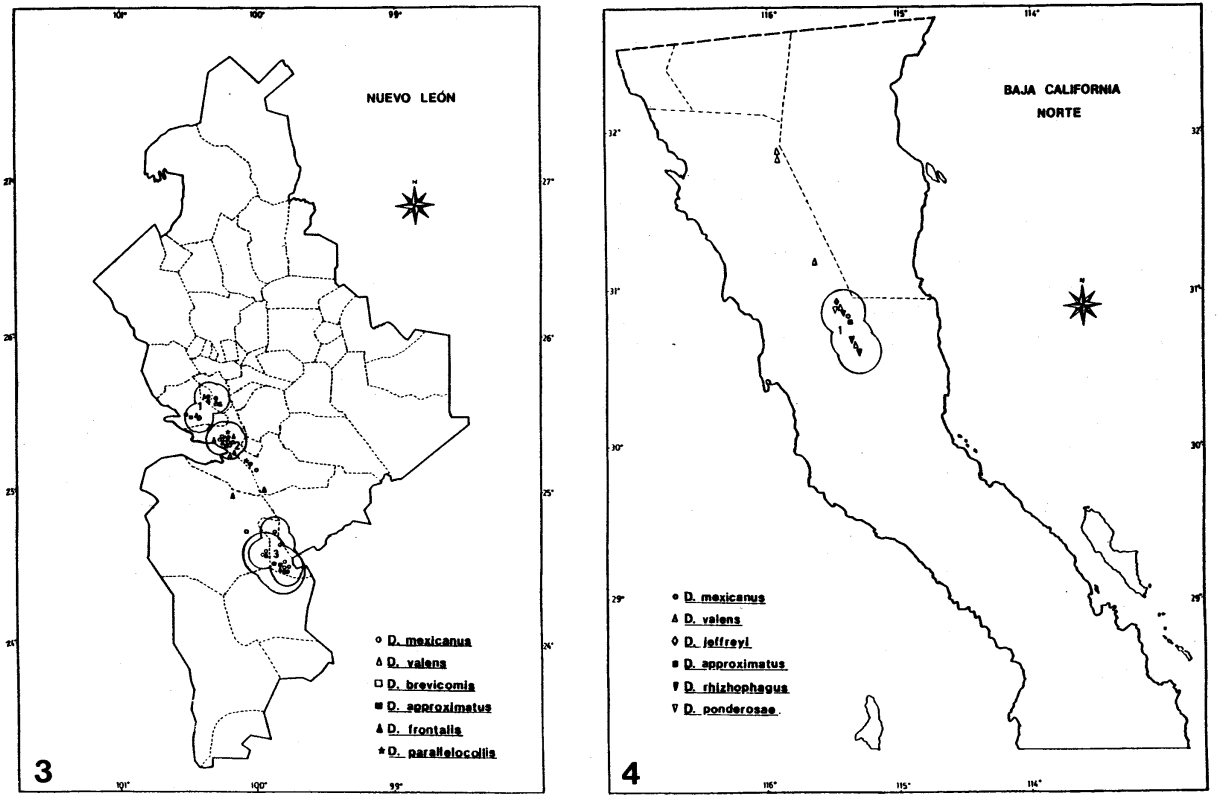


Figura 3 y 4

Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en Nuevo León Fig 3 y en Baja California Norte Fig. 4 con sólo una zona de sobreposición. Los números muestran las tres zonas de sobreposición definidas por algunas de ellas.

La zona 3 corresponde a la localidad de Cusarare Creel e incluye a *D. approximatus, D. mexicanus* y *D. valens* sobre *P. leiophylla* Schltdl. et Cham. en un intervalo de 2250 a 2350 m.

El estado de Durango presenta la mayor riqueza específica de *Dendroctonus* (Fig. 2); siete de las nueve especies presentes forman tres zonas de sobreposición en la parte oeste de la Sierra Madre Occidental. La primera (1) se localiza en el municipio de Topia, donde se ha registrado a *Dendroctonus adjunctus, D. parallelocollis* y *D. valens* sobre *Pinus teocote* Schltdl. et Cham. a una altitud de 2500 m. La segunda (2) se encuentra en el municipio de Santiago Papasquiaro, donde se han colectado ocho especies, de las cuales *D. adjunctus, D. brevicomis, D. frontalis, D. mexicanus* y *D. parallelocollis* se han encontrado sobre *P. durangensis* desde los 2650 a los 2835 m. La tercera (3) se ubica en el municipio dė El Salto donde están presentes *D. adjunctus, D. frontalis, D. mexicanus, D. rhizophagus* y *D. valens* sobre *P. cooperi* Blanck entre 2400 y 2700 m.

En el estado de Nuevo León están presentes seis especies, cuya distribución abarca las cordilleras montañosas de la Sierra Madre Oriental (Fig. 3). La sobreposición estrecha de las áreas de distribución muestra tres zonas. La primera (1) se circunscribe a los municipios de Garza García y Monterrey, donde se ha registrado a *Dendroctonus approximatus, D. brevicomis* y *D. valens* sobre *Pinus ponderosa* Dougl. entre 2550 y 2600 m; *D. approximatus, D. frontalis* y *D. valens* infestan *P. teocote* entre 1000 y 1500 m; y *D. frontalis* y *D. mexicanus* se encuentran sobre *P. montezumae* Lamb. y *P. pseudostrobus* Lindl. entre 1000 y 2000 m. La segunda zona (2) se ubica en el municipio de Santiago, donde *D. approximatus, D. frontalis, D. mexicanus* y *D. valens* se han colectado sobre *P. teocote* desde 1020 a 1550 m. Esta última asociación de especies, excepto *D. valens*, se repite en la tercera zona (3) en el municipio de Iturbide, a altitudes entre 1700 y 1900 m.

Por último, en Baja California Norte se observa en las Sierras de Juárez y San Pedro Mártir una amplia zona de sobreposición en el municipio de Ensenada (Fig. 4), definida por la presencia de *Dendroctonus approximatus, D. jeffreyi* Hopkins, *D. mexicanus, D. rhizophagus* y *D. valens* sobre *Pinus jeffreyi* Murr. en el intervalo de 1600 m a 2300 m. Además, se ha registrado a *D. rhizophagus* y *D. valens* sobre *P. ponderosa* a una altitud de 1500 m.

