



# **UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO**

---

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

“Importancia de la temperatura ambiental y la capacidad termorregulatoria en la distribución de escarabajos carroñeros (Coleoptera: Silphidae) en un paisaje agrícola en Singuilucan, Hidalgo”

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:  
JUAN JOSÉ HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ**

**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. IGNACIO ESTEBAN CASTELLANOS STUREMARK**

**PACHUCA DE SOTO, HIDALGO**

**2006**

## ÍNDICE

Resumen.....	1
I. Introducción.....	2
I.1 Pérdida y modificación de hábitats nativos.....	2
I.2 La importancia de la capacidad termorregulatoria de los insectos en la selección de hábitats y en su eficiencia de forrajeo.....	5
I.3 Biología de sílfidos.....	8
II. Objetivos.....	12
III. Material y métodos.....	13
III.1 Área de estudio.....	13
III.2 Trabajo experimental.....	15
III.2.1 Evaluación de la riqueza y abundancia de sílfidos dentro y fuera de fragmentos de bosque.....	15
III.2.2 Determinación del periodo de actividad (nocturno o diurno) de los individuos de las diferentes especies de sílfidos.....	17
III.2.3 Caracterización del interior y exterior de los fragmentos de bosque en función de su temperatura ambiental.....	18
III.2.4 Determinación de la temperatura ambiental a la cual son activos los individuos de las diferentes especies de sílfidos en el campo.....	19
III.2.5 Determinación de la temperatura ambiental mínima necesaria para que los individuos de las especies de sílfidos comiencen a caminar y volar.....	20
III.2.6 Determinar si el peso corporal de los individuos de las diferentes especies de sílfidos está relacionado con su capacidad térmica.....	21
IV. Resultados.....	23
IV.1 Riqueza y abundancia de sílfidos dentro y fuera de fragmentos de bosque.....	23
IV.2 Periodo de actividad (nocturno o diurno) de los individuos de las diferentes especies de sílfidos.....	30

IV.3 Temperatura ambiental dentro y fuera de los fragmentos de bosque.....	30
IV.4 Temperatura ambiental a la cual son activos los individuos de las diferentes especies de sílfidos.....	31
IV.5 Temperatura ambiental mínima necesaria para que los individuos de las diferentes especies de sílfidos puedan comenzar a caminar y volar.....	35
IV.6 Peso corporal de los individuos de las diferentes especies de sílfidos.....	37
V. Discusión.....	39
VI. Conclusiones.....	46
VII. Literatura citada.....	47

## RESUMEN

Se evaluó la importancia de la temperatura ambiental y la capacidad termorregulatoria de escarabajos necrófagos (Silphidae) en su distribución dentro de un paisaje agrícola con cultivos y fragmentos de bosque de pino-encino en el estado de Hidalgo. Para cumplir con este objetivo se comparó la riqueza y abundancia de sílfidos dentro y fuera de los fragmentos de bosque, se caracterizó el interior y exterior de los fragmentos de bosque en función de su temperatura ambiental y se determinó, tanto la temperatura ambiental a la cual son activos los sílfidos en el campo, como la temperatura ambiental mínima necesaria para que éstos comiencen a caminar y volar. Se encontró que *Nicrophorus mexicanus*, la especie de mayor tamaño, se distribuye tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque. En cambio, *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus*, estuvieron ausentes o en menor abundancia dentro de los fragmentos de bosque. *Nicrophorus mexicanus* es activo en el campo y comienza a volar a temperaturas relativamente más bajas, las cuales están presentes tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque. En cambio, los individuos de *Thanatophilus* son activos en el campo y comienzan a volar a temperaturas relativamente más elevadas, presentes únicamente fuera de los fragmentos. En el paisaje agrícola en el que se trabajó en este estudio, el reemplazo de bosque de pino-encino por campos de cultivo genera un ambiente térmico que probablemente favorece la presencia de las dos especies de *Thanatophilus* que de otra manera es posible que no estarían presentes, mientras que este ambiente térmico parece no afectar a *N. mexicanus*.

## I. INTRODUCCIÓN

### I.1 Pérdida y modificación de hábitats nativos

Durante las últimas décadas se ha agudizado la llamada "crisis de la biodiversidad" por su acelerada pérdida en todo el mundo. La degradación de hábitats nativos ha sido reconocida como unas de las principales causas de la reducción de la biodiversidad en el planeta y se ha alertado sobre las consecuencias que este fenómeno puede tener sobre el bienestar de la humanidad y la salud general del ambiente (Harris, 1984; Noss, 1994).

En los países en vías de desarrollo, entre los que está México, la pérdida de los bosques nativos se debe principalmente al cambio en el uso del suelo y la consecuente transformación de la vegetación nativa en zonas agrícolas, como resultado de una presión demográfica sobre el uso de los recursos naturales y de un aprovechamiento inadecuado de la tierra (FAO, 1993; Challenger, 1998; Primack *et al.*, 1998; Sanchez *et al.*, 1999). La pérdida y fragmentación de los bosques nativos tienen como consecuencia inmediata la reducción del hábitat para las especies, lo que puede ocasionar un proceso de defaunación o desaparición parcial o total de éstas (Dirzo y Miranda, 1990; Ramírez y Marcial, 2001). Las relaciones bióticas y abióticas de los organismos también se pueden alterar en función del grado de deforestación y fragmentación, ya que la distribución espacial de los recursos se ve modificada (Dirzo y García, 1992).

En México la deforestación es un problema que se ha presentado desde tiempos precolombinos; sin embargo, durante las últimas cuatro décadas este proceso se ha incrementado dramáticamente (Dirzo y García, 1992).

Las estimaciones de las tasas de deforestación para el país varían entre 370 000 y 746 000 ha/año para selvas y bosques cerrados (INEGI, 1996) y en términos de porcentajes, se han calculado tasas de deforestación de bosques de hasta 4.3 % anual (Dirzo y García, 1992). En el estado de Hidalgo se ha observado que entre 1970 y 1991, en 47 de sus municipios, incluyendo el municipio de Singuilucan en donde se realizó esta tesis, la superficie de labor incrementó de 28.4 a 31.3 % del total de superficie estatal, y esto se ha debido en gran parte al crecimiento de las fronteras agrícolas. Actualmente el estado cuenta con 625412 hectáreas de uso agrícola que representan el 29.8 % de la superficie estatal (COEDE, 2002).

La biodiversidad en los agroecosistemas es vulnerable a las presiones que crea la intensificación de uso del suelo, y se ha visto que la biodiversidad en estos sistemas está relacionada positivamente con la heterogeneidad del hábitat a diferentes escalas espaciales y temporales (Benton *et al.*, 2003). En general, la biodiversidad en los agroecosistemas depende de por lo menos cuatro características generales (Altieri, 1999): 1) la diversidad de la vegetación dentro y alrededor del agroecosistema, 2) la permanencia de los cultivos dentro del agroecosistema, 3) la intensidad de manejo y 4) el grado de aislamiento del agroecosistema con respecto a la vegetación natural. Sin embargo, la mayoría de los trabajos que han estudiado los factores que promueven la biodiversidad de insectos en sistemas agrícolas se han realizado a escala del campo de cultivo y pocas veces se consideran escalas mayores (Altieri, 1999; Holland y Fahrig, 2000). En algunos de los estudios en los que se ha trabajado a escalas mayores, se ha encontrado que las especies que se han extinto localmente a consecuencia de la modificación de los hábitats nativos han sido reemplazadas

por nuevas especies, específicas del nuevo ambiente (Halffter y Arellano, 2002). En algunos casos se ha visto que en ciertos paisajes modificados no hay una reducción neta de especies (diversidad gamma) debido a este reemplazo local de especies (Halffter y Arellano, 2002) y en otros casos se ha visto que el hábitat modificado también es utilizado por algunas especies nativas (Pineda y Halffter, 2004). Sin embargo, no se conocen bien los mecanismos que expliquen por qué algunas especies son más vulnerables que otras a la modificación del hábitat y por qué algunas especies específicas del nuevo hábitat reemplazan a las especies nativas (Gordon y Mark, 2000; Niemela 2001; Barbosa y Marquet, 2002). Por otro lado, se sabe muy poco sobre los factores bióticos y abióticos que determinan la distribución de especies de insectos en los paisajes agrícolas (Dover, 1996; Kinnunen y Tiainen, 1999; Fournier y Loreau, 2001; Perfecto y Vandermeer, 2001; Magura, 2002).

Los escasos estudios que se han realizado en México sobre el efecto del cambio en el uso del suelo sobre la abundancia y riqueza de especies de insectos han mostrado que éstos pueden ser positivos, negativos o neutros (Perfecto y Vandermeer, 2001; Halffter y Arellano, 2002; Márquez, 2003), lo cual señala la importancia de que se realicen estudios para esclarecer los mecanismos responsables de dichos efectos.

Muchos paisajes agrícolas en el mundo, incluyendo varios en el estado de Hidalgo, se caracterizan por áreas de cultivo asociadas a fragmentos de vegetación nativa de bosque (Benton *et al.*, 2003; J. J. Hernández-Hernández, observación personal). La presencia del dosel de bosque tiene un gran impacto sobre el microclima (Morecroft *et al.*, 1998) y el microclima puede afectar

considerablemente la estructura y la función de las comunidades (Murcia, 1995), ya que al remover el dosel de los bosques, la temperatura del suelo y del aire aumenta (Carlson y Groot, 1997; Porté *et al.*, 2004), y se ha planteado que este cambio en temperatura podría afectar de manera directa o indirecta a los organismos a escalas tanto locales, como del paisaje y biogeográficas (Eyre *et al.*, 2003). Por lo tanto, es importante estudiar cómo varían la riqueza y abundancia de los organismos en función de la modificación de la temperatura del ambiente ocasionada por el cambio en el uso del suelo causado por el hombre.

## **I.2 La importancia de la capacidad termorregulatoria de los insectos en la selección de hábitats y en su eficiencia de forrajeo**

La temperatura es un factor que ejerce una influencia muy importante en la distribución de animales sobre nuestro planeta, y para los insectos, no existe otro aspecto del ambiente físico más importante que esta variable (Heinrich, 1993). Los organismos experimentan las variaciones de temperatura que ocurren a lo largo del tiempo, sin embargo, los insectos también experimentan variaciones de temperaturas extremas en el espacio (Heinrich, 1993). La temperatura fija límites sobre las actividades de los animales e influye sobre el funcionamiento fisiológico de los organismos ectotérmicos, en los que el funcionamiento máximo ocurre cuando la temperatura corporal es óptima (Figura 1).



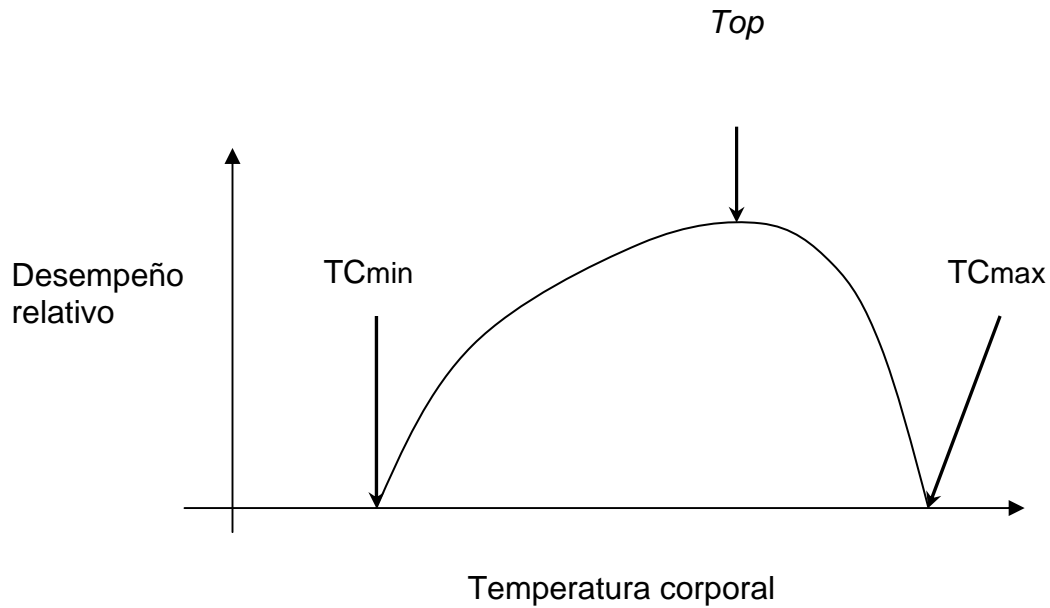


Figura 1. Relación entre la temperatura corporal y el desempeño en animales ectotérmicos. En la gráfica se muestra la temperatura óptima para el desempeño de alguna actividad (*Top*), y los límites térmicos críticos mínimo (CTmin) y máximo (CTax). ). Figura modificada de Huey y Stevenson (1979).

