

Distribución altitudinal y estacional de los estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) en un bosque de *Quercus*

Tesis

que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Presenta

William David Rodríguez

Zapopan, Jalisco

Julio de 2015

**Distribución altitudinal y estacional de los
estafilínidos necrócolos (Coleoptera:
Staphylinidae) en un bosque de *Quercus***

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo de
Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

WILLIAM DAVID RODRÍGUEZ

DIRECTOR

Dr. José Luis Navarrete Heredia

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Entomología del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara, bajo la dirección del Dr. José Luis Navarrete Heredia.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por la vida, por su infinita gracia y por la oportunidad que me dio para terminar la maestría.

A mi familia por el amor, apoyo y paciencia incondicional que depositaron en mí. Muchísimas gracias a la familia Alatorre por su hospitalidad y cariño.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico a través de la beca de postgrado contrato 554194/300885.

Al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara (CUCBA-UDG) y a la Maestría BIMARENA por permitirme realizar mis estudios de Postgrado en sus instalaciones y darme la oportunidad de formarme como científico en México.

Al Dr. José Luis Navarrete Heredia, director de la tesis, por su profesionalismo, amistad, motivación y enseñanzas durante la investigación.

Al Dr. Miguel Vásquez Bolaños, Dr. Gustavo Moya Raygoza, Dr. Jan Klimaszewski y Dra. Gina Adriana Quiroz Rocha por sus valiosos y oportunos comentarios en la revisión del trabajo.

Al Dr. Roger Guevara por el apoyo brindado durante la estancia de investigación en el Instituto de Ecología A.C. y la revisión de los análisis estadísticos.

Al Dr. Pablo Carrillo Reyes del Instituto de botánica de la Universidad de Guadalajara por la determinación del material vegetal.

A la Dra. Patricia Zarazúa y a Jury por el apoyo administrativo durante todo este tiempo.

A todos los compañeros del Laboratorio de Entomología de la universidad de Guadalajara por su amistad.

Al señor Roberto Díaz Rodríguez y al Maestro en Ciencias Benjamín Hernández por su valioso apoyo durante la etapa de campo.

Finalmente a México por la oportunidad de vivir en un grato país.

Dedicatoria

Este trabajo está dedicado a mi abuelo, Israel Rodríguez Díaz quien un día soñó ver a su nieto cumpliendo sueños.

"Bástate mi gracia; porque mi poder se perfecciona en la debilidad"

2 Corintios 2:19

ÍNDICE

INDICE DE FIGURAS	III
INDICE DE CUADROS	IV
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	4
1.1 General.....	4
1.2 Específicos.....	4
HIPÓTESIS	4
II. REVISIÓN DE LITERATURA	5
2.1 Biodiversidad de Staphylinidae en México.....	5
2.2 Estafilínidos necrócolos de México.....	7
III. MATERIALES Y MÉTODOS	15
3.1 Área de estudio.....	15
3.1.1 Caracterización de la vegetación por altitud en el área de estudio.....	15
3.2 Trabajo de campo.....	19
3.2.1 Método de recolecta.....	18
3.3 Trabajo taxonómico.....	19
3.4 Lista comentada de especies.....	19
3.5 Bases de datos.....	20
3.6 Rarefacción y extrapolación con los números de Hill.....	20
3.7 Análisis de la estructura de los ensamblajes altitudinales.....	20
3.8 Análisis de complementariedad y similitud entre altitudes.....	21
3.9 Análisis de diversidad.....	21
3.8.1 Diversidad alfa.....	21
3.8.2 Diversidad beta.....	22
3.10 Relación de la distribución estacional y altitudinal de los estafilínidos necrócolos con las variables ambientales.....	23
3.11 Modelos lineales generalizados.....	23

IV. RESULTADOS	24
4.1 Lista comentada de especies.....	26
4.2 Clasificación de los estafilínidos necrócolos de Cerro de García por categorías tróficas funcionales.....	49
4.3 Estimación de la diversidad de estafilínidos necrócolos.....	50
4.3.1 Esfuerzo de muestreo a partir del tamaño de muestra.....	50
4.3.2 Comparación del tamaño de muestra.....	50
4.3.3 Cobertura de la muestra.....	53
4.4 Curva de rango-abundancia	58
4.5 Complementariedad y similitud estacional entre altitudes.....	60
4.6 Análisis de diversidad alfa altitudinal.....	66
4.7 Análisis de diversidad alfa mensual.....	67
4.8 Diversidad beta de estafilínidos necrócolos.....	68
4.9 Distribución estacional de los estafilínidos necrócolos por altitud.....	71
4.10 Distribución estacional de los estafilínidos necrócolos entre pisos altitudinales.....	74
4.11 Valores óptimos de las variables ambientales y abundancia por especie.....	76
4.12 Artículos de investigación publicados en marco de la investigación.....	78
V. DISCUSIÓN	79
VI. CONCLUSIONES	88
LITERATURA CITADA	90
APÉNDICES	106

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localización del sitio de estudio y mapa altitudinal de Cerro de García.....16
- Figura 2.** Ubicación de las necrotrampas en el Cerro de García.....18
- Figura 3.** Gráfica del tamaño de la muestra con base en la rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas discontinuas, duplicando el tamaño de la muestra de referencia) de la diversidad de especies de cada altitud basado en Números de Hill de orden $q= 0, 1, 2$51
- Figura 4.** Gráficas de comparación del tamaño de muestra con base en la rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas discontinuas, en base a un tamaño de muestra de 7,834 individuos (el doble del tamaño de muestra de los 2,500 msnm) de la diversidad altitudinal de estafilínidos necrócolos por números de Hill de orden. a) $q=0$. b) $q=1$. c) $q=2$52
- Figura 5.** Gráfica de la cobertura para las muestras enrarecidas (líneas solidas) y muestras extrapoladas (líneas discontinuas). El 95% de los intervalos de confianza se obtuvieron por un método bootstrap basado en 200 replicaciones. **a)** Cobertura de la muestra general. **b)** Acercamiento al gráfico en donde se muestran la diferencias en las coberturas enrarecidas y extrapoladas de cada altitud.....55
- Figura 6.** Gráfica de la cobertura basada en la rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas discontinuas) con intervalos del 95% de confianza para la diversidad de estafilínidos necrócolos en Números de Hill de orden $q=0, 1, 2$. **a)** 2,100 msnm. **b)** 2,300 msnm. **c)** 2,500 msnm. **d)** 2,700 msnm. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido. A los 2,100 msnm la cobertura fue extrapolada a 99,44%, 2,300 msnm a 99.76%, 2,500 msnm a 99.82% y la cobertura de los 2,700 msnm fue extrapolada a 99.98%. (El valor de la cobertura fue la duplicación de cada tamaño de muestra de referencia).....56
- Figura 7.** Gráfica de comparación de coberturas basadas en rarefacción (línea solida) y extrapolación (línea discontinua), bajo una cobertura del 99.67%. (La menor cobertura de la duplicación del tamaño de referencia de la muestra) de la diversidad de estafilínidos necrócolos por números de Hill de orden a) $q=0$. b) $q=1$. c) $q=2$. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido.....57

Figura 8. Gráfica de Rango-Abundancia de las especies de estafilínidos necrócolos más abundantes.....	59
Figura 9. Humedad y temperatura del muestreo.....	62
Figura 10. Riqueza y abundancia mensual por altitud.	63
Figura 11. Gráficas de complementariedad y similitud entre altitudes. a. Entre A11 y A12. b. Entre A12 y A13. c. Entre A13 y A14. d. Entre A11 y A12. A11:2,100 msnm, A12: 2,300 msnm, A13:2,500 msnm, A14:2,700 msnm.....	66
Figura 12. Gráfica de la disimilitud en la composición de especies.....	70
Figura 13. Análisis de Co-inercia(s) entre variables ambientales y número de individuos por especie para la A. Altitud (1) 2,100 msnm. B. Altitud (2) 2,300 msnm. C. Altitud (3) 2,500 msnm. D. Altitud (4) 2,700.	74
Figura 14. Análisis de Co-inercia entre variables ambientales y número de individuos de las 10 especies más abundantes para comparar pisos altitudinales.	76

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Condiciones ambientales en las que se han recolectado estafilínidos necrócolos en México.....	9
Cuadro 2. Estudios realizados en México sobre estafilínidos necrócolos. Se incluyen datos de la localidad y tipos de vegetación.....	12
Cuadro 3. Georeferenciación de las necrotrampas en el Cerro de García.....	19
Cuadro 4. Abundancia altitudinal de estafilínidos necrócolos en Cerro de García.....	25
Cuadro 5. Resultados de la extrapolación para cada altitud.....	53
Cuadro 6. Valores de índices de diversidad verdadera por altitud.....	67
Cuadro 7. Valores de índices de diversidad verdadera por mes.....	69
Cuadro 8. Valores de disimilitud en composición de especies entre pares de altitudes. a) Valores de disimilitud total (β_{cc}), b) valores de reemplazo (β_{-3}) y c) valores de diferencia en riqueza de especies (β_{rich}).....	71
Cuadro 9. Datos del análisis de coinercia por altitud. P (value): Significancia del modelo, % expvar: Porcentaje de explicación de las variables bióticas y abióticas al total de la variabilidad Factor 1 y factor 2: Presentan los valores de explicación en cada factor por altitud.....	72
Cuadro 10. Diversidad y abundancia mensual, estacional y temporal de estafilínidos necrócolos.....	73
Cuadro 11. Diversidad y abundancia altitudinal y temporal de estafilínidos necrócolos.....	75
Cuadro 12. Resultados de modelos lineales generalizados. Valores óptimos e intervalos de confianza de las variables ambientales en la que se presentó la mayor abundancia por especie. P (value): Significancia de cada uno de los modelos (-) Indica que el modelo no aplicó a los datos presentados para la variable estudiada. Los acrónimos de especies (Ver en cuadro 3).....	77

APÉNDICES

Apéndice 1. Estafilínidos necrócolos recolectados a los 2,100 msnm (ALT1).....	107
Apéndice 2. Estafilínidos necrócolos recolectados a los 2,300 msnm (ALT2).....	111
Apéndice 3. Estafilínidos necrócolos recolectados a los 2,500 msnm (ALT3).....	115
Apéndice 4. Estafilínidos necrócolos recolectados a los 2,700 msnm (ALT4).....	119
Apéndice 5. Registros de <i>Phloeonomus centralis</i> Blackwelder, 1944 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	123
Apéndice 6. Registros de estacionalidad de <i>Phloeonomus centralis</i> Blackwelder, 1944 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	124
Apéndice 7. Registros de <i>Eleusis</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	124
Apéndice 8. Registros de estacionalidad de <i>Eleusis</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	124
Apéndice 9. Registros de <i>Anotylus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	125
Apéndice 10. Registros de estacionalidad de <i>Anotylus</i> que aparecen en estudios realizados en México sobre estafilínidos necrócolos.	126
Apéndice 11. Registros de <i>Apocellus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos realizados en México.....	127
Apéndice 12. Registros de estacionalidad de <i>Apocellus</i> que aparecen en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	127
Apéndice 13. Registros de <i>Oxytelus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México...	127
Apéndice 14. Registros de estacionalidad de <i>Oxytelus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	128
Apéndice 15. Registros de <i>Rugilus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	128

Apéndice 16. Registros de estacionalidad de <i>Rugilus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	128
Apéndice 17. Registros de <i>Proteinus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México....	129
Apéndice 18. Registros de estacionalidad de <i>Proteinus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	129
Apéndice 19. Registros de especies de Pselaphinae en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	129
Apéndice 20. Registros de estacionalidad de especies de Pselaphinae en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	130
Apéndice 21. Registros de especies del genero <i>Baeocera</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	130
Apéndice 22. Registros de estacionalidad de especies del género <i>Baeocera</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México	130
Apéndice 23. Registros de especies del género <i>Toxidium</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	130
Apéndice 24. Registros de estacionalidad de especies del género <i>Toxidium</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	130
Apéndice 25. Registros de <i>Belonuchus apiciventrís</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	131
Apéndice 26. Registros de estacionalidad de <i>Belonuchus apiciventrís</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	131
Apéndice 27. Registros de <i>Belonuchus basiventrís</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos realizados en México.	132
Apéndice 28. Registros de estacionalidad de <i>Belonuchus basiventrís</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos realizados en México.	132

Apéndice 29. Registros de <i>Belonuchus ehippiatus</i> (Say, 1830) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	132
Apéndice 30. Registros de estacionalidad de <i>Belonuchus ehippiatus</i> (Say, 1830) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	133
Apéndice 31. Registros de <i>Belonuchus oxyporinus</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	133
Apéndice 32. Registros de estacionalidad de <i>Belonuchus oxyporinus</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	133
Apéndice 33. Registros de <i>Belonuchus rufipennis</i> (Fabricius, 1801) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	134
Apéndice 34. Registros de estacionalidad de <i>Belonuchus rufipennis</i> (Fabricius, 1801) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	135
Apéndice 35. Registros de <i>Belonuchus trochanterinus</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	135
Apéndice 36. Registros de <i>Belonuchus trochanterinus</i> (Sharp, 1885) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	135
Apéndice 37. Registros de <i>Belonuchus xanthomelas</i> (Solsky, 1868) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	136
Apéndice 38. Registros de estacionalidad de <i>Belonuchus xanthomelas</i> (Solsky, 1868) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	136
Apéndice 39. Registros de <i>Philonthus iris</i> Sharp, 1885 en estudios realizados en México sobre estafilínidos necrócolos.....	136
Apéndice 40. Registros de <i>Philonthus hoegei</i> Sharp, 1885 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	136
Apéndice 41. Registros de estacionalidad de <i>Philonthus hoegei</i> Sharp, 1885 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	137

Apéndice 42. Registros de <i>Philonthus sericans</i> (Gravenhorst, 1802) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	137
Apéndice 43. Registros de estacionalidad de <i>Philonthus sericans</i> (Gravenhorst, 1802) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	137
Apéndice 44. Registros de <i>Philonthus testaceipennis</i> Erichson, 1840 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	138
Apéndice 45. Registros de estacionalidad de <i>Philonthus testaceipennis</i> Erichson, 1840 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	138
Apéndice 46. Registros de especies de <i>Quedius</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	138
Apéndice 47. Registros de estacionalidad de especies <i>Quedius</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	139
Apéndice 48. Registros de <i>Creophilus maxillosus</i> (Linnaeus, 1758) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	139
Apéndice 49. Registros de estacionalidad de <i>Creophilus maxillosus</i> (Linnaeus, 1758) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	139
Apéndice 50. Registros de <i>Platydracus</i> sp. 1 y especies afines -que concuerdan con la descripción de Newton (1963) sobre una especie de <i>Platydracus</i> - en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	140
Apéndice 51. Registros de estacionalidad de <i>Platydracus</i> sp. 1 y especies afines en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	140
Apéndice 52. Registros de <i>Platydracus biseriatus</i> (Sharp, 1884) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	140
Apéndice 53. Registros de estacionalidad de <i>Platydracus biseriatus</i> (Sharp, 1884) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	141
Apéndice 54. Registros de <i>Platydracus mendicus</i> (Sharp, 1884) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	141
Apéndice 55. Registros de estacionalidad de <i>Platydracus mendicus</i> (Sharp, 1884) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	142
Apéndice 56. Registros de <i>Oligotergus paederiformis</i> (Sharp, 1884) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	142

Apéndice 57. Registros de estacionalidad de <i>Oligotergus paederiformis</i> (Sharp, 1884) en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	142
Apéndice 58. Registros de <i>Styngetus adrianae</i> Navarrete, 1998 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	142
Apéndice 59. Registros de estacionalidad de <i>Styngetus adrianae</i> Navarrete, 1998 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	143
Apéndice 60. Registros de especies de <i>Neohypnus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	143
Apéndice 61. Registros de estacionalidad de especies de <i>Neohypnus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México....	143
Apéndice 62. Registros de especies de <i>Bryoporus</i> en estudios realizados en México en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	144
Apéndice 63. Registros de estacionalidad de especies de <i>Bryoporus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.	144
Apéndice 64. Registros de especies de <i>Coproporus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	144
Apéndice 65. Registros de estacionalidad de especies de <i>Coproporus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	145
Apéndice 66. Registros de especies de <i>Sepedophilus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	145
Apéndice 67. Registros de estacionalidad de especies de <i>Sepedophilus</i> en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	146
Apéndice 68. Registros de <i>Tachinus mexicanus</i> Campbell, 1973 en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.....	146
Apéndice 69. Rodríguez, W.D. & J.L. Navarrete-Heredia. (2014). Modificación de la necrotrampa permanente (NTP-80) para la recolecta de estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) y aspectos metodológicos para estudios sistemáticos. <i>Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)</i> , (55):147–152.....(Adjunto artículo completo)	
Apéndice 70. Rodríguez, W.D. & J.L. Navarrete-Heredia. (2015). A new Mexican species of <i>Megarthritis</i> Curtis (Coleoptera, Staphylinidae, Proteininae). <i>Zootaxa</i> 3918 (4): 594–598.....(Adjunto artículo completo)	

RESUMEN

Los insectos se encuentran en una gran variedad de ambientes, incluyendo zonas de altitudes mayores a 5,000 msnm. Se analiza la influencia de los factores abióticos sobre la distribución estacional y altitudinal de la composición de especies de estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) en un bosque de *Quercus*, tomando en cuenta la abundancia, riqueza y diversidad del ensamble. Se eligieron 4 sitios a diferente altitud: 2,100, 2,300, 2,500 y 2,700 msnm. Se realizaron capturas mensualmente de septiembre 2013 a agosto 2014, en un gradiente altitudinal, en donde se colocaron 3 necrotrampas, separadas por 100 m entre cada una de ellas, por sitio, 12 en total. Cada gradiente altitudinal tenía un datalogger para registrar humedad y temperatura, la precipitación promedio fue suministrada por la estación meteorológica Tuxcueca. Se registraron 18,054 individuos, pertenecientes a nueve subfamilias, 11 tribus, 33 géneros y 75 especies. La subfamilia Staphylininae fue la más rica en especies (41), seguida por Tachyporinae (12), Paederinae (6), Oxytelinae (6) y Scaphidiinae (4), las subfamilias restantes agruparon menos de tres especies. Se excluyó Aleocharinae. El ensamble presentó la mayor diversidad ($q=0, 1$ y 2) en los meses que presentaron una correlación alta con la humedad (julio a diciembre) o con la precipitación (mayo a junio), en contraste con los meses que exhibieron alta correlación con la temperatura (enero a abril) y que presentaron la menor riqueza. La composición del ensamble entre sitios altitudinales estuvo asociado a la humedad para los 2,500 – 2,700 msnm y a la temperatura para 2,100 msnm. La diversidad ($q=1$) de los ensambles por altitud en la distribución estacional estuvo relacionada con la humedad y la precipitación en los 2,100 y 2,300 msnm y por la humedad y la temperatura para los 2,500 y 2,700 msnm. El valor promedio de disimilitud total fue bajo (0.24), porque el tipo de vegetación es el mismo en todo el gradiente. Sin embargo, la disimilitud en la distribución altitudinal de estafilínidos necrócolos en el bosque de *Quercus* fue explicada por el reemplazo de especies que tuvo la composición por altitud más que por las diferencias de la riqueza entre altitudes.

ABSTRACT

Insects are found in a variety of habitats, including areas of higher altitudes to 5,000 meters. The influence of abiotic factors on the seasonal and altitudinal distribution of composition carrion species of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) was analyzed in a forest of *Quercus*, considering the abundance, richness and diversity of the assemblies. Four sites were chosen at different altitudes (2,100, 2,300, 2,500 and 2,700 masl). Catches were taken monthly (September 2013 to August 2014) from 12 sites at four different altitudes, where three necrotraps were placed at site, separated by 100 m. Each elevation gradient had a data logger to record humidity and temperature, and average rainfall was supplied by the weather station Tuxcueca. A total of 18,054 specimens were collected, belonging to nine subfamilies, 11 tribes, 33 genera and 75 species. The subfamilies richest in species were Staphylininae (41), Tachyporinae (12), Paederinae (6) Oxytelinae (6) and Scaphidiinae (4), the remaining subfamilies were represented by less than three species. Ten species represented 88.4% of the total abundance, 15 species 9.7% and 37 species 1.9%. Aleocharinae were excluded due to difficulty with identification. The beetle assembly had the highest diversity ($q = 0, 1$ and 2) in the most humid months (July to December) or with the highest precipitation (May to June), in contrast to the hottest months (January to April) represented by the lowest species richness. The composition of the assembly between altitudes was associated with humidity for 2,500 masl to 2,700 masl and 2,100 masl the temperature. The diversity of assemblies ($q = 1$) by altitude in the seasonal distribution was explained by the humidity and precipitation in 2,100 masl to 2,300 masl and the humidity and temperature for 2,500 to 2,700 masl. The average total dissimilarity value was low (0.24), because the type of vegetation was the same throughout the gradient. However, the dissimilarity in the altitudinal distribution of carrions rove beetles in the *Quercus* forest was explained by the altitudinal replacement of species rather than by the differences in wealth between altitudes.

I. INTRODUCCIÓN

En los estudios de distribución altitudinal la presencia-ausencia de los insectos está vinculada a las variaciones de vegetación, suelo, clima y temperatura, así como a los cambios en la composición del ensamble; al aumentar la altitud las condiciones climáticas tienden a ser más extremas, conduciendo a que diversos factores afecten la disponibilidad de los recursos; además también puede influir en los ciclos de vida, especialmente en la reproducción, crecimiento de larvas y desarrollo (Fernández *et al.*, 2010). Cifuentes-Ruiz & Zaragoza-Caballero (2009), indican que el empobrecimiento de microhábitats o recursos tróficos ocasionados por la disminución en la estructura de la vegetación tiene un impacto en la diversidad biológica de los grupos de artrópodos y sus redes tróficas particularmente en la abundancia y número de especies.

Los estudios de ecología comparada a lo largo de gradientes altitudinales, latitudinales y – estacionales- proporcionan información sobre la probable respuesta de las especies y las comunidades al cambio climático, debido a que su pequeño tamaño y fisiología los hace más sensibles a las variaciones ambientales (Hodkinson, 2005). Realizar este tipo de investigaciones con estafilínidos en el Neotrópico -que se prevé que sea la región más afectada por el cambio climático- (Deutsch *et al.*, 2008), permitirá analizar la biología de un grupo taxonómico que es importante en la ecología de la fauna edáfica (Méndez *et al.*, 2009), con respecto a cambios de temperatura, humedad y precipitación para evaluar su aplicación como bioindicadores (Klimaszewski *et al.*, 2008; Boháč, 1999) de paisajes naturales, seminaturales (Klimaszewski *et al.*, 2008; García & Ulloa-Chacón, 2005) e intervenidos (Luo *et al.*, 2013; Pohla *et al.*, 2007; Boháč & Rous, 2007).

Los estafilínidos se encuentran en una gran variedad de hábitats, pero especialmente en aquellos que son húmedos. Se encuentran prácticamente en todos los tipos de vegetación, aunque la mayor diversidad se presenta en los diferentes tipos de bosques con influencia tropical y en bosque mesófilo de montaña. Muchas de ellas son saprófagas en sentido amplio, utilizando como alimento, materia orgánica en descomposición de diferente origen (animal, vegetal u hongos); la mayoría son depredadoras (alimentándose de otros insectos, incluyendo a otras especies de Staphylinidae) y unas pocas son parasitoides (Navarrete-Heredia *et al.* 2005).

En México, los trabajos de Jiménez-Sánchez *et al.* (2011) y Rodríguez & Navarrete-Heredia (2014), no mencionan investigaciones realizadas en el estado de Jalisco dirigidas a estudiar la relación que pueda existir entre la riqueza, abundancia y diversidad de estafilínidos necrócolos con variables ambientales y estacionales a diferentes gradientes altitudinales en bosque de *Quercus*, por lo que se debe dirigir estudios sobre el tema.

OBJETIVOS

1.1 General

Analizar la distribución altitudinal y estacional de los estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) en un bosque de *Quercus*, (Jalisco, México).

1.2 Específicos

- Determinar la composición de los estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) recolectados en un bosque de *Quercus*.
- Comparar la diversidad altitudinal y estacional de los estafilínidos necrócolos presentes en un bosque de *Quercus*.
- Evaluar la importancia que tiene las variables ambientales de temperatura, humedad y precipitación sobre la distribución altitudinal y estacional de los estafilínidos necrócolos en un bosque de *Quercus*.

HIPÓTESIS

Sí el tipo de vegetación es homogénea (bosque de *Quercus*), entonces la distribución de los estafilínidos necrócolos a lo largo de un gradiente altitudinal (2,100-2,700 msnm) y estacional (en un año) presentará poca variación en su composición y estructura.

II REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Biodiversidad de Staphylinidae en México

La familia Staphylinidae es un grupo megadiverso (Grebennikov & Newton, 2009), con más de 56,000 especies (Ślipiński *et al.*, 2011) descritas en 3,400 géneros (Newton *et al.*, 2005) y 33 subfamilias (una extinta, /Hapsomelinae/) (Bouchard *et al.*, 2011). México cuenta con al menos 1,656 especies de estafilínidos, distribuidas en 19 subfamilias (Navarrete-Heredia & Newton, 2014), lo que constituye el 2.98% del total de especies reconocidas en el mundo. La gran diversidad de Staphylinidae contrasta con el trabajo que se ha realizado sobre este grupo en México que presentaba para el 2006 un Coeficiente de Trabajo Taxonómico (CTT) de 0.3616 (Navarrete-Heredia & Zaragoza-Caballero, 2006), valor muy bajo, para un país considerado megadiverso por poseer el 10% de la biodiversidad mundial en un área de tan sólo 1.4% de la superficie del planeta (Sarukhán *et al.*, 2009) y un alto índice de endemismo (Sarukhán *et al.*, 2009; Mittmeier & Mittmeier, 1992), pero superior para lo conocido en otros países de Latinoamérica, como Perú (Asenjo, 2004), Chile, Argentina (Newton & Thayer 2011), Colombia (Newton *et al.* 2005) y solamente menor en comparación a Brasil (Asenjo *et al.*, 2013)

En México el estado con mayor número de especies registradas es Veracruz con 685, seguido de Oaxaca y Chiapas con 342 y 316 especies respectivamente. Por el contrario, los estados con menor número de especies son Tlaxcala (13 especies), Quintana Roo (10), Aguascalientes (8) y Zacatecas (7), a pesar de que algunos de ellos tienen una superficie territorial considerable o bien tienen una variación de ambientes importante que sugiere la existencia de un mayor número de especies; 839 especies (50.6%) corresponden a especies endémicas (Navarrete-Heredia & Newton, 2014). En síntesis, la riqueza de especies a nivel estatal muestra un sesgo importante en función del trabajo preferencial por ciertas localidades de estudio (muchas de ellas en el centro de México) por lo que es importante desarrollar mayor trabajo de campo en otras entidades.