REGION CENTRO: Es la que presenta mayor número de zonas de sobreposición en el Eje Volcánico Transversal, localizadas principalmente en los estados de México, Jalisco, Michoacán y Morelos.

En el estado de México se han registrado seis especies (Fig. 5). Varias zonas de sobreposición son determinadas por dos o mas de éstas, pero en general, pueden definirse tres. La zona 1 se localiza en Villa de Allende, al oeste del estado, con *Dendroctonus approximatus, D. mexicanus, D. parallelocollis* y *D. valens* sobre *Pinus pseudostrobus* Lindl. entre 2500 y 2600 m. La zona 2 se circunscribe al suroeste del estado en el municipio de Coatepec donde se presentan *D. mexicanus* y *D. parallelocollis* sobre *P. montezumae* a una altitud de 2850 m. La zona 3 se sitúa al oriente del estado, en el municipio de Ixtapaluca, y es definida por *D. adjunctus, D. valens* y *D. mexicanus* sobre tres huéspedes distintos. Las dos primeras especies comparten a *P. hartwegii* Lindl. desde 3150 hasta 3760 m, mientras que *D. mexicanus* y *D. valens* se presentan sobre *P. leiophylla* y *P. montezumae* a diferentes altitudes.

En Jalisco están presentes cinco especies (Fig. 6), que se distribuyen principalmente al sur del estado. Las áreas de distribución de cuatro especies dan origen a tres zonas de sobreposición. La primera (1) se localiza al oeste del estado en Atenquillo, formada por *Dendroctonus approximatus, D. mexicanus, D. parallelocollis* y *D. valens* que comparten a *Pinus michoacana* Martínez y *P. teocote* a una altitud de 2230 m. La segunda (2) es la más amplia, ya que abarca a los municipios de Atemajac (2a), Tapalpa (2b) y Sayula-Amacueca (2c).

En la zona 2a se ha registrado a *D. approximatus, D. mexicanus* y *D. valens* sobre *P. michoacana* a una altitud de 2350m; asimismo *D. mexicanus* y *D. parallelocollis* comparten a *P. leiophylla* y *P. teocote* a 2350 m de altitud. En la zona 2b se encuentran *D. approximatus, D. mexicanus, D. parallelocollis* y *D. valens* sobre *P. leiophylla, P. michoacana* y *P. teocote* en un intervalo altitudinal que va de 2175 hasta 2400 m. La zona 2c incluye a *D. parallelocollis* y *D. valens* sobre *P. leiophylla* y *P. michoacana* a 2250 m. La tercera zona (3) es la más pequeña y se localiza en los municipios de Venustiano Carranza y Copala-Zapotitlán, donde están presentes *D. approximatus, D. mexicanus, D. parallelocollis* y *D. valens* sobre *P. leiophylla, P. michoacana, P. montezumae* y *P. teocote* a 2180 m de altitud.

El área de distribución de las seis especies de Michoacán se extiende a todo el estado (Fig. 7), excepto al suroeste, con una amplia sobreposición que permite determinar dos zonas. La primera (1) se localiza en el municipio de Uruapan e incluye a *Dendroctonus frontalis, D. mexicanus* y *D. valens*. Las dos primeras especies comparten a *Pinus michoacana* a 1530 m, mientras que *D. mexicanus* y *D. valens* comparten a *P. leiophylla* entre 1900 y 2600 m. La segunda (2) se ubica principalmente en los municipios de Ciudad Hidalgo y Jungapeo, con *D. frontalis, D. mexicanus* y *D. valens*. Las dos primeras comparten a *Pinus pringlei* Shaw desde 1500 hasta 1850 m y las dos últimas comparten a *P. leiophylla* y *P. pseudostrobus* entre 2220 y 2400 m de altitud.

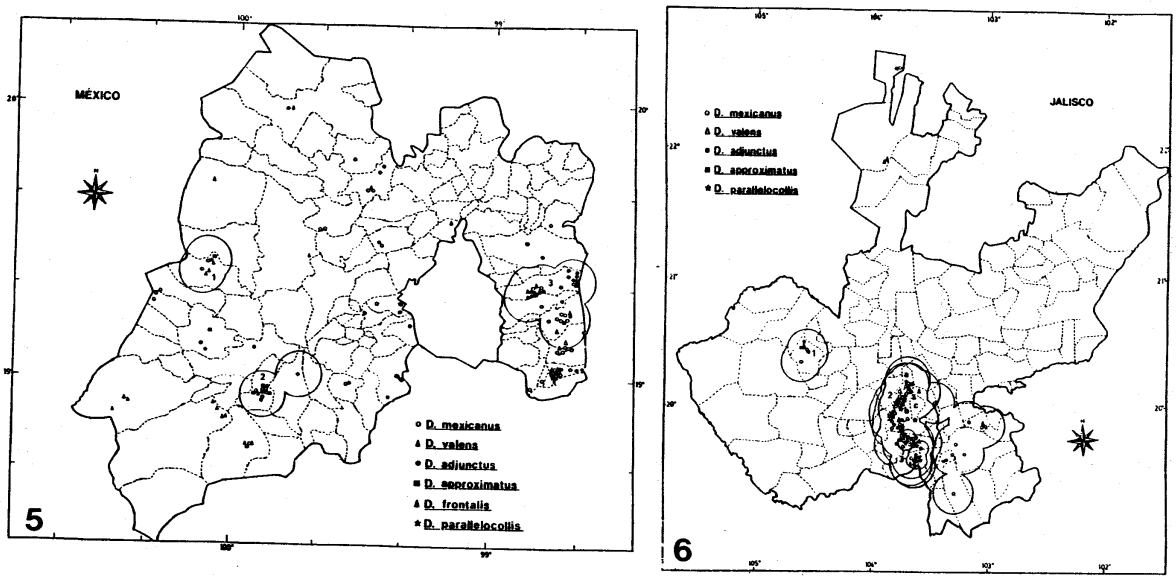
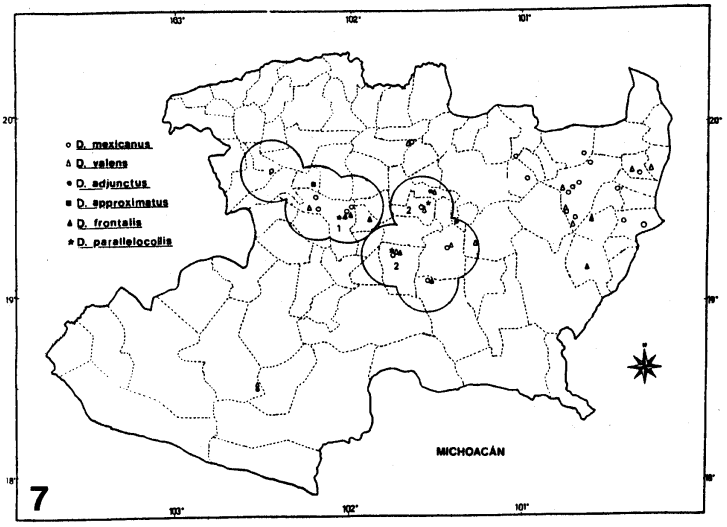