La capacidad de termorregular, es decir la capacidad de regular y mantener una temperatura corporal relativamente independiente de la temperatura ambiental puede proporcionar ventajas competitivas, tanto en términos de defensa por los recursos, como en la capacidad de conseguir alimento y pareja ya que permite realizar estas actividades sobre una gama de temperaturas ambientales (Morgan, 1987). Algunos insectos pueden regular su temperatura corporal bajo ciertas condiciones mediante su comportamiento y en algunos casos, por medio de diversos mecanismos fisiológicos (Heinrich, 1993). Por ejemplo, muchos insectos regulan su temperatura corporal desplazándose a zonas con mayor radiación solar cuando la temperatura del

aire es baja, o a zonas sombreadas, cuando la temperatura del aire es alta (Chown y Nicholson, 2004). También se ha visto que cuando la temperatura ambiental es baja, algunas especies de insectos pueden generar el calor necesario para comenzar el vuelo por medio de la contracción simultánea y sincrónica de los músculos alares, es decir de manera endotérmica (Chown y Nicholson, 2004).

La regulación del calor corporal en insectos a través del comportamiento o de mecanismos fisiológicos depende de manera importante de su tamaño corporal. Por ejemplo, se ha visto que el tamaño corporal de los insectos está relacionado positivamente con su capacidad de generar calor endotérmicamente en ambientes fríos lo cual les permite forrajear (Heinrich, 1996). También se ha visto que los insectos pequeños pierden calor de forma más rápida que los insectos de mayor tamaño. Sin embargo, la relación entre el tamaño corporal y la temperatura en insectos no es siempre tan simple ya que existen otros factores que también pueden afectar la generación y pérdida de calor (Heinrich, 1996). Algunos estudios con escarabajos pequeños (menores a un gramo de peso) han mostrado que la masa no siempre es un indicador confiable de la capacidad de generar calor ya que algunas especies muy pequeñas son capaces de generar calor endógeno mediante el movimiento de las alas (Oertli, 1989). Se ha visto que algunas especies de insectos con alas pequeñas y cuerpos relativamente pesados, en general, mueven sus alas a mayores velocidades, lo cual resulta en una mayor producción de calor y temperaturas corporales más elevadas relativamente independiente del tamaño corporal (Bartholomew y Heinrich, 1978).

Para el caso particular de los insectos que se alimentan de carroña, como es el caso de los escarabajos de la familia Silphidae, el poseer la capacidad de regular y mantener hasta cierto grado una temperatura corporal relativamente independiente de la temperatura ambiental, les permitiría mayor movilidad para asegurar recursos efímeros (cadáveres de vertebrados), lo que les permitiría completar su ciclo de vida, aumentar el tamaño corporal y aumentar la capacidad de conseguir pareja.

### **I.3 Biología de sílfidos**

Los coleópteros de la familia Silphidae son conocidos por sus hábitos necrófagos, por lo cual se les nombra comúnmente escarabajos carroñeros. Actualmente la riqueza taxonómica de este grupo es de 190 especies y 15 géneros a nivel mundial, de los cuales 43 especies y 8 géneros son conocidos para el continente Americano (Lawrence y Newton, 1982). En Latinoamérica se encuentran 22 especies y 4 géneros registrados, de ellos 11 especies y 4 géneros se distribuyen en México (Delgado y Gómez, 2003). La familia Silphidae está constituida por las subfamilias Silphinae y Nicrophorinae, las cuales conforman un grupo monofilético relacionado con Staphylinidae (Lawrence y Newton, 1982). La subfamilia Silphinae a nivel mundial esta representada por 109 especies pertenecientes a 12 géneros, mientras que la subfamilia Nicrophorinae agrupa a tres géneros y 80 especies (Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2000). En México la subfamilia Silphinae está representada por cinco especies: *Heterosilpha ramosa*, *Thanatophilus truncatus*, *T. graniger*, *T. lapponicus*, *Oxelytrum discicolle* y es posible que también lleguen a registrarse tres especies más: *Nicrodes surinamensis*,

*Heterosilpha aenescens* y *Oiceoptoma rugulosum* (Peck y Anderson, 1985). La subfamilia Nicrophorinae está representada por seis especies del género *Nicrophorus*: *N. marginatus*, *N. guttula*, *N. mexicanus*, *N. nigrita*, *N. quadrinaculatus* y *N. olidus* (Peck y Anderson, 1985).

En general, los sílfidos pueden considerarse necrófagos tanto en estado adulto como larvario, aunque existen algunas especies de los géneros de *Dendroxena* y *Silpha* que son depredadores, y la mayoría de las especies del género *Aclypea* son fitófagas. En ocasiones, algunas especies pueden alimentarse de otros insectos que viven en la carroña, principalmente de larvas de dípteros (Delgado y Gómez, 2003).

Los sílfidos, al igual que las especies de escarabajos coprófagos, son importantes dentro de un ecosistema ya que reciclan los nutrientes y remueven sustratos que son sitios potenciales para el desarrollo de muchos insectos nocivos (Peck y Anderson, 1985). Los adultos consumen cadáveres de vertebrados llegando a ellos en las etapas primarias o medias de descomposición. La explotación del recurso alimentario para fines reproductivos muestra dos claras tendencias para cada una de las dos subfamilias de Silphidae. En ambos casos, las estrategias seguidas parecen estar relacionadas con la reducción de las posibilidades de interacción con las moscas y otros escarabajos presentes en el cadáver y que generalmente son numéricamente más abundantes (Peck y Anderson, 1985).

Los adultos de la subfamilia Silphinae explotan preferentemente cadáveres grandes, llegando a ellos en las etapas primarias o medias de descomposición. La hembra ovípara en el suelo alrededor de la carroña. El

periodo de huevo dura entre dos y siete días, y la larva que eclosiona se desplaza hacia el alimento en donde comienza a alimentarse. El desarrollo de larva a pupa pasa por tres estadios y dura entre seis y 17 días. Los individuos pasan por el estado de pupa entre 14 y 21 días, lo cual ocurre en el suelo. Durante el desarrollo larvario también llegan moscas y ovipositan en el cadáver, las cuales pasan por estados de desarrollo que duran menos tiempo que el de los sílfidos, por lo que el alimento que generalmente consumen las larvas de sílfidos es aquel que no fue utilizado por las larvas de moscas, principalmente el tejido adherido a huesos y algunas porciones de la piel (Dobler y Müller, 2000). En consecuencia, la explotación de cadáveres mayores es con la finalidad de obtener alimento aun cuando el recurso también ha sido explotado por larvas de moscas (Anderson, 1982).

Los adultos de las especies de la subfamilia Nicrophorinae generalmente utilizan cadáveres pequeños para la reproducción, y evitan que su progenie compita directamente con las moscas al enterrar los cadáveres en el suelo o debajo de la hojarasca, y al mismo tiempo matan y consumen cualquier larva de mosca que esté presente. Transportan además ácaros foréticos que comen o destruyen los huevos de moscas que potencialmente podrían competir con ellos, de modo que ayudan a estos coleópteros a brindar un ambiente libre de la competencia de las larvas de moscas (Scott 1998, Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2000). Tanto el macho como la hembra entierran el cadáver en el sitio donde lo localizan, o bien lo desplazan hacia otro sitio donde el suelo sea más apropiado para su entierro. El resultado final es una cámara parecida a una cripta con el cadáver en el centro. La hembra entonces excava una galería en dirección lateral a la cámara, para depositar

huevos en las paredes de la galería. Después de la oviposición y una vez asegurada su inversión reproductiva, el macho deja la cámara (Scott, 1998). Posterior a la eclosión, las larvas se desplazan hacia el alimento y la hembra las alimenta mediante la regurgitación (trofilaxia).

Este mecanismo de alimentación puede presentarse a través de la primera o segunda muda, sin embargo, parece no ser obligado, dado que la larva puede madurar aun cuando la hembra ha sido removida. El periodo de estado de huevo dura entre uno y 15 días, dependiendo de la especie y las condiciones en que se desarrolle. El desarrollo de larva a pupa pasa por tres estadios y dura entre seis y 16 días, mientras que el estado pupal dura entre 13-15 días. En el momento en que se presenta la pupa, la hembra abandona la cámara.

## II. OBJETIVOS

### Objetivo general

Evaluar la riqueza y abundancia de especies de escarabajos necrófagos (Coleoptera: Silphidae) en un paisaje agrícola con fragmentos de vegetación nativa de bosque de pino-encino y determinar si la temperatura del ambiente explica los resultados encontrados.

### Objetivos particulares

- Evaluar la riqueza y abundancia de sílfidos dentro y fuera de fragmentos de bosque.
- Determinar el periodo de actividad (nocturno o diurno) de los individuos de las diferentes especies de sílfidos.
- Caracterizar el interior y exterior de los fragmentos de bosque en función de su temperatura ambiental.
- Determinar la temperatura ambiental a la cual son activos los individuos de las diferentes especies de sílfidos en el campo.
- Determinar la temperatura ambiental mínima necesaria para que los individuos de las especies de sílfidos comiencen a caminar y volar.
- Determinar si el peso corporal de los individuos de las diferentes especies de sílfidos está relacionado con su capacidad térmica.

### III. MATERIAL Y MÉTODOS

#### III.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro del municipio de Singuilucan (Figura 2), el cual se localiza al sureste del estado de Hidalgo y representa el 1.84% de la superficie total del estado. El municipio de Singuilucan está limitado al norte por los municipios de Huasca de Ocampo y Acatlán, al sur por Tlanalapa, al este por Santiago Tulantepec y Cuautepec y al oeste por Epazoyucan (INEGI, 2002).



Figura 2. Ubicación geográfica del municipio de Singuilucan (en rojo) en el estado de Hidalgo.



El área de estudio se encuentra a una altura de 2500 metros sobre el nivel del mar. El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano. Incluye los ejidos de “El Susto”, “Matías Rodríguez” y “La Lagunilla”. La localidad presenta principalmente cultivos de maíz (*Zea mays*) cebada (*Hordeum vulgare*) y en menor grado frijol (*Phaseolus vulgaris*) y avena (*Avena* sp.). La vegetación nativa está representada por fragmentos de bosque de pino y encino (principalmente por las especies de *Quercus crassipes*, *Q. crassifolia* y *Pinus teocote*) (Figura 3).



Figura 3. Fragmento de vegetación de pino-encino rodeado de cultivos de maíz en la zona de estudio.

## **III.2 Trabajo experimental**

### **III.2.1 Evaluación de la riqueza y abundancia de sílfidos dentro y fuera de fragmentos de bosque**

Para determinar la riqueza y abundancia de sílfidos en los fragmentos de bosque y en los cultivos, se seleccionaron siete fragmentos de bosque de pino-encino que variaban en tamaño desde 1.96 hasta 6.40 hectáreas (el promedio de tamaño fue de 4.32 hectáreas), separados aproximadamente 500 m uno del otro y delimitados por áreas de cultivos de maíz. Dentro y fuera de cada fragmento se colocaron tres necrotrampas de un litro tipo NTP-80 cebadas con calamar y con etilénglicol como conservador las necrotrampas fueron separadas 40 m una de la otra (Morón y Terrón, 1984). Las necrotrampas fueron colocadas en trayectos paralelos de 200 metros de tal forma que en cada trayecto se colocaron tres trampas dentro del bosque y tres trampas en los cultivos (Figura 4). Los sílfidos fueron muestreados durante un periodo de tres semanas una vez cada mes con cebo fresco cada vez desde agosto hasta noviembre del 2005, ya que durante estos meses los individuos son más activos (I. Castellanos, datos no publicados). Los organismos colectados fueron preservados en alcohol al 70% y los ejemplares fueron identificados a nivel de especie utilizando el trabajo de Peck y Anderson (1985).