Los estafilínidos están en una gran variedad de hábitats, pero especialmente en aquellos que son húmedos. Se encuentran prácticamente en todos los tipos de vegetación, aunque la mayor diversidad se presenta en bosques con influencia tropical y en bosque mesófilo de montaña. La hojarasca es uno de los hábitats en los que prácticamente se encuentran representantes de la mayoría de las subfamilias de Staphylinidae (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002).

Muchas especies de estafilínidos son depredadores, alimentándose de invertebrados como nemátodos, ácaros, colémbolos, otros estafilínidos, etc. Otros utilizan materia orgánica en descomposición de origen animal (Labrador-Chávez, 2005) o saprófagos que aprovechan materia orgánica en descomposición de origen vegetal u hongos (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002), mientras que aquellas que muestran preferencias alimenticias fitófagas (por ejemplo especies del género *Eusphalerum*) representan una menor proporción (Zanetti, 2014; Boháč, 1999).

2.2 Estafilínidos necrócolos de México

Los estafilínidos que habitan en la materia orgánica en descomposición de origen animal han sido denominados necrófilos (Morón & Terrón 1984; Morón, 1979), sin embargo, no todas las especies que encontramos en la carroña tiene una relación directa con este sustrato, por lo que agrupar a los estafilínidos en un sólo gremio trófico es inadecuado. Por lo anterior, en este trabajo se sigue la clasificación propuesta por Labrador Chávez (2005), quien plantea el término necrócolo para referirse a todas las especies de insectos habitantes de la carroña y reconoce cuatro categorías funcionales: necrobios, necrófilos saprófagos/necrófilos depredadores y necroxenos.

Uno de los primeros trabajos que hace referencia específicamente a escarabajos necrócolos en México, es el de Morón (1979), quien presenta un estudio de la entomofauna de coleópteros lamelicornios. A partir de allí se inician trabajos que citan otros grupos de insectos, incluidos Staphylinidae.

El primer trabajo específico que hace mención de los estafilínidos necrócolos de México agrupados en un gremio trófico es el de Huacuja (1982) en el estado de Hidalgo, quien tuvo como objetivo estudiar las especies saprófilas a partir de atrayentes como: vísceras de pollo, pescado, fruta fermentada y excremento humano. A partir de ese estudio los estafilínidos necrócolos empiezan a citarse en México en trabajos sobre coleópteros necrófilos y coprófilos (Deloya & Ordoñez, 2008; Balderas *et al.*, 1999; Sánchez-Ramos *et al.*, 1993; Terrón *et al.*, 1991; García, 1991; Deloya *et al.*, 1987; Morón *et al.*, 1986; Morón & López- Méndez, 1985 y Morón & Terrón, 1984), capturados con NTP-80 en donde se menciona que la familia Staphylinidae presenta una alta diversidad y abundancia sobre este tipo de sustratos, pero en los que no se determinan a nivel específico los especímenes.

Las especies de estafilínidos necrócolos que se ha registrado en México se han recolectado en diferentes condiciones climáticas (Cuadro 1) y en distintos tipos de vegetación (Cuadro 2). Jiménez-Sánchez *et al.* (2011), mencionan y organizan los trabajos realizados por estado incluyendo información hasta 2011, mientras que Rodríguez & Navarrete-Heredia (2014), complementan esta lista hasta 2014 (Hidalgo: Huacuja, 1982; Asiain *et al.*, 2011. Guerrero: Ruíz-Lizárraga, 1993; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2001. Morelos: Navarrete-Heredia, 1995; Márquez-Luna, 2001; Caballero-Pérez, 2003; Caballero *et al.*, 2003. Veracruz: Jiménez-Sánchez *et al.*, 1997; Morales Moreno *et al.*, 1998; Santiago-Jiménez, 1999; Márquez *et al.*, 2003. Puebla: Jiménez-Sánchez & Padilla-Ramírez, 1999; Jiménez-Sánchez & Padilla-Ramírez, 2001; Acuña, 2004; Jiménez Sánchez *et al.*, 2013. Estado de México: Delgadillo *et al.*, 1998; Jiménez Sánchez, 1998; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000; Cejudo, 2003; Flores, 2009; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2011. Michoacán: Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000. Chiapas: Quezada-García *et al.*, 2003; Caballero & León-Cortes, 2012. San Luis Potosí: Martínez-Ruvulcaba *et al.*, 2007) y hacen una revisión de los trabajos que mencionan especies de estafilínidos necrócolos capturados con NTP-80 proponiendo modificaciones a la necrotrampa y recomendaciones metodológicas para estudios sistemáticos y ecológicos.

En México se mencionan estafilínidos necrócolos para un bosque de *Quercus*, en los trabajos de Caballero & León-Cortes (2012), Asiain *et al.* (2011), Márquez *et al.* (2003), Santiago-Jiménez (1999) y Delgadillo-Reyes *et al.* (1998), pues lo demás estudios mencionan estafilínidos

necrócolos para bosques que presentan encinos con asociaciones de pino-encino (Asiain *et al.*, 2011; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2011; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000; Márquez-Luna, 2001; Jiménez-Sánchez, 1998 y Huacuja, 1982) y pino-oyamel-encino (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000).

Cuadro 1. Condiciones ambientales en las que se han recolectado estafilínidos necrócolos en México.

Estado	Referencias	Sustrato	Tipo de clima	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)	Altitud (msnm)	Suelo
Chiapas	Caballero & León-Cortes (2012)	Ct (1 kg de Ex de ganado fresco); Pitfall (Kocarek 2000) cebada con <i>Rattus norvegicus</i> L.	-	1200	15	2500	-
		Ct (1 kg de Ex de ganado fresco); Pitfall (Kocarek 2000) cebada con <i>Rattus norvegicus</i> L.	-	883	26	830 - 900	-
	Quezada García <i>et al.</i> (2003)	NTP-80 (no se menciona el cebo)	(A) C (w) (w) Templado del grupo de los semicálidos con lluvias en verano	5.4 a 264 5.4 a 237	- -	2270 - 2850 2270 - 2850	- -
Estado de México	Delgadillo-Reyes <i>et al.</i> (1998)	NTP-80 cebada con calamar	-	-	-	2280-2340	-
			-	-	-	2280-2340	-
			-	-	-	2280-2340	-
	Flores (2009)	NTP-80 cebada con calamar	C (w2) Templado subhúmedo	400 - 686	15.9	2577	-
				400 - 686	15.9	2667	-
				400 - 686	15.9	2772	-
				400 - 686	15.9	2884	-
	Jiménez-Sánchez (1998)	NTP-80 cebada con calamar	A(c) (w) clima semicálido	500 - 2500 anual	18 - 22	1590	Tipo de suelo somedero, llega hacer profundo y roco y materia orgánica
				500 - 2500 anual	18 - 22	1790	
				500 - 2500 anual	18 - 22	1540	
500 - 2500 anual				18 - 22	1940		
				1110			
Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (2011)	NTP-80 cebada con calamar	S2,3,4 y 5: A(C) w1 (w) ig semicalido subhúmedo. Cb(w2)(w)(i')g templado subhúmedo	S1:	Jun - oct >40mm (secas nov -may)	-	S1: 2300 S2:1721 S3:1475 S4:1292 S5:1253	-
Cejudo & Deloya (2005)	NTP-80 cebada con calamar	CE (w2)(w)(b') Semifrio semihúmedo con lluvias en verano	-	-	3628	-	
Cejudo <i>et al.</i> (2003)	NTP-80 cebada con calamar	Semifrio-semihúmedo	-	-	-	-	

Hidalgo	Huacuja (1982)	Visceras de pollo y pescado descompuesto.	C(fm)w''b€g templado lluvioso. Reporta. Fenología: abri, may, jun, jul, sep, oct. Reporta 38 machos y 48 hembras	-	-	1800	-
	Asiain <i>et al.</i> (2011)	NTP-80 cebada con calamar	LMNP es subhúmedo con verano con temporada de lluvias	-	-	1892	-
		NTP-80 (no se menciona el cebo)				2412	-
Michoacán	Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (2000)	NTP-80 cebada con calamar	Clima C(W1)(w)b(i') templado semihúmedo.	-	-	Registros desde 244 a 2825	-
Morelos	Caballero <i>et al.</i> (2003)	NTP-80 cebada con calamar	Awo(w)€g calido subhúmedo el más secos de los subhúmedos. Temporada de lluvias junio-octubre, canícula durante agosto	885.3	22.5 - 26	1000	-
	Caballero-Pérez (2003)	NTP-80 cebada con calamar	Awo(w)€g calido subhúmedo el más secos de los subhúmedos. Temporada de lluvias junio-octubre, canícula durante agosto	885.3	22.5 - 35	1000	Rocas ígneas extrusivas ácidas y andesitas. No apto para la agricultura
	Márquez-Luna (2001)	NTP-80 cebada con calamar	(A)Cb (w)(w)(l')gw'', semicalido subhúmedo. Col. Jul.1995-Jun.1996)	913	19.3	L1: 1874. L2: 1930m.L3:1783.L4: 1534m.L5:1634m	-
	Navarrete-Heredia (1995)	Necrotrampa cebada con langostino, pulpo y calamar.	Clima (A)Cw2 (w)ig, semicalidos. Especie micetófila, troglófila.	-	-	-	-
Puebla	Ibarra-Gonzalez <i>et al.</i> (2004)	NTP-80 cebada con calamar	-	-	-	380-1226	-
	Jiménez Sánchez <i>et al.</i> (2013)	NTP-80 cebada con calamar	Clima semicalido (BShw''(w)€g). Los sitios estaban separados por 2 Km	1 a 82	21 °C	1450	-
		NTP-80 cebada con calamar		5.9 a 48	21 °C	1450	-
	Acuña-Soto (2004)	NTP-80 cebada con calamar	(A) C (fm) semicalido húmedo con lluvias todo el año	2946.4	18.3 - 21.8	380 442 639 840 1226	Luvisol
	Jiménez-Sánchez & Padilla-Ramírez (1999), Jiménez Sánchez & Padilla-Ramírez (2001)	NTP-80 cebada con calamar	Semiárido	400-450	21		-

San Luis Potosí	Martínez-Ruvalcaba <i>et al.</i> (2007)	Descomposición de <i>Sus scrofa</i>	-	-	-	-	-
Veracruz	Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (1997)	NTP-80 cebada con calamar	Cálido - húmedo	4500	18-22	850	-
	Márquez <i>et al.</i> (2003)	NTP-80 cebada con calamar	-	-	-	864	-
	Morales Moreno <i>et al.</i> (1998)	NTP-80 (no se menciona el cebo)	A w2 "(i)" (García, 1981). Cálido con lluvias en verano siendo el más húmedo de los subhúmedos	1500 - 2000	25.6 - 26.1	10	Tipo regosol eútrico de textura media, formado por rocas sedimentarias y volcanosedimentarias cenozoicas
	Santiago-Jiménez (1999)	NTP-80 cebada con calamar	(A)C(m)a(i)g Semicálido húmedo. El más cálido de los templados C. (A)C(fm)w''a(e) Semicálido húmedo. El más cálido de los templados C. C(fm)b(i)g templado con lluvias todo el año	5 - menor a 40 Lluvias en verano e influencia de monzón 5 - mayor a 40. 18 - mayor a 40	18 - 22 18 - 22 12-18.	750 1250 1750	- - -

Cuadro 2. Estudios realizados en México sobre estafilínidos necrócolos. Se incluyen datos de la localidad y tipos de vegetación.

Estado	Referencias	Tipo de vegetación	Municipio	Localidad	Coordenadas
Chiapas	Caballero & León-Cortes (2012)	Bosque de <i>Quercus</i> no fragmentado.	-	Estación biológica Cerro Huitepec	16°44'38" N 92°40'15" W
		Barranco. Especie indicadora del tipo de vegetación usando análisis IndVal	-	Valle San Fernando	16°48'48" N 93°10'42" W
	Quezada García <i>et al.</i> (2003)	Pastizal inducido	San Cristobal de las Casas	Estación biológica Cerro de Huitepec,	16° 44' 32"N 92° 41' 42"W
		Nubliselva			16° 44' 32"N 92° 41' 42"W
		Encinar			16° 44' 32"N 92° 41' 42"W
Estado de México	Cejudo & Deloya (2005)	Bosque monotípico de <i>Pinus hartwegii</i>	Zinacantepec	Nevado de Toluca	19°08'58" N 99°48'17" W
	Cejudo <i>et al.</i> (2003)	Bosque de <i>Pinus</i>	Zinacantepec	-	19° 0.8'58" N 99°48'17" W
	Delgadillo-Reyes <i>et al.</i> (1998)	Bosque de <i>Quercus</i> : Especies dominantes <i>Quercus laeta</i> y <i>Quercus frutex</i>	Atizapán de Zaragoza	Centro Ecológico de Formación "Omecoyan"	19°34' N 99°17'20" W
		Matorral xerófilo inducido con las especies de <i>Opuntia streptacantha</i> , <i>Zaluzania augusta</i> y <i>Mimosa biuncifera</i>			19°34' N 99°17'20" W
		Pastizal inducido y zona perturbada donde la especie dominante es <i>Hilaria cenchroides</i>			19°34' N 99°17'20" W
	Flores (2009)	Cedro-pino	Texcoco	San Pablo Ixayoc	19°28'4.4" N 98°47'14.7" W
		Zona de cultivo 1 (C1)			19°28'4.9" N 98°47'4.6" W
		Zona de cultivo 2 (C2)			19°27'56.9" N 98°46'58" W
		Pino (P)			19°27'45.2" N 98°46'40.2" W
Jiménez-Sánchez (1998)	Bosque mixto de pino- <i>Quercus</i>	Tejupilco	Sierra de Nanchititla	18°50'0.6" N 18°55'32" W	
	Bosque mixto de pino- <i>Quercus</i>				
	Bosque tropical caducifolio				
	Bosque de pino				
Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (2011)	Bosque tropical caducifolio	Malinalco	-	18° 59' a 18° 50' N 99°29' a 99°27' W	
	Bosque de pino- <i>Quercus</i> , pastizal inducido, bosque tropical caducifolio, bosque tropical caducifolio cerca a un río.				

Guerrero	Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (2001)	Cultivo de temporal: Maíz y frijol	Taxco	21 km de San Francisco Acuitlapan	18°27'67" N 99°02'475" W
		Pastizal inducido: Pastoreo de ganado bovino y caprino. Algunos elementos del bosque tropical caducifolio		5.5 km de San Francisco Acuitlapan	
		Bosque tropical caducifolio: ubicado en la parte baja de una cañada, donde corre un arroyo.		7.5 km de San Francisco Acuitlapan	
	Ruiz-Lizárraga (1993)	Bosque tropical subcaducifolio.	Mochitlán	Acuizotla	17°39' N 99° 45' W
Hidalgo	Asiain <i>et al.</i> (2011)	Bosque <i>Quercus</i>	Zimapán	Minas viejas: Parque Nacional Los Mármoles	20°55'5.2" N 99°12'41.1" W
		Bosque de pino- <i>Quercus</i>		La Encarnación: Parque Nacional Los Mármoles	20°51'55.6"N 99°12'38.5" W
		Bosque de pino- <i>Quercus</i>		El Salto: Parque Nacional Los Mármoles	20°54'4.3"N 99°12'52.2"W
		Bosque de pino- <i>Quercus</i> con disturbio de ganadería	Jacala de Ledezma	Camino a Plomosas: Parque Nacional Los Mármoles	20°57'36"N 99°13'2.5"W
		Huacuja (1982)	Bosque mesófilo de montaña, asociaciones: Pinar, bosque pino- <i>Quercus</i>	Zimapán	Trancas: Parque Nacional Los Mármoles
			Zacualtipán	-	20°39' N 98° 39' W
Michoacán	Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (2000)	Bosque de coníferas y un bosque de <i>Quercus</i> con asociaciones: pino-oyamel, pino- <i>Quercus</i> , pino-oyamel- <i>Quercus</i> , hay algunas zonas de pastizal			19° 37' a 19° 42' N 100° 43' W
Morelos	Márquez-Luna (2001)	Pino- <i>Quercus</i> , pino, bosque mesófilo, selva baja caducifolia, entre cultivo de temporal y selva baja caducifolia	Tlayacapan	-	18°57'12"N 98°59'00"W
	Navarrete-Heredia (1995)	-	Tlayacapan	San José de Los Laureles-Amatlán	19°00' N 99°00' W
	Caballero <i>et al.</i> (2003)	Selva baja caducifolia	-	Reserva de la Biosfera de la Sierra de Huautla. Orillas del río Quilamula y laderas de cerros aledaños	18°27'00" N 18°28'27" N 99°01'48" 99°02'30" W
	Caballero-Pérez (2003)	Selva baja caducifolia	Amacuzac, Ciudad Ayala, Jojutla, Puente de Ixtla, Tepalcingo y Talquitenango	Reserva de la Biosfera de la Sierra de Huautla. Orillas del río Quilamula y laderas de cerros aledaños	18°27'00" N 18°28'27" N 99°01'48" 99°02'30" W

Puebla	Acuña-Soto (2004)	Selva alta perennifolia	Tecpatlán	Sierra de Norte de Puebla	20°14'28" N 97°51'35" W
		Bosque mesófilo de montaña	107 Km de Xicotepec	Sierra Norte de Puebla: El Pozo	20°14'21" N 97°53'25" W
		Pastizal inducido: en las partes altas es Selva alta perennifolia y partes bajas cultivo de café, maíz, cítricos y platanales	23.7 Km de Xicotepec	Sierra Norte de Puebla	20°15'38" N 97°52'25" W
		Plantación de café	9.73 Km de Xicotepec		20°13'59" N 97°54'27" W
		Zona de viveros	7.56 Km de Xicotepec		20°13'41" N 97°57'19" W
	Ibarra-Gonzalez <i>et al.</i> (2004)	-	-	Sierra de Norte de Puebla	18° 33' 29" N 95° 12' 00" W
	Jiménez Sánchez <i>et al.</i> (2013)	Matorral xerófilo: Mezquital terrazas, cactáceas columnares, vegetación alterada, mezquital no fragmentado y mezquital ribereño	Valle de Zapotitlán de las Salinas	-	18°18' y 18°20' N 97°27' y 97°30' W
Matorral xerófilo: mezquital ribereño		-		18°18' y 18°20' N 97°27' y 97°30' W	
Jiménez-Sánchez & Padilla-Ramírez (1999), Jiménez Sánchez & Padilla-Ramírez (2001)	Matorral xerófilo (<i>Neobuxbaumia tetelzo</i>)	Valle de Zapotitlán de las Salinas	-	18°18' y 18°20' N 97°27' y 97°30' W	
San Luis Potosí	Martínez-Ruvalcaba <i>et al.</i> (2007)	-	Aguas Calientes	Ciudad Universitaria	21°54'51.9" N 102°19'13.5" W
Veracruz	Jiménez-Sánchez <i>et al.</i> (1997)	Selva alta perennifolia	-	Sierra de Santa Martha "Los Tuxtlas"	18°33' 29" N 95°12' 00" W
	Morales Moreno <i>et al.</i> (1998)	Duna con Selva baja subperennifolia	Alvarado	Las escolleras	18°46'27" - 18°47'08" N 95°45'08" - 95°45'31" W
	Márquez <i>et al.</i> (2003)	Bosque <i>Quercus</i> de mediana altitud, con mezcla de algunos elementos de selva subperennifolia	Totutla	Finca Zacuapam. Localidad El Mirador	19°12'23" N 96°50'32" W
	Santiago-Jiménez (1999)	Bosque de <i>Quercus</i> (BE) con alto grado de perturbación provocado principalmente por agricultura. Hay una pequeña escorrentía de temporal	Totutla	El Encinal. Km 42 tramo carretero Puente Nacioanal-Huatusco	19°12' N 96°48' W
		Bosque mesófilo de montaña (Se utiliza "p" para hacer denotar el alto grado de perturbación) altamente perturbado por actividades ganaderas. Hay una pequeña escorrentía de temporal	Huatusco	Coxcontla. Km 82.5 del tramo carretero Puente Nacioanal-Huatusco-Coscomatepec	19°06' N 97°00' W
Bosque mesófilo de montaña con mediana perturbación ocasionada por actividades agrícolas u ganaderas y uso leñero. Se encuentra cerca aún río	Coscomatepec	Tecoac. Km 103.5 del tramo carretero Puente Nacioanal-Huatusco-Coscomatepec-Tetelzingo	19°03' - 19°12' N 96°48' - 97°06' W		

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El Cerro de García se localiza al sureste del lago de Chapala, entre los municipios de Teocuitatlán de Corona, Tuxcueca y Jocotepec del estado de Jalisco. Es la quinta elevación orográfica más alta del estado y por ende el principal de los municipios. Está ubicado entre las coordenadas 20° 12' N 103° 20' O al Norte; 20° 7' N 103° 20' O al Sur; 20° 10' N 103° 17' O al este y 20° 10' N 103° 22' O al oeste (Figura 1). Se encuentra al oeste del sistema Neovolcánico Transversal. Presenta dos tipos de climas: el primero semicálido, húmedo (A)c(w0) dentro de la exposición norte, el segundo semiárido, semicálido (A)c(w1) dentro de la exposición sur (García, 2004). La riqueza natural con que cuenta el municipio está representada por 10,400 hectáreas de bosque, donde predominan especies de encino y pino, principalmente.

El bosque de *Quercus* es el tipo de vegetación que predomina en la zona de estudio desde los 2,000 hasta los 2,780 msnm.

3.1.1. Caracterización de la vegetación por altitud en área de estudio

Para cada altitud se caracterizó las especies vegetales con el fin de conocer más detalles del microhábitat en el que se recolectó los estafilínidos necrócolos en el bosque de *Quercus*. La determinación taxonómica fue hecha por el Dr. Pablo Carrillo Reyes del Instituto de botánica de la Universidad de Guadalajara.

Altitud 2,100 msnm

En este gradiente altitudinal los elementos vegetales dominantes son: Acanthaceae (*Ruellia sp.*), Anacardiaceae (*Rhus sp.*), Apiaceae (*Eryngium sp.*), Asteraceae (*Odontotrichum sp.*, *Psacalium sp.*, *Porophyllum sp.*, *Stevia sp.*, *Simsia sp.*, *Senecio sp.*), Fabaceae (*Dalea sp.*), Lamiaceae (*Salvia polystachya* Ortega, *Salvia mexicana* L., *Salvia purpurea* Cav.), Malvaceae (*Anoda sp.*), Mimosaceae (*Calliandra sp.*), Orobanchaceae (*Castilleja sp.*). Se presentan frecuentemente Convolvulaceae (*Ipomoea sp.*), Agavaceae (*Agave inaequidens* Koch), Convolvulaceae (*Ipomoea sp.*) y abundan Asteraceae (*Verbesina sp.*),

Euphorbiaceae (*Croton* sp.), Lamiaceae (*Salvia lavanduloides* Kunth), Mimosaceae (*Acacia* sp.). Escasamente hay Boraginaceae (*Lithospermum* sp.).

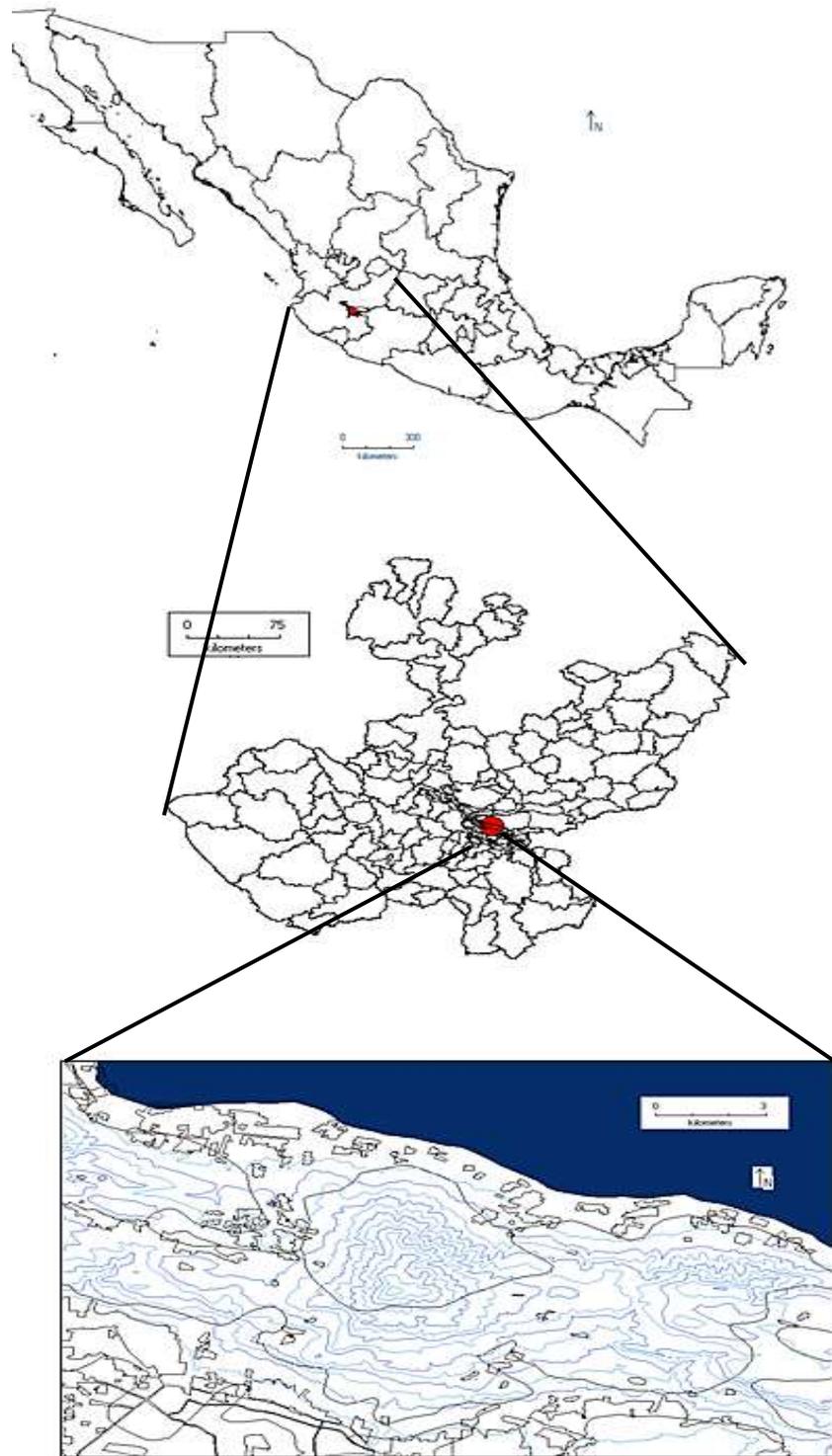


Figura 1. Localización del sitio de estudio y mapa altitudinal de Cerro de García.