Figura 5 y 6

Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en el Estado de México Fig. 5 y en Jalisco Fig. 6. Los números presentan las zonas de sobreposición definidas por algunas de ellas.



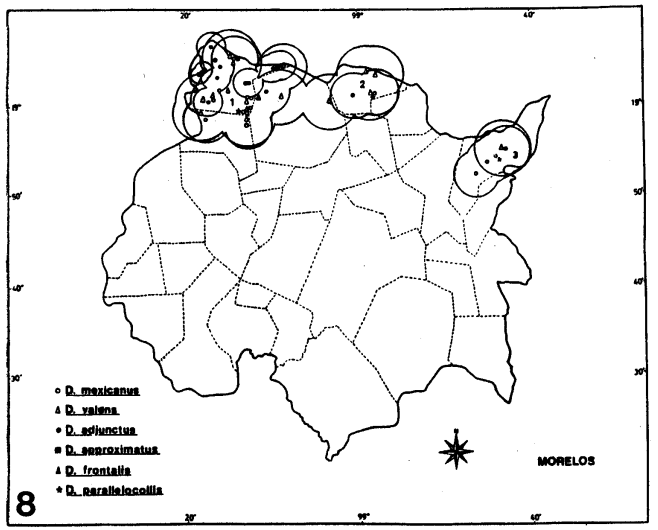


Figura 7 y 8

Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en Michoacán Fig. 7 y en Morelos Fig. 8. Los números exhiben las dos zonas de sobreposición definidas por algunas de ellas.

La distribución de las seis especies reconocidas para el estado de Morelos se limita al norte y noreste (Fig. 8), donde se presentan tres zonas de sobreposición definidas por sólo cuatro de las especies. La zona 1 se localiza en los municipios de Huitzilac y parte de Tepoztlán, definida por *D. mexicanus* y *D. parallelocollis* que comparten a *Pinus leiophylla* a una altitud de 2050 m, en tanto que *D. mexicanus* y *D. valens* comparten a *P. pseudostrobus* desde 2000 hasta 2600 m. La zona 2 se localiza en el municipio de Tlanepantla en donde están presentes *D. mexicanus* y *D. valens* compartiendo a *P. leiophylla* a 2550 m. La zona 3 se localiza en el municipio de Tetela del Volcán e incluye las mismas especies que la zona 2, sólo que en este caso comparten a *P. pseudostrobus* a 2500 m.

Otros estados de la región centro donde se presentan algunas zonas de sobreposición son Hidalgo y Querétaro. En el primero se han registrado cinco especies (Fig. 9), pero sólo *Dendroctonus parallelocollis* y *D. valens* en *P. leiophylla*, definen una zona de sobreposición ubicada en el municipio de Acaxochitlán, a 2250 m. Al noroeste de Querétaro, en el municipio de Landa de Matamoros, hay una zona de sobreposición definida por las especies *D. frontalis, D. mexicanus* y *D. valens* en *Pinus greggii* Engelm. a 1800 m (Fig. 10).

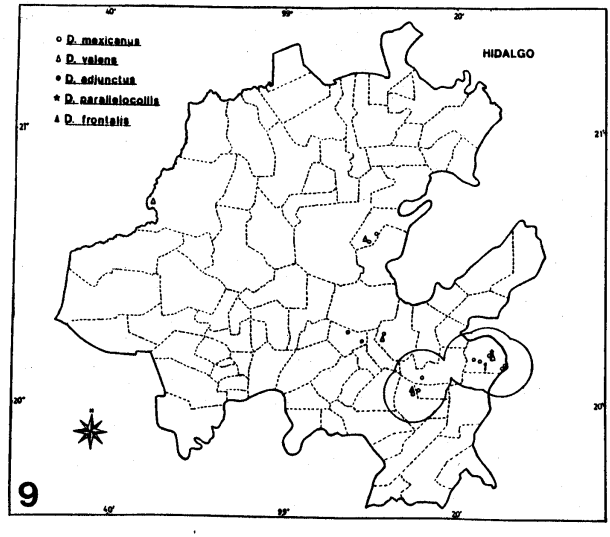
REGION SUR: Hay cuatro zonas de sobreposición importantes, dos en Chiapas, una en Oaxaca y otra en Guerrero.

En Chiapas se localizan siete especies a lo largo del Macizo Chiapaneco (Fig. 11), de las cuales cuatro definen las zonas de sobreposición. La primera (1) en el municipio de San Cristóbal de las Casas con *Dendroctonus adjunctus* y *D. valens* en *Pinus montezumae,* entre 2000 y 2200 m. La segunda (2) se ubica en el municipio de Altamirano, donde *D. frontalis, D. mexicanus* y *D. valens* comparten a *P. oocarpa* Schiede entre 1200 m y 1350 m.

En Oaxaca se han registrado cinco especies (Fig. 12), y cuatro de ellas definen la zona de sobreposición en la Sierra Madre del Sur. La zona es pequeña y se ubica en el municipio de Ixtlán de Juárez, en la que *Dendroctonus adjunctus* y *D. mexicanus* comparten a *Pinus patula* Schltdl. et Cham. desde 2100 a 2300 m; *D. frontalis* y *D. mexicanus* comparten a *P. pseudostrobus* entre 2300 y 2600 m.