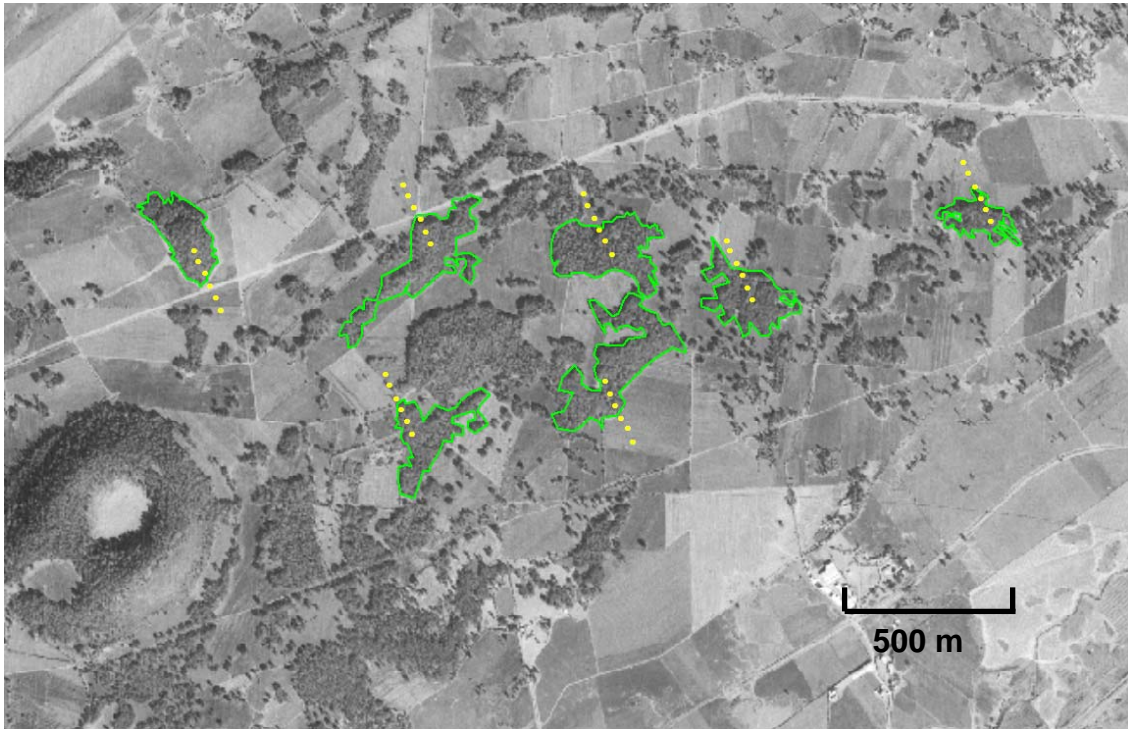


Figura 4. Fotografía aérea de la zona de estudio. Los fragmentos de pino-encino que fueron muestreados están delimitados por color verde y los puntos en donde se colocaron las necotrapas están en color amarillo.

Para comparar la riqueza de especies de sílfidos dentro y fuera del bosque de pino-encino se realizaron dos tipos de análisis. Con el primer análisis únicamente se determinó cuáles especies de sílfidos fueron colectadas dentro y fuera de los fragmentos de bosque a lo largo de los meses de muestreo. Con el segundo análisis se determinó en cuántas ocasiones no se colectaron individuos de alguna de las especies de sílfidos tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque a lo largo de los meses de muestreo (es decir el número de veces en las que no se colectó a ninguna de las tres especies de sílfidos). Posteriormente los datos se analizaron con pruebas de independencia de Chi cuadrada con la finalidad de determinar si hubo diferencias significativas entre las especies de sílfidos en el número de veces

en que éstas no se colectaron tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque. Las pruebas de independencia de Chi cuadrada se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1990). Para comparar la abundancia de sílfidos dentro y fuera de los fragmentos de bosque de pino-encino se utilizó un análisis de varianza de medidas repetidas para cada especie de sílfido, en el cual el factor repetido fue el tiempo (Sokal y Rohlf, 1995). Se realizó un análisis de varianza para cada especie de sílfido, para el cual los datos de abundancia dentro y fuera del bosque fue el promedio del número de individuos capturados por trampa en el bosque, y el promedio del número de individuos capturados por trampa fuera del bosque, respectivamente. Posterior al análisis de varianza, se realizaron comparaciones múltiples de las promedios utilizando la prueba de diferencias mínimas significativas (Sokal y Rohlf, 1995). Previa a los análisis estadísticos, los datos fueron transformados utilizando la raíz cuadrada para cumplir con los supuestos del análisis de varianza (Sokal y Rohlf, 1995). El análisis de varianza de medidas repetidas y las comparaciones múltiples se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1990).

### **III.2.2 Determinación del periodo de actividad (nocturno o diurno) de los individuos de las diferentes especies de sílfidos**

Se determinó el periodo de actividad (nocturno o diurno) de los individuos de las especies de sílfidos para poder establecer cuándo era necesario monitorear la temperatura ambiental a la que son activos (ver siguiente método), si a lo largo del día, de la noche o durante 24 horas, ya que se ha reportado que algunas especies de sílfidos son nocturnas y otras diurnas (Merrick y Smith,

2004). Para determinar si la actividad de los insectos es diurna, se colocaron 15 trampas de un litro tipo NTP-80 cebadas con calamar, y con etilénglicol como conservador, a 15 metros una de la otra antes del amanecer, y se contó el número de individuos colectados por especie al anochecer. De igual manera, para conocer si la actividad de los insectos es nocturna, se colocó el mismo número de trampas a la misma distancia una de la otra al anochecer, y se contó el número de individuos colectados por especie al amanecer en cada uno de los siete fragmentos. Se colocaron siete trampas dentro de los fragmentos de bosque y ocho trampas en cultivos de maíz a lo largo de un periodo de ocho días (tres días en septiembre, tres en octubre y dos en noviembre) ya que este es el periodo durante el cual los organismos presentan su máxima actividad (I. Castellanos, datos no publicados). Se comparó el número de individuos capturados en el día (número de individuos con actividad diurna) y en la noche (número de individuos con actividad nocturna) utilizando una prueba de probabilidad binomial (Sokal y Rohlf, 1995).

### **III.2.3 Caracterización del interior y exterior de los fragmentos de bosque en función de su temperatura ambiental**

Se midió la temperatura ambiental dentro y fuera de los fragmentos de bosque de pino-encino para caracterizar estos dos tipos de ambientes. Para medir la temperatura ambiental dentro y fuera de los fragmentos de bosque se utilizaron dataloggers Hobo® micro station (modelo H21-002), cada uno conectado a un sensor Hobo® de temperatura del aire (modelo S-THA-M006) (Onset Computer Corporation), colocado a una distancia de aproximadamente tres centímetros de la superficie del suelo. Se colocaron en total seis dataloggers

dentro y ocho fuera de cuatro de los siete fragmentos, desde el amanecer hasta el anochecer, ya que previamente se había encontrado que todas las especies de sílfidos en la zona de estudio son de hábitos diurnos (ver segundo método). Esta metodología se repitió durante los meses de septiembre, octubre y noviembre del 2005 durante un solo día de cada mes.

#### **III.2.4 Determinación de la temperatura ambiental a la cual son activos los individuos de las diferentes especies de sílfidos en el campo**

Se midió la temperatura ambiental a la cual son activos los sílfidos en el campo para determinar su capacidad térmica bajo condiciones naturales. Para determinar la temperatura ambiental a la que son activos los sílfidos en el campo, se colocaron 15 trampas de un litro tipo NTP-80 cebadas con calamar sin ningún conservador separadas 15 metros una de la otra, desde el amanecer hasta antes del anochecer (ya que con el método anterior se logró determinar que los insectos son diurnos). Las trampas se colocaron únicamente en los cultivos de maíz porque ahí se encuentran las condiciones ambientales óptimas para que las diferentes especies de sílfidos se desplacen. Las trampas se revisaban cada 30 minutos para contar el número de individuos de sílfidos capturados en las trampas. Los individuos capturados se caracterizaban con los siguientes datos: especie y hora de captura. La hora de captura se utilizó posteriormente para determinar la temperatura ambiental a la cual habían llegado los individuos de las diferentes especies a las trampas de calamar ya que se contaba con el equipo que estaba registrando y almacenando la temperatura ambiental y la hora del día al mismo tiempo. La temperatura ambiental se midió utilizando el promedio de la temperatura medida con tres dataloggers Hobo® micro station (modelo H21-002),

cada uno conectado a un sensor Hobo® de temperatura del aire (modelo S-THA-M006) (Onset Computer Corporation) colocado a una distancia de aproximadamente tres centímetros de la superficie del suelo. Los dataloggers fueron colocados en el mismo campo de cultivo en el que se colocaron las necrotrampas y fueron programados para registrar la temperatura ambiental cada 10 minutos. Esta metodología se repitió durante los meses de septiembre, octubre y noviembre (un día de cada mes).

### **III.2.5 Determinación de la temperatura ambiental mínima necesaria para que los individuos de las especies de sílfidos comiencen a caminar y volar**

Se determinó cuál es la temperatura ambiental mínima necesaria para que los individuos de las diferentes especies de sílfidos puedan empezar a caminar y a volar, con el objeto de determinar su capacidad térmica bajo condiciones controladas dentro de un invernadero. Para determinar la temperatura mínima a la que los individuos de las diferentes especies de sílfidos comienzan a caminar y a volar se colocaron individuos aislados a una temperatura ambiente de 10 ° C dentro de un invernadero. El número y peso de los individuos que se utilizaron en estas pruebas varió dependiendo de la especie (ver resultados). Conforme iba aumentando la temperatura ambiental de manera natural, llegaba un punto en el que los individuos de las diferentes especies de sílfidos comenzaban a caminar y en ese momento se registraba la temperatura ambiental a una distancia aproximada de tres centímetros del suelo. Para determinar la temperatura de inicio de vuelo de las diferentes especies de sílfidos se colocaron los individuos a una temperatura ambiente de 10 °C dentro de un invernadero. Conforme iba aumentando la temperatura ambiental de manera natural, los individuos de las

diferentes especies de sílfidos comenzaban a caminar y a hacer movimientos que aparentemente les permiten elevar su temperatura corporal, como mover el tórax, frotarse las antenas, mover los tarsos y extraer, retraer y frotar el segundo par de alas que se encuentran debajo de los élitros (Verdú *et al.*, 2004). Posteriormente, los individuos comenzaban a volar y en ese momento se registraba la temperatura ambiental. Las temperaturas ambientales se registraron utilizando un termopar conectado a un termómetro Fluke® 52 K/J (Fluke Corporation) y dataloggers Hobo® micro station (modelo H21-002), cada uno conectado a un sensor Hobo® de temperatura del aire (modelo S-THA-M006) (Onset Computer Corporation) colocado a una distancia de aproximadamente tres centímetros de la superficie del suelo. Las temperaturas ambientales necesarias para que las especies de sílfidos comenzaran a caminar y a volar se compararon utilizando un análisis de varianza de una vía (SAS Institute, 1990).

### **III.2.6 Determinar si el peso corporal de los individuos de las diferentes especies de sílfidos está relacionado con su capacidad térmica**

Con la finalidad de establecer si existe alguna relación entre el peso de los individuos y su capacidad térmica, se compararon los pesos frescos de los individuos de las diferentes especies de sílfidos. El peso fresco de los individuos se obtuvo utilizando una balanza analítica modelo KERN 770, y la comparación de pesos se realizó con un análisis de varianza de una vía. El número de individuos que se utilizaron en esta comparación varió dependiendo de la especie (ver resultados). Posterior al análisis de varianza, se realizaron comparaciones múltiples de los promedios utilizando la prueba de diferencias mínimas significativas (Sokal y Rohlf, 1995). El análisis de varianza y las comparaciones



múltiples se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1990).