Las especies de encinos que se registraron para esta altitud fueron: *Quercus deserticola* Trel. y *Quercus gentryi* C.H. Müll.

Altitud 2,300 msnm

Los elementos vegetales presentes a esta altitud son: Asteraceae (*Acourtia* sp., *Viguiera* sp., *Gnaphalium* sp., *Erigeron* sp., *Stevia* sp., *Milleria* sp., *Simsia* sp.), Euphorbiaceae (*Euphorbia* sp.), Mimosaceae (*Acacia* sp.), Onagraceae (*Lopezia* sp.), Poaceae (*Muhlenbergia* sp.), Pteridaceae (*Cheilanthes* sp.). Abundan Orchidaceae (*Laelia autumnalis* (Lex) Lindl.). El encino presente fue *Quercus deserticola* Trel.

Altitud 2,500 msnm

Esta altitud se caracteriza por presentar las siguientes especies vegetales Asteraceae (*Tagetes* sp.), Boraginaceae (*Lithospermum* sp.), Cistaceae (*Helianthemum* sp.), Crassulaceae (*Sedum griseum* Praeger), Lamiaceae (*Salvia nepetoides* Kunth, *Stachys coccinea* Jacq.) y abundan Asteraceae (*Stevia* sp., *Verbesina* sp.), Lamiaceae (*Salvia iodantha* Fernald). El encino que predominó fue *Quercus obtusata* Bonpl.

Altitud 2,700 msnm

Las especies vegetales que predominaron a esta altitud fueron: Apiaceae (*Eryngium* sp.), Asteraceae (*Archibaccharis* sp., *Senecio callosus* Sch. Bip., *Bidens ostruthioides* (DC.) Sch. Bip., *Gnaphalium* sp.), Buddlejaceae (*Buddleja* sp.), Campanulaceae (*Lobelia* sp.), Clethraceae (*Clethra hartwegii* Britton), Fabaceae (*Lotus* sp., *Cologania* sp., *Desmodium* sp., *Lupinus* sp.), Iridaceae (*Tigridia suarezii* Aa. Rodr. & Ortiz-Catedral), Lamiaceae (*Stachys coccinea* Jacq., *Salvia longistyla* Benth., *Salvia setulosa* Fernald, *Salvia elegans* Vahl), Onagraceae (*Lopezia* sp.), Polygalaceae (*Monnina* sp.), Solanaceae (*Cestrum* sp.), Valerianaceae (*Valeriana urticifolia* var. *scorpioides* Kunth), abundan Asteraceae (*Verbesina* sp.), Primulaceae (*Anagallis arvensis* L.), Verbenaceae (*Lippia* sp.). De manera frecuente se observaron Amaranthaceae (*Iresine* sp.), Lamiaceae (*Salvia iodantha* Fernald, *Salvia gesneraeflora* Lindl. & Paxton), Onagraceae (*Fuchsia* sp.), Poaceae. Los encinos dominantes son *Quercus rugosa* Née y *Quercus crassipes* Humb. et Bonpl.).

3.2 Trabajo de campo

3.2.1 Método de recolecta.

Se eligieron cuatro sitios en un gradiente altitudinal de 2,100-2,700 msnm. Cada sitio estuvo separado, 200 msnm uno del otro. Se colocaron 3 necrotrampas (NTP modificada, Rodríguez & Navarrete-Heredia, 2014) por sitio, separadas cada una por 100 m (Cuadro 3): 12 en total. Para su instalación se eligieron lugares sombreados y sin riesgo de inundación (Figura 2). Los estafilínidos fueron capturados mensualmente de septiembre 2013 a agosto 2014. Cada sitio tenía un *datalogger* para registrar humedad y temperatura. La precipitación promedio fue suministrada por la estación meteorológica Tuxcueca.

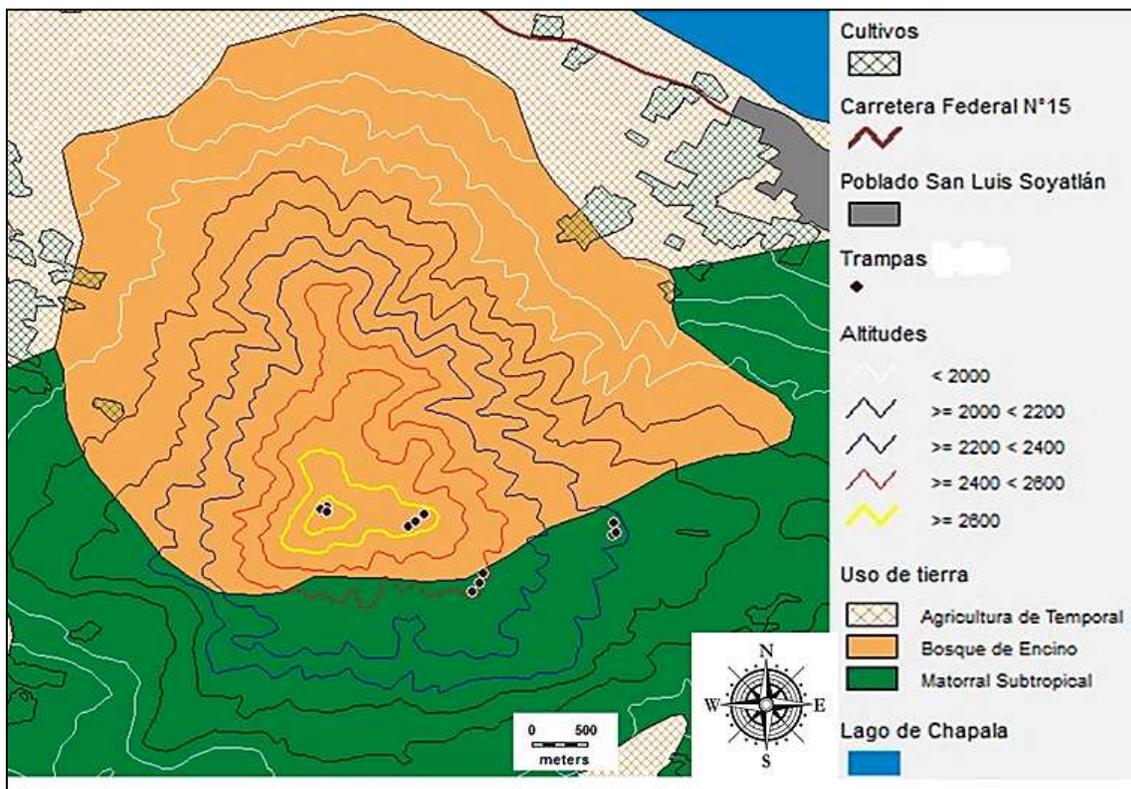


Figura 2. Ubicación de las necrotrampas en el Cerro de García.

Cuadro 3. Georreferenciación de las necrotrampas en el Cerro de García. **BQ:** Bosque de *Quercus*.

NTP	Coordenadas geográficas		Altitud msnm	Vegetación	Municipio
1	20° 10' 0.02" N	103° 19' 0.0" W	2204	BQ	Teocuitatlán de Corona
2	20° 10' 0.031" N	103° 19' 0.0" W	2216	BQ	Teocuitatlán de Corona
3	20° 10' 0.0" N	103° 19' 0.0" W	2225	BQ	Teocuitatlán de Corona
4	20° 09' 0.736" N	103° 20' 0.13" W	2406	BQ	Teocuitatlán de Corona
5	20° 09' 0.0" N	103° 20' 0.0" W	2400	BQ	Teocuitatlán de Corona
6	20° 09' 0.826" N	103° 20' 0.072" W	2405	BQ	Teocuitatlán de Corona
7	20° 10' 0.063" N	103° 20' 0.452" W	2623	BQ	Teocuitatlán de Corona
8	20° 10' 0.089" N	103° 20' 0.413" W	2622	BQ	Teocuitatlán de Corona
9	20° 10' 0.125" N	103° 20' 0.37" W	2623	BQ	Teocuitatlán de Corona
10	20° 10' 0.159" N	103° 20' 0.862" W	2774	BQ	Teocuitatlán de Corona
11	20° 10' 0.149" N	103° 20' 0.896" W	2776	BQ	Teocuitatlán de Corona
12	20° 10' 0.136" N	103° 20' 0.863" W	2775	BQ	Teocuitatlán de Corona

3.3 Trabajo taxonómico. Para la determinación de los estafilínidos se utilizaron las claves de Navarrete-Heredia *et al.* (2002) y Chani-Posse (2014). Para la determinación específica se consultaron los trabajos especializados para cada subfamilia (Cuccodoro, 2011; Márquez & Asiain 2010; Chani-Posse, 2006; Márquez *et al.*, 2004; Márquez, 2003; Navarrete-Heredia, 1995, 1998; Smetana, 1995; Irmeler, 1982; Campbell, 1976,1991; Newton, 1973 y Sharp, 1884, 1885, 1887) y la comparación con ejemplares depositados en la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara.

El trabajo taxonómico se realizó en el Laboratorio de la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, en la cual están depositados los especímenes.

3.4. Lista comentada de especies. Se elabora una lista comentada de especies haciendo mención de la taxonomía, abundancia altitudinal y mensual de cada especie y registros de cada una de ellas en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Se clasifica cada especie por gremio trófico funcional (Labrador-Chávez, 2005) de acuerdo a su biología, abundancia y registros en México sobre necrotrampas. Se indica los valores ambientales óptimos en los que expresa su máxima abundancia en esta investigación de acuerdo a los modelos lineales generalizados mencionados más adelante.

3.5 Bases de datos. Los datos de abundancia por especie, fecha, temperatura y humedad altitudinal y precipitación se capturaron en una base de datos elaborada en Excel al igual que las variables abióticas de temperatura, humedad y precipitación. Una copia de la base está depositada en la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara

3.6 Rarefacción y extrapolación con los números de Hill. Se utilizó la propuesta de Chao *et al.* (2014), quienes amplían los modelos de rarefacción y extrapolación de la riqueza de especies (Número de Hill q^D , donde $q=0$) a medidas de diversidad del taxón incorporando abundancia relativa (es decir, para cualquier número de Hill q^D , $q=0$) y presentan un enfoque unificado para los datos basados en individuos (abundancia) y basadas en muestra de datos de incidencia. También desarrollan un método para la construcción de intervalos de confianza alrededor de los números de Hill, facilitando la comparación de múltiples conjuntos de muestras enrarecidas y extrapoladas.

Para cada una de las muestras en el análisis se extrapoló al doble de su tamaño.

Para comparar las diversidades entre las altitudes, para cada valor fijo de q ($q = 0, 1$ y 2), el tamaño de muestra se basó en la rarefacción y extrapolación de estas cuatro sitios altitudes con intervalos de confianza del 95% hasta un tamaño de muestra de base. En este trabajo, la base de tamaño de la muestra es de 7,834 (el doble de la muestra de los 2500 msnm).

La cobertura en todas la altitudes se estimó al 0.99 para las muestras de referencia de 2,146 (2,100 msnm), 1,911 (2,300 msnm), 3,917 (2,500 msnm) y 10,080 individuos (2,700 msnm) (Fig. 5a).

Se comparan las diversidades basada en cobertura de cada una de las altitudes para $q=0$, $q=1$ y $q=2$ hasta la cobertura del 99.67%

Se utilizó el paquete Inext 1.3.0 (Hsieh *et al.*, 2013) del software R (Core Team, 2013).

3.7 Análisis de la estructura de los ensamblajes altitudinales. La estructura de los ensamblajes se comparó usando curvas de rango-abundancia (Feinsinger, 2001) para observar las diferencias en equitatividad de los ensamblajes, mediante las pendientes de las

curvas y detectar cambios en la posición jerárquica de las especies entre las altitudes del gradiente.

3.8 Análisis de complementariedad y similitud entre altitudes. La complementariedad y la similitud de la composición de estafilínidos necrócolos entre cada una de las altitudes se evaluó con base en el índice basado en la riqueza y la abundancia ponderada propuesto por Aguirre *et al.* (2010). Este índice es análogo a las distancias de Bray-Curtis por la riqueza de las especies en cada comunidad y el número de especies compartidas. Este índice está menos influenciado por especies superabundantes que otros índices de uso común basados en abundancia, incluyendo el Bray-Curtis y los índices de Morisita-Horn. Para determinar la significación del modelo de complementariedad y similitud se realizó un test de Monte Carlo. Para estos análisis se utilizó el paquete Vegan 2.2-1 (Oksanen *et al.*, 2015) del software R (Core Team, 2013).

3.9 Análisis de diversidad.

3.9.1 Diversidad alfa. Se utilizaron los índices de diversidad verdadera, que se expresa en números efectivo de especies para cada sitio altitudinal (Moreno *et al.*, 2011; Jost, 2007). El valor de q determina la sensibilidad del índice con respecto a la abundancia relativa considerando el nivel de rareza para cada especie en las muestras. En este contexto la diversidad de orden 0 ($q=0$) equivale a la riqueza específica de las muestras. La diversidad de orden 1 ($q=1$) toma en cuenta a todas las especies con un peso proporcional a su abundancia en la comunidad, este valor equivale a la transformación del índice de Shannon-Winner a exponencial [$\exp(H')$]. La diversidad de orden 2 ($q=2$) toma en cuenta las especies más comunes o dominantes en cada gradiente. Se utilizó el paquete Vegetarian (Charney & Record, 2012) del Software R (Core Team, 2013).

Se compara qué tan diferente es la diversidad entre comunidades de la siguiente manera: si una comunidad A tiene una diversidad D_A mayor que la diversidad D_B de la comunidad B, entonces la comunidad A tendrá D_A/D_B veces más diversidad que la comunidad B. O de otra manera, si la comunidad A tiene una diversidad D_A menor que la diversidad D_B de la comunidad B, entonces la comunidad B tendrá solamente un porcentaje $(D_B \times 100)/D_A$ de la diversidad que tiene la comunidad A. (Moreno *et al.*, 2011).

3.9.2 Diversidad beta. Para analizar las diferencias en composición de especies entre altitudes del ensamble se siguió la propuesta de Carvalho *et al.* (2011). Se examinó en qué medida la diferencia en composición de especies entre pares de altitudes y meses se deben al reemplazo de especies y en qué medida a la diferencia en riqueza, esto es, averiguar qué proceso originó la diferencia en composición. La relación entre reemplazo y diferencia en la riqueza es aditiva, de tal manera que:

$$Diferencias\ en\ composición = Reemplazo + Diferencias\ en\ la\ riqueza.$$

Para este fin, como medida total de disimilitud en composición entre dos sitios, se obtiene mediante el índice disimilitud de Jaccard (denotado como β_{cc} al ser el índice de complementariedad de Colwell & Coddington (1994):

$$\beta_{cc} = \frac{b+c}{a+b+c}$$

Donde a es el número de especies en ambos sitios, b es el número de especies presentes en el primer sitio pero no en el segundo, y c es el número de especies presentes en el segundo sitio pero no en el primero. El reemplazo entre dos sitios es la sustitución de n especies en un sitio determinado por n especies en otro sitio. La medida (denotada como β_{-3}) se puede obtener calculando:

$$\beta_{-3} = 2 \times \frac{\min(b,c)}{a+b+c}$$

Donde $\min(b,c)$ es el número mínimo de especies exclusivas en uno de los dos sitios. Para obtener la diferencia en la riqueza de especies entre dos sitios, se utilizó la medida designada como β_{rich} :

$$\beta_{rich} = \frac{|b-c|}{a+b+c}$$

3.10 Relación de la distribución estacional y altitudinal de los estafilínidos necrócolos con factores ambientales. Para el análisis las variables consideradas fueron: variables abióticas (temperatura, humedad, precipitación y altitud), y la composición de las especies.

Para explorar las relaciones entre las variables ambientales con diversidad de los estafilínidos necrócolos con cada una de las altitudes y por todo el gradiente altitudinal, se realizaron dos matrices con cada grupo de variables y como método de ordenación se utilizó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para cada una de ellas. Se evaluó el ensamble con la abundancia de todas las especies por altitud y con la abundancia de especies que tuvieron mayor representatividad en la abundancia total (más del 1% de la densidad) para ser considerada en un segundo análisis entre altitudes. Posteriormente, los resultados de la ordenación de variables abióticas (ambientales) y bióticas se conectaron mediante un análisis de Co-Inercia, que se utiliza como una técnica de ordenación que correlaciona los primeros ejes de ordenación de dos matrices. Este tipo de análisis de dos tablas trabaja en matriz de covarianza y permite explorar las relaciones cuando son consideradas muchas variables en pocos sitios de muestreo (Dolédec & Chessel, 1994). Para determinar la significación de los valores de Co-Inercia se realizó un test de Monte Carlo con 10000 replicaciones. Se pudo diferenciar la agrupación de los meses por ambiente (integración de las variables ambientales) y la composición de cada uno de ellos por altitud.

Se utilizó el paquete Vegan 2.2-1 (Oksanen *et al.*, 2015) del software R (Core Team, 2013).

3.11 Modelos lineales generalizados. El número de individuos de cada una de las especies es una variable discreta que presentó una importante asociación entre la media y varianza de variables ambientales, razón por la cual fueron analizadas utilizando modelos lineales generalizados con distribución Poisson, su significancia fue evaluada con pruebas de chi cuadrada, para determinar los valores óptimos y los intervalos de confianza de las variables ambientales en los que se encontraron la mayor abundancia de cada una de las especies. Se utilizó el software Canoco 4.5. (Ter Braak & Smilauer, 2002). Los resultados de este análisis por cada una de las especies se presentan en la lista comentada.

IV. RESULTADOS

Se obtuvieron 144 muestras (36 muestras por sitio altitudinal) en un año de muestreo (septiembre de 2013 a agosto de 2014), en las que se capturaron 18,054 individuos, pertenecientes a nueve subfamilias (Staphylininae, Paederinae, Oxytelinae, Tachyporinae, Scaphidiinae, Omaliinae, Proteininae, Pselaphinae y Osoriinae); once tribus (Staphylinini, Xantholinini, Paederini, Pinophilini, Oxytelini, Mycetoporini, Tachyporini, Scaphisomatini, Omaliini, Proteinini y Eleusinini), 33 géneros y 75 especies. La subfamilias más abundantes fueron Staphylininae (89.47%), Omaliinae (3.77%), Tachyporinae (3.46%), Oxytelinae (2.19%); las restantes representaron 1.09%. Diez especies agruparon el 91.33% de la abundancia total, 18 el 7.47% y 47 el 1.19%. La subfamilia Staphylininae fue la más rica en especies con 41, seguida por Tachyporinae (12), Paederinae (6), Oxytelinae (6) y Scaphidiinae (4), las subfamilias restantes agruparon menos de tres especies cada una (Cuadro 4 y Apéndices 1, 2, 3 y 4). Se excluye la subfamilia Aleocharinae. Se presentan los valores óptimos de las variables ambientales por cada una de las especies con su respectiva tolerancia y significancia estadística en la que se presentó la mayor abundancia del taxón analizado (Cuadro 12) y se discute en la lista comentada de especies.

Cuadro 4. Abundancia altitudinal de estafilínidos necrócolos en Cerro de García.

N°	Especies	Acrónimo	Gradiente altitudinal				Abundancia
			2,100 msnm	2,300 msnm	2,500 msnm	2,700 msnm	
1	<i>Anotylus</i> sp. 1	Ansp1	3	17	123	103	246
2	<i>Anotylus</i> sp. 2	Ansp2	6	11	64	56	137
3	<i>Anotylus</i> sp. 3	Ansp3	0	1	0	0	1
4	<i>Apocellus</i> sp.	Ap1	0	0	0	1	1
5	<i>Baeocera</i> sp.	Basp1	0	0	0	2	2
6	<i>Belonuchus</i> sp. nov. 1	Besp1	23	43	91	104	261
7	<i>Belonuchus</i> aff. <i>apiciventris</i> sp. nov. 2	Besp2	2	2	1	8	13
8	<i>Belonuchus</i> aff. <i>apiciventris</i> sp. nov. 3	Besp3	8	10	10	15	43
9	<i>Belonuchus</i> sp. 4	Besp4	0	1	2	0	3
10	<i>Belonuchus</i> sp. 5	Besp5	1	0	5	3	9
11	<i>Belonuchus basiventris</i>	Beb	4	5	1	8	18
12	<i>Belonuchus ephippiatus</i>	Bep	1	1	0	0	2
13	<i>Belonuchus oxyporinus</i>	Beo	2	13	36	113	164
14	<i>Belonuchus rufipennis</i>	Berf	15	26	4	0	45
15	<i>Belonuchus rufiventris</i>	Berv	0	4	0	27	31
16	<i>Belonuchus trochanterinus</i>	Bet	84	20	9	3	116
17	<i>Belonuchus xanthomelas</i>	Bex	3	4	0	6	13
18	<i>Bisnius</i> sp.	Bsp1	1	0	1	49	51
19	<i>Bolitobius</i> sp.	Bosp1	0	0	0	2	2
20	<i>Bryoporus</i> sp. 1	Brsp1	0	0	0	18	18
21	<i>Bryoporus</i> sp. 2	Brsp2	0	0	0	1	1
22	<i>Bryoporus</i> sp. 3	Brsp3	2	0	0	0	2
23	<i>Bryoporus</i> sp. 4	Brsp4	0	1	0	0	1
24	<i>Chroaptomus mexicanus</i>	Chm	166	230	666	3167	4229
25	<i>Coproporus</i> sp.	Csp1	0	0	0	1	1
26	<i>Creophilus maxillosus</i>	Crmx	1	0	1	0	2
27	<i>Deroderus</i> sp.	Desp1	1	0	0	2	3
28	<i>Eleusis</i> sp.	Ele	0	0	1	0	1
29	<i>Eustilicus</i> sp. 1	Eusp1	0	0	1	0	1
30	<i>Eustilicus</i> sp. 2	Eusp2	0	0	0	1	1
31	<i>Ischnosoma arizonense</i>	Isa	1	1	0	5	7
32	<i>Megarthus alatorreorum</i>	Meg	1	0	36	17	54
33	<i>Neohypnus</i> sp. 1	Neo1	1	0	4	9	14
34	<i>Neohypnus</i> sp. 2	Neo2	0	0	0	3	3
35	<i>Neohypnus</i> sp. 3	Neo3	0	0	0	3	3
36	<i>Oligotergus paederiformis</i>	Op	3	2	0	1	6
37	<i>Oxytelinae</i> sp.	Oxy	6	1	3	0	10
38	<i>Oxytelus</i> sp.	Oxsp1	1	0	1	0	2
39	<i>Palaminus</i> sp.	Pasp1	0	0	0	2	2
40	<i>Philonthus</i> aff. <i>iris</i>	Pi	5	1	0	0	6
41	<i>Philonthus</i> aff. <i>mnemon</i>	Phm	0	0	8	7	15
42	<i>Philonthus gentilis</i>	Phg	5	0	0	0	5
43	<i>Philonthus hoegei</i>	Ph	23	85	459	428	995
44	<i>Philonthus sericans</i>	Phs	22	52	84	117	275
45	<i>Philonthus</i> sp. 1	Psp1	0	0	0	1	1
46	<i>Philonthus</i> sp. 2	Psp2	0	2	0	21	23
47	<i>Philonthus</i> sp. 3	Psp3	1	0	0	0	1
48	<i>Philonthus</i> sp. 4	Psp4	1	0	0	0	1
49	<i>Philonthus</i> sp. 5	Psp5	8	8	5	51	72
50	<i>Philonthus</i> sp. 6	Psp6	301	244	385	1324	2254
51	<i>Philonthus testaceipennis</i>	Pt	789	751	1274	3145	5959
52	<i>Phloeonomus centralis</i>	Pph	222	8	37	350	617
53	<i>Phloeonomus</i> sp. 2	Phsp2	12	1	2	49	64
54	<i>Pinophilus</i> sp.	Pinsp1	0	0	0	3	3
55	<i>Platydracus</i> aff. <i>tempestivus</i>	Pltm	222	213	406	262	1103
56	<i>Platydracus</i> sp. 1	Pmr	3	8	12	3	26
57	<i>Platydracus</i> sp. 2	Plv	66	44	11	4	125
58	<i>Platydracus biseriatus</i>	Plb	10	0	0	0	10
59	<i>Platydracus mendicus</i>	Plm	37	10	0	0	47
60	<i>Platydracus phoenicurus</i>	Pph	1	9	30	2	42
61	<i>Proteinus</i> sp.	Prs	1	1	0	2	4
62	<i>Pselaphinae</i> sp.	Psl	0	0	1	1	2
63	<i>Quedius</i> sp. 1	Qsp1	1	0	0	0	1
64	<i>Quedius</i> sp. 2	Qsp2	0	1	0	0	1
65	<i>Quedius</i> sp. 3	Qsp3	0	0	0	2	2
66	<i>Rugilus</i> sp.	Rsp1	12	2	4	96	114
67	<i>Scaphisoma</i> sp. 1	Scsp1	0	0	1	0	1
68	<i>Scaphisoma</i> sp. 2	Scsp2	1	0	0	0	1
69	<i>Sepedophilus</i> sp. 1	Sesp1	0	1	0	30	31
70	<i>Sepedophilus</i> sp. 2	Sesp2	1	2	0	5	8
71	<i>Sepedophilus</i> sp. 3	Sesp3	0	0	0	1	1
72	<i>Sepedophilus</i> sp. 4	Sesp4	0	0	0	3	3
73	<i>Styngetus adrianae</i>	Sa	65	71	17	11	164
74	<i>Tachinus mexicanus</i>	Tme	0	4	120	426	550
75	<i>Toxidium</i> sp.	Txsp1	1	0	1	6	8
Abundancia total			2146	1911	3917	10080	18054

4.1 Lista comentada de especies

Subfamilia Omaliinae MacLeay, 1825

Tribu Omaliini MacLeay, 1825

***Phloeonomus centralis* Blackwelder, 1944**

Se recolectaron 617 individuos, siendo una de las seis especies con mayor abundancia en el muestreo general (3.41%) y en la subfamilia Omaliinae (90.6%). Se presentó en todos los sitios altitudinales. La mayor abundancia (56.73%) fue a los 2,700 msnm seguido por (35.98%) a los 2,100 msnm. Las altitudes intermedias presentaron el 7.3% de la abundancia restante. El 99.19% de los individuos se presentaron entre los meses de diciembre a mayo, siendo marzo en el que se presentó la mayor abundancia (48.46%).