Guerrero presenta seis especies (Fig. 13), sin embargo, sólo es posible distinguir una zona de sobreposición localizada al sur del estado en los municipios de Acapulco de Juárez y Coyuca de Benítez, que involucra a *Dendroctonus frontalis* y a *D. parallelocollis* sobre *Pinus pringlei* a 1100 m de altitud.

En Sonora, Tlaxcala, Sinaloa, Coahuila, Veracruz, Puebla, Zacatecas, Colima, San Luís Potosí, Aguascalientes y el Distrito Federal se han registrado especies del género *Dendroctonus*, pero sus áreas de distribución al parecer no se sobreponen.



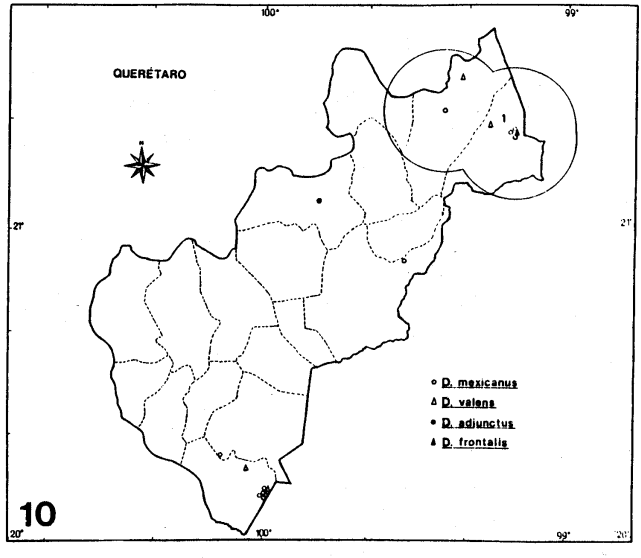
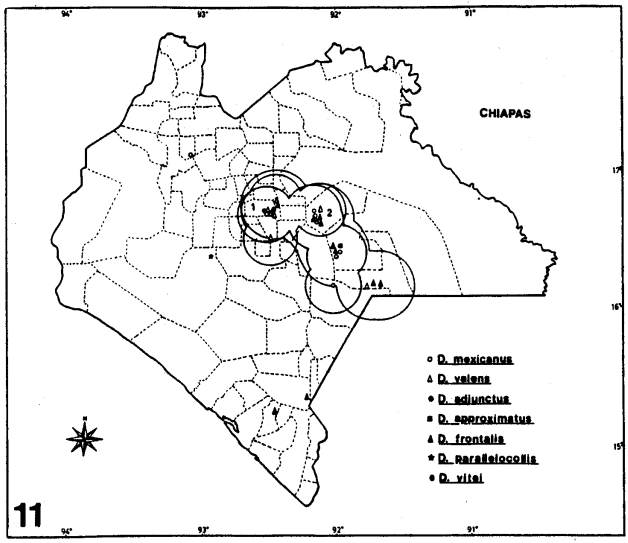


Figura 9 y 10

Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en Hidalgo Fig. 9 y en Querétaro Fig. 10, con una sóla zona de sobreposición.



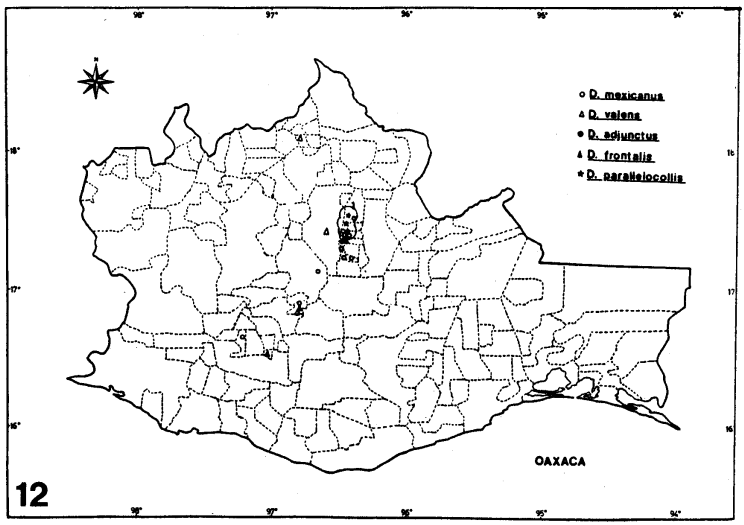


Figura 11 y 12

Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en Chiapas Fig. 11 con dos zonas de sobreposición definidas y en Oaxaca Fig. 12 con una sóla zona de sobreposición.

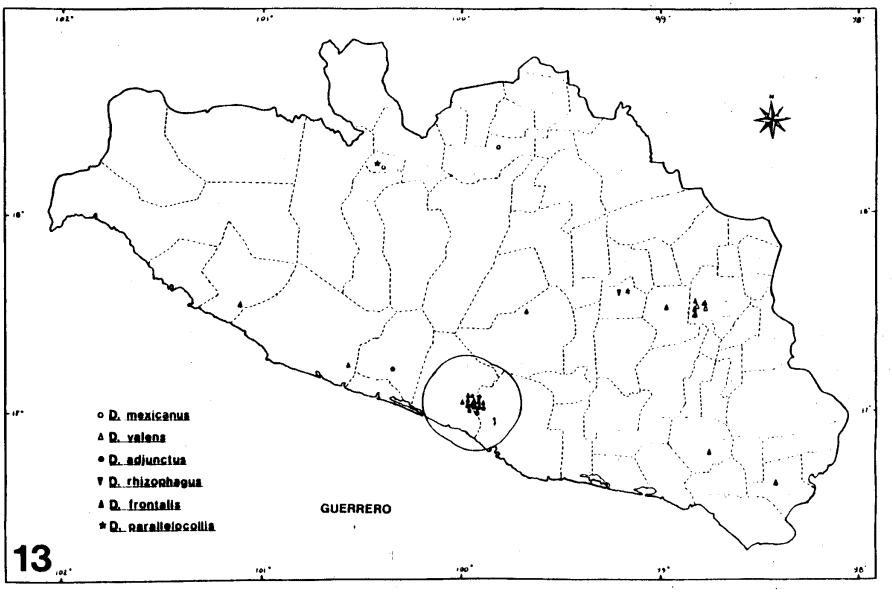


Figura 13
Especies de *Dendroctonus* y sitios de colecta en Guerrero, con una sóla zona de sobreposición.