## IV. RESULTADOS

### IV.1 Riqueza y abundancia de sílfidos dentro y fuera de fragmentos de bosque

Se encontraron tres especies de sílfidos, *Thanatophilus graniger* Chevrolat y *T. truncatus* Say de la subfamilia Silphinae y *Nicrophorus mexicanus* Matthews de la subfamilia Nicrophorinae (Figura 5). Individuos de estas tres especies fueron colectados tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque de pino-encino entre los meses de agosto y noviembre del 2005. Sin embargo, las tres especies de sílfidos difirieron significativamente en el número de ocasiones en las que no fueron colectadas dentro del bosque ( $\chi^2 = 19.241$ , g.l. = 2,  $P = 0.001$ ) (Figura 6). *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* estuvieron ausentes significativamente más veces dentro de los fragmentos de bosque que *N. mexicanus* ( $\chi^2 = 9.639$ , g.l. = 1,  $P = 0.002$  y  $\chi^2 = 18.667$ , g.l. = 1,  $P = 0.001$ , respectivamente), y las dos especies de *Thanatophilus* no difirieron significativamente entre sí en el número de ocasiones en las que no fueron colectadas dentro del bosque ( $\chi^2 = 1.905$ , g.l. = 1,  $P = 0.168$ ) (Figura 6). En cambio, las tres especies de sílfidos no difirieron significativamente en el número de ocasiones en las que no fueron colectadas fuera de los fragmentos de bosque ( $\chi^2 = 2.182$ , g.l. = 2,  $P = 0.336$ ) (Figura 7).

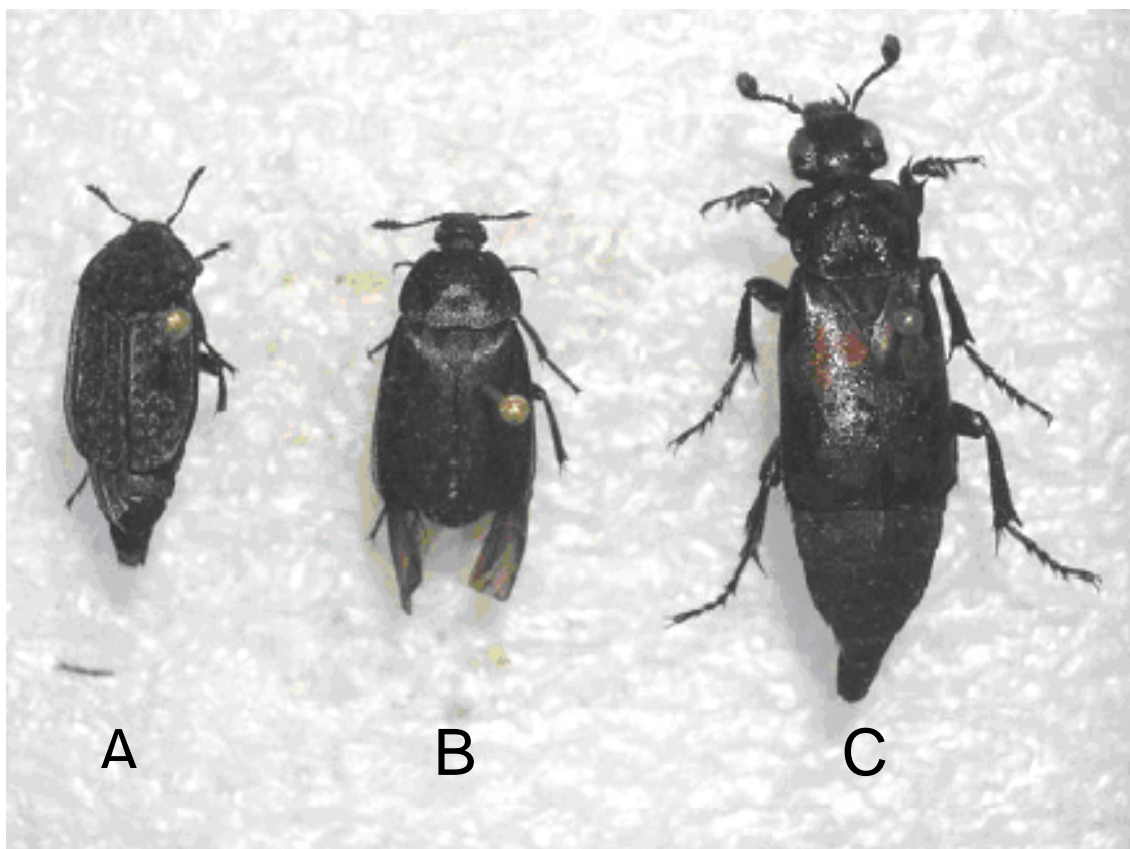


Figura 5. Especies de sílfidos colectadas dentro y fuera de fragmentos de bosque de pino-encino, A) *Thanatophilus graniger*, B) *T. truncatus* y C) *Nicrophorus mexicanus*.

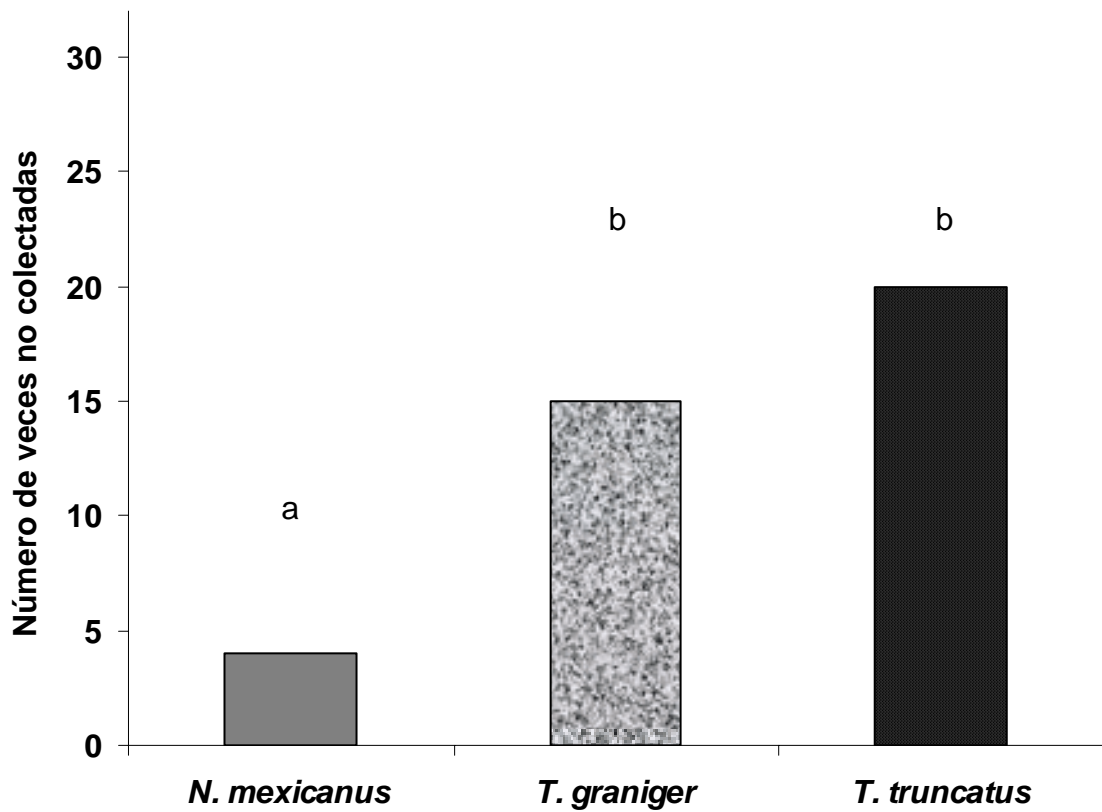


Figura 6. Número de ocasiones en las que no se colectó alguna de las especies de sílfidos dentro de los fragmentos de bosque a lo largo de la época muestreada (agosto-noviembre del 2005). Las barras con letras distintas son estadísticamente diferentes ( $P < 0.01$ ).

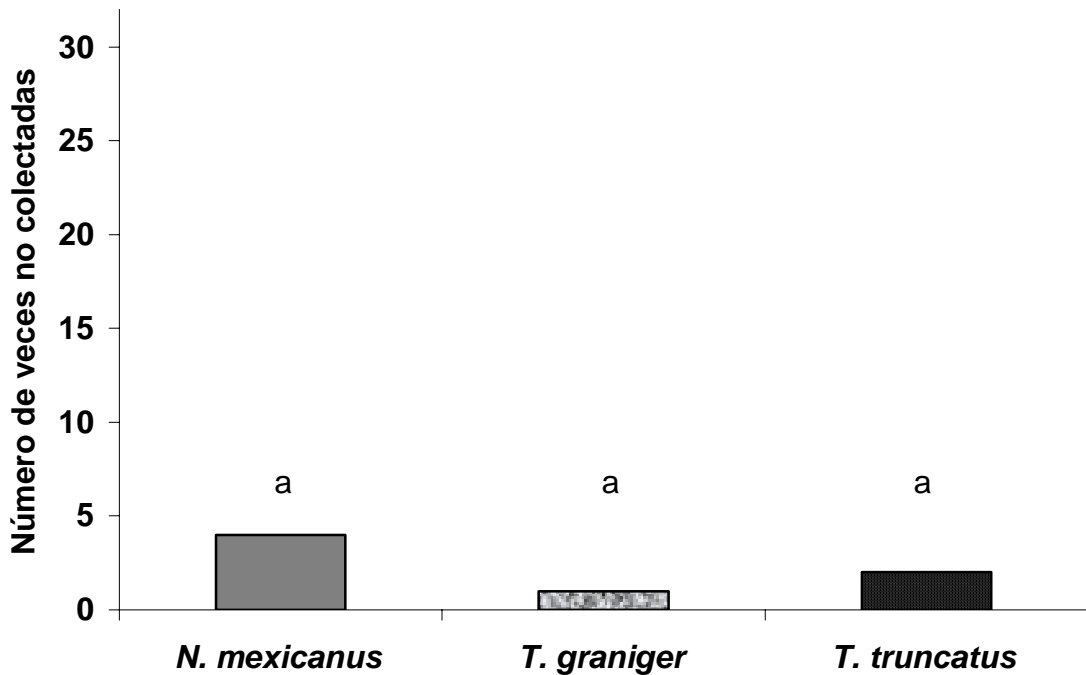
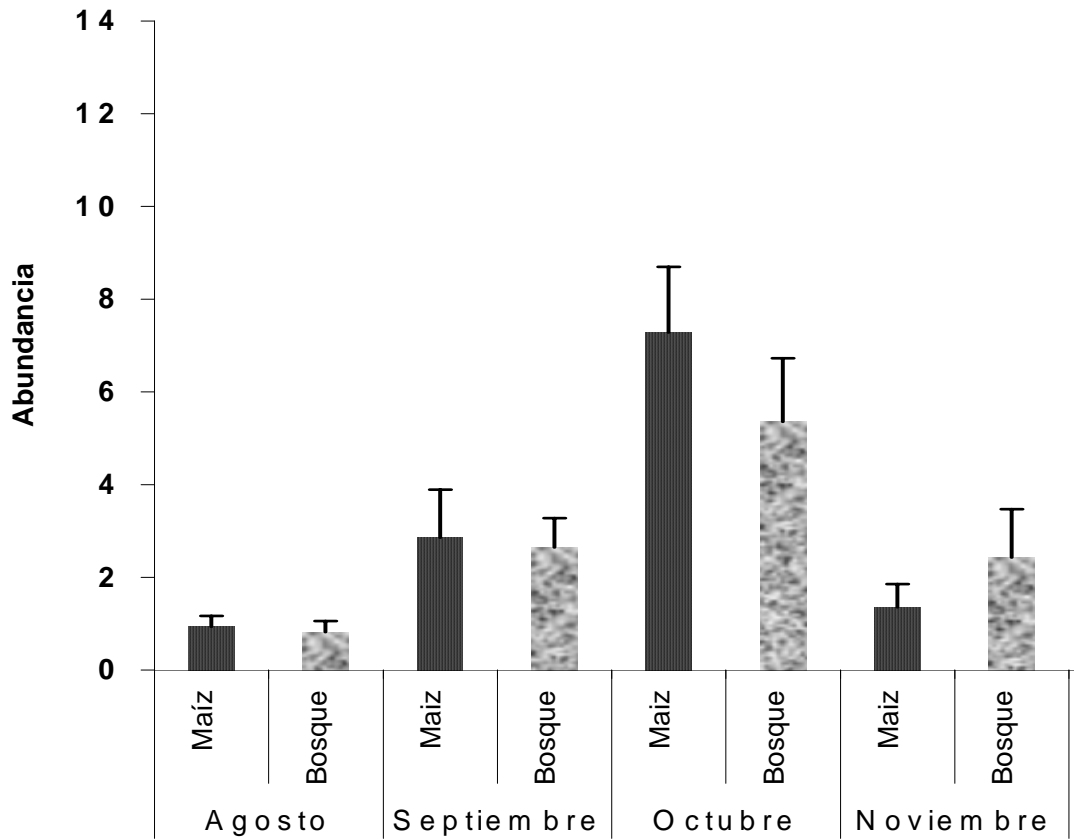


Figura 7. Número de ocasiones en las que no se colectó alguna de las especies de sílfidos fuera de los fragmentos de bosque a lo largo de la época de muestreo (agosto-noviembre del 2005). Las barras con letras iguales no difirieron estadísticamente ( $P = 0.336$ ).