De acuerdo a los registros que se tienen en México colectados con necrotrampas (Apéndice 5 y 6) y generados en esta investigación, esta especie se ha encontrado desde los 600 a los 3,628 msnm en un rango térmico de 9.5 a 26°C.

Esta especie se suele coleccionar en necrotrampas presentando una gran abundancia (Apéndice 5) al igual que en esta investigación, por lo que se asigna como necrófila saprófaga.

***Phloeonomus* sp.**

Se encontró desde enero a mayo y julio. Entre marzo y abril se presentó la mayor abundancia (73.44%), predominando (76.56%) a una altura de 2,700 msnm, sin embargo, no fue proporcional su abundancia con respecto a la altura pues a 2,100 se presentó la segunda mayor abundancia (18.75%) altitudinal.

Las especies de este género se encuentran especialmente debajo de corteza de troncos, pero también en materia orgánica en descomposición fermentada, en flores de palmas, en hojarasca y algunas especies en necrotrampas (Navarrete-Heredia *et al.*, 2005). Por lo anterior y por su abundancia se asigna esta especie como necrófila saprófaga.

Se registró en un rango térmico de 9 a 19.9°C (Cuadro 12).

Subfamilia Osoriinae Erichson, 1839

Tribu Eleusinini Sharp, 1887

***Eleusis* sp.**

Solo se capturó un individuo en el mes de febrero a los 2,500 msnm.

Solamente Jiménez-Sánchez (1998), recolectó un ejemplar en mayo con necrotrampa.

De acuerdo a los registros que se tienen en México (Apéndices 7 y 8) y en esta investigación, esta especie se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,540 a los 2,500 msnm en un rango térmico de 13.55 a 22 °C. Por lo general se encuentra debajo de corteza, en las partes más adheridas a los troncos de *Quercus* y otras especies leñosas, particularmente en el estado de fermentación o descomposición (Navarrete-Heredia *et al.*, 2005). Por lo cual se consideró como una especie necroxena.

Subfamilia Oxytelinae Fleming, 1821

Tribu Oxytelini Fleming, 1821

***Oxytelinae* sp.**

Se recolectaron diez ejemplares entre los meses de septiembre a noviembre desde los 2,100 hasta los 2,500 msnm.

Por el desconocimiento de su biología se agrupó como *incertae sedis*.

***Anotylus* sp. 1**

Fue la especie con mayor abundancia (61.9%) dentro de la subfamilia Oxytelinae y la décima especie más abundante (1.36%) en la investigación. Se recolectó el 99.19% de los especímenes entre los meses de junio a octubre, siendo septiembre el mes en que más se presentó (43.90%). Predominó (91.87%) a una altitud de 2,500 a 2,700 msnm.

Su mayor abundancia se presentó en precipitaciones que oscilan entre 13 a 5.9 mm/mes y temperaturas entre 12 a 14 °C (Cuadro 12).

Anotylus sp. 2

Se recolectaron 137 individuos que se presentaron en todos los sitios altitudinales, la mayor abundancia altitudinal (87.59%) se presentó entre los 2,500 a 2,700 msnm. Se encontraron dos individuos en febrero y los restantes entre mayo a noviembre, siendo el mes de junio el de mayor abundancia (41.61%).

Su mayor abundancia se presentó en precipitaciones que oscilan entre 5 a 14.8 mm/mes y temperaturas entre 11.5 a 15 °C (Cuadro 12).

Anotylus sp. 3

Solo se capturó un ejemplar en abril a los 2,300 msnm.

Las especies de *Anotylus* han evidenciado un hábito saprófago en varios tipos de sustratos, como carroña, excremento humano (Caballero-Pérez, 2003; Santiago-Jiménez, 1999) y hongos (Navarrete-Heredia, 1996). Por lo anterior, se consideraron como especies necrófilas saprófagas.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 9 y 10) y en esta investigación las especies de *Anotylus spp* sea encontrado en necrotrampas desde los 10 a los 3,628 msnm en un rango térmico de 8.3 a 34.3 °C.

Apocellus sp.

Solo se recolectó un individuo en marzo a los 2,700 msnm.

Las especies del género se han encontrado asociadas a hormigas (Navarrete-Heredia *et al.* 2005), por lo cual se considera una especie necroxena.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 11 y 12) y en esta investigación *Apocellus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 2,850 msnm en un rango térmico de 19.7 a 26 °C.

***Oxytelus* sp. 1**

Se capturaron dos individuos en noviembre a 2,100 y 2,500 msnm.

Márquez-Luna (2001), menciona a especies de este género como ocasional en carroña y hongos pero común en excremento. Por lo anterior y por su representatividad en el muestreo se clasifica como una especie necroxena.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 13 y 14) y en esta investigación *Oxytelus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,634 a los 2,500 msnm en un rango térmico de 11.4 a 19.3 °C.

Subfamilia Paederinae Fleming, 1821

Tribu Paederini Fleming, 1821

Subtribu Medonina Casey, 1905

***Deroderus* sp. 1**

Se recolectaron tres ejemplares, en febrero, septiembre y noviembre, dos a los 2,700 msnm y uno a los 2,100 msnm.

No se encontraron registros de esta especie en ningún estudio de estafilínidos necrócolos en México. Se ha recolectado debajo de corteza de troncos y en cactus u otras plantas en descomposición (Navarrete-Heredia *et al.*, 2005). Se consideró una especie necroxena.

Subtribu Stilicina Casey, 1905

***Eustilicus* sp. 1**

Solo se capturó un individuo en octubre a los 2,500 msnm.

***Eustilicus* sp. 02**

Solo se capturó un individuo en octubre a los 2,700 msnm.

No se encontraron registros de *Eustilicus* en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Las especies recolectadas se han capturado en bosque tropical caducifolio con

trampas de luz (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2009; Jiménez-Sánchez, 2003) en bosque de pino *Quercus* y en detritos de hormiga. Se consideraron como especies necroxenas.

***Rugilus* sp.**

Fue la especie más abundante con 114 individuos (91.93%) de la subfamilia Paederinae. Se presentó a lo largo de todos los meses, excepto en mayo, desde febrero a abril y desde octubre a noviembre en el que se presentó la mayor abundancia (88.60%). El 94.74% de la abundancia (108 individuos) se agrupó a los 2,100 msnm y a los 2,700 msnm.

Por sus hábitos biológicos y poca afinidad por la carroña se considera necroxena. De acuerdo a lo registrado en México (Apéndice 15 y 16) y en esta investigación *Rugilus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 2,850 msnm en un rango térmico de 9.5 a 23 °C.

Tribu Pinophilini Nordmann, 1837

Subtribu Pinophilina Nordmann, 1837

***Pinophilus* sp. 1**

Se recolectaron tres individuos en enero y febrero a una altitud de 2,700 msnm.

No se encontraron registros de especies de especies de *Pinophilus* en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Habitan en bancos arenosos de los arroyos (Sharp, 1886), en hojarasca, asociados con hongos y con frecuencia se colectan con trampas de luz ultravioleta (Navarrete-Heredia *et al.*, 2005) Se considera necroxena.

Subtribu Procirrina Bernhauer y Schubert, 1912

***Palaminus* sp. 1**

Se capturaron dos individuos en marzo y diciembre a una altitud de 2,700 msnm.

En México en estudios sobre estafilínidos necrócolos, Santiago-Jiménez (1999), colectó un ejemplar de *Palaminus* en marzo en un bosque de *Quercus*. De acuerdo a lo registrado en

México y en esta investigación, *Palaminus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 2,700 msnm en un rango térmico de 18 a 19.7 °C. Habitan en la hojarasca y follaje de diversos bosques templados tropicales, especialmente cerca de arroyos (Sharp, 1886).

Se considera una especie necroxena por su biología y poca afinidad por la carroña.

Subfamilia Proteininae Erichson, 1839

Tribu Proteinini Erichson, 1839

***Megarthus alatorreorum* Rodríguez & Navarrete-Heredia, 2015**

Fue una nueva especie descrita (Apéndice 70) que presentó la mayor abundancia (93.10%) de la subfamilia Proteininae. Se recolectaron 54 individuos (83.33%) entre los meses de mayo a octubre, y el 98.15% a una altitud de 2,500 a 2,700 msnm.

Su mayor abundancia se recolectó en temperaturas que oscilaban entre 11.6 a 14.3 °C y precipitaciones de 5.8 a 16.8 mm/mes (Cuadro 12). Con base en la biología que presenta la gran mayoría de las especies del género (Newton, 1984), se considera necrófila saprófaga.

***Proteinus* sp.**

Solo se capturaron cuatro ejemplares en los meses de julio, agosto y octubre a lo largo de todo el gradiente altitudinal, excepto a los 2,500 msnm.

Su mayor abundancia se presentó en aquellos ambientes en los que la precipitación osciló entre 1.2 y 2.4 mm/mes. (Cuadro 12). Con base en la biología que presenta la gran mayoría de las especies del género (Newton, 1984), se considera necrófila saprófaga.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 17 y 18) y en esta investigación las especies de *Proteinus* se han encontrado en necrotrampas desde los 1,250 a 2,700 msnm y temperaturas entre 8.3 y 21.2 °C.

Subfamilia Pselaphinae Latreille, 1802

***Pselaphinae* sp.**

Solo se recolectaron dos individuos en agosto y octubre entre los 2,500 a 2,700 msnm.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 19 y 20) y en esta investigación las especies de la subfamilia Pselaphinae se han encontrado en necrotrampas desde los 700 a 2,700 msnm y temperaturas entre 12 y 22 °C.

Esta subfamilia está constituida por especies depredadoras, mimercófilas, termitófilas y saprófagas (Schomann *et al.*, 2008) Por la representatividad en el muestreo y el desconocimiento de la especies se considera *incertae sedis*.

Subfamilia Scaphidiinae Latreille, 1807

Tribu Scaphisomatini

***Baeocera* sp.**

Se recolectaron dos ejemplares en septiembre y octubre a una altitud de 2,700 msnm. Su mayor abundancia se recolectó en ambientes en los que la temperatura oscilaba entre 12 y 13 °C (Cuadro 12).

Las especies de este género se han considerado de hábitos micófagos (Márquez-Luna, 2001), por lo cual se consideró como necroxena. De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 21 y 22) y en esta investigación, las especies de *Baeocera* se han encontrado en necrotrampas desde los 1,534 a los 2,700 msnm en un rango térmico de 12 a 19.3 °C.

***Scaphisoma* sp. 1**

Solo se capturó un individuo en junio a los 2,500 msnm.

***Scaphisoma* sp. 2**

Se capturó un ejemplar en agosto a los 2,100 msnm.

Los adultos de las especies del género *Scaphisoma* son micetobiontes (Navarrete-Heredia, 1996, Newton, 1984) que ocasionalmente se colectan en detritos de *Atta mexicana* (Márquez-Luna, 1994). Por sus hábitos biológicos y poca afinidad por la carroña se considera necroxena.

No se encontraron registros de especies de *Scaphisoma* en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México.

***Toxidium* sp.**

Fue la especie con mayor abundancia (8 individuos) de la subfamilia Scaphidiinae. Apareció esporádicamente a lo largo del año en los meses de enero (1 individuo), junio (1), octubre (4) y noviembre (2). La mayoría de los individuos se recolectaron de 2,500 a 2,700 msnm, solamente un individuo se capturó a los 2,100 msnm.

Se ha registrado como especie micetobionte (Navarrete-Heredia, 1996). Por su biología y representatividad en el muestreo se considera especie necroxena.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 23 y 24) y en esta investigación las especies de *Toxidium* sean encontrado en necrotrampas desde los 1,783 a los 2,700 msnm en un rango térmico de 10.2 a 19.3 °C.

Subfamilia Staphylininae

Tribu Staphylinini

Subtribu Philonthina

***Belonuchus* sp nov. 1**

Fue la novena especie más abundante (1.44%) de la investigación y la primera del género con 261 individuos (131♂-130♀). Se encontró a lo largo de todo el año, entre octubre a diciembre y mayo fueron los meses que presentaron la mayor abundancia (87.36%), los demás meses no tuvieron más de siete individuos. Su abundancia aumenta a medida que aumenta la altitud, siendo 2,700 msnm (104 individuos) donde más se recolectó esta especie. Su mayor abundancia se presentó en ambientes en los que la humedad oscilaba entre 69.6 y 86.4 °C (Cuadro 12).

Por su alta abundancia se consideró como una especie necrófila depredadora.

***Belonuchus aff apiciventr* sp nov 2**

Se recolectaron 13 especímenes (5♂-8♀) entre septiembre y marzo, excepto en febrero. Se distribuyó a lo largo de todo el gradiente altitudinal, con la mayor abundancia (61.54%) a los 2,700 msnm.

***Belonuchus aff apiciventr* sp nov 3**

Se capturaron 18 ejemplares (25♂-43♀) que se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente altitudinal, predominando (34.88%) a una altitud de 2,700 msnm. Se presentó en gran parte del año a excepción de los meses de junio, julio, noviembre y diciembre. Abril (13 individuos) y octubre (11 individuos) fueron los meses con mayor abundancia. Su predominancia la presentó en ambientes en los que la humedad oscilaba entre 62.2 a 83% (Cuadro 12).

De acuerdo a lo registrado en México para *Belonuchus apiciventr* (Apéndices 25 y 26) y en esta investigación, para especies afines a esta, se evidencio que se ha encontrado en necrotrampas desde los 380 a los 2,700 msnm en un rango térmico de 8 a 23 °C.

Navarrete-Heredia (1995), la considera micetófila depredadora. Por su biología y representatividad en el muestreo se considera como una especie necrófila depredadora.

***Belonuchus* sp. 4**

Se recolectaron 3 especímenes (1♂-2♀), desde los 2,100 a los 2,500 msnm, en los meses de agosto, octubre y noviembre.

Su mayor abundancia la presentó en ambientes en los que la humedad oscilaba entre 81.1 a 86.7%. (Cuadro 12).

Por su baja representatividad en el muestreo y desconocimiento de su biología se colocó en el grupo *incertae sedis*.

***Belonuchus* sp. 5**

Se capturaron 9 individuos (6♂-3♀). El 88.89% de los ejemplares se encontraron a una altitud de 2,300 a 2,500 msnm en los meses de marzo, mayo y junio.

Por su baja representatividad en el muestreo y desconocimiento de su biología se colocó en el grupo *incertae sedis*.

***Belonuchus basiventris* (Sharp, 1885)**

Se recolectaron 18 individuos (4♂-14♀) a lo largo de todo el gradiente altitudinal, sin seguir un patrón definido en su abundancia. Se capturaron en abril y desde julio a diciembre (excepto septiembre), siendo agosto el mes más abundante (6 individuos).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 27 y 28) y en esta investigación, *Belonuchus basiventris* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,000 a los 2,700 msnm en un rango térmico de 9.5 a 26 °C.

Caballero-Pérez (2003), lo reporta como una especie con una alta afinidad por la carroña. Por su biología y representatividad en el muestreo se consideró como especie necrófila depredadora.

***Belonuchus ephippiatus* (Say, 1830)**

Sólo se capturaron dos ejemplares (1♂-1♀) a los 2,100 a 2,500 msnm en abril. Su mayor abundancia en Cerro de García la presentó en ambientes en los que la humedad oscilaba entre 56.5 a 68% y la precipitación entre 5 a 6 mm/mes (Cuadro 12).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 29 y 30) y en esta investigación, *Belonuchus ephippiatus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,450 a 2,500 msnm en un rango térmico de 18.5 a 21.2 °C. Es una especie afín en *Agave* y cactáceas, por lo cual se consideró necroxena.

***Belonuchus oxyporinus* (Sharp, 1885)**

Fue la segunda especie más abundante en su género con 164 individuos (68♂-96♀), del género *Belonuchus*, recolectada de mayo a diciembre, siendo agosto a noviembre los meses donde se presentó la mayor abundancia (90.85%). Se distribuyó a lo largo de todo el gradiente altitudinal, siendo los 2,700 msnm donde más se recolectaron individuos (113).

La mayor abundancia se presentó en ambientes en los que la temperatura oscilaba entre 10.4 a 13.7 °C (Cuadro 12).

Márquez-Luna (2001), menciona esta especie como frecuente en carroña y hongos. Por su biología y abundancia en el muestreo se consideró especie necrófila depredadora.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndice 31 y 32) y en esta investigación *Belonuchus oxyporinus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,200 a 2,700 msnm en un rango térmico de 9.5 a 22 °C.

***Belonuchus rufipennis* (Fabricius, 1801)**

Se capturaron 45 (17♂-28♀) especímenes desde septiembre a diciembre (60%), febrero, marzo y mayo. Solamente se encontraron desde los 2,100 a los 2,500 msnm, siendo los 2,300 msnm la altitud donde fue más abundante (26 individuos).

Tiene una alta afinidad por la carroña (Caballero-Pérez, 2003; Márquez-Luna, 2001; Santiago-Jiménez, 1999; Ruíz-Lizárraga, 1993). Por su biología y abundancia en el muestreo se consideró especie necrófila depredadora. De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 33 y 34) y en esta investigación *Belonuchus rufipennis* se ha encontrado en necrotrampas desde los 2,100 a 2,500 msnm en un rango térmico de 8.3 a 26 °C.

***Belonuchus rufiventris* (Sharp, 1887)**

Se recolectaron 31 individuos (8♂-23♀). El 87.10% de los ejemplares de esta especie se ubicó a 2,700 msnm, el resto se colectaron desde los 2,100 a los 2,300 msnm. Se capturaron desde marzo a noviembre, excepto mayo, siendo junio (9) y julio (6) los meses en los que se presentó la mayor abundancia. Su mayor abundancia en ambientes en los que la precipitación oscilaba entre 3.6 a 10.4 mm/mes (Cuadro 12). Se colectó en un rango térmico de 10.2 a 19.7 °C.

No se encontraron registros de esta especie en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Por el desconocimiento de su biología se colocó en el grupo *incertae sedis*.

***Belonuchus trochanterinus* (Sharp, 1885)**

Fue la tercera especie más abundante con 116 individuos (39♂-77♀) del género. Se encontraron desde marzo a octubre, excepto mayo, sin embargo, el 93.97% de los individuos fueron capturados en los meses comprendidos de julio a octubre. Se distribuyó a lo largo de todo el gradiente altitudinal, pero su mayor abundancia (89.66%) fue en las altitudes bajas (2,100 a 2,300 msnm). Se recolectó su mayor abundancia en ambientes en los que la temperatura oscilaba entre 15.6 a 18.8 °C y precipitaciones 3 a 7.8 mm/mes (Cuadro 12).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 35 y 36) y en esta investigación *Belonuchus trochanterinus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 864 a los 2,444 msnm en un rango térmico de 12 a 19.9 °C. Márquez-Luna (2001), menciona esta especie como frecuente en carroña y hongos. Por su biología y abundancia en las necrotrampas se asignó como necrófila depredadora.

***Belonuchus xanthomelas* (Solsky, 1868)**

Se capturaron 13 ejemplares (8♂-5♀) en enero (2 individuos), marzo (3), abril (6) y agosto (2), ubicándose en todos los sitios altitudinales a excepción de los 2,500 msnm. Su mayor abundancia se recolectó en ambientes en los que la precipitación oscilaba entre 1 a 5 mm/mes.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 37 y 38) y en esta investigación *Belonuchus xanthomelas* se ha encontrado en necrotrampas desde los 500 a los 4,500 msnm en un rango térmico de 10.7 a 23 °C. Ruíz-Lizárraga (1993), menciona esta especie como necrófila depredadora. Por su biología y abundancia en las necrotrampas se asignó como necrófila depredadora.

***Bisnius* sp.**

Se recolectaron 51 individuos (29♂-22♀), de los cuales 49 se encontraron a los 2,700 msnm. Los meses comprendidos entre agosto a octubre presentaron la mayor abundancia (94.12%), en marzo, julio y diciembre se capturaron tres individuos. Se recolectó su mayor abundancia en ambientes en los que la temperatura oscilaba entre 10.4 a 13.7 °C (Cuadro 12)

No se encontraron registros de *Bisnius* en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Asiain *et al.* (2011), recolectaron un ejemplar en julio sobre estiércol equino. Por sus hábitos biológicos y poca afinidad por la carroña se considera necrófila saprófaga.

***Chroaptomus mexicanus* Chani-Posse & Navarrete-Heredia, 2006**

Se recolectaron 4,229 individuos (1,936♂-2,293♀), entre los meses de mayo a diciembre, encontrándose el 99.36% entre agosto a noviembre. Fue la segunda especie más abundante (23.42%) de la investigación y de la subfamilia Staphylininae (26.17%). Su abundancia aumentaba a medida que crecía la altitud, presentando el mayor número de individuos (3,167) a los 2,700 msnm. Se recolectó su mayor abundancia en ambientes en los que la humedad oscilaba entre 81.2 a 96.5 °C (Cuadro 12).

Se ha encontrado en carroña, estiércol, encima y bajo piedras cerca de arroyos, bosques de madroño, pino y roble o bosques mixtos entre los 1,300 a 2,600 msnm (Chani-Posse & Navarrete-Heredia, 2006). Por alta representatividad en el muestreo se consideró especie necrófila depredadora.

***Philonthus* aff. *iris* Sharp, 1885**

Se capturaron 6 (3♂-3♀) especímenes; en agosto (3 individuos), septiembre (1) y noviembre (2), restringiéndose a las altitudes bajas (2,100 a 2,300 msnm). Se presentó su mayor abundancia (5 individuos) a los 2,100 msnm. Se recolectó en ambientes en los que la temperatura oscilaba entre 15.2 a 17.8 °C (Cuadro 12).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndice 39) y en esta investigación *Philonthus iris* se ha encontrado en necrotrampas desde los 913 a los 2,300 msnm en un rango térmico de 14.8 a 19.3 °C.

Márquez-Luna (2001), recolectó en necrotrampa un ejemplar en enero y otro en julio. Se desconoce su biología y es ocasional en carroña por lo que se consideró como necroxena.

***Philonthus aff. mnemon* Smetana, 1995**

Se recolectaron 15 (8♂-7♀) individuos, distribuidos desde los 2,500 a 2,700 msnm. El mes que presentó mayor abundancia (9 individuos) fue octubre. Su mayor abundancia se obtuvo en ambientes en los que la temperatura oscilaba entre 12 a 13.6 °C (Cuadro 12)

No se encontraron registros de esta especie en ningún estudio sobre estafilínidos necrócolos en México. Por el desconocimiento de su biología y por no haber registros en carroña se consideró *incertae sedis*

***Philonthus gentilis* Horn, 1884**

Se capturaron 5 ejemplares (3♂- 2♀) restringidos a una altitud de 2,100 msnm y encontrados en los meses de septiembre (2 individuos) y noviembre (3). Su mayor abundancia se obtuvo en ambientes en los que la humedad oscilaba entre 74.8 a 75.4 °C y temperatura entre 15 a 17.4 (Cuadro 12)

No se encontraron registros de esta especie en ningún estudio sobre estafilínidos necrócolos en México. Por el desconocimiento de su biología y por no haber registros en carroña se consideró dentro del grupo *incertae sedis*.

***Philonthus hoegei* Sharp, 1885**

Fue la quinta especie más abundante con 995 individuos (323♂-672♀), representando el 5.51% del muestreo general. El 99.09% de los individuos se recolectaron entre los meses comprendidos entre mayo a noviembre y uno en febrero. Agosto (346 individuos) y octubre (394) fueron los meses que presentaron la mayor abundancia. Se

distribuyeron a lo largo de todo el gradiente altitudinal, mostrando el mayor número de individuos (89.15%) de los 2,500 a los 2,700 msnm.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 40 y 41) y en esta investigación *Philonthus hoegei* se ha encontrado en necrotrampas desde los 2,100 a los 2,825 msnm. Por su biología y frecuencia en carroña se consideró como necrófila depredadora.

***Philonthus sericans* (Gravenhorst, 1802)**

Fue la octava especie más abundante de la investigación con una participación del 1.52%. Se recolectaron 275 individuos (116♂-159♀) a lo largo de todo el año, excepto en julio y septiembre, presentado la mayor abundancia (97.09%) desde noviembre a abril. Su abundancia fue proporcional a medida que aumenta la altitud, siendo los 2,700 msnm la altitud que presentó mayor número de individuos (117 individuos).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 42 y 43) y en esta investigación *Philonthus sericans* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 2,700 msnm y ha presentado una alta afinidad por la carroña (Márquez-Luna, 2001; Santiago-Jiménez, 1999) Por su afinidad y frecuencia en carroña se consideró como necrófila depredadora.