DISCUSION

La mayoría de las áreas de sobreposición observadas se encuentran en la Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico Transversal, situación que coincide con las áreas de mayor riqueza específica y presencia de especies endémicas para este género de escolítidos en México (Mendoza Correa, datos no publicados).

Dendroctonus se ha registrado en 27 (40%) de las 49 especies, 2 subespecies, 13 variedades y 4 formas distintas de pinos conocidas en México (Perry, 1991; Mendoza Correa, 1995). En este amplio intervalo de huéspedes se encuentran descortezadores monófagos, como *D. jeffreyi* que se asocia con *Pinus jeffreyi*, y polífagos como *D. mexicanus* que se ha registrado sobre 24 especies de pinos (Mendoza Correa, 1995). No obstante el número de huéspedes en los que se han encontrado especies de *Dendroctonus*, sólo 16 de ellas están involucradas en las zonas de sobreposición.

Los intervalos altitudinales donde se encuentran las diferentes especies de *Dendroctonus* se sobreponen y en conjunto, coinciden con aquellas donde se desarrolla el grueso de la masa forestal de los bosques de pinos (Rzedowski, 1978).

El proceso de diversificación reciente de las especies de *Dendroctonus*, la explotación de un mismo recurso y la sobreposición tanto de sus intervalos altitudinales como de las especies de huéspedes hacen posible que sus áreas de distribución sean simpátridas en determinadas zonas.

Las observaciones de Wood (1982) y Zúñiga *et al.*, (1995) en Honduras y México, respectivamente, con respecto a la coexistencia natural de *Dendroctonus frontalis* y *D. mexicanus* sobre un mismo huésped son ejemplos de que la sobreposición de áreas puede ser común y frecuente entre algunas especies de *Dendroctonus*.

Otros estudios también se refieren a esta situación, Miller y Keen (1960) comunican que *Dendroctonus brevicomis* y *D. ponderosae* Hopkins frecuentemente atacan a sus hospederos al mismo tiempo y sus galerías se entrecruzan; Lanier y Wood (1968) señalan que *D. ponderosae* y *D. jeffreyi* pueden coexistir en algunos sitios a lo largo de la costa del Pacífico en el norte de California; Furniss (1976) indica que *D. simplex* LeConte y *D. pseudotsugae* Hopkins pueden establecer relaciones reproductivas en algunos sitios a lo largo de la distribución de *Larix occidentalis* (Pinaceae); Lanier *et al.*, (1988) especulan acerca de la coexistencia frecuente de *D. frontalis* y *D. vitei* Wood en las serranías de la vertiente del Golfo de México, Guatemala y Honduras; Pajares y Lanier (1990) postulan que *D. valens* y *D. terebrans* Olivier pueden tener interacciones negativas en los Montes Apalaches y en áreas costeras del Atlántico donde sus distribuciones se sobreponen.

En otros escolítidos de los géneros *Ips* DeGeer, *Conophtorus* Hopkins, *Orthotomicus* Ferrari y *Scolytus* Geoffroy, cuyos huéspedes no solo se circunscriben al género *Pinus*, también se ha observado que en determinadas regiones de su distribución geográfica suceden eventos de coexistencia entre algunas especies hermanas (Hopping 1963, 1964, 1965a, 1965b; Lanier, 1966, 1970; Wood, 1982; Cane *et al.*, 1990; de Groot & Ennis, 1990; Fox *et al.*, 1991; de Groot *et al.*, 1992).

El análisis biogeográfico de la entomofauna mexicana de montaña evidencía un proceso reciente de especiación y diferenciación incipiente de poblaciones, determinado por las condiciones ecológicas y evolutivas de periodos geológicos que no van más allá del Pleistoceno y el Holoceno, en los que se favoreció el aislamiento geográfico y la convergencia, expansión y contracción de las áreas de distribución (Halffter, 1962, 1964, 1974, 1976, 1978, 1987).

En este contexto, tiene importancia la relación estrecha entre la historia natural de *Dendroctonus* y *Pinus*. Las evidencias histórico-evolutivas muestran que los escolítidos tienen su origen en el Cretácico (Wood, 1982), de manera paralela al origen y primera diversificación de las gimnospermas en el hemisferio norte (Florin, 1963), en especial la de *Pinus*.

El origen de este género ocurrió hace más de 190 millones de años en el hemisferio norte en un área de clima templado del antiguo continente circumpolar, Beringia (Mirov, 1967; Eguiluz, 1985 a,b). Alternativamnte, Millar (1998) postula que el centro de origen del género estuvo en una región contingua entre el noreste de Estados Unidos y el noroeste de Europa durante el Mesozoico medio.

El surgimiento escalonado de norte a sur de las principales cordilleras montañosas de Norteamérica a partir del Cenozoico, y los cambios climáticos asociados a estos eventos, favorecieron la dispersión de los pinos en la misma dirección (Styles, 1993). Una primera penetración de *Pinus* a México ocurrió al principio del Terciario, a través de la Sierra Madre Occidental (Mirov, 1967; Miller, 1977); una segunda se presentó en el Terciario medio a partir del este de los Estados Unidos, bordeando el Golfo de México, a lo largo de la Sierra Madre Oriental (Martin & Harrel, 1957).

Una vez establecidas las comunidades de *Pinus* en México ocurrió una segunda diversificación del género, los cambios climáticos acontecidos en el país partir del Mioceno promovieron un desplazamiento de las especies en dirección sur-norte. Asimismo, se presentó la invasión de las tierras bajas de Centroamérica como consecuencia de que esta parte del continente emergió definitivamente (Schuchert, 1935). Esta nueva situación resultó en un aumento de la riqueza específica de pinos en las zonas templadas y en la presencia de especies endémicas en nuestro país (Mirov, 1967). En este escenario es donde el género *Dendroctonus* tiene su origen, de tal forma que es considerado un relicto americano derivado de especies que infestaron los antiguos bosques del género *Araucaria* (Wood, 1985).