Se encontró que la abundancia de las tres especies de sílfidos dentro y fuera de los fragmentos de bosque fue diferente. La abundancia de *N. mexicanus* no difirió significativamente dentro y fuera de los fragmentos, en todos los meses a lo largo de la época de muestreo ( $F_{1,2} = 0.001$ ,  $P = 0.994$ ) (Figura 8). La abundancia tanto de *T. graniger* como de *T. truncatus* fue significativamente mayor fuera de los fragmentos en todos los meses a lo largo de la época de muestreo ( $F_{3,36} = 2.950$ ,  $P = 0.045$  y  $F_{1,12} = 34.220$ ,  $P = 0.0001$  respectivamente) (Figuras 9 y 10).



### Época de muestreo

Figura 8. Abundancia de *Nicrophorus mexicanus* en cultivos de maíz y fragmentos de bosque de pino-encino a lo largo de la época muestreada (agosto-noviembre del 2005). Las barras representan promedios de la abundancia + 1 error estándar. La abundancia de *N. mexicanus* no difirió significativamente dentro y fuera de los fragmentos en ninguno de los meses a lo largo de la época de muestreo ( $P = 0.994$ ).

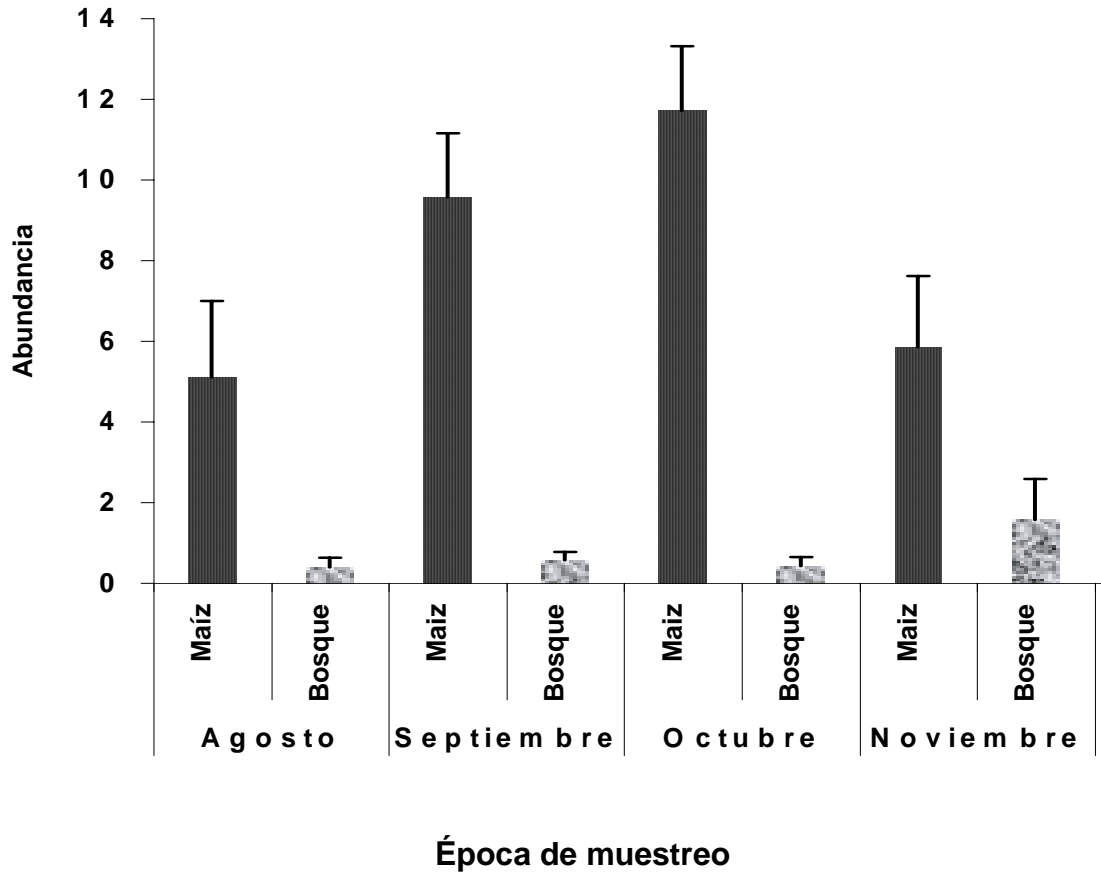


Figura 9. Abundancia de *Thanatophilus graniger* en cultivos de maíz y fragmentos de bosque de pino-encino a lo largo de la época muestreada (agosto-noviembre del 2005). Las barras representan promedios de la abundancia + 1 error estándar. La abundancia de *T. graniger* fue significativamente mayor fuera de los fragmentos en todos los meses a lo largo de la época de muestreo ( $P = 0.045$ ).

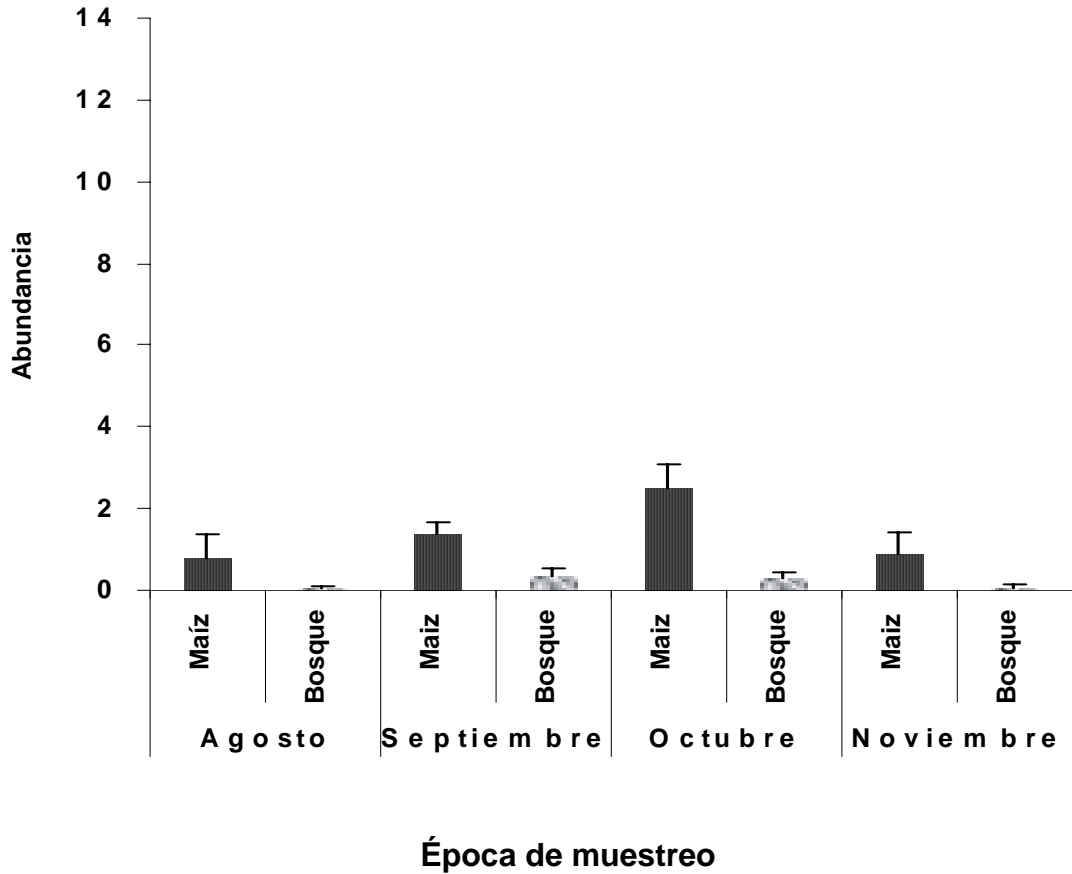


Figura 10. Abundancia de *Thanatophilus truncatus* en cultivos de maíz y fragmentos de bosque de pino-encino a lo largo de la época muestreada (agosto-noviembre del 2005). Las barras representan promedios de la abundancia + 1 error estándar. La abundancia de *T. truncatus* fue significativamente mayor fuera de los fragmentos en todos los meses a lo largo de la época de muestreo ( $P = 0.0001$ ).



#### **IV.2 Periodo de actividad (nocturno o diurno) de los individuos de las diferentes especies de sílfidos**

Se recolectaron 12 individuos de *N. mexicanus*, 13 de *T. graniger* y 9 de *T. truncatus* durante el día y ninguno durante la noche (tres días en septiembre, tres en octubre y dos en noviembre). Las probabilidades de que estos resultados se hayan debido al azar son 0.0002 para *N. mexicanus*, 0.0001 para *T. graniger* y 0.0019 para *T. truncatus*, por lo que podemos afirmar que estas especies son de hábitos diurnos.

#### **IV.3 Temperatura ambiental dentro y fuera de los fragmentos de bosque**

La temperatura ambiental dentro de los fragmentos de bosque y en los cultivos durante el día para los meses de septiembre, octubre y noviembre se presenta en la figura 11. En ninguno de los meses se registraron temperaturas mayores a los 20 °C dentro de los fragmentos de bosque, mientras que fuera del bosque se registraron temperaturas de hasta de 29 °C.

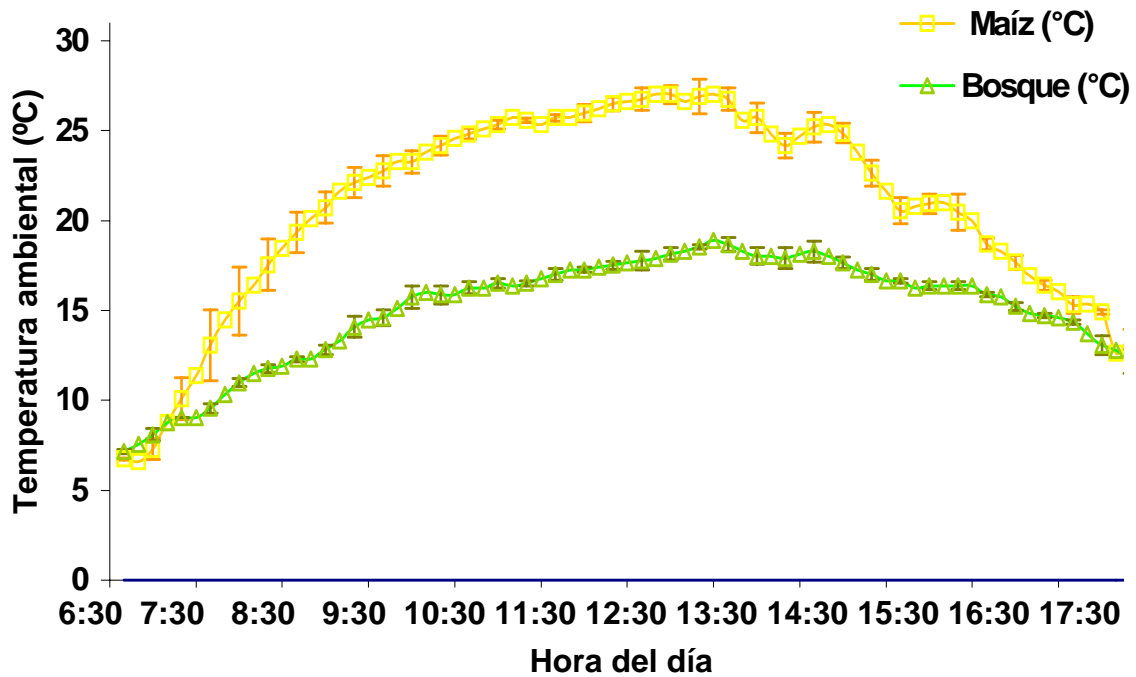


Figura 11. Las curvas representan las temperaturas ambientales promedio (°C) dentro y fuera de los fragmentos de bosque de pino–encino durante el día para los meses de septiembre, octubre y noviembre. Las líneas verticales representan  $\pm 1$  error estándar del promedio.