***Philonthus* sp. 1**

Solo se capturó un individuo (1♂) en octubre a los 2,700 msnm.

***Philonthus* sp. 2**

Se recolectaron 23 especímenes (8♂-15♀) en octubre (21 individuos) y noviembre (2) en su gran mayoría (91.3%) a los 2,700 msnm y las restantes a los 2,300 msnm.

***Philonthus* sp. 3**

Solo se capturó un (1♂) individuo en noviembre a los 2,100 msnm.

***Philonthus* sp. 4**

Se recolectó un (♀) ejemplar en septiembre a los 2,100 msnm.

***Philonthus* sp. 5**

Se capturaron 72 ejemplares (44♂- 28♀), que se encontraron a lo largo de todo el año, excepto en junio, julio y agosto. Abril (19 individuos) y mayo (20) fueron los meses donde se presentó la mayor abundancia. Estuvo a lo largo de todo el gradiente altitudinal predominando a los 2,700 msnm (70.83%).

***Philonthus* sp. 6**

Fue la tercera especie más abundante (12.48%) del muestreo general con 2,254 individuos (1,107♂-1,147♀). Se presentaron en todos meses muestreados, siendo octubre (724 individuos), noviembre (545), mayo (348) y agosto (302) los que presentaron mayor número de individuos. A los 2,700 msnm fue la altitud que presentó la mayor abundancia (58.74%) y a 2,300 msnm la que presentó la menor (10.83%).

Por el desconocimiento de la biología de las especies de *Philonthus* sp. 1, *Philonthus* sp. 2, *Philonthus* sp. 3, *Philonthus* sp. 4, *Philonthus* sp. 5 se agruparon dentro del grupo *incertae sedis*. Sin embargo, *Philonthus* sp. 6 se ha considerado como una especie necrófila depredadora por su alta frecuencia en el muestreo.

***Philonthus testaceipennis* Erichson, 1840**

Fue la especie más abundante (33%) de la investigación con 5,959 (3,133♂-2,826♀) individuos. Se presentó a lo largo de todo el año, siendo los meses comprendidos entre mayo a agosto (77.7%) y octubre a diciembre (20.52%) en los que se presentaron las mayores abundancias. Se capturaron en todos los sitios, siendo los 2,500 a 2,700 msnm las altitudes las que presentaron el 74.16% de los individuos.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 44 y 45) y en esta investigación *Philonthus testaceipennis* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,750 a los 2,700 msnm. Márquez-Luna (2001), registra esta especie para varios sustratos en estado de descomposición, sin embargo, Santiago-Jiménez (1999), la clasifica como una especie con poca afinidad por la carroña en un bosque mesófilo de montaña. Por la alta frecuencia en el muestreo se consideró como necrófila depredadora.

Subtribu Quediina Kraatz, 1857

***Quedius* sp. 1**

Solo se capturó un ejemplar (1♂) en septiembre a los 2,100 msnm.

***Quedius* sp. 2**

Se capturó un individuo (1♂) en mayo a los 2,300 msnm.

***Quedius* sp. 3**

Se recolectaron dos ejemplares (2♂) en julio y agosto a los 2,700 msnm.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 46 y 47) y en esta investigación *Quedius* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 3,628 msnm.

Santiago-Jiménez (1999) y Márquez-Luna (2001), consideran a *Quedius* como un género depredador con poca afinidad por la carroña y el excremento humano. Por lo cual, se consideró como necrófila depredadora.

Subtribu Staphylinina Latreille, 1802

***Creophilus maxillosus* (Linnaeus, 1758)**

Solamente se capturaron dos (1♂-1♀) individuos en marzo a los 2,100 y a los 2,500 msnm.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 48 y 49) y en esta investigación *Creophilus maxillosus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 587 a los 2,884 msnm. Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Platydracus* sp. 1**

Se recolectaron 26 individuos (17♂-9♀) en mayo a junio y octubre a diciembre (65.38%). Su mayor abundancia (76.92%) se presentó en las altitudes intermedias (2,300 a 2,500 msnm).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 50 y 51) y en esta investigación *Platydracus* sp. 1 se ha encontrado en necrotrampas desde los 850 a los 2,500 msnm. Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Platydracus* sp. 2**

Se capturaron 125 individuos (73♂-52♀). Los meses que presentaron la mayor abundancia fueron, mayo (30 individuos), junio (27), octubre (43) y noviembre (12). Su abundancia presentó una relación inversamente proporcional con la altitud, por lo cual el menor número de especies se encontró a los 2,700 msnm (4 individuos) y el mayor número a los 2,100 msnm (66 individuos).

Newton (1963), hace una descripción de una especie similar que ha sido recolectada en pitfall y que concuerda con los ejemplares encontrados. No se encontraron registros de esta especie en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Platydracus* aff. *tempestivus* (Sharp, 1884)**

Fue la cuarta especie más abundante (6.10%) del muestreo general con 1,103 ejemplares (548♂-555♀), los cuales se distribuyeron a lo largo de todo el gradiente altitudinal, sin embargo, a los 2,500 msnm se presentó la mayor abundancia (406 individuos). Se presentaron a lo largo de casi todo el año, a excepción de febrero y marzo. Los meses que presentaron la mayor abundancia fueron los comprendidos entre mayo a junio (55.12%.) y de septiembre a noviembre (44.06%). Su mayor abundancia se recolectó en ambientes en los que su humedad oscilaba entre 86.4 y 65.6%

No se encontraron registros de esta especie en estudios sobre estafilínidos necrócolos en México. Newton (1963), captura especies con características similares en trampa pitfall. Por su biología y representatividad en el muestreo se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Platydracus biseriatus* (Sharp, 1884)**

Se recolectaron 10 individuos (2♂-8♀) en octubre (2) y noviembre (8) a 2,100 msnm.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 52 y 53) y en esta investigación *Platydracus biseriatus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 2,300 msnm.

Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Platydracus mendicus* (Sharp, 1884)**

Se capturaron 47 ejemplares (19♂-28♀); en mayo (33), junio (13) y julio (1) solamente a los 2,100 a 2,300 msnm. Se recolectó su mayor abundancia en ambientes en los que su temperatura oscilaba entre 18.8 a 23.6 °C y precipitaciones entre 13 y 23 mm/mes.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 54 y 55) y en esta investigación *Platydracus mendicus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 750 a los 2,850 msnm.

Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Platydracus phoenicurus* (Nordmann, 1837)**

Se recolectaron 42 individuos (18♂-24♀), de los cuales el 92.82% se encontraron entre los meses de junio a agosto y en su gran mayoría (30) se capturaron a los 2,500 msnm.

Esta especie no se había colectado en estudios de estafilínidos necrócolos en México. Ha sido colectada en carpotrampa, coprotrampa (Asiain *et al.*, 2011) y pitfall (Newton, 1963).

Por el desconocimiento en su biología y poca incidencia en carroña se cataloga dentro del grupo *incertae sedis*.

Subtribu Xanthopygina Sharp, 1884

***Oligotergus paederiformis* (Sharp, 1884)**

Se capturaron 6 ejemplares (6♀), es su mayoría (3) en septiembre preferentemente a una altitud de 2,100-2,300 msnm.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 56 y 57) y en esta investigación *Oligotergus paederiformis* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,292 a los 2,300 msnm. Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredadora.

***Styngetus adrianae* Navarrete, 1998**

Se recolectaron 164 (53♂-111♀) especímenes, presentes en la casi todo el año excepto en enero, febrero y marzo, encontrándose su mayor abundancia en los meses de mayo (33 individuos), junio (60) y octubre (29). Su abundancia tiende a disminuir a medida que aumenta el gradiente altitudinal, siendo a 2,700 msnm donde se presenta la menor cantidad de individuos. Su mayor abundancia se recolectó en ambientes donde su temperatura oscilaba entre 14.1 a 19.5 °C y precipitaciones entre 7.8 a 23 mm/mes (Cuadro 12).

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 58 y 59) y en esta investigación *Styngetus adrianae* se ha encontrado en necrotrampas desde los 1,100 a los 2,700 msnm. Por su biología, se consideró en este trabajo como necrófila depredador.

Tribu Xantholinini Erichson, 1839

***Neohypnus* sp. 1**

Fue la especie más abundante de su género con 14 individuos (8♂-6♀). Los meses en los que más se capturó mayor número de individuos fueron junio (5) y octubre (3). El 92.86% se encontraron preferentemente a una altitud de 2,300 a 2,700 msnm.

***Neohypnus* sp. 2**

Solamente se capturaron 3 ejemplares (2♂-1♀) a los 2,700 msnm en febrero, octubre y noviembre.

Neohypnus sp. 3

Se recolectaron 3 individuos (1♂-2♀) a los 2,700 msnm en agosto, septiembre y noviembre.

Las especies de *Neohypnus* se han considerado depredadoras de poca afinidad por la carroña y el excremento humano (Santiago-Jiménez, 1999) y ocasionales en detritos de *Atta mexicana* (Márquez-Luna & Navarrete-Heredia, 1994). Por lo anterior, se consideraron a las especies recolectadas necrófilas depredadoras.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 60 y 61) y en esta investigación las especies de *Neohypnus* se han encontrado en necrotrampas desde los 864 a los 2,825 msnm.

Subfamilia Tachyporinae MacLeay, 1825

Tribu Mycetoporini Thomson, 1859

Bolitobius sp. 1

Únicamente se capturaron 2 ejemplares a los 2,700 msnm en octubre.

No se encontraron registros de especies de *Bolitobius* para estudios con estafilínidos necrócolos para México. Por su biología y poca afinidad en la carroña esta especie se agrupa dentro de las necroxenas.

Bryoporus sp. 1

Se recolectaron 18 individuos, en su gran mayoría en los meses de noviembre (9) y junio (4). Exclusivamente estuvieron presentes a una altitud de 2,700 msnm.

Bryoporus sp. 2

Solo se capturó un ejemplar en septiembre a los 2,700 msnm.

Bryoporus sp. 3

Únicamente se recolectaron dos individuos en mayo y agosto a los 2,100 msnm.

***Bryoporus* sp. 4**

Solo se capturó un ejemplar en agosto a los 2,300 msnm.

Las especies de *Bryoporus* se han localizado con frecuencia en hongos y troncos caídos, son ocasionales en carroña (Márquez-Luna, 2001). Se han capturado en coprotrampas (Asiain *et al.*, 2011; Santiago-Jiménez, 1999) y detritos de hormigas (Asiain *et al.*, 2011). Por lo cual, se consideraron necroxenas.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 62 y 63) y en esta investigación las especies de *Bryoporus* se han encontrado en necrotrampas desde los 1,253 a los 2,700 msnm.

***Ischnosoma arizonense* Campbell, 1991**

Se recolectaron siete especímenes. No se identificó un patrón de presencia a lo largo del tiempo, siendo diciembre el mes de mayor abundancia (2 individuos). El 71.43% de los individuos se ubicaron a los 2,700 msnm.

Esta especie se reporta por primera vez en México por Rodríguez & Navarrete-Heredia (2013), para el estado de Sonora por lo cual no hay registros de esta especie en estudios de estafilínidos necrócolos en México. Por su biología y poca frecuencia en carroña se considera necroxena.

Tribu Tachyporini MacLeay, 1825

***Coproporus* sp. 1**

Solo se capturó un ejemplar en agosto a los 2,700 msnm.

Se ha registrado como saprófaga con poca afinidad por la carroña y el excremento humano (Santiago-Jiménez, 1999) y ocasional en detritos de *Atta mexicana* (Márquez-Luna & Navarrete-Heredia, 1994), por lo cual, se considera necroxena.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 64 y 65) y en esta investigación las especies de *Coproporus* se han encontrado en necrotrampas desde los 10 a los 2,700 msnm en un rango térmico de 11.7 a 26 °C.

***Sepedophilus* sp. 1**

Fue la especie más abundante del género con 31 especímenes recolectados. El 64.52% de las especies se encontraron en octubre y noviembre, el 96.77% se ubicaron a una altitud de 2,700 msnm.

***Sepedophilus* sp. 2**

Se capturaron ocho ejemplares, distribuidos a lo largo de todo el gradiente altitudinal a excepción a los 2,500 msnm. Se presentaron en los meses de julio (3), agosto (4) y septiembre (1).

***Sepedophilus* sp. 3**

Únicamente se recolectó un individuo en noviembre a los 2,700 msnm.

***Sepedophilus* sp. 4**

Se recolectaron tres especímenes a los 2,700 msnm en febrero (1) y noviembre (2).

Algunas especies de *Sepedophilus* son depredadoras y otras son micófilas (Newton, 1984), por lo cual se agrupó dentro de los necroxenos, como también los ha agrupado Caballero-Pérez (2003), pues se desconoce la biología de cada una de ellas.

De acuerdo a lo registrado en México (Apéndices 66 y 67) y en esta investigación las especies de *Sepedophilus* se han encontrado en necrotrampas desde los 10 a los 2,700 msnm.

***Tachinus mexicanus* Campbell, 1973**

Fue la especie más abundante de las subfamilia Tachyporinae (88%) y la séptima en el muestreo general con una participación del 3.04%. Se capturaron 550 ejemplares presentes desde mayo a diciembre, siendo los meses comprendidos entre junio a octubre los que albergaban el 98.55% de los individuos. Se encontraron desde los 2,300 hasta los 2,700 msnm, sin embargo, el 99.27% se ubicó a 2,500 y los 2,700 msnm.

Esta especie es saprófila, se ha recolectado en estiércol, carroña, y hongos podridos (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000a). Por lo cual se agrupa dentro de las especies necrófilas saprófagas. De acuerdo a lo registrado en México (Apéndice 68) y en esta investigación *Tachinus mexicanus* se ha encontrado en necrotrampas desde los 2,100 a los 3,628 msnm.

Cejudo & Deloya (2005), captura dos individuos en agosto y uno en octubre con necrotrampas.

4.2 Clasificación de los estafilínidos necrófilos de Cerro de García por categorías tróficas funcionales

Necrófilos saprófagos	Necrófilos depredadores	Necroxenos	<i>Incertae sedis</i>
<i>Phloeonomus centralis</i>	<i>Belonuchus</i> sp nov. 1	<i>Eleusis</i> sp.	<i>Belonuchus</i> sp. 4
<i>Phloeonomus</i> sp.	<i>Belonuchus</i> aff <i>apiciventris</i> sp nov 2	<i>Apocellus</i> sp.	<i>Belonuchus</i> sp. 5
<i>Anotylus</i> sp. 1	<i>Belonuchus</i> aff <i>apiciventris</i> sp nov 3	<i>Oxytelus</i> sp.	<i>Belonuchus rufiventris</i>
<i>Anotylus</i> sp. 2	<i>Belonuchus basiventris</i>	<i>Deroderus</i> sp.	<i>Philonthus</i> aff. <i>mnemon</i>
<i>Anotylus</i> sp. 3	<i>Belonuchus oxyporinus</i>	<i>Eustilicus</i> sp. 1	<i>Philonthus gentilis</i>
<i>Megarthus alatorreorum</i>	<i>Belonuchus rufipennis</i>	<i>Eustilicus</i> sp. 2	<i>Philonthus</i> sp. 1
<i>Proteinus</i> sp.	<i>Belonuchus trochanterinus</i>	<i>Rugilus</i> sp.	<i>Philonthus</i> sp. 2
<i>Bisnius</i> sp.	<i>Belonuchus xanthomelas</i>	<i>Pinophilus</i> sp.	<i>Philonthus</i> sp. 3
<i>Tachinus mexicanus</i>	<i>Chroaptomus mexicanus</i>	<i>Palaminus</i> sp.	<i>Philonthus</i> sp. 4
<i>Quedius</i> sp. 1	<i>Philonthus hoegei</i>	<i>Scaphisoma</i> sp. 1	<i>Philonthus</i> sp. 5
<i>Quedius</i> sp. 2	<i>Philonthus sericans</i>	<i>Scaphisoma</i> sp. 2	<i>Platydracus phoenicurus</i>
<i>Quedius</i> sp. 3	<i>Philonthus testaceipennis</i>	<i>Baocera</i> sp.	<i>Oxytelinae</i> sp.
	<i>Creophilus maxillosus</i>	<i>Toxidium</i> sp.	<i>Coproporus</i> sp.
	<i>Platydracus</i> sp. 1	<i>Bolitobius</i> sp.	<i>Pselaphinae</i> sp.
	<i>Platydracus</i> sp. 02	<i>Philonthus</i> aff. <i>iris</i>	
	<i>Platydracus</i> aff. <i>tempestivus</i>	<i>Bryoporus</i> sp. 1	
	<i>Platydracus biseriatus</i>	<i>Bryoporus</i> sp. 2	
	<i>Platydracus mendicus</i>	<i>Bryoporus</i> sp. 3	
	<i>Styngetus adrianae</i>	<i>Bryoporus</i> sp. 4	
	<i>Oligotergus paederiformis</i>	<i>Belonuchus ephippiatus</i>	
	<i>Neohypnus</i> sp. 1	<i>Sepedophilus</i> sp. 1	
	<i>Neohypnus</i> sp. 2	<i>Sepedophilus</i> sp. 2	
	<i>Neohypnus</i> sp. 3	<i>Sepedophilus</i> sp. 3	
	<i>Philonthus</i> sp. 6	<i>Sepedophilus</i> sp. 4	

4.3 Estimación de la diversidad de estafilínidos necrócolos

4.3.1 Esfuerzo de muestreo a partir del tamaño de muestra

Se evaluó la diversidad de cada altitud si el tamaño de muestra fuera el doble (Cuadro 5 y Figura 3).

Se encontró que el mejor esfuerzo de muestreo fue para los 2,700 msnm, en los que el número de especies aumentaría de 54 a 57 especies, seguido de los 2,500 msnm en los que pasaría de 38 a 46 especies, en los 2,300 msnm de 40 a 47 y a los 2,100 de 47 a 61 especies.

Las curvas de diversidad de Shannon y Simpson ($q=1$ y $q=2$) para todas las altitudes se estabilizaron antes de la muestra de referencia, lo que demuestra que los números de Hill de orden superior no están dominados por las frecuencias de las especies más comunes, y por lo tanto, no son sensibles a los efectos de muestreo (Figura 3).

4.3.2 Comparación del tamaño de muestra

Cada altitud mostró diferente tamaño de muestra, por lo cual la rarefacción fue el método utilizado para calcular el número de especies esperadas en el caso de que todas las muestras poseyeran el mismo número de individuos capturados, en este caso de 7,834 individuos por altitud (Figura 4).

Si todas las altitudes hubieran tenido el mismo tamaño de muestra, los 2,100 msnm presentaría la mayor riqueza con un estimado de 75 especies, seguido de los 2,700 msnm con 52, 2,300 msnm con 51 y finalmente los 2,500 con 46 especies. Por lo anterior, si se aumentara por igual el tamaño de muestra en todas las altitudes y todas las especies tuvieran la misma probabilidad de ser capturas, la riqueza disminuiría a medida que el gradiente altitudinal fuera mayor hasta los 2,500 msnm a medida que crece el tamaño de muestra, este patrón cambiaría a los 2,700 msnm, donde la riqueza aumenta (Figura 4c).

En contraste, para la diversidad de Shannon ($q=1$), a los 2,700 msnm se encontraría en proporción 7 de 8 o 9 especies que se podrían encontrar en otras altitudes, mientras que los 2,100 msnm sería la altitud con el mayor número de especies representadas de las demás altitudes (Figura 4b).

Los 2,500 msnm presentaría la mayor equidad ($q=2$), porque la dominancia sería distribuida en 6 especies, mientras que para los 2,100, 2,300 y 2,700 msnm, sería entre 4 a 5 especies. Los 2,700 msnm sería el piso altitudinal con mayor probabilidad de presentar la mayor dominancia (Figura 4c).

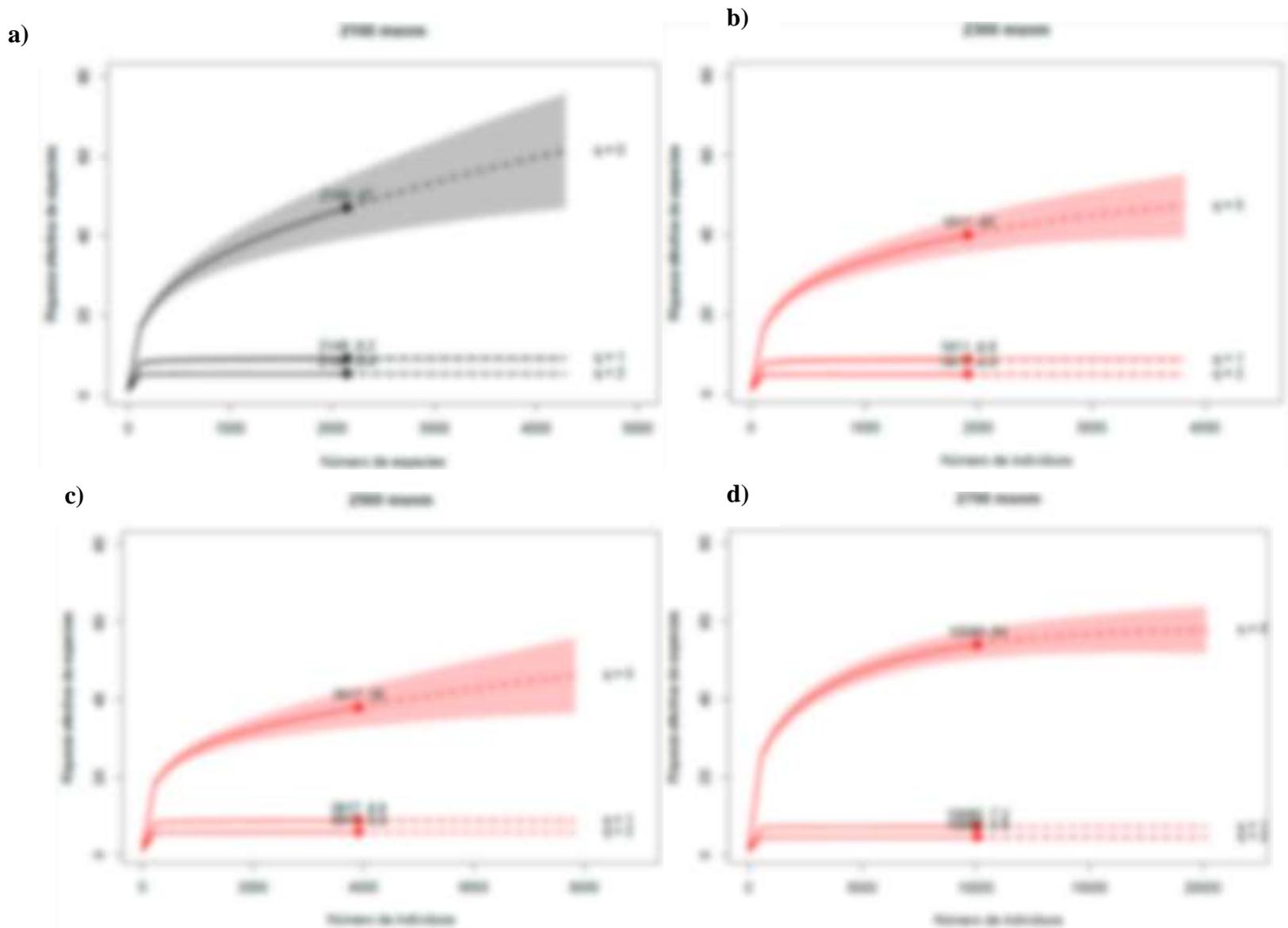


Figura 3. Gráfica del tamaño de la muestra con base en rarefacción (líneas sólidas) y extrapolación (líneas discontinuas, duplicando el tamaño de la muestra de referencia) de la diversidad de especies de cada altitud basado en Números de Hill de orden $q= 0, 1, 2$. **a)** 2,100 msnm. **b)** 2,300 msnm. **c)** 2,500 msnm. **d)** 2,700 msnm. Los intervalos al 95% de confianza, fueron obtenidos por un método bootstrap basado en 200 replicaciones. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido.