Las implicaciones ecológico-evolutivas de la sobreposición de áreas, pueden inferirse cuando la coexistencia natural de las especies es resultado de los procesos asociados con su origen. Por lo tanto, si dos especies tienen un origen reciente y sus áreas de distribución se sobreponen, su diversificación estará en función del desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo y de competencia interespecífica entre ellas.

Wood (1963) y Lanier (1981) reconocen, en función de requerimientos biológicos semejantes y relaciones filogenéticas, complejos o grupos naturales de especies de *Dendroctonus*. Así las relaciones de las especies en las zonas de sobreposición pueden ser analizadas desde cuatro niveles distintos: a) especies primarias de un mismo grupo, b) especies primarias de grupos distintos, c)

especies secundarias de un mismo o de diferentes grupos y, d) especies primarias y secundarias de un mismo o de diferentes grupos.

Las especies primarias de *Dendroctonus* son las que bajo condiciones epidémicas o de crecimiento poblacional acelerado llegan primero a huéspedes aparentemente saludables durante el proceso de colonización. Si las condiciones son favorables, estas especies debilitan a sus huéspedes, rebasan su resistencia y los matan. Las especies secundarias no provocan la muerte de sus huéspedes y se presentan asociadas a las especies primarias. El término primario implica la habilidad temporal de los descortezadores para matar árboles saludables, ya que bajo condiciones endémicas la mayoría de las especies son consideradas secundarias debido a que sólo matan árboles de condición fisiológica subnormal (Rudinsky, 1962; Stark, 1982).

De las doce especies de *Dendroctonus* presentes en México, nueve pueden ser consideradas primarias (Cuadro 1) y únicamente *D. approximatus, D. parallelocollis* y *D. valens* secundarias (Cibrían-Tovar *et al.*, 1995). De las especies primarias, varias pertenecen a un mismo grupo, lo que indica que son muy parecidas no sólo morfológicamente, sino también en otros atributos como números cromosómicos, ciclos biológicos, comportamiento de colonización y requerimientos geográfico-ecológicos (Wood, 1963, 1982; Lanier, 1981; Lanier *et al.*, 1988; Salinas-Moreno *et al.*, 1994).

Las zonas de sobreposición aquí documentadas entre especies primarias de un mismo grupo se circunscriben esencialmente a *Dendroctonus brevicomis, D. mexicanus* y *D. frontalis*, que coinciden en la misma área en Durango. Por su parte, *D. mexicanus y D. frontalis* presentan diversos puntos de sobreposición en sus áreas de distribución en Nuevo León, Durango, Oaxaca y Michoacán.

Cruzas interespecíficas realizadas en laboratorio muestran que: a) hembras de *Dendroctonus frontalis* y machos de *D. mexicanus* o *D. vitei* presentan acoplamiento pero no fecundación o bien acoplamiento y oviposición sin desarrollo de huevecillos, b) entre machos de *D. brevicomis* y hembras de *D. frontalis* se presenta acoplamiento, oviposición y desarrollo casi completo de la descendencia y, c) cruzas recíprocas entre *D. mexicanus* y *D. frontalis* muestran acoplamiento y oviposición, pero no desarrollo de descendencia (Vité *et al.*, 1974; Lanier *et al.*, 1988).

A pesar de que las cruzas interespecíficas indican que el aislamiento reproductivo no es completo y la evidencia teórica de la cohabitación de estas especies en condiciones naturales muestra que puede ser frecuente, diversos atributos biológicos como el número de generaciones al año, los elementos presentes en la comunicación química, números cromosómicos, y la genitalia, entre otros, son diferentes y debieran reforzar la no ocurrencia de apareamientos heteroespecíficos.

Las zonas de sobreposición de especies primarias de diferente complejo taxonómico, plantean la posibilidad de analizar también fenómenos involucrados en el aislamiento reproductivo, coexistencia y competencia. Sin embargo, los resultados muestran que dicha posibilidad es poco probable, debido a diferencias citológicas, etológicas y ecológicas entre las especies. Su interés real estriba más en el estudio del proceso adaptativo como una forma de comprender los mecanismos de coexistencia.

En México se presentan varias zonas de sobreposición de este tipo, como la de *Dendroctonus rhizophagus* con *D. adjunctus, D. brevicomis, D. jeffreyi* y *D. mexicanus* en Chihuahua, Durango y Baja California. Sin embargo, a pesar de que *D. rhizophagus* presenta los mismos requerimientos ecológicos que estas cuatro especies, no es posible que establezca con ellas relaciones de competencia ni de hibridación debido a sus patrones de comportamiento específico y a su ciclo de vida diferente. *D. rhizophagus* tiene una sola generación al año y habita en las raíces de las plántulas de pinos, a diferencia de las otras especies, que atacan árboles maduros, desde su base hasta las partes altas de los mismos.

La coexistencia de *Dendroctonus adjunctus* con *D. brevicomis, D. frontalis* o *D. mexicanus* es interesante, como lo muestran la sobreposición de sus áreas de distribución en Chihuahua, Durango, México y Oaxaca. Aparentemente, *D. adjunctus* presenta una tendencia a reemplazar a estas especies en altitudes mayores a 3000 m. En sitios donde se puede presentar la sobreposición, su ciclo de vida, el número de generaciones, las diferencias en número cromosómico y genitalia, así como las substancias químicas de la comunicación juegan un papel importante al evitar la hibridación natural entre estas especies.

Los descortezadores secundarios tienen escasa importancia por su comportamiento de ataque menos severo. De las tres especies presentes en México, *Dendroctonus approximatus, D. parallelocollis* y *D. valens*, se han determinado sus números cromosómicos y documentado sus genitalias (Wood, 1982; Zuñiga *et al.*, 1998), así como algunos aspectos ecológicos generales sobre su ciclo de vida, altitud, y la forma en que realizan la colonización de sus huéspedes (Rose-Chaffin *et al.*, 1966). *D. parallelocollis* y *D. valens* pertenecen al mismo grupo y presentan zonas de sobreposición en Chihuahua, Durango, México, Morelos, Jalisco e Hidalgo. No obstante, a pesar de su semejanza morfológica y estructural, sus requerimientos ecológicos y etológicos son diferentes (Cibrián-Tovar *et al.*, 1995).