#### IV.4 Temperatura ambiental a la cual son activos los individuos de las diferentes especies de sílfidos

Se encontró que *N. mexicanus* tiene dos periodos durante el día en los cuales busca alimento los cuales correspondieron a temperaturas entre 15 y 20 °C. Esta actividad bimodal se presentó entre las 9:00 y 11:00 y entre las 15:00 y 17:00 horas aproximadamente (Figura 12). Los individuos de *T. graniger* y *T. truncatus* únicamente tienen un periodo de actividad durante el día en el cual buscan alimento, y éste correspondió a temperaturas ambiente mayores a 24

°C, lo cual ocurrió entre las 12:00 y 14:00 horas aproximadamente (Figuras 13 y 14).

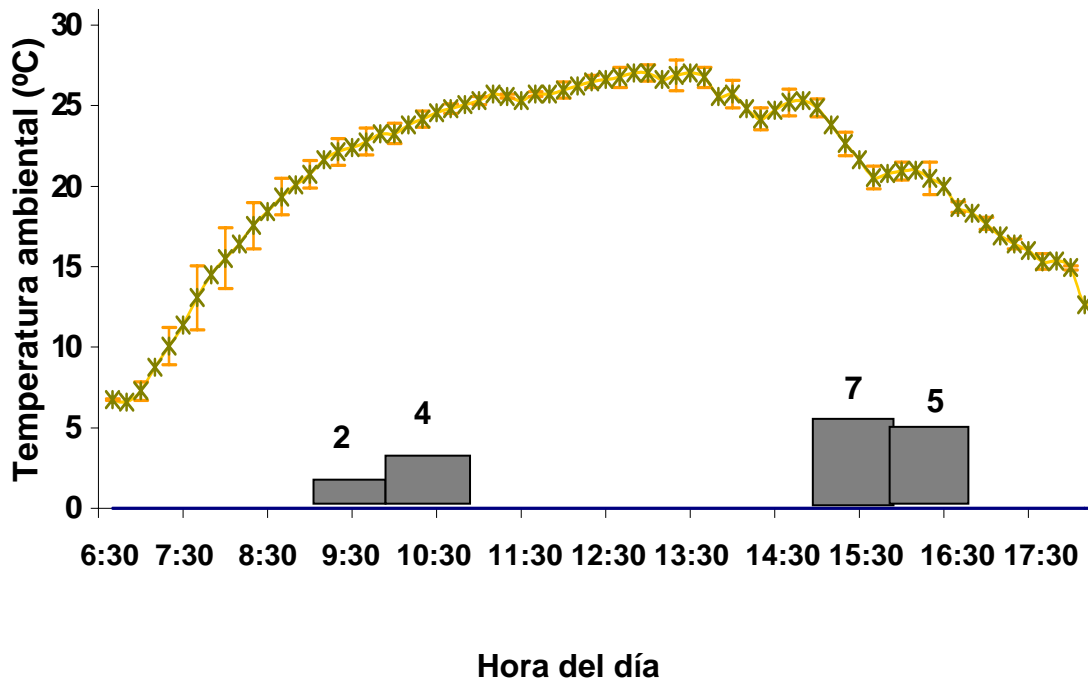


Figura 12. La curva representa la temperatura ambiental promedio (°C) fuera de los fragmentos de bosque de pino–encino durante el día para los meses de septiembre, octubre y noviembre. Las líneas verticales representan  $\pm 1$  error estándar del promedio. Los números arriba de las barras representan el número de individuos de *Nicrophorus mexicanus* colectados durante lapsos de un día. En los periodos sin números (barras), no se colectaron individuos de esta especie.

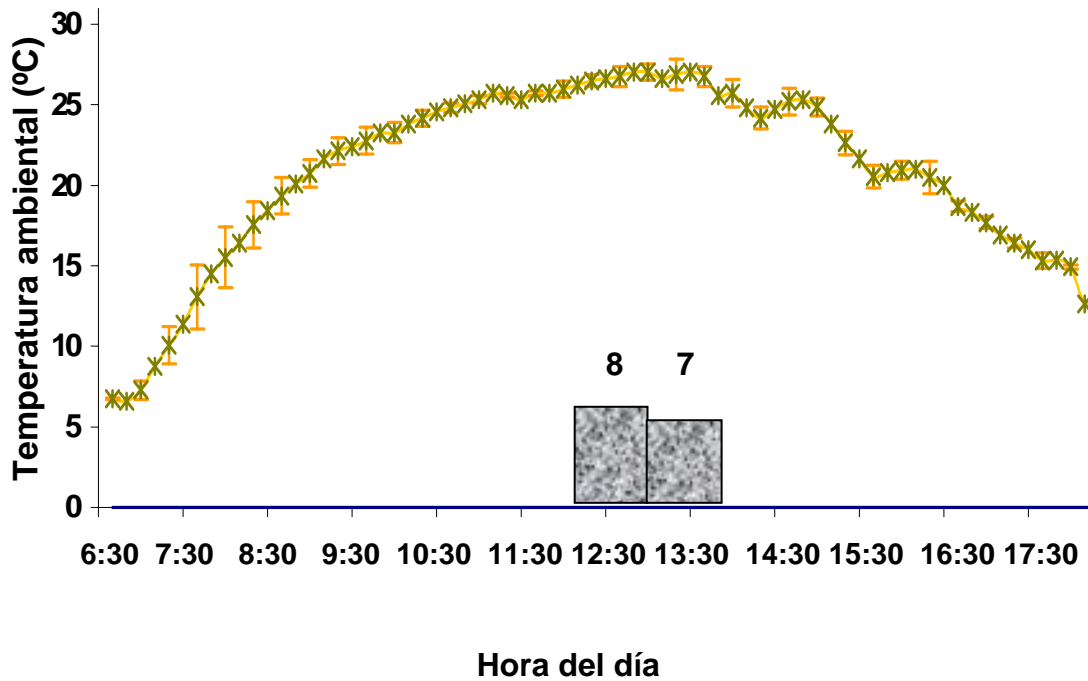


Figura 13. La curva representa la temperatura ambiental promedio (°C) fuera de los fragmentos de bosque de pino–encino durante el día para los meses de septiembre, octubre y noviembre. Las líneas verticales representan  $\pm 1$  error estándar del promedio. Los números arriba de las barras representan el número de individuos de *Thanatophilus graniger* colectados durante lapsos de un día. En los periodos sin números (barras), no se colectaron individuos de esta especie.

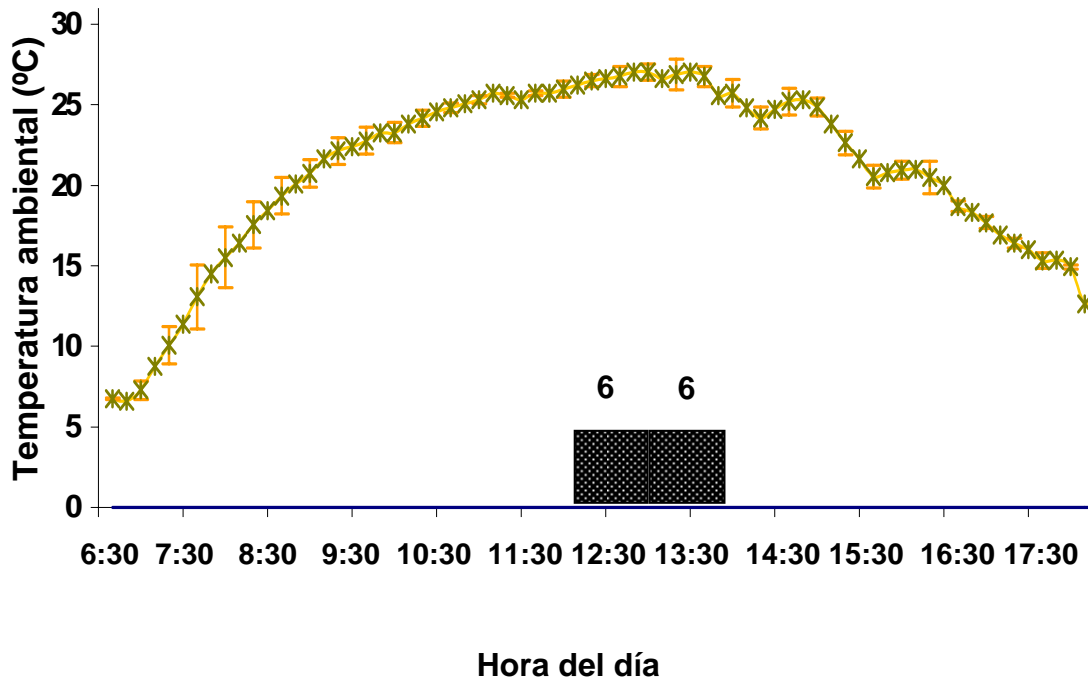


Figura 14. La curva representa la temperatura ambiental promedio (°C) fuera de los fragmentos de bosque de pino–encino durante el día para los meses de septiembre, octubre y noviembre. Las líneas verticales representan  $\pm 1$  error estándar del promedio. Los números arriba de las barras representan el número de individuos de *Thanatophilus truncatus* colectados durante lapsos de un día. En los periodos sin números (barras), no se colectaron individuos de esta especie. En los periodos sin números (barras), no se colectaron individuos de esta especie.

#### **IV.5 Temperatura ambiental mínima necesaria para que los individuos de las diferentes especies de sílfidos puedan comenzar a caminar y volar**

Para determinar las temperaturas ambientales mínimas necesarias para que los individuos puedan empezar a caminar y volar, se utilizaron 30 individuos de *N. mexicanus* (peso promedio de 0.3518 g con un rango entre 0.2000 y 0.5498 g), 15 individuos de *T. graniger* (peso promedio de 0.0993 g con un rango entre 0.0808 y 0.1046 g) y 25 individuos de *T. truncatus* (peso promedio de 0.2259 g con un rango entre 0.1239 y 0.3287 g). Se encontró que para que *N. mexicanus* empiece a caminar (inicio de la actividad locomotora) necesita de una temperatura ambiental mínima de  $13.92 \pm 0.39$  °C (promedio  $\pm$  un error estándar (e.e.)), con un rango entre 9.5 y 17.9 °C, mientras que para que esta especie empiece a volar necesita de una temperatura ambiental mínima de  $15.35 \pm 0.28$  °C con un rango entre 12.5 y 17.9 °C (Figura 15). Para que *T. graniger* pueda iniciar la actividad locomotora necesitó de una temperatura ambiental mínima de  $16.87 \pm 1.37$  °C, con un rango entre 12.5 y 22.20 °C, mientras que para poder iniciar el vuelo requirió de una temperatura ambiental mínima de  $26.81 \pm 0.53$  °C, con un rango entre 23.6 y 30.7 °C. *Thanatophilus truncatus* requirió de casi las mismas temperaturas que *T. graniger*, ya que para poder iniciar la actividad locomotora necesitó de una temperatura ambiental mínima de  $15.53 \pm 0.49$  °C, con un rango entre 12.5 y 20.7 °C y para iniciar el vuelo requirió de una temperatura ambiental mínima de  $26.07 \pm 0.37$  °C, con un rango entre 21.9 y 28 °C (Figura 15). Se encontraron diferencias significativas al comparar la temperatura de inicio de locomoción y la temperatura de inicio de vuelo de las especies de sílfidos ( $F_{2,62} = 5.27$ ,  $P = 0.008$  y  $F_{2,67} = 325.39$ ,  $P = 0.0001$ , respectivamente). Con

respecto a la temperatura de inicio de locomoción, se encontró una diferencia significativa al comparar a *T. graniger* con *N. mexicanus* ( $P = 0.011$ ), pero no al comparar a *T. truncatus* con *N. mexicanus* ( $P = 0.080$ ) (Figura 15). Con respecto a la temperatura de inicio de vuelo, se encontraron diferencias significativas al comparar a las dos especies de *Thanatophilus* con *N. mexicanus* ( $P < 0.0001$  y  $P < 0.0001$ , respectivamente) (Figura 15). No se encontraron diferencias significativas entre las dos especies de *Thanatophilus* al comparar las temperaturas ambientales mínimas para que iniciaran la locomoción y el vuelo ( $P = 0.387$  y  $P = 0.413$ , respectivamente) (Figura 15).