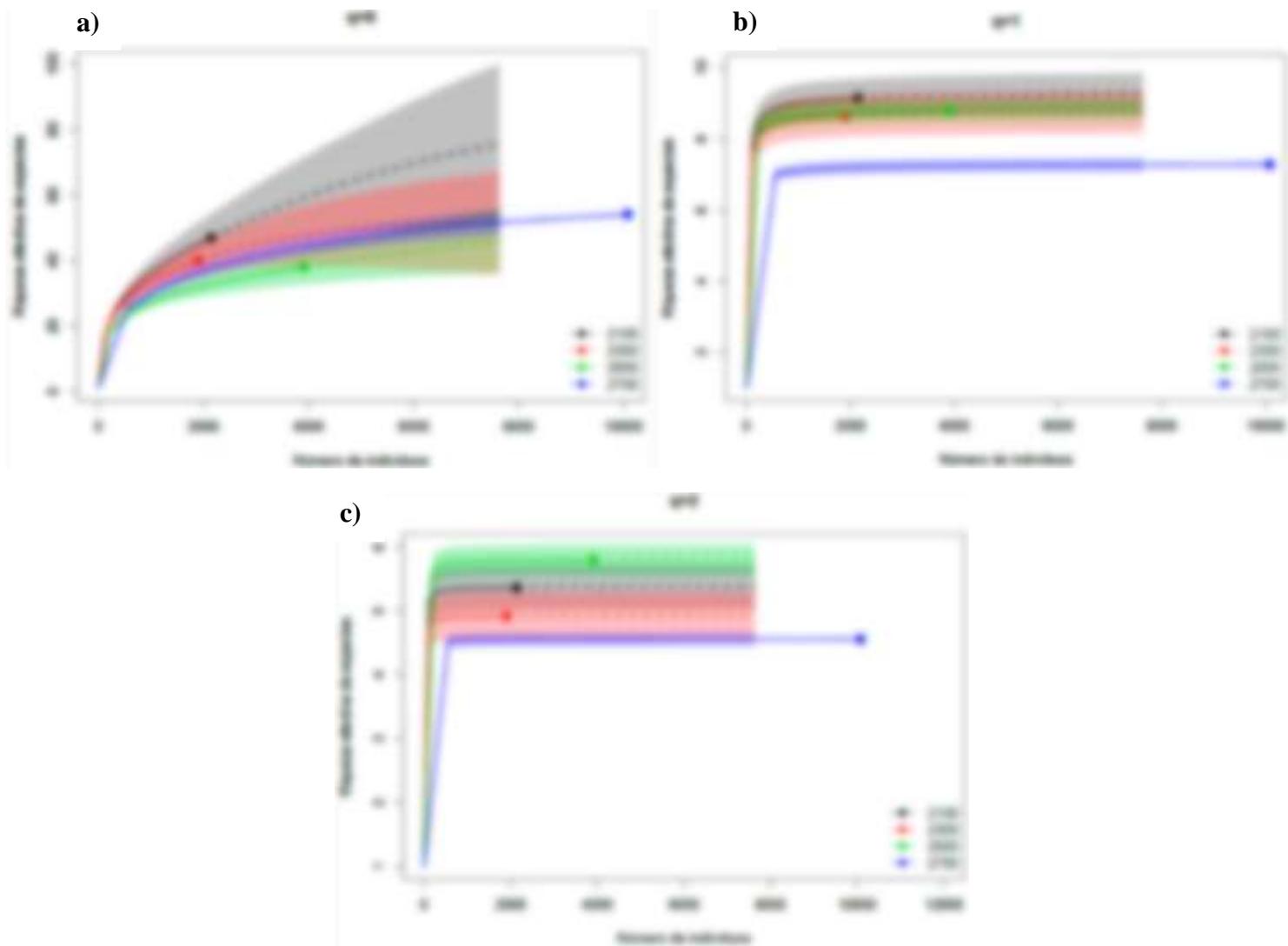


Figura 4. Graficas de comparación del tamaño de muestra con base en la rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas discontinuas, en base a un tamaño de muestra de 7,834 individuos (el doble del tamaño de muestra de los 2,500 msnm) de la diversidad altitudinal de estafilínidos necrócolos por números de Hill de orden. **a)** $q=0$. **b)** $q=1$. **c)** $q=2$. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido.

4.3.3 Cobertura de la muestra

La cobertura es una medida de la exhaustividad de la muestra, dada la proporción del número total de individuos en una comunidad que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao & Jost, 2012).

Las estimaciones de la cobertura de la muestra indican que con el número de individuos capturados, se logró una cobertura del 99% para cada altitud. Los 2,100, 2,300 y 2,500 msnm empiezan a presentar una cobertura del 90% con un tamaño de muestra de 60 individuos capturados, mientras que los 2,700 msnm con 175 individuos. Esto nos indica que un mayor número de especies necrócolas acuden en un menor tamaño de muestra a los 2,100, 2,300 y 2,500 msnm, mientras que a los 2,700 msnm se requiere de un mayor tamaño de muestra para capturar el mayor número de especies.

Al aumentar al doble el tamaño de muestra por altitud, la cobertura aumentó en una proporción de 0.2% y 0.3% para los 2,100 y 2,300 msnm, mientras que para los 2,500 y 2,700 msnm aumentó en una proporción de 0.08% y 0.06% respectivamente (Figura 6 y Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultados de la extrapolación para cada altitud.

Altitud (msnm)	Abundancia	N° especies	Abundancia extrapolada	N° especies estimado	Cobertura	Cobertura estimada
2,100	2,146	47	4,290	61	0.9920	0.9944
2,300	1,911	40	3,820	47	0.9942	0.9976
2,500	3,917	38	7,830	46	0.9974	0.9982
2,700	10,080	54	20,160	58	0.9992	0.9998

Cuando comparamos las diversidades con base en una cobertura del 99.67% por altitud, los 2,700 msnm presenta la mayor riqueza (54 especies), seguido de los 2,100 msnm (47 especies), 2,300 msnm (40 especies) y 2,500 msnm (38 especies), sin presentar diferencias significativas entre ellas.

Los 2,700 msnm tiene la menor diversidad de orden 1 ($q=1$), y presenta diferencias significativas con el resto de altitudes cuando la cobertura es de 90%. Los 2,100 msnm tiene la mayor cantidad de especies representadas de las demás altitudes.

Los 2,500 msnm, fue la altitud que presentó la mayor equidad ($q=2$), seguido de los 2,100, 2,300 y 2,700 msnm, ninguna altitud presentó diferencias significativas entre la altitud que la antecede, pero si, con el resto, cuando la cobertura es de 99.67%. (Figura 7). Esto nos indica, que la exhaustividad del muestreo por altitud en este trabajo fue la adecuada para analizar los componentes de la diversidad, permitiéndonos inferir que los 2,700 msnm se encuentra representada la menor cantidad de especies de las demás altitudes, mientras que los 2,100 msnm está el mayor número de especies representadas de los demás pisos altitudinales.

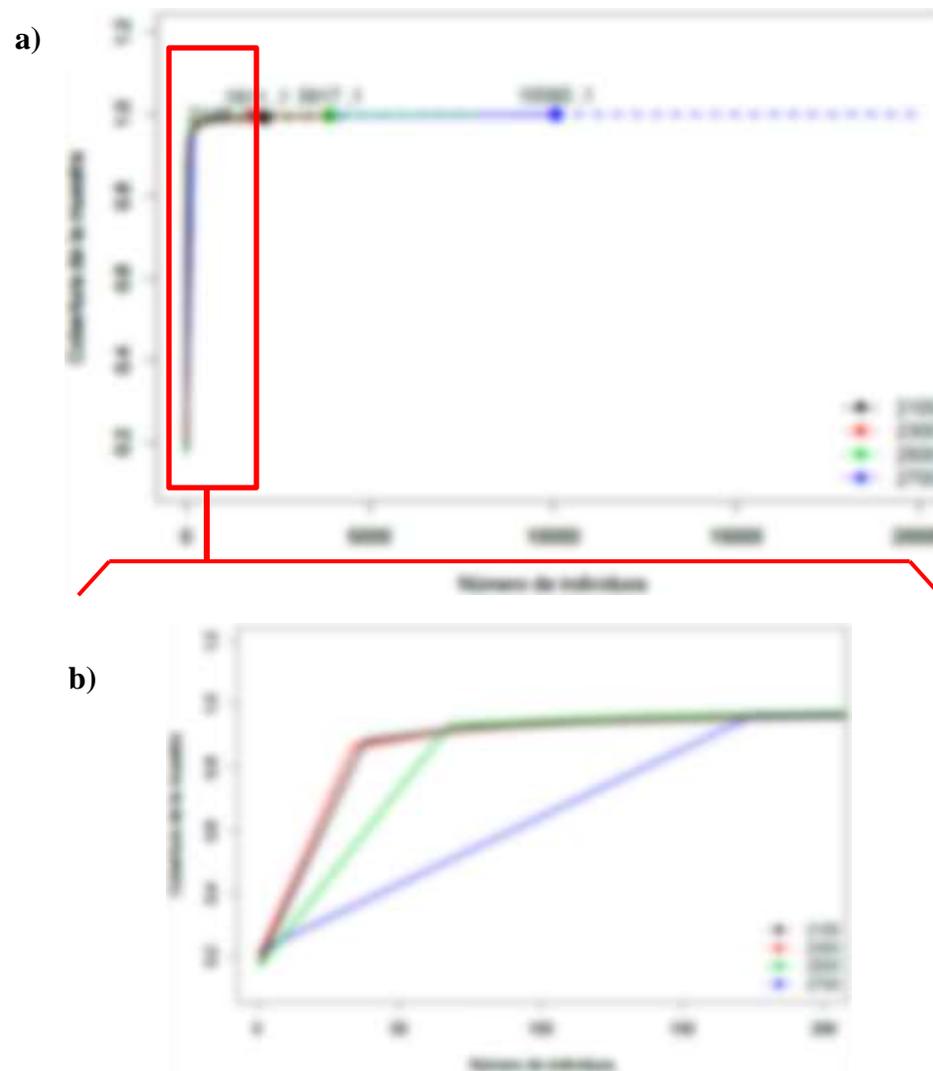


Figura 5. Grafica de la cobertura para las muestras enrarecidas (líneas solidas) y muestras extrapoladas (líneas discontinuas). El 95% de los intervalos de confianza se obtuvieron por un método bootstrap basado en 200 replicaciones. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido. Cada de las cuatro curvas fue extrapolada duplicando el tamaño de la muestra de referencia. **a)** Cobertura de la muestra general. **b)** Ampliación al gráfico “a)” en donde se muestran la diferencias en las coberturas enrarecidas y extrapoladas de cada altitud.

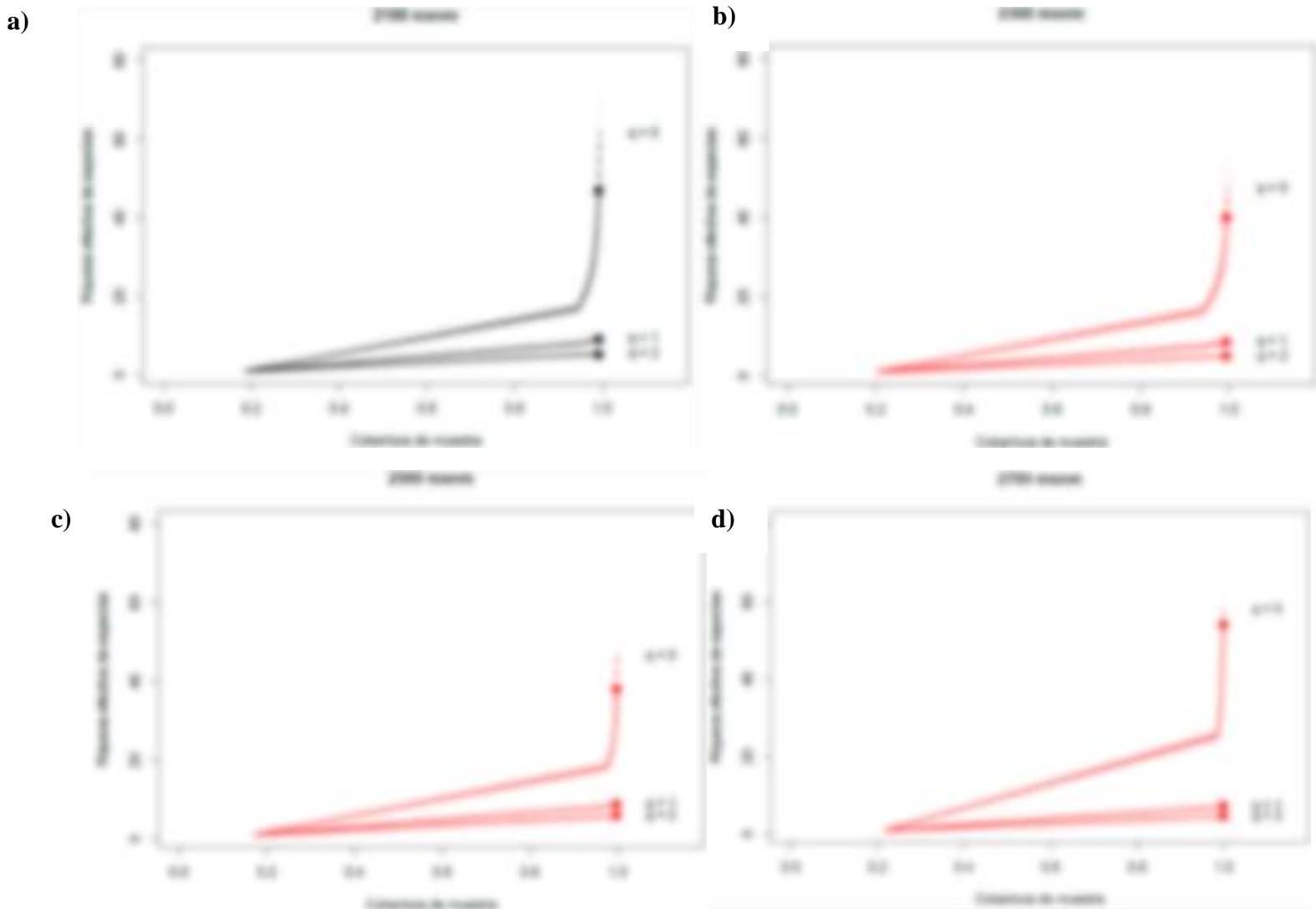


Figura 6. Grafica de la cobertura basada en la rarefacción (líneas solidas) y extrapolación (líneas discontinuas) con intervalos del 95% de confianza para la diversidad de estafilínidos necrócolos en Números de Hill de orden $q=0, 1, 2$. **a)** 2,100 msnm. **b)** 2,300 msnm. **c)** 2,500 msnm. **d)** 2,700 msnm. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido. A los 2,100 msnm la cobertura fue extrapolada a 99,44%, 2,300 msnm a 99.76%, 2,500 msnm a 99.82% y la cobertura de los 2,700 msnm fue extrapolada a 99.98%. (El valor de la cobertura fue la duplicación de cada tamaño de muestra de referencia)

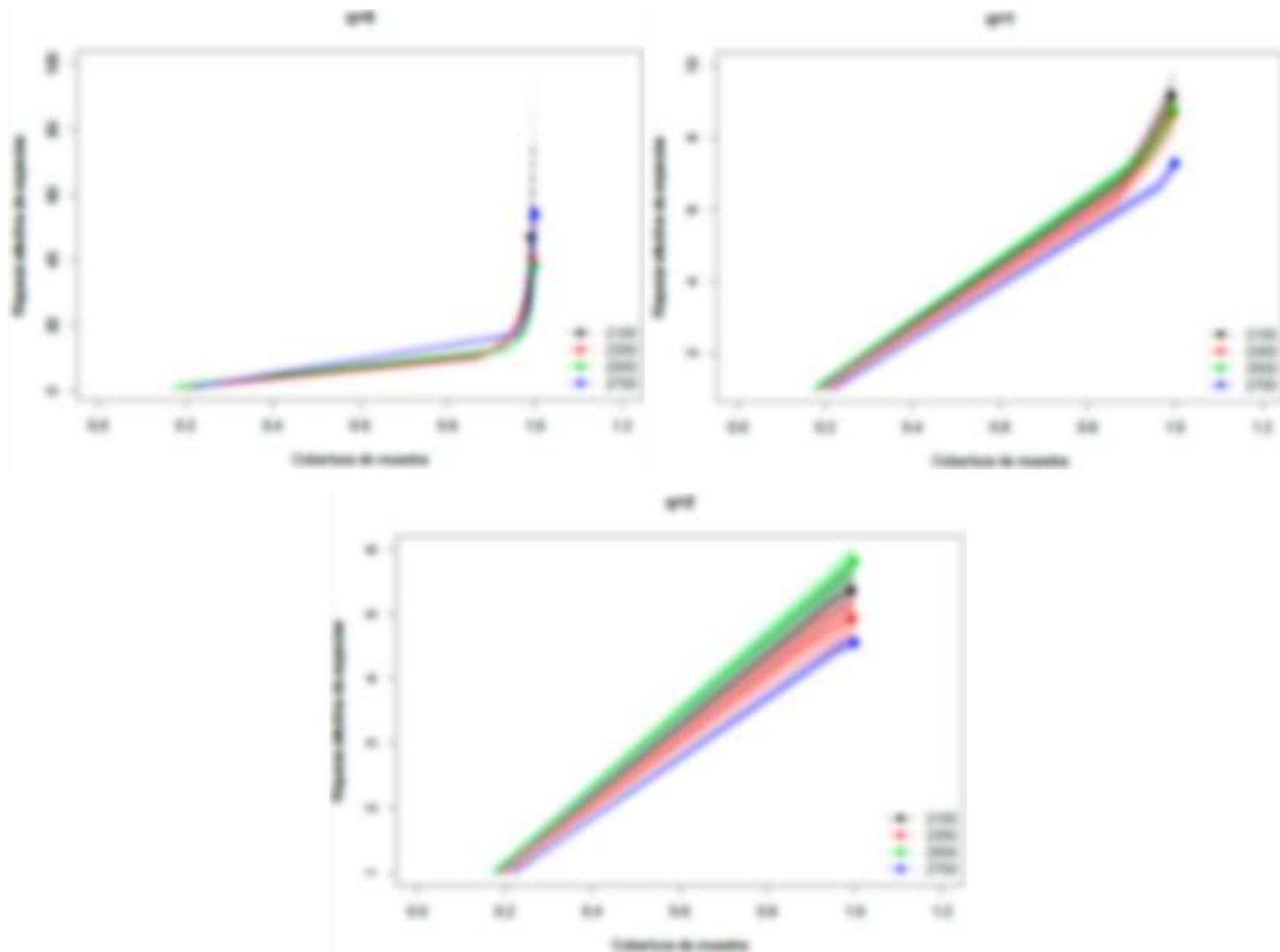


Figura 7. Grafica de comparación de coberturas basadas en rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea discontinua), bajo una cobertura del 99.67%. (La menor cobertura de la duplicación del tamaño de referencia de la muestra) de la diversidad de estafilínidos necrócolos por números de Hill de orden **a)** $q=0$. **b)** $q=1$. **c)** $q=2$. La muestra de referencia en cada altitud está denotada por un punto sólido.

4.4 Curva de rango-abundancia

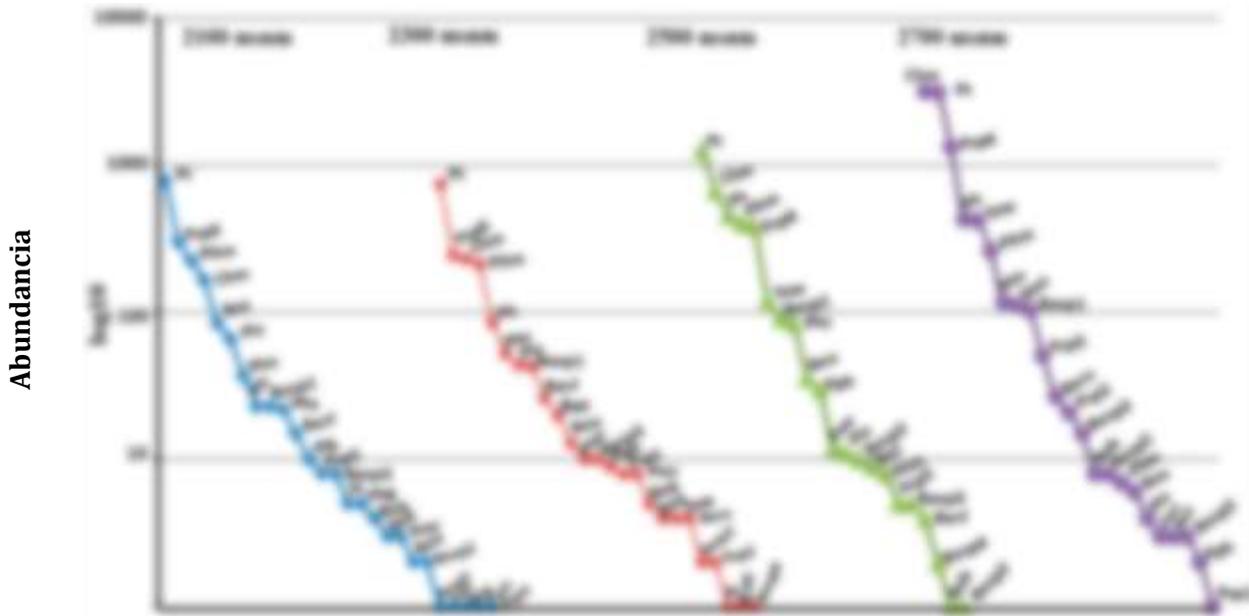


Figura 8. Gráfica de Rango-Abundancia de las especies de estafilínidos necrócolos más abundantes

El ensamble y la abundancia de estafilínidos necrócolos variaron a lo largo del gradiente altitudinal. La mayor dominancia la presenta los 2,700 msnm (4.556), seguido por los 2,300 msnm (4.916) y 2,100 msnm (5.362) (Cuadro 6 y Figura 8).

Philonthus testaceipennis (Pt), fue la especie más dominante (5,959 individuos) de todo el gradiente altitudinal, su mayor abundancia la presentó entre 2,500 (1,274 individuos) y 2,700 msnm (3,145 individuos). Sin embargo, a los 2,700 msnm la mayor abundancia la presentó *Chroaptomus mexicanus* (Chm) (3,167 individuos) que siguió un patrón proporcional a la altitud.

A medida que el gradiente altitudinal aumenta, proporcionalmente también lo hace la dominancia de *Philonthus hoegei* (Ph) que se distribuyó a lo largo de todo el gradiente altitudinal, mostrando el mayor número de individuos entre los 2,500 msnm (459 individuos) y 2,700 msnm (428 individuos), y la cual presentó un patrón similar en bosque de *Quercus* para altitudes

comparables de 2,412 msnm (Asiain *et al.*, 2011) y 2,300-2,825 msnm (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000)

Otras especies que tuvieron este mismo patrón de dominancia fueron *Tachinus mexicanus* (Tme), *Philonthus sericans* (Phs), *Belonuchus oxyporinus* (Beo) y *Belonuchus* sp. 1 (Besp1). Sin embargo, *Tachinus mexicanus*, es la única especie que tiene un patrón similar de dominancia en otros estudios en bosques templados en México (Cejudo & Deloya, 2005; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000).

Todo lo contrario pasa con *Platydracus* aff. *tempestivus* (Pltm), *Belonuchus trochanterinus* (Bet), *Belonuchus rufipennis* (Berf), *Platydracus* sp. 2 (Plv) y *Philonthus* sp. 5 (Psp5) en los que la dominancia disminuye a medida que aumenta el gradiente altitudinal. Sin embargo, aunque la dominancia de algunas de estas especies disminuye con respecto al resto del ensamble, sus abundancias no lo hacen, pues en el caso de *Platydracus* aff. *tempestivus* los 2,500 msnm se presentó la mayor abundancia (406 individuos) seguido de los 2,700 msnm (262 individuos). *Belonuchus rufipennis* se encontró desde los 2,100 a los 2,500 msnm (45 individuos), siendo los 2,300 msnm la altitud donde fue más abundante (26 individuos) y *Philonthus* sp. 5 estuvo a lo largo de todo el gradiente (72 individuos) siendo los 2,700 msnm la altitud que presentó la mayor abundancia (51 individuos).

Por lo cual, se considera que los valores de dominancia no guardan para algunas especies del ensamble una estrecha relación entre sus abundancias altitudinales por la gran diferencia que presentan con las abundancias de las especies más dominantes del ensamble altitudinal.

4.5 Complementariedad y similitud estacional entre altitudes

La estacionalidad estuvo marcada por dos periodos, periodo de lluvias que está comprendido de abril a septiembre en el que se presentó la mayor precipitación (entre 2.4 a 21.22 mm/mes) y el periodo de secas, entendido entre octubre a marzo, en la que hubo la menor precipitación (entre 0 a 0.8 mm/mes).

El periodo de lluvias presentó la mayor abundancia (11,724 individuos) y riqueza promedio (29 especies) del gradiente altitudinal, mientras que en el periodo de secas la abundancia (6,330 individuos) fue menor, la riqueza promedio (27 especies), no presentó diferencias significativas con el periodo de lluvias.

La temperatura en todos los sitios altitudinales tuvo un descenso en los meses entre enero a marzo, mientras que en los mismos meses la humedad se comportó de manera contraria. Todas las altitudes presentaron su menor temperatura en marzo y su mayor valor en agosto, a excepción de los 2,300 msnm que la presentaron en diciembre. La menor humedad se presentó un diciembre en todo el gradiente, mientras que su mayor valor se presentó entre marzo y abril en todas las altitudes (Figura 9).

Por altitud, el periodo de lluvias presentó casi el doble de la abundancia (2,100: 1,243 individuos, 2,300 msnm: 1,243 individuos, 2,500: 2,440 individuos, 2,700 msnm: 6,698 individuos) que se registró para el periodo de secas (2,100: 803 individuos, 2,300 msnm: 668 individuos, 2,500: 1,477, 2,700 msnm: 3,382 individuos) (Figura 10).

La riqueza promedio por altitud en el periodo de lluvias fue mayor (2,100: 13.83 especies, 2,300 msnm: 13.16 especies, 2,500: 13.83 especies) que en el periodo de secas (2,100: 9.6 especies, 2,300 msnm: 10 especies, 2,500: 11.33 especies) hasta los 2,500, porque en el periodo de secas los 2,700 presentó un mayor riqueza promedio (19.5 especies) con respecto al de lluvias (17.83 especies) (Figura 10).