En cuanto a las zonas de sobreposición entre especies secundarias de diferente complejo, tales como las de *Dendroctonus approximatus* con *D. parallelocollis* o *D. valens* en Chihuahua, Baja California, Nuevo León, México y Jalisco, los resultados indican que a pesar de las diferencias taxonómicas que los separan, estos descortezadores presentan los mismos requerimientos ecológicos y hábitos

biológicos, lo que aparentemente pudiera promover fenómenos de competencia interespecífica entre ellas. No obstante, en el caso de *D. approximatus* y *D. parallelocollis*, es necesario profundizar en el conocimiento más detallado de su biología e historia natural para tener un mejor nivel de comparación.

Las relaciones entre las especies primarias y secundarias del mismo o de diferente complejo taxonómico, han sido las mas documentadas, considerándose frecuentes y comunes. De hecho, se señala que el establecimiento de los descortezadores secundarios en el huésped depende de los primarios. Fenómenos como competencia y aislamiento reproductivo pasan a segundo plano, ya que el primero es mínimo y el segundo es completo entre estas especies.

Por último, es conveniente dejar claro que la información presentada corresponde a áreas de sobreposición probabilísticas que deberán ser corroboradas *in situ*, asi como estudiar experimentalmente los fenómenos biológicos inferidos.

La importancia que tiene para el manejo forestal el reconocimiento de las áreas de sobreposición es que permite identificar zonas potenciales de alto riesgo, definidas por la coexistencia de especies fundamentalmente primarias. La presencia de estas especies incrementa el potencial epidémico de estos sitios e impide el desarrollo de programas de control adecuados. Por ello, una vez corroboradas estas zonas es recomendable realizar monitoreos periodicos de las especies de *Dendroctonus* que predigan el comportamiento de sus poblaciones.

En resumen, el análisis de las zonas de sobreposición debe partir de la consideración de que todo patrón de distribución no es un resultado azaroso, sino el producto de procesos bióticos y abióticos de naturaleza ecológica y evolutiva (Myers & Giller, 1988). Los patrones biogeográficos de sobreposición de áreas, solo pueden ser entendidos en función de la historia de las áreas de distribución, los taxones y los procesos histórico-ecológicos a los que actualmente están sujetos.

AGRADECIMIENTOS

A Jorge Macías Samano, Lorena Ruíz Montoya, Ana Fabiola Guzmán, Armando Equihua, Amelia Ojeda, Miguel Angel Barrios, Oscar J. Polaco, Silvia Mille y Raquel Galván por sus valiosos comentarios y sugerencias. Esta investigación se desarrollo dentro del Programa "Un sistema de estudio de biología evolutiva: la interacción planta-insecto", apoyado por la Dirección de Estudios de Posgrado e Investigación del IPN.

LITERATURA CITADA

Bentz, B.J. & M.W. Stock. 1986. Phenetic and phylogenetic relationships among ten species of *Dendroctonus* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79:527-534.

Berthold, T.H. 1990. Intralacustrine speciation and the evolution of shell sculpture in gastropods of ancient Lakes-application of Günther's niche. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg* 31/32:85-118.

Cane, J.H., D.L. Wood & J.W. Fox. 1990. Ancestral semiochemical recognition persists for sympatric populations of sibling *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *J. Chem. Ecol.* 16:993-1013.

Cibrián-Tovar, D., J.T. Méndez M., R. Campos B., H.O. Yates III, & J. Flores L. 1995. *Insectos forestales de México / Forest insects of Mexico*. (COFAN / NAFC). Universidad Autónoma de Chapingo, México. 453 pp.

de Groot, P. & T.J. Ennis. 1990. Cytotaxonomy of *Conophtorus* (Coleoptera: Scolytidae) in eastern North American. *Can. Entomol.* 122:1131-1135.

de Groot, P., G.T. Harvey & P.M. Roden. 1992. Genetic divergence among eastern North American cone beetles, *Conophthorus* (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 124:189-199.

Eguiluz, P.T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Chapingo. México. 623 pp.

_____. 1985a. Biosistemática de los pinos mexicanos. IX Congreso Forestal Mundial. México, D.F. pp. 35-53

_____. 1985b. Origen y evolución del género *Pinus* (con referencia especial a los pinos mexicanos). *Dasonomía Mexicana*. 3:6-31.

Florin, R. 1963. The distribution of conifers and taxa genera in time and space. *Acta Hoerti Bergiani* 20:121-312.

Fox, J.W., D.L. Wood & J.H. Cane. 1991. Aggregation pheromones induce interspecific pairing between two sibling *Ips* species (Coleoptera: Scolytidae*). J. Chem. Ecol.* 17:1421-1423.

Furniss, M.M. 1976. Controlled breeding, comparative anatomy and bionomics of *Dendroctonus simplex* LeConte and *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae). *In:* W.F. Barr (ed.). *Univ. Idaho Dep. Entomol. Anniv. Publ. Univ. of Idaho*, Idaho. pp.109-120.

_____. 1996. Taxonomic status of *Dendroctonus punctatus* and *D. micans* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89:328-333.

Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 5:1-17.

_____. 1964. La entomofauna americana. Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomol. Mex*. 6:1-108.

_____. 1974. Elements et anciens d'entomofaune neo-tropicale: Ses implications biogeographiques. *Quaest. Entomol.* 10:223-262.

_____. 1976. Distribución de los insectos de la zona de transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex*. 35:1-64.

_____. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la zona de transición Mexicana: El Mesoamericano de montaña. *Folia Entomol. Mex*. 39-40:219-222.

_____. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Entomol.* 32:95-114.

Hendrichs, J.P. 1977. Distribución ecológica y geográfica de las especies primarias de escarabajos descortezadores del pino *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae) en México. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey, México. 134 pp.