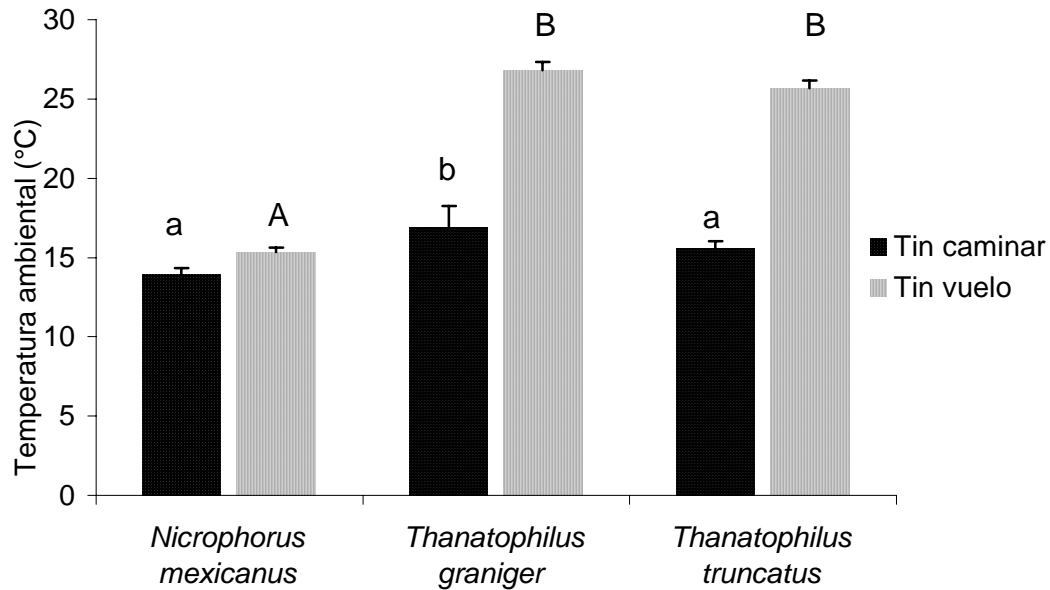


Figura 15. Temperatura ambiental a la cual empiezan a caminar (Tin caminar) y a volar (Tin vuelo) *Nicrophorus mexicanus* (N = 30), *Thanatophilus graniger* (N = 15) y *Tahanatophilus truncatus* (N = 25). Las barras representan el promedio de la temperatura en grados centígrados + 1 error estándar. Las barras con letras distintas para la comparación entre las temperaturas a las cuales comienzan a caminar (en minúsculas) y entre las temperaturas a las cuales empiezan a volar (en mayúsculas) son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

#### IV.6 Peso corporal de los individuos de las diferentes especies de sílfidos

Para comparar el peso corporal de los individuos de las diferentes especies de sílfidos, se utilizaron 48 individuos de *N. mexicanus*, 25 individuos de *T. graniger* y 37 individuos de *T. truncatus*. Se encontró que los pesos de *N. mexicanus*, *T. graniger* y *T. truncatus* difirieron significativamente entre sí ( $F_{2,107} = 58.30$ ,  $P = 0.0001$ ). El peso de *N. mexicanus* fue significativamente



mayor que los pesos de *T. graniger* y *T. truncatus* ( $P < 0.0001$ ) y el peso de *T. graniger* fue significativamente menor que el de *T. truncatus* ( $P < 0.0001$ ) (Figura 16). Los pesos de los individuos de *N. mexicanus* variaron entre 0.1509 y 0.6693 g, los de los individuos de *T. graniger* variaron entre 0.0305 y 0.3837 g y los de *T. truncatus* variaron entre 0.0626 y 0.4980.

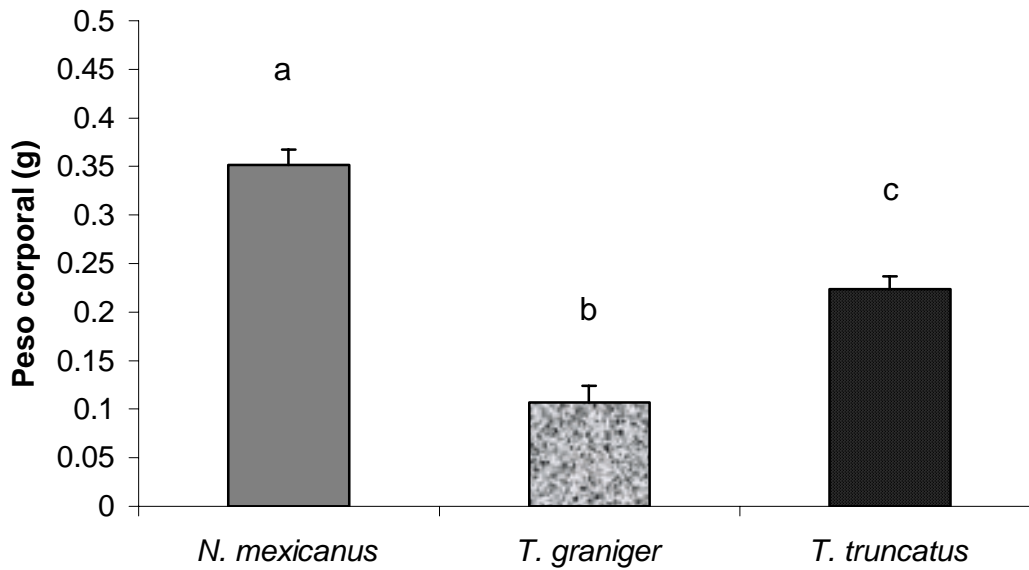


Figura 16. Pesos corporales de *Nicrophorus mexicanus* (N = 48), *Thanatophilus graniger* (N = 25) y *Thanatophilus truncatus* (N = 37). Las barras representan el promedio del peso corporal en gramos + 1 error estándar. Los promedios con letras distintas son estadísticamente diferentes ( $P < 0.0001$ ).

## V. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que la riqueza y abundancia de sílfidos fue diferente dentro y fuera de los fragmentos de bosque de pino-encino a lo largo de agosto a noviembre del 2005. Aunque se colectaron las tres especies de sílfidos tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque, sí se observaron diferencias significativas en el número de veces en que no fueron colectadas dentro de los fragmentos, siendo las dos especies de *Thanatophilus* significativamente menos probables de ser colectadas que *N. mexicanus* en este tipo de hábitat. De manera similar, la abundancia de *T. graniger* y *T. truncatus* fue significativamente mayor en los cultivos de maíz que en los fragmentos de bosque de pino-encino, mientras que la abundancia de *N. mexicanus* no difirió significativamente entre los dos tipos de hábitat. Los resultados que muestran que las dos especies de *Thanatophilus* buscan alimento a temperaturas mayores a 24 °C, que esta temperatura se registró únicamente fuera del bosque y que las dos especies necesitan de temperaturas mayores a 26 °C para iniciar el vuelo, parecen indicar que estas dos especies se encuentran con mayor abundancia fuera del bosque debido a que ahí está presente la temperatura que les permite realizar esta actividad. De manera similar, los resultados que muestran que *N. mexicanus* necesita de temperaturas ambientales promedio mayores a 15 °C para iniciar el vuelo y que esta temperatura está presente tanto dentro como fuera del bosque, indica que es muy probable que la abundancia de esta especie sea similar dentro y fuera del bosque debido a que en los dos ambientes encuentran la temperatura que le permitan realizar esta actividad.

El hecho de que sí se hayan colectado las dos especies de *Thanatophilus* dentro del bosque, a pesar de que este ambiente presenta temperaturas que no son favorables para el inicio del vuelo de estas especies ( $< 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), puede deberse a diferentes razones. Una posible explicación es que los individuos de las especies de *Thanatophilus* que fueron colectados dentro los fragmentos hayan llegado ahí caminando, lo cual implicaría un esfuerzo considerable. Otra explicación es que los individuos de las especies de *Thanatophilus* que fueron colectados en los fragmentos hayan llegado volando a éstos debido a que los fragmentos eran relativamente pequeños (entre 1.96 y 6.40 hectáreas) y estaban rodeados de una matriz agrícola (Figuras 3 y 4). También es probable que, en aquellos casos en los que fueron colectados individuos de las dos especies de *Thanatophilus* dentro de los fragmentos de bosque, las trampas en las que cayeron hayan estado cerca del borde del fragmento en donde la temperatura es un poco más elevada que en el interior (Murcia, 1995). Estas posibles explicaciones son apoyadas por el hecho de que las dos especies de *Thanatophilus* no han sido colectadas entre los meses de agosto y noviembre en fragmentos de bosque mayores a 50 hectáreas, mientras que *N. mexicanus* sí y en abundancias similares a las que se encontraron en este estudio (I. Castellanos, datos no publicados). También es posible que los individuos de las dos especies de *Thanatophilus* que fueron colectados dentro de los fragmentos de bosque se hayan desplazado utilizando el calor que se encuentra en los claros presentes dentro los fragmentos, como lo hace el escarabajo *Cicindela sexguttata*, el cual utiliza el calor presente en los claros dentro del bosque para poder forrajear (Schultz 1998).

Existen por lo menos otros dos trabajos en los que también se ha demostrado que el cambio en la temperatura ambiental que resulta de la modificación del hábitat por el hombre juega un papel importante en la presencia y abundancia de los organismos. Uno de ellos es el trabajo de Merrick y Smith (2004), quienes encontraron que la mariposa *Pararge aegeria* prefiere sitios abiertos (zonas agrícolas) que sitios cerrados (bosque), debido a que en las zonas agrícolas los machos de esta especie de mariposa logran encontrar la temperatura ambiental necesaria para desplazarse a mayores velocidades y tener un mejor acceso a las hembras. En otro estudio, Vitt *et al.* (1998) encontraron que las lagartijas *Amphisbaena fuliginosa* y *Thecadactylus rapicauda* no escogen su hábitat al azar o por las características estructurales del hábitat, sino que seleccionan claros creados por el hombre, ya que éstos representan ambientes termales suficientemente calientes para poder activarse y lograr desplazarse. También encontraron que los claros creados por el hombre son más calientes y más seleccionados por estas especies de lagartijas que los claros que ocurren naturalmente en el bosque.

En el presente trabajo, al igual que en los trabajos de Merrick y Smith (2004) y Vitt *et al.* (1998) mencionados anteriormente, faltó por determinar qué es lo que limita la capacidad térmica de las especies estudiadas. Para el caso del presente trabajo, es probable que la mayor tamaño corporal de *N. mexicanus* haya influido en que esta especie esté presente con mayor abundancia en el hábitat más frío (fragmentos de bosque), ya que se ha visto que la capacidad de generar calor endotérmicamente para poder forrajear en ambientes relativamente fríos está relacionada positivamente con el tamaño corporal de los insectos (Bartholomew y Heinrich, 1978; Stone y Willmer, 1989).

Es decir, se ha visto que especies de tamaños grandes generan con mayor facilidad el calor necesario para poder iniciar el movimiento de los músculos para el vuelo y forrajear en ambientes relativamente más fríos (Chown y Nicholson, 2004). Esta posibilidad es apoyada por algunas observaciones hechas en el laboratorio que parecen indicar que *N. mexicanus* presenta más comportamientos relacionados con la capacidad de generar calor endotérmicamente que las dos especies de *Thanatophilus*. *Nicrophorus mexicanus* presenta, con una mayor intensidad y duración, comportamientos típicos de insectos que generan calor endotérmicamente como la frotación de los tarsos, la contracción del abdomen, la separación de los élitros y la extensión y frotación de las alas antes de empezar a volar (Verdú y Díaz, 2004). El mayor tamaño corporal que presenta *N. mexicanus* a diferencia de *T. graniger* y *T. truncatus*, posiblemente también le permite una mayor capacidad de mantener una temperatura corporal cercana a la óptima, independiente de la temperatura ambiental, como se ha visto que ocurre en otros insectos (May, 1977; Stone y Willmer, 1989). Sin embargo, esta última explicación no ayuda a entender por qué los individuos de *N. mexicanus* no son activos a medio día cuando la temperatura ambiental es más elevada mientras que las dos especies de *Thanatophilus* sí lo son. Una posibilidad es que *N. mexicanus* sea más susceptible a la deshidratación que las dos especies de *Thanatophilus*, ya que se ha visto que sin acceso a agua en el laboratorio, *N. mexicanus* generalmente muere primero que las dos especies de *Thanatophilus* (J. J. Hernández-Hernández e I. Castellanos, observación personal). Por otro lado, se ha visto que otras especies de *Nicrophorus* también tienen una actividad bimodal y evitan las horas más calientes, como se encontró en este trabajo

para *N. mexicanus*, y en estos estudios también se ha sugerido que este fenómeno ocurre para evitar la deshidratación (Merrick y Smith, 2004; Bedick *et al.*, 2006). Además, se ha demostrado que algunas especies de *Nicrophorus* son muy susceptibles a la deshidratación, y que la mortalidad debida a este factor está relacionada positivamente con la temperatura (Bedick *et al.*, 2006). Sería interesante determinar si dentro del bosque, *N. mexicanus* también deja de forrajear a medio día como lo hace fuera del bosque, ya que dentro del bosque la temperatura a medio día no es tan elevada y seguramente la humedad relativa es mayor.