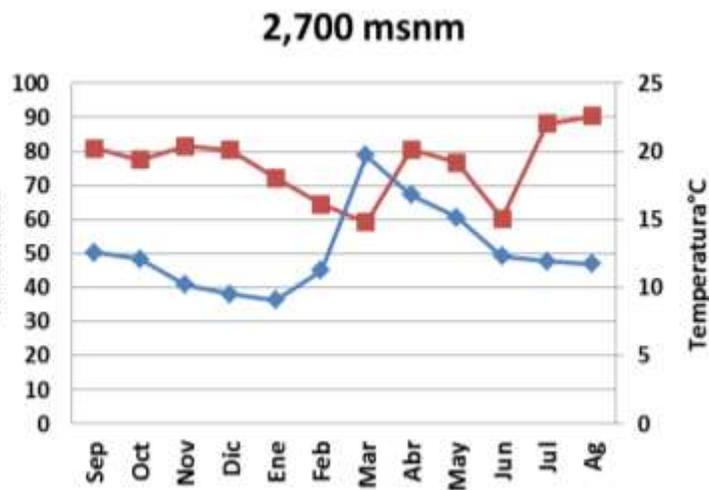
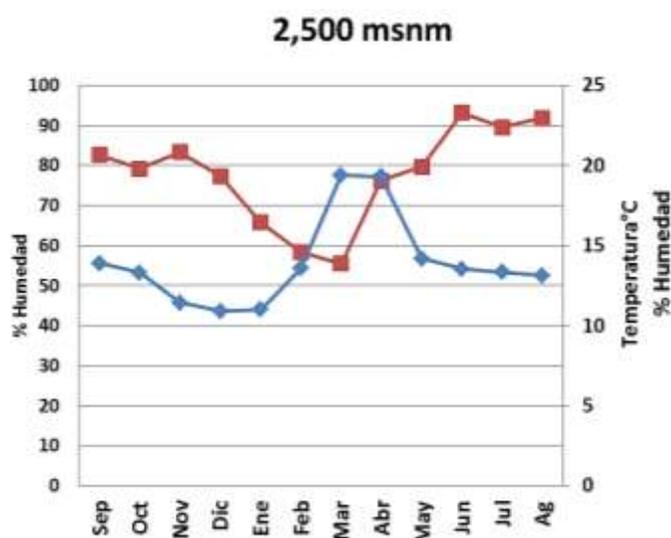
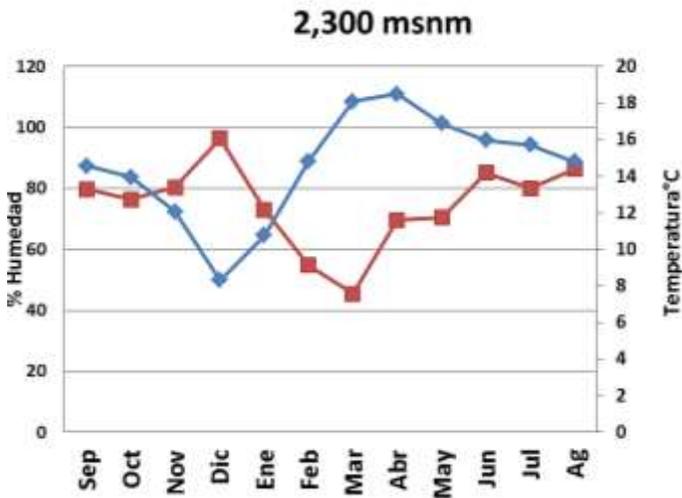
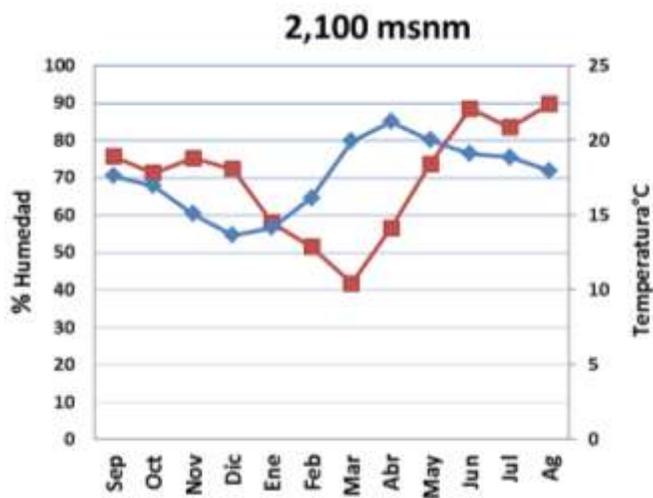


Figura 9. Humedad y temperatura del muestreo. ■ Humedad ◆ Temperatura

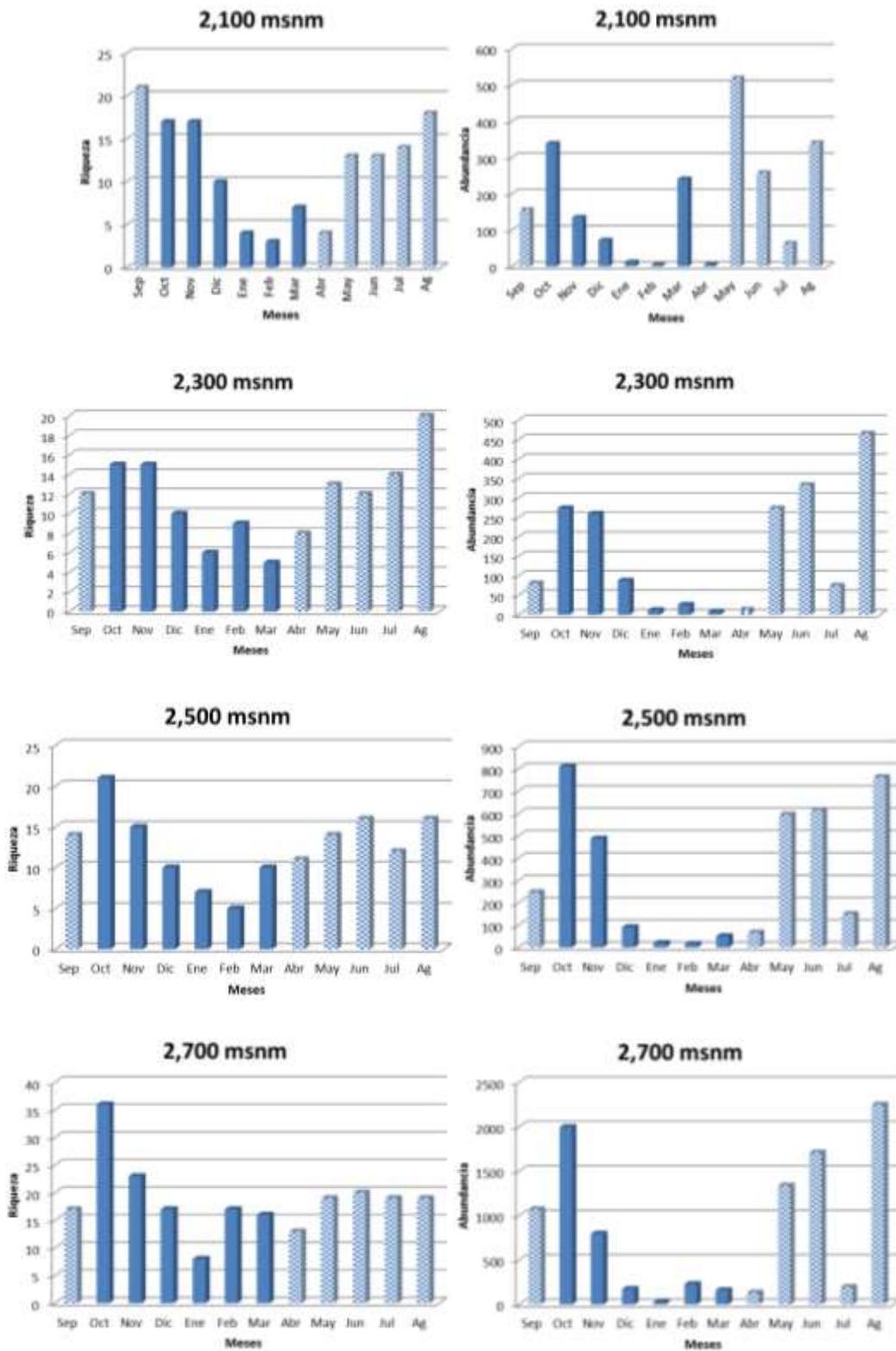


Figura 10. Riqueza y abundancia mensual por altitud.

 Periodo de Iluvias
  Periodo de secas

La mayor similitud del ensamble entre altitudes se presenta de manera general a lo largo del año en el periodo de lluvias (de mayo a diciembre, con excepción de abril), temporada en la que se presentan 11,505 individuos de los 18,054 capturados –sin sumar abril- (Figura 11). Mientras que la mayor complementariedad del ensamble se presenta de manera general entre enero a marzo (periodo de secas) y abril (mes de transición entre periodo de secas y de lluvias). La complementariedad tiene una relación proporcional a la altitud (Figura 11).

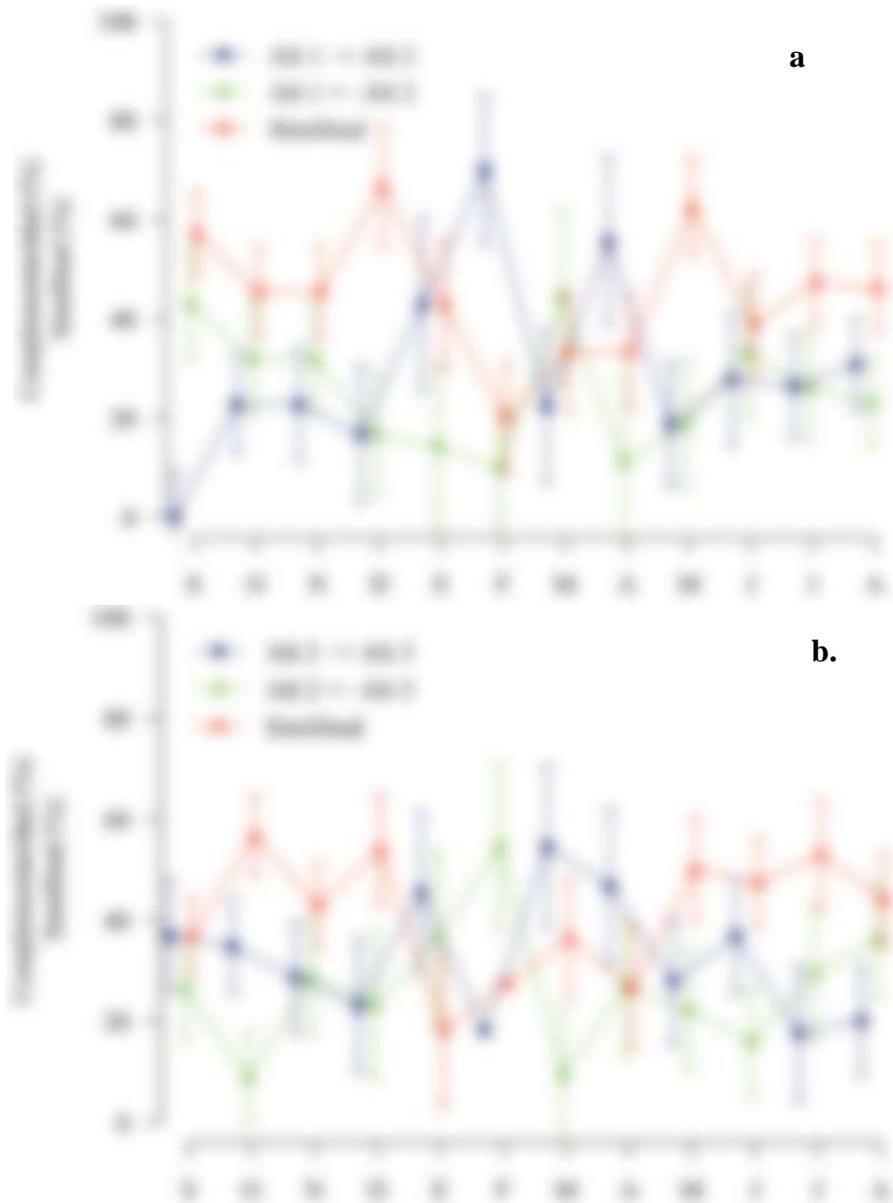
Los 2,100 msnm tienen en común 32 especies con los 2,300 msnm y presentan 23 especies diferentes en total, de las cuales 15 son exclusivas de los 2,100 msnm y 8 de los 2,300 msnm. Su mayor similitud se presenta en diciembre (periodo de lluvias) y mayo (periodo de lluvias), meses en los cuales su composición comparte de 60% al 65% de especies. En enero (periodo de secas) y abril (periodo de lluvias), los 2,100 msnm complementan a los 2,300 msnm en un 50% a 65%. La mayor complementariedad de los 2,300 msnm con respecto a los 2,100 msnm se da en marzo (periodo de secas) y septiembre (periodo de lluvias) meses en los que su composición se complementan en un 40% a 50% (Figura 11a).

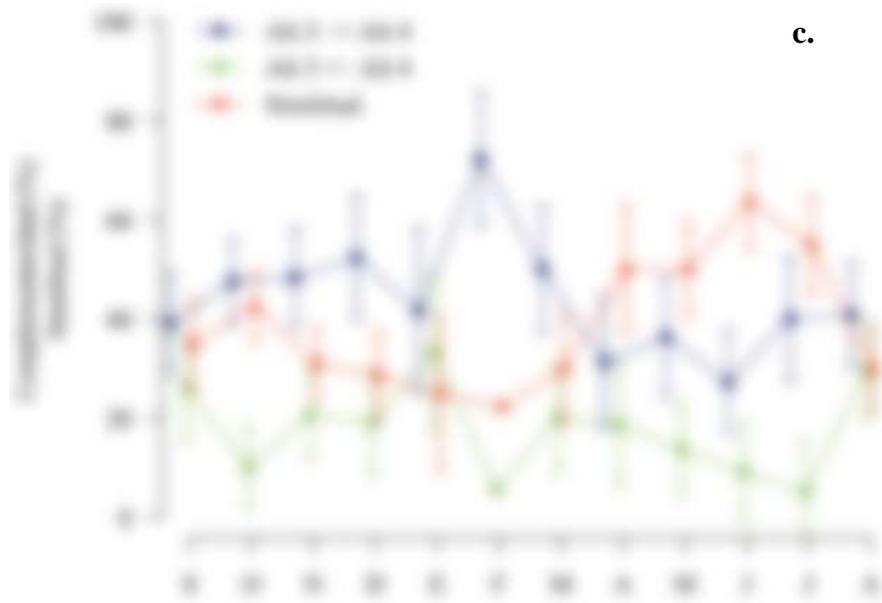
Para los 2,300 msnm y 2,500 msnm la mayor similitud del ensamble se presenta en octubre (periodo de secas), diciembre (periodo de secas) y julio (periodo de lluvias), en los cuales su composición comparte de 55% a 60% de especies. La dos altitudes tienen en común 27 especies y 25 diferentes de las cuales, 13 son exclusivas de los 2,300 msnm y 12 de los 2,500 msnm. En enero (periodo de secas), marzo (periodo de secas) y abril (periodo de lluvias) los 2,300 msnm complementa de 40% a 55% la composición presente en los 2,500 msnm, mientras que en febrero (periodo de secas) los 2,500 msnm complementan en un 55% la composición de los 2,300 msnm (Figura 11b).

Los 2,500 msnm y 2,700 msnm tienen en común 31 especies y 32 diferentes, de las cuales 8 son exclusivas de los 2,500 msnm y 24 de los 2,700 msnm. Su mayor similitud se presenta en junio (periodo de lluvias) y julio (periodo de lluvias), en los cuales la composición de las altitudes se asemeja en un 55% a 65%. En febrero (periodo de secas), diciembre (periodo de secas) y marzo (periodo de secas) la composición de los 2,500 msnm complementan en un 50% a 70% a la composición de los 2,700 msnm. En enero (periodo de secas) y abril (periodo de lluvias) hubo una complementariedad del 30% a 40% de los 2,700 a 2,500 msnm (Figura 11c).

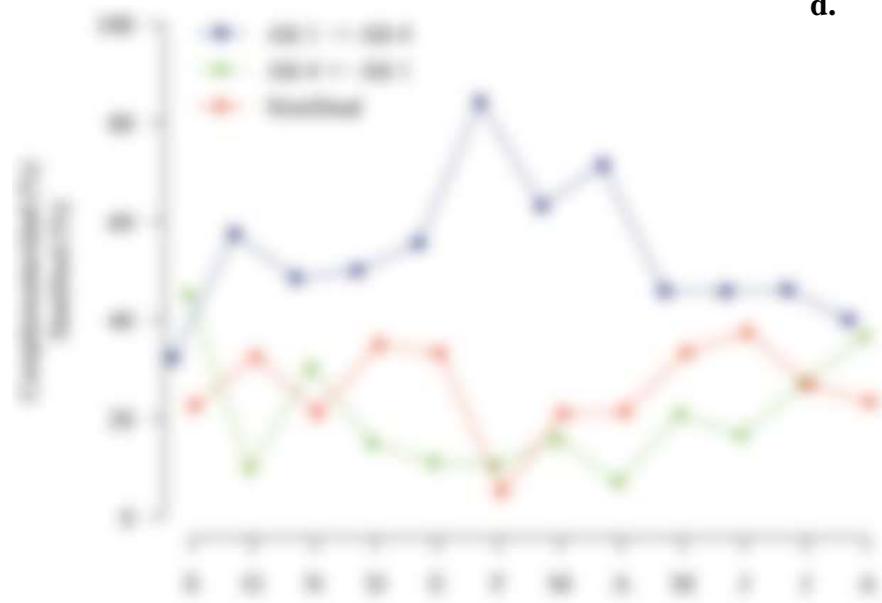
Para los 2,100 msnm y 2,700 msnm la mayor similitud del ensamble se presenta en junio (periodo de lluvias) y diciembre (periodo de secas), en los cuales la composición entre altitudes se asemeja en un 30% a 40%. La dos altitudes tienen en común 33 especies y 35 diferentes de las cuales 14 son exclusivas de los

2,100 msnm y 21 de los 2,700 msnm. En febrero (periodo de secas) y abril (periodo de lluvias) se encuentra la mayor complementariedad de la composición de los 2,100 msnm a los 2,700 msnm, meses en los que se complementan en un 70% a 80%. En septiembre (periodo de lluvias) y agosto (periodo de lluvias) los 2,700 msnm complementan en un 30% a 45% la composición de los 2,100 msnm (Figura 11 d).





c.



d.

Figura 11. Gráficas de complementariedad y similitud entre altitudes. **a.** Entre A11 y A12. **b.** Entre A12 y A13. **c.** Entre A13 y A14. **d.** Entre A11 y A12. Abreviaturas A11:2,100 msnm, A12: 2,300 msnm, A13:2,500 msnm, A14:2,700 msnm.

4.6 Análisis de diversidad alfa altitudinal

La mayor riqueza se presenta a los 2,700 msnm con 54 especies seguido de los 2,100 msnm donde se recolectaron 47 (Cuadro 6, Figura 11a y 15). En los 2,700 msnm se recolectaron 21 especies que no se recolectaron a 2,100 msnm, y en los 2,100 msnm se capturaron 14 especies que no se encontraron a los 2,700 msnm. Lo que demuestra como la riqueza disminuye a medida que aumenta la altitud hasta los 2,500 msnm, sin embargo, este patrón cambia a los 2,700 msnm, donde la riqueza aumenta.

Al incluir todas las especies y su abundancia relativa en la medida de diversidad ($q= 1$), se encontró que en los 2,100 msnm se encuentra mejor representada la diversidad del resto de pisos altitudinales, de las siguiente manera: 94.25% de la diversidad que hay a 2,300 msnm, 95.97% de los 2,500 y 79.49% de los 2,700 msnm. El porcentaje de especies representadas en las altitudes bajas (Figura 11 b), evidencia como la composición cambia a medida que aumenta el gradiente altitudinal (Figura 8 y 10).

Los 2,500 msnm presentó la mayor equidad ($q = 2$) de todo el gradiente altitudinal y los 2,700 msnm la mayor dominancia (Figura 11c), como también se evidencio en la estructura altitudinal (Figura 8).

Cuadro 6. Valores de índices de diversidad verdadera por altitud.

	2,100	2,300	2,500	2,700
q=0	47	40	38	54
q=1	9.152	8.626	8.784	7.275
q=2	5.362	4.916	5.800	4.556

4.7 Análisis de diversidad alfa mensual

El periodo de lluvias presenta en promedio la mayor riqueza ($q=0$; 29 especies) a lo largo de todo el año, con respecto al periodo de secas ($q=0$; 27 especies), sin embargo, el periodo de secas en promedio tiene la mejor representadas las especies ($q=1$; 6.47) porque presenta la mayor equidad ($q=2$; 4.21) promedio con respecto a la época de lluvias ($q=1$; 5.97, $q=2$; 3.93) (Cuadro 7, Figura 9 y 12).

Los valores de $q = 0$ claramente diferencia a octubre como el mes con más riqueza de estafilínidos necrócolos con 43 especies, seguido por noviembre con 39 (Cuadro 7, Fig. 12a), a pesar de que en octubre (3,420 individuos) se presentó más del doble de individuos que en noviembre (1,679 individuos), la diferencia de riqueza no fue significativa. Estos meses hacen parte del periodo de secas, en el que se presentó la mayor similitud en la composición entre altitudes, y en particular fueron donde los 2,300 y los 2,500 msnm presentaron valores altos de similitud (entre 45% y 55%) (Figura 10 b).

Al incluir todas las especies y su abundancia relativa en la medida de diversidad ($q= 1$), abril (10.24) presentó la mayor diversidad, seguido de julio (9.19) y enero (9.08) (Figura 12b). Abril y julio, hacen parte del periodo de lluvias, mientras que enero al periodo de secas, sin embargo, algo que los caracteriza es que presentan valores bajos de abundancia y riqueza y valores altos de equidad en comparación al resto del año (Figura 12). En abril se encuentra la mayor cantidad de especies representadas de los demás meses en el siguiente orden: el 89.7% de la diversidad que hay en julio, 88.7% de enero, 76.6% de octubre, 74.8% de noviembre, 62.2% de diciembre, 45% de agosto, 44.63% de septiembre, 41.33% de marzo, 37.38% de mayo, 33.46% de junio y 32.77% de la diversidad de febrero. Sin embargo, a pesar de tener la mayor representatividad de especies de otros meses, abril presentó la menor riqueza (19 especies) y la segunda menor abundancia (219 individuos) del año, pero fue el mes con mayor equitatividad (8.081) (Cuadro 7). Las especies más abundantes de ese mes fueron *Philonthus sericans* (40 individuos), *Philonthus testaceipennis* (39 individuos) y *Phloeonomus centralis* (38 individuos). En febrero (3.35) se presentó la menor equidad, coincidiendo con el mes de menor precipitación de todo el año y en el

cual las especies que presentaron la mayor abundancia fueron *Phloeonomus centralis* (203 individuos) y *Philonthus sericans* (20).

Los valores de equidad ($q = 2$) obtenidos son similares con los de orden 1, presentado abril (8.08) como en los que se presentan la mayor equidad y a febrero como el de menor equidad (1.8) (Figura 12c).

Cuadro 7. Valores de índices de diversidad verdadera por mes.

	Sep	Oct	Nov	Dic	En	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Agos
q=0	34	43	39	24	14	22	20	19	27	28	27	37
q=1	4.57	8.15	7.66	6.37	9.08	3.35	4.23	10.24	3.82	3.42	9.19	4.61
q=2	2.29	5.61	4.79	3.52	7.27	1.80	2.26	8.08	2.33	1.88	6.06	2.93

4.8 Diversidad beta de estafilínidos necrócolos

El valor promedio de disimilitud total (β_{cc}) fue de 0.24, el valor máximo se presentó entre la comparación de 2,100 a 2,700 msnm y entre 2,500 a 2,700 msnm. Entre los 2,100 y los 2,300 y 2,500 (0.21) se encontraron las menores diferencias en la composición de especies del ensamble.

La composición de los 2,100 y los 2,700 msnm, presento la mayor disimilitud en febrero (periodo de secas), mes en el que los 2,100 msnm complemento en aproximadamente el 90% la composición de los 2,700 msnm, mientras que en septiembre (periodo de lluvias) los 2,700 msnm complementan en un 45% la composición de los 2,100 msnm (Figura 10 d). Esta disimilitud fue explicada más por el remplazo (0.21) de especies que por la diferencia de riqueza (0.05).

Entre 2,500 a 2,700 msnm, la mayor disimilitud se presenta en febrero, en donde los 2,500 msnm complementan en un 70% la composición de los 2,700 msnm. La disimilitud de estas altitudes se presentó en una misma proporción por la diferencia de riquezas (0.13), como por el remplazo de especies (0.13).

Para los 2,100 y los 2,300 la mayor disimilitud de la composición se encontró en febrero (periodo de secas) en los que los 2,100 msnm complementaban en un 70% la composición de los 2,300

msnm (Figura 10a). La disimilitud de estas altitudes se presentó más por el remplazo de especies (0.15) que por la diferencia de riquezas (0.06).

Entre los 2,300 msnm y los 2,500 msnm la mayor disimilitud se presentó en enero, mes en el que los 2,300 complementaron en un 50% la composición de los 2,500 msnm (Figura 10b). En estas altitudes se encontró el mayor reemplazo de especies (0.23) de todo el gradiente altitudinal y una mínima diferencia de riqueza (0.02), lo que explica porque los 2,500 msnm presenta la mayor equidad de todo el gradiente (Figura 4c y 11).

El valor promedio de reemplazo (β_3) entre los sitios fue de 0.16, equivalente al 68.2% de la disimilitud total, mientras que el valor promedio de diferencias en la riqueza de especies (β_{rich}) fue de 0.076 equivalente al 31.7% de la disimilitud total. Con lo anterior, se observó que del total de la disimilitud del gradiente altitudinal, el 68.2% se debió al reemplazo y el 31.7% a la diferencia en la riqueza de especies (Figura 12 y Cuadro 8).

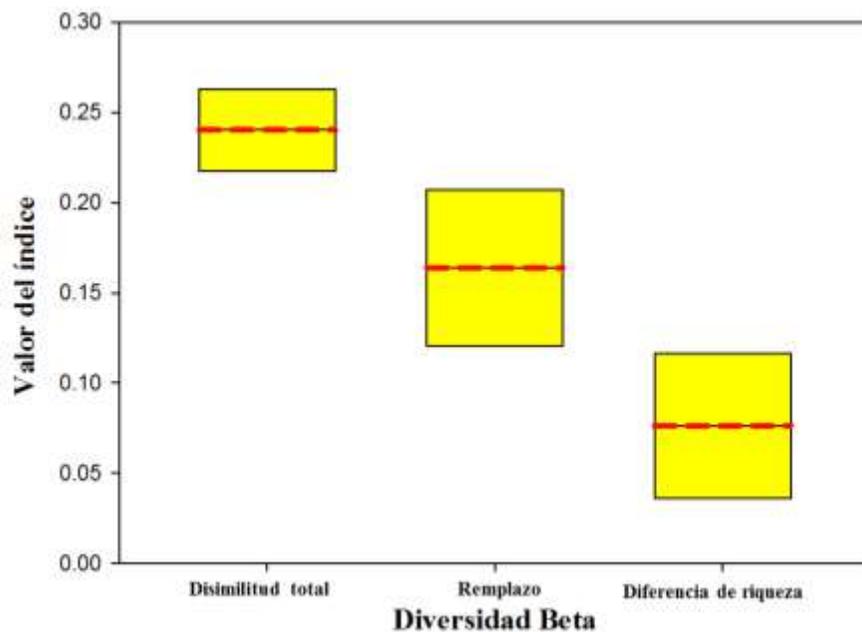


Figura 12. Gráfica de la disimilitud en la composición de especies.