Hopkins, A.D. 1909. Contributions toward a monograph of Scolytid beetles. I. The genus *Dendroctonus*. *U.S. Dep. Agric. Bur. Entomol. Tech. Ser.* 17:1-164.

Hopping, G.R. 1963. The North American species in group I of *Ips* DeGeer (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 95:1091-1096.

_____. 1964. The North American species in group IV and V of *Ips* DeGeer (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 96:970-978.

_____. 1965a. The North American species in group VIII of *Ips* DeGeer (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 97:159-172.

_____. 1965b. The North American species in group IX of *Ips* DeGeer (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 97:422-434.

Lanier, G.N. 1966. Interspecific mating and cytological studies of closely related species of *Ips* DeGeer and *Orthomycus* Ferrari (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 98:175-188.

_____. 1970. Biosystematics of North American *Ips* (Coleoptera: Scolytidae). Hopping's Group IX. *Can. Entomol.* 102:1139-1163.

_____. 1981. Cytotaxonomy of *Dendroctonus*. *In* M. W. Stock (ed.). *Application of genetics and cytology in insects systematics and evolution.* Forest Wildlife and Range Experiment Station, Univ. of Idaho, Moscow. pp. 33-66.

Lanier, G.N. & D.L. Wood. 1968. Controlled mating, karyology, morphology, and sex-ratio in the *Dendroctonus ponderosae* complex. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 61:517-526.

Lanier, G.N., J.P. Hendricks & J.E. Flores. 1988. Biosystematics of the *Dendroctonus frontalis* Zimm. (Coleoptera: Scolytidae) complex. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81:403-418.

Martin, P. & B. E. Harrell, 1957. The pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology* 38:468-480.

Mendoza-Correa, M.G. 1995. Distribución del género *Dendroctonus* Erichson (Coleoptera: Scolytidae) en la República Mexicana. Tesis de Licenciatura, ENCB-IPN, México D.F. 86 pp.

Millar, C.I. 1998. Early evolution of pines. *In:* D.M. Richardson (ed.) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press UK. pp.69-91.

Miller, C.N.J. 1977. Mesozoic conifers. *Bot. Rev.* (Lancaster) 43:217-280.

Miller, J.M. & F.P. Keen. 1960. Biology and control of the western pine beetle. *Misc. Publ. U.S. Dep. Agric.* No. 800. 101 pp.

Mirov, N.T. 1967. *The genus Pinus*. The Ronald Press, New York. 602 pp.

Myers, A.A. & P.S. Giller. 1988. Process, patterns and scale in biogeography. *In:* A.A. Myers & P. S. Giller (eds.). *Analytical biogeography*. Chapman & Hall, London. pp. 3-12.

Pajares, A.J. & G.N. Lanier. 1990. Biosystematics of the turpentine beetles *Dendroctonus terebrans* and *D. valens* (Coleoptera: Scolytidae*). Ann. Entomol. Soc. Am.* 83:171-188.

Perry, J. P. Jr. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon. 231 pp.

Perusquía, O.J. 1978. Descortezador de los pinos *Dendroctonus* spp. Taxonomía y Distribución. *Boletín Técnico No. 55.* SARH, DGICF, México. 31 pp.

Rapoport, E.H. 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica. México. 214 pp.

Rose-Chaffin, W.E., M.R. Genel & B.O. Krogstad. 1966. Biología y ecología del descortezador del pino *Dendroctonus valens* Lec. (Coleoptera: Scolytidae). *Agrociencia* 1:12-24.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. LIMUSA. México. 432 pp.

Rudinsky, J.A. 1962. Ecology of Scolytidae. *Annu. Rev. Entomol.* 7:327-348.

Salinas-Moreno Y., G. Zúñiga-Bermúdez & R. Cisneros-Barrios. 1994. Chromosomal variation in mexican populations of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae). *Southwest. Nat.* 39:283-286.

Schuchert, C. 1935. *Historical geology of the antillean caribbean region*. John Wiley & Sons, New York. 310 pp.

Stark, R.W. 1982. Generalized ecology and life cycle of bark beetles. *In:* J.B. Mitton & K. B. Sturgeon (eds.). *Bark beetles in North American Conifers: a system for the study of evolutionary biology*. Univ. of Texas Press, Austin. pp. 21-45.

Stock M.W., J.C. Gregoire & M.M. Furniss. 1987. Electrophoretic comparation of European *Dendroctonus micans* and ten North American *Dendroctonus* species (Coleoptera: Scolytidae). *Pan-Pacific Entomol.* 63:353-357.

Styles, B.T. 1993. Genus Pinus: A mexican Purview. *In:* T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York. pp. 397-420.

Vité, J.P., S.F. Islas, J.A.A. Renwick, P.R. Hughes & R.A. Kliefoth. 1974. Biochemical and biological variation of southern pine beetle populations in North and Central America. *Z. ang. Ent.* 75:422-435.

Wood, S.L. 1963. A revision of bark beetle genus *Dendroctonus* Erichson (Coleoptera: Scolytidae). *Great Basin Nat.* 23:1-117.

_____. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae). A taxonomic monograph. *Great Basin Nat. Mem.* 6. 1357 pp.

_____. 1985. Aspectos taxonómicos de los Scolytidae. pp. 170-174. 2do. Simposium Nacional de Parasitología Forestal, Cuernavaca Morelos, México, 17-20 Febrero, 1982. Secretaría de Recursos Hidráulicos Publicación Especial No 46. México, D.F. México.

_____. 1986. A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera). *Great Basin Nat.* 10:1-126.

Zúñiga, G., R. Cisneros & Y. Salinas-Moreno. 1995. Coexistencia de *Dendroctonus frontalis* Zimmerman y *D. mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae) sobre un mismo hospedero. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 64:59-62.

Zuñiga, G., R. Cisneros & Y. Salinas-Moreno. 1998. Chromosome numbers of *Dendroctonus parallelocollis* and *D. rhizophagus* (Coleoptera: Scolytidae), and new reports of *Dendroctonus* populations from Mexico and Guatemala. *Ann. Soc. Entomol. Am.* 91:392-394.

Recibido: 14 de enero 1998
Aceptado: 27 de noviembre 1998