Los resultados que muestran que los individuos de las tres especies de sílfidos son activos durante el día y no durante la noche, probablemente se deban a que durante el periodo nocturno la temperatura no es favorable para la locomoción y el vuelo de estos escarabajos. Es posible que en zonas más calientes, estas especies sí puedan volar en la noche, o por lo menos a diferentes horas que las que se registraron en este trabajo, como se ha visto que ocurre con algunas especies de *Nicrophorus* (Merrick y Smith, 2004).

Aunque se sabe que *N. mexicanus*, *T. graniger* y *T. truncatus* son nativas de México, hasta el momento se desconoce con certeza su centro de origen. Los resultados de este trabajo parecen indicar que por lo menos las dos especies de *Thanatophilus* no son especies de bosque de pino-encino, por lo menos no para la altitud a la que se realizó este trabajo, ya que en este tipo de ambiente no se encuentran las condiciones óptimas de temperatura que requieren para la locomoción. Las dos especies de *Thanatophilus* parecen ser mas bien de hábitats nativos con vegetación más abierta y/o de altitudes menores a los 2500 m.s.n.m. En cambio, *N. mexicanus* parece ser una especie

bien adaptada al bosque de pino-encino, como ha sido sugerido por algunos autores (Peck y Anderson, 1985).

Con relación al efecto que puede tener la modificación de los hábitats nativos por el hombre sobre la diversidad de especies, en este trabajo se encontró que existe la posibilidad de que ésta no afecte negativamente la diversidad de sílfidos, si no al contrario, ésta parece que puede estar aumentando. Sin embargo, es importante determinar si en la zona de estudio existen los recursos suficientes para conservar a *N. mexicanus*, *T. graniger* y *T. truncatus*. Si resultase que las dos especies de *Thanatophilus* colonizaron el bosque de pino-encino después de que éste fue fragmentado en esta región de Hidalgo, existe la posibilidad de que estas especies compitan con *N. mexicanus* por los recursos alimenticios (cadáveres de vertebrados). Sin embargo, los datos obtenidos en este trabajo que muestran que la abundancia de *N. mexicanus* es similar dentro y fuera de los fragmentos de bosque podrían sugerir que las dos especies de *Thanatophilus* no están afectando negativamente a *Nicrophorus*, ya que si este fuera el caso, la abundancia de *N. mexicanus* probablemente sería menor fuera de los fragmentos. Además, la abundancia de *N. mexicanus* que se registró en este estudio es similar a la que se ha registrado dentro de fragmentos de más de 50 hectáreas durante los mismos meses de muestreo, aunque sería interesante seguir muestreando a estas tres especies de sílfidos para ver si se llegan a presentar cambios en las dominancias de las especies. Es probable que las dos especies de *Thanatophilus* no estén compitiendo (por lo menos de forma directa) con *N. mexicanus* debido a que no forrajejan a la misma hora debido a que las dos especies de *Thanatophilus* buscan alimento únicamente a medio día (entre las

12:00 y 14:00 horas aproximadamente), mientras que *N. mexicanus* tiene dos periodos de actividad, uno previo a las 12:00 horas y el otro posterior a las 14:00 horas. Se ha demostrado que la desincronización en periodos de actividad de diferentes especies de insectos reduce la competencia entre especies de odonatos que tienen diferentes periodos de actividad debido a sus requerimientos térmicos (May, 1977). Además, por lo menos en cuanto a la competencia por los recursos alimenticios para las crías, las especies de *Thanatophilus* utilizan preferentemente cadáveres grandes y las hembras ovipositan en el suelo alrededor de la carroña, mientras que las especies de *Nicrophorus* generalmente utilizan cadáveres pequeños para la reproducción y evitan que su progenie compita directamente con otras especies necrófagas enterrando los cadáveres (Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2000). Lo que es más probable, y sería interesante investigar en un futuro, es si existe competencia entre los individuos de las dos especies de *Thanatophilus*, ya que estas especies son activas al mismo tiempo y utilizan el mismo recurso alimenticio.



## VI. CONCLUSIONES

1. *Nicrophorus mexicanus*, una especie de sílfido característica de bosque, se encuentra tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque, mientras que *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus*, se encontraron generalmente presentes fuera de los fragmentos de bosque.

2. Los individuos de las dos especies de *Thanatophilus* son activos y comienzan a volar a temperaturas elevadas presentes únicamente fuera de los fragmentos de bosque, mientras que *N. mexicanus* es activo y comienza a volar a temperaturas más bajas, las cuales están presentes tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque.

3. Es probable que *N. mexicanus* tenga una mejor capacidad termorregulatoria y pueda volar tanto dentro como fuera de los fragmentos de bosque de pino-encino debido a que tiene un mayor tamaño que las dos especies de *Thanatophilus*.

4. En el paisaje agrícola en el que se trabajó en este estudio, el reemplazo de bosque de pino-encino por campos de cultivo genera un ambiente térmico que favorece la presencia de las dos especies de *Thanatophilus*, que de otra manera probablemente no estarían presentes con la misma abundancia. Sin embargo, es importante determinar si en la zona de estudio existen los recursos (e.g., alimento) suficientes para conservar estas especies.

## VII. LITERATURA CITADA

- Altieri, M. A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment* 74: 19-31.
- Anderson, R. S. 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae). *Fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations*. *Biotropica* 60: 1314-1325.
- Barbosa, O. y Marquet, A. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- Bartholomew, G. W. y Heinrich, B. 1978. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *Journal of Experimental Biology* 73: 65-83.
- Bedick, J., Hoback, W., Albrecht, M. 2006. High water-loss rates and rapid dehydration in the burying beetle, *Nicrophorus marginatus*. *Physiological Entomology* 65: 23-29.
- Benton, T. G., Juliet A, Vickery T. y Jeremy D. W. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.

- Carlson, D. W. y Groot, A. 1997. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agriculture and Forest Entomology* 87: 313-329.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Chown, S. y Nicholson J. 2004. *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press, Nueva York. E. U. A.
- Delgado, L. y Gómez J. 2003. Distribución de Silphidae (Coleoptera) en tres gradientes altitudinales del centro y sur de México, incluyendo nuevos registros estatales para México. *Dugesiana* 10: 1–12.
- Dirzo, R. y Miranda, C. 1990. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing and biotic invasions. *Conservation Biology* 15: 523-539.
- Dirzo, R. y García, M. C. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.

- Dobler, S y Müller, J. K. 2000. Resolving phylogeny at the family level by mitochondrial cytochrome oxidase sequences: phylogeny of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 390-402.
- Dover, J W. 1996. Factors affecting the distribution of satyrid butterflies on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 33: 723-734.
- COEDE, 2002. *Ecología y Medio Ambiente Consejo Estatal de Ecología. México.*
- Eyre, M. D., Luff, M. L., Staley, J. R. y Telfer, M. G. 2003. The relationship between British ground beetles (Coleoptera, Carabidae) and land cover. *Journal of Biogeography* 30: 719-730.
- FAO, 1993. *Forest Resource Assessment.*  
En:[http://www.customw.com/ecoweb/notas/notas/970829\\_2.html](http://www.customw.com/ecoweb/notas/notas/970829_2.html).
- Fournier, E. y Loreau, M. 2001. Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* 16: 17-32.

- Gordon, I. R. y Mark, A. 2000. Energy metabolism of eucalyptus-boring beetles at rest and during locomotion: gender makes a difference. *The Journal of Experimental Biology* 203: 1131–1139.
- Halffter, G. y Arellano, L. 2002. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Biotropica* 26: 87-97.
- Harris, L. 1984. *The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*. University of Chicago, Chicago. E. U. A.
- Heinrich, B. 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. E. U. A.
- Heinrich, B. 1996. *Insect Thermoregulation*. Krieger Publishing Company. Cambridge, Massachusetts. E. U. A.
- Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2000. Silphidae (Coleoptera). Pp. 401-412. En: Llorente-Bousquets, J. E., González-Soriano, E. y Papayero, N. (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento Vol. 2*. UNAM, CONABIO. México.

- Holland, J. y Fahrig, L. 2000. Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment* 78: 115-122.
- Huey, R. B. y Stevenson, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* 19: 375-366.
- INEGI. 1996. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Uso de suelo y vegetación (escala 1:1 000 000). INEGI-INE, Dirección de Ordenamiento Ecológico General, México.
- INEGI. 2002. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Cuaderno Estadístico Municipal INEGI. Primera Edición. Mexico.
- Kinnunen, H. y Tiainen, M .1999. Carabid distribution in a farmland mosaic: the effect of patch type and location. *Annals Zoological Fennici* 36: 149-158.
- Lawrence, J. F. y Newton, A. 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Sistematics* 13: 261-290.
- Magura, T. 2002. Carabids forest edge: spatial pattern and edge effects. *Forest Ecology and Management* 157: 23-37.

- Márquez, J. 2003. Ecological patterns in necrophilous Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) from Tlayacapan, Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 89: 69-83.
  
- May, M. L. 1977. Thermoregulation and reproductive activity in tropical dragonflies of the genus *Myrathiria*. *Ecology* 58: 787-798.
  
- Merrick, J. y Smith, R. 2004. Temperature regulation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.: Coleoptera: Silphidae): effects of body size, morphology and environmental temperature. *Journal of Experimental Biology* 15: 23-43.
  
- Morecroft, M. D., Taylor, M. E., y Oliver, H. R. 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90: 141-156.
  
- Morgan, T. 1987. Thermal ecology of male euglossine bees in a tropical wet forest: fragrance foraging in relation to operative temperature. *Biotropica* 35: 50-60.
  
- Moron, M. y Terron, R. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 3: 1-47.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Niemela, J. 2001. The utility of movement corridors in forested landscapes. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25: 70-78.
- Noss, R. F. 1994. Some principles of conservation biology, as they apply to environmental law. *Chicago-Kent Law Review* 69: 893-897.
- Oertli, J. J. 1989. Relationship of wing beat frequency and temperature during take-off flight in temperate-zone beetles. *Journal of Experimental Biology* 145: 321-338.
- Peck, S.B. y Anderson, R. S. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae* 21: 247-317.
- Perfecto, I. y Vandermeer, J. 2001. Quality of agroecological matrix in a tropical Montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182.
- Pineda, E. y Halffter, G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499-508.



- Porté, A., Huard, F. y Dreyfus, P. 2004. Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 126: 175-182.
- Primack, R, Rozzi, R, Feinsinger, P, Dirzo, R. y Massardo, F. 1998. *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Ramirez, J. y Marcial, B. 2001. The extent, distribution, and fragmentation of vanishing montane cloud forest in the highlands of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 38: 544-556.
- Sanchez, G, Quesada, C, Gonzalez, Q y Kamaliit, S. 1999. Protected areas and conservation of biodiversity in the tropics. *Conservation Biology* 13: 407-415.
- SAS Institute. 1990. *SAS Procedures Guide, version 6, 3rd edition*. SAS Institute, Cary, Carolina del Norte, E. U. A.
- Schultz, T. D. 1998. The utilization of patchy thermal microhabitats by the ectothermic insect predator, *Cicindela sexguttata*. *Ecological Entomology* 23: 444-450.
- Scott, M. P. 1998. The ecology and behavior of burying beetles *Annual Review of Entomology*. 43: 595-618.

- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Caldwell, J. P. y Oliverira, V. R. L. 1998. The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in amazonian rain forest. *Conservation Biology* 12: 654-664.
  
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W H Freeman and Company. Nueva York.
  
- Stone, G. N. y Willmer, P. G. 1989. Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology* 147: 303-328.
  
- Verdú, J. R., Díaz, A. y Galante, E. 2004. Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeinae). *Physiological Entomology* 29: 32–38.