Cuadro 8. Valores de disimilitud en composición de especies entre pares de altitudes. **a)** Valores de disimilitud total (β_{cc}), **b)** valores de reemplazo (β_{-3}) y **c)** valores de diferencia en riqueza de especies (β_{rich}).

a)	β_{cc}	2700 msnm	2800 msnm	2900 msnm	2700 msnm
2700 msnm			0.27	0.27	0.28
2800 msnm				0.28	0.28
2900 msnm					0.28
2700 msnm					

b)	β_{-3}	2700 msnm	2800 msnm	2900 msnm	2700 msnm
2700 msnm			0.19	0.19	0.21
2800 msnm				0.21	0.19
2900 msnm					0.19
2700 msnm					

c)	β_{rich}	2700 msnm	2800 msnm	2900 msnm	2700 msnm
2700 msnm			0.28	0.28	0.28
2800 msnm				0.28	0.27
2900 msnm					0.28
2700 msnm					

4.9 Distribución estacional de los estafilínidos necrócolos por altitud

La estacionalidad entendida como un periodo de lluvias y un periodo de secas, tiene como criterio explicar la distribución de los estafilínidos a partir de las diferencias de precipitación, sin embargo, se adicionaron la variables de temperatura y humedad altitudinal para evaluar su relación con la variabilidad del ensamble a nivel altitud y estacionalidad, a través de análisis de Co-inercia.

El análisis de Co-inercia integra dos análisis de componentes principales (ACP), los cuales evaluaron por separado las variables abióticas y la composición de especies. Los ACP de las variables abióticas (precipitación y humedad) explicaron la variabilidad de los datos ambientales en los 2,100 y 2,300 msnm, mientras que la temperatura y la humedad lo hacen para los 2,500 y 2,700 msnm, mientras que los ACP de la composición de especies muestran como el ensamble se comportaba en cada altitud y en todo el gradiente altitudinal.

Al integrar los ACP en los análisis de Co-inercia para cada una de las altitudes mostró que las variables abióticas y la composición de especies explican más del 92% de la variabilidad en todo el gradiente, sin embargo, solamente a los 2,100 ($p < 0.013$) y los 2,500 msnm ($p < 0.023$) el modelo explicó significativamente la variabilidad total (Cuadro 9).

Cuadro 9. Datos del análisis de Co-inercia por altitud. **P (value):** Significancia del modelo, **% expvar:** Porcentaje de explicación de la composición de especies y las variables abióticas al total de la variabilidad **factor 1** y **factor 2:** Presentan los valores de explicación en cada factor por altitud.

Altitud msnm	P (value)	% expvar	Factor 1	Factor 2
2,100	0.0130	95.63	88.30%	12.33%
2,300	0.2080	92.71	76.70%	16.01%
2,500	0.0233	95.58	86.22%	9.36%
2,700	0.3711	92.31	60.91%	31.39%

El factor 1 mostró una alta correlación en todas las altitudes (60.91% a 88.30%) con las abundancias en todo el gradiente altitudinal mientras que el factor 2 muestra una menor correlación (9.36% a 31.39%) con el número de individuos por especie.

En el periodo de lluvias, las variables ambientales que más se relacionan con la abundancia (11,724 individuos), fueron la humedad (50%), precipitación (48%) y temperatura (2%). Para todos los componentes de la diversidad, estas mismas variables presentaron porcentajes de participación distintas, tanto para la riqueza (humedad: 57%, temperatura: 32%, precipitación: 11%), la diversidad de orden 1 (humedad: 51%, temperatura: 29%, precipitación: 20%) y la equidad (humedad: 48%, temperatura: 34%, precipitación: 18%).

Mientras que en el periodo de secas, las variables ambientales que más se relacionan con la abundancia (6,330 individuos) son la humedad (87.26%) y la temperatura (12.73%). Para la riqueza presente en este periodo (temperatura: 60.43%, humedad: 39.56%) estas variables presentaron distintos porcentajes de relación. Para la diversidad de orden 1 (humedad: 50.40%, temperatura= 49.59%) y para la equidad (humedad: 55.11%, temperatura: 44.88%), la variables ambientales tuvieron proporciones similares (Cuadro 10).

Cuadro 10. Diversidad y abundancia mensual, estacional y temporal de estafilínidos necrócolos.

Meves	Periodos	Variable explicativa	Abundancia	q=0	q=1	q=2
Sep	Lluvias	Humedad	1556	34	4.571	2.292
Oct	Secas	Humedad	3420	43	8.158	5.612
Nov	Secas	Humedad	1679	39	7.664	4.796
Dic	Secas	Humedad	425	24	6.37	3.52
Ene	Secas	Temperatura	71	14	9.083	7.274
Feb	Secas	Temperatura	275	22	3.356	1.804
Mar	Secas	Temperatura	460	20	4.233	2.264
Abr	Lluvias	Temperatura	219	19	10.24	8.081
May	Lluvias	Precipitación	2727	27	3.828	2.338
Jun	Lluvias	Precipitación	2917	28	3.427	1.885
Jul	Lluvias	Humedad	485	27	9.192	6.065
Ago	Lluvias	Humedad	3820	37	4.617	2.935

En la distribución altitudinal, la humedad y la precipitación explican la variabilidad de la composición a los 2,100 y 2,300 msnm (Figura 13 A y B) y la humedad y la temperatura para los 2,500 y 2,700 msnm (Figura 13 C y D). En estas altitudes la mayor disimilitud de la composición se encontró en febrero, mes en el que la temperatura explica la variabilidad de todo el ensamble y en el que las menores altitudes complementaron en un 70% a la altitud que la precede. La disimilitud entre los 2,100 y 2,300 msnm se presentó por el reemplazo de especies (Cuadro 8b), mientras que a los 2,500 y 2,700 msnm se presentó en igual proporción por el reemplazo de especies y la diferencia de riquezas entre altitudes (Cuadro 8 b y c).

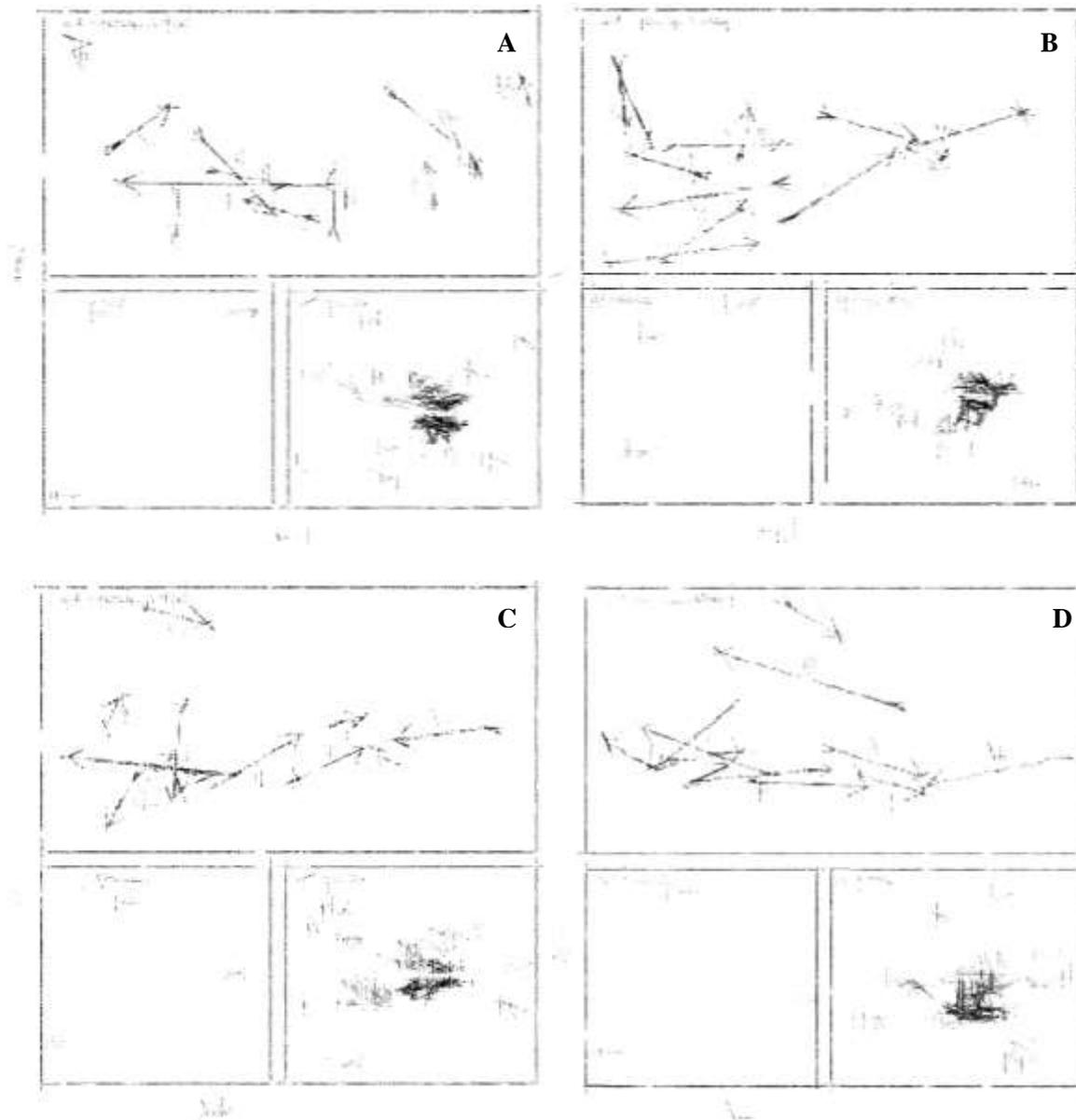


Figura 13. Análisis de Co-inercia(s) entre variables ambientales y número de individuos por especie para la A. Altitud (1) 2,100 msnm. B. Altitud (2) 2,300 msnm. C. Altitud (3) 2,500 msnm. D. Altitud (4) 2,700. a. plano factorial de Co-inercia de los meses. La punta de la flecha representa la composición de la comunidad de estafilínidos para la altitud analizada y el otro extremo las variables ambientales; b. proyección de los vectores de las variables ambientales; c. diversidad de los estafilínidos necrócolos en el plano factorial de Co-inercia. Abreviaciones de los meses S-Septiembre, O-Octubre, N-Noviembre, D-Diciembre, E-Enero, F-Febrero, Mz-Marzo, Ab-Abril, My-Mayo, Jn-Junio, Jl-Julio y Ag-Agosto. Los acrónimos de especies (Ver Apéndices 1, 2, 3 y 4).

4.10 Distribución estacional de los estafilínidos necrócolos entre pisos altitudinales

Las variables abióticas y la composición de especies explican el 98.96% de la variabilidad en todo el gradiente, sin embargo, explica de manera marginal ($p < 0.083$) la variabilidad total.

El factor 1 mostró una alta correlación entre la humedad máxima y la temperatura media (98.65%) con las abundancias en todo el gradiente altitudinal mientras que el factor 2 mostró una reducida correlación (0.92%) con el número de individuos por especie.

La composición del ensamble presentó una mayor relación con la humedad media y máxima para los 2,500 y los 2,700 msnm, y para la temperatura máxima y mínima para los 2,100 msnm. Los 2,300 msnm no muestran una correlación clara entre los valores máximo, medios y mínimos de la humedad y la temperatura (Cuadro 11 y Figura 14).

Los 2,500 y 2,700 msnm, en los que la humedad media y máxima explicó la variabilidad de la composición, presentaron las abundancias más altas y un promedio de riqueza mayor pero no significativo con la riqueza de las demás altitudes.

La alta representatividad ($q=1$) de especies que tiene los 2,100 msnm con respecto a las demás altitudes está relacionada con temperaturas máximas y mínimas (Cuadro 11). La mayor equidad la presentó los 2,500 msnm y estuvo relacionada con humedades medias y máximas, al igual que la mayor dominancia que presentó los 2,700 msnm.

Cuadro 11. Diversidad y abundancia altitudinal y temporal de estafilínidos necrócolos.

Altitud	Variable explicativa	Abundancia	$q=0$	$q=1$	$q=2$
2,100	Temperatura máx.-mín	2,146	47	9.152	5.362
2,300	-	1911	40	8.626	4.916
2,500	Humedad med. y max.	3917	38	8.784	5.8
2,700	Humedad med. y max.	10080	54	7.275	4.556

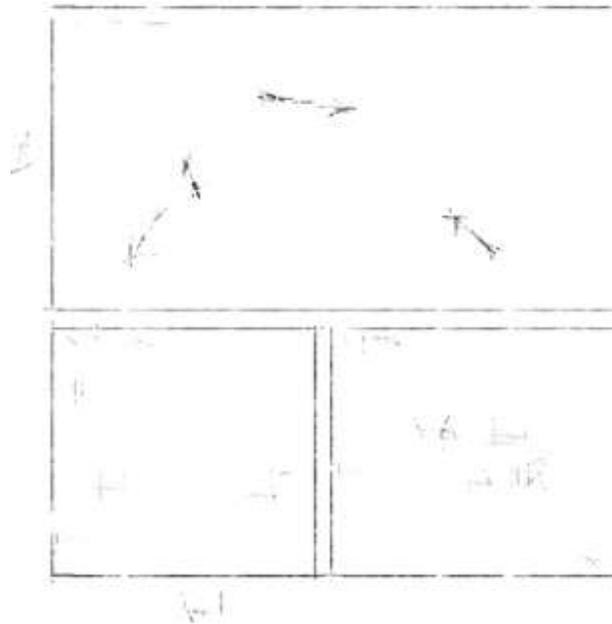


Figura 14. Análisis de Co-inercia entre variables ambientales y número de individuos de las 10 especies más abundantes para comparar pisos altitudinales. **a.** plano factorial de Co-inercia de las altitudes. La punta de la flecha representa la composición de la comunidad de estafilínidos para la altitud analizada y el otro extremo las variables ambientales; **b.** proyección de los vectores de las variables ambientales; **c.** diversidad de los estafilínidos necrócolos en el plano factorial de Co-inercia. Abreviaciones de las altitudes: **1**-Altitud 2,100 msnm, **2**-Altitud 2,300 msnm, **3**- Altitud 2,500 msnm, **4**- Altitud 2,700 msnm. Los acrónimos de especies (Ver Apéndice 3).

4.11 Valores óptimos de las variables ambientales y abundancia por especie

Cuadro 12. Resultados de modelos lineales generalizados. Valores óptimos e intervalos de confianza de las variables ambientales en la que se presentó la mayor abundancia por especie. **P (value):** Significancia de cada uno de los modelos (-) Indica que el modelo no aplicó a los datos presentados para la variable estudiada. Los acrónimos de especies (Ver en Apéndice 3).

N°	Especies	P (value) Humedad	Humedad optima	Humedad Tolerancia	P (value) Temperatura	Temperatura optimo	Tolerancia termica	P (value) Precipitación	Precipitación optima	Precipitación tolerancia
1	Ansp1	-	-	-	0.001878	13.04	0.999	0.000024	9.51	3.58
2	Ansp2	-	-	-	0.031936	13.25	1.73	0.000804	10.23	4.63
3	Ansp3	0.000001	68.21	0.453	0.000001	18.45	0.107	0.018725	5.33	0.414
4	Apl1	0.000001	76.8	0.169	0.000001	15.36	0.073	-	-	-
5	Basp1	0.006878	78.93	1.71	0.000001	12.46	0.261	0.377262	9.35	5.12
6	Beb	0.023000	84.62	9.47	0.338451	-7.86	15.89	0.000161	1.8	0.631
7	Beo	0.071307	81.6	6.29	0.01099	12.06	1.66	-	-	-
8	Bep	0.007443	62.37	5.81	-	-	-	0.00023	5.33	0.402
9	Berf	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	Berv	0.142476	73.11	20.23	0.093028	11.6	2.86	0.026264	7.08	3.41
11	Besp1	0.013198	78.07	8.41	0.101376	6.46	6.94	-	-	-
12	Besp2	0.161626	69.38	10.04	0.180165	-	-	0.463571	8.08	6.57
13	Besp3	0.049509	72.59	10.41	0.034545	17.94	3.5	-	-	-
14	Besp4	0.006567	83.97	2.79	0.102057	13.07	1.61	0.001929	1.58	0.385
15	Besp5	0.290837	61.53	10.85	0.093949	18.63	7.08	0.103261	24.62	9.99
16	Bet	0.125900	104.07	19.84	0.000279	17.24	1.64	0.040018	5.47	2.38
17	Bex	0.102090	47.61	38.6	-	-	-	0.053313	3.12	1.87
18	Bosp1	0.000001	78.19	0.214	0.000001	12.17	0.038	0.000003	1.49	0.148
19	Brsp1	0.200840	78.42	16.11	0.000005	10.55	1.23	0.253894	7.17	5.66
20	Brsp2	0.000001	81.09	0.18	0.000001	12.72	0.105	0.001599	14.69	0.607
21	Brsp3	0.369315	91.63	15.64	0.000663	19.25	1.34	-	-	-
22	Brsp4	0.000001	86.54	0.415	0.000001	14.72	0.037	0.000001	1.9	0.243
23	Bsp1	0.217244	83.04	7.41	0.048245	12.06	1.65	0.452486	8.24	4.91
24	Chm	0.015424	88.99	7.64	0.132917	12.26	1.51	0.309705	5.54	3.03
25	Crmx	0.000001	33.77	10.72	0.000007	19.64	0.239	0.000001	0.382	0.06
26	Csp1	0.000001	90.63	0.348	0.000001	11.69	0.076	0.000001	1.9	0.243
27	Desp1	0.294633	70.63	7.92	-	-	-	0.113223	6.23	8.43
28	Ele	0.000001	58.51	0.244	0.000011	13.66	0.064	-	-	-
29	Eusp1	0.000001	78.63	0.256	0.000001	13.25	0.04	0.000001	1.48	0.154
30	Eusp2	0.000001	78.18	0.23	0.000001	12.16	0.049	0.000001	1.48	0.154
31	Isa	0.284977	70.66	10.88	-	-	-	0.446508	-4.36	9.89
32	Meg	-	-	-	0.001449	12.99	1.35	0.021656	11.33	5.46
33	Neo1	0.134928	86.96	33.3	0.012166	11.81	2.32	0.275786	11.73	6.93
34	Neo2	0.371450	71.47	8.6	0.000035	10.89	0.88	0.065741	0.609	0.734
35	Neo3	0.017656	85.73	4.36	0.000575	11.18	1.12	0.431433	7.48	4.77
36	Op	0.301765	76.08	9.54	0.467263	16.6	3.03	0.103676	9.01	4.31
37	Oxsp1	0.203780	79.34	5.07	0.448569	12.96	2.29	0.000067	0.554	0.095
38	Oxy	0.059804	75.11	5.84	0.010295	16.03	1.43	0.211674	9.98	4.69
39	Pasp1	0.297970	63.43	12.79	-	-	-	0.005362	0.435	0.085
40	Ph	0.024661	92.67	11.7	0.00251	12.74	1.44	0.454191	5.31	6.73

41	Phc	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42	Phg	0.000001	75.12	0.31	0.011991	16.25	1.13	0.167834	8.37	6.11
43	Phm	0.380051	87.8	15.04	0.001478	12.82	0.808	-	-	-
44	Phs	0.083257	66.05	30.18	-	-	-	-	-	-
45	Phsp2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46	Pi	0.284177	86.04	10.48	0.001739	16.57	1.29	0.474726	4.88	3.07
47	Pinsp1	0.000131	67.81	3.36	0.000014	9.18	1.09	-	-	-
48	Plb	0.001014	74.15	1.42	0.000558	15.58	0.712	0.012558	0.658	0.11
49	Plm	0.397224	75.54	8.45	0.000209	21.25	2.39	0.000001	18.06	4.87
50	Pltm	0.053387	76.06	10.44	0.245082	14.95	3.27	-	-	-
51	Plv	0.139858	77.11	10.62	0.326446	21.86	6.92	-	-	-
52	Pmr	0.284410	82.51	14.46	0.484822	10.59	5.81	-	-	-
53	Pph	0.001634	92.7	6.55	0.042255	13.93	1.55	0.01477	5.97	3.28
54	Prs	0.074752	82.16	4.33	0.098358	14.44	4.27	0.05646	1.77	0.567
55	Psl	0.345055	104.69	15.41	0.000055	12.64	0.408	0.000001	1.6	0.167
56	Psp1	0.000001	78.18	0.23	0.000001	12.16	0.049	0.000001	1.48	0.154
57	Psp2	0.224877	78.14	0.578	0.000001	12.17	0.038	0.000001	1.34	0.205
58	Psp3	0.000001	74.53	0.223	0.000001	15	0.049	0.010585	0.558	0.104
59	Psp4	0.000001	75.61	0.177	0.000001	17.44	0.125	0.001599	14.69	0.607
60	Psp5	0.143493	70.13	9.43	0.390243	17.51	4.06	-	-	-
61	Psp6	-	-	-	0.201095	6.11	7.13	-	-	-
62	Pt	-	-	-	0.163216	13.8	3.13	-	-	-
63	Qsp1	0.000001	75.61	0.177	0.000001	17.44	0.125	0.001599	14.69	0.607
64	Qsp2	-	-	-	0.000377	16.87	0.027	-	-	-
65	Qsp3	0.000001	89.28	1.46	0.000001	11.83	0.072	0.000352	2.51	0.403
66	Rsp1	0.335885	74.67	10.96	-	-	-	0.166123	-0.557	4.3
67	Sa	0.172897	81.21	12.72	0.043441	16.81	2.7	0.032233	15.37	7.57
68	Scsp1	0.000001	93.96	0.602	0.000001	13.46	0.04	0.000018	6.05	0.394
69	Scsp2	0.000042	89.29	0.349	0.000001	17.83	0.078	0.000001	1.9	0.243
70	Sesp1	0.340147	78.17	9.94	0.022994	11.01	2.06	-	-	-
71	Sesp2	0.011242	87.89	5.15	0.273439	12.93	3.83	0.016993	5.11	1.63
72	Sesp3	0.000001	81.72	0.262	0.000001	10.17	0.159	0.010585	0.558	0.104
73	Sesp4	0.269447	73.45	10.66	0.000003	10.34	0.466	0.175746	0.252	0.711
74	Tme	-	-	-	0.020297	12.38	0.668	0.000177	5.97	2.4
75	Txsp1	0.294626	77.85	8.06	0.377706	-23.95	12.11	0.378615	-3606.47	154.64

4.12 Artículos de investigación publicados en marco de la investigación

Durante la realización de esta investigación se publicaron dos artículos en revistas indexadas.

- Rodríguez, W.D. & J.L. Navarrete-Heredia. (2014). Modificación de la necrotrampa permanente (NTP-80) para la recolecta de estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) y aspectos metodológicos para estudios sistemáticos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, (55):147–152. (Apéndice 69 - Adjunto artículo completo-)
- Rodríguez, W.D. & J.L. Navarrete-Heredia. (2015). A new Mexican species of *Megarthritis* Curtis (Coleoptera, Staphylinidae, Proteininae). *Zootaxa* 3918 (4): 594–598. (Apéndice 70- Adjunto artículo completo-).

V. DISCUSIÓN

La riqueza obtenida (75 especies), en un bosque de *Quercus* de Cerro de García, Jalisco, presentó una fauna necrócola mayor en comparación a algunas investigaciones de México en otros tipos de vegetación, como: bosque tropical caducifolio, selva baja subcaducifolia, selva alta perennifolia, pino-encino, pino, mesófilo de montaña, matorral xerófito, cedro-pino, pastizal, y cultivo de temporal con entre 9 y 59 especies (Huacuja, 1982; Ruíz-Lizárraga, 1993; Delgadillo-Reyes *et al.*, 1998; Morales, 1998; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000a, 2000b, 2001, 2013; Caballero, 2003, 2013; Caballero *et al.*, 2003; Márquez *et al.*, 2003; Acuña, 2004; Cejudo & Deloya, 2005 y Flores, 2009).

Sin embargo, la riqueza obtenida es similar con las 76 especies obtenidas por Márquez (2001, 2003), en un bosque de pino encino, bosque tropical caducifolio, bosque de pino y cultivos y con las 81 especies encontradas por Santiago (1999), para un bosque de *Quercus* y un bosque mesófilo de montaña. La riqueza encontrada en este estudio solamente fue superada por Caballero (2007), Caballero *et al.*, (2009) y Caballero & León-Cortes (2012) que registraron entre 142 a 181 especies en un bosque de *Quercus* en Chiapas.

En los estudios en donde se mencionan estafilínidos necrócolos para un bosque de *Quercus* se mencionan las subfamilias Staphylininae (71.7%), Oxytelinae (8.97%), Paederinae (6.4%), Tachyporinae (5.12%) y Omaliinae (3.84%) como las representantes del 89.7% de la abundancia total encontrada (Exceptuando Aleocharinae) (Caballero & León-Cortes, 2012; Caballero, 2007; Caballero *et al.*, 2009; Asiain *et al.*, 2011; Márquez *et al.*, 2003; Santiago-Jiménez, 1999 y Delgadillo-Reyes *et al.*, 1998). Estas mismas subfamilias presentaron porcentajes altos de participación en la abundancia total (Staphylininae (89.47%), Omaliinae (3.77%), Tachyporinae (3.46%), Oxytelinae (2.19%)) en Cerro de García.

La mayor parte de los trabajos citados los autores mencionan que no se estudiaron las especies de la subfamilia Aleocharinae (a excepción de Caballero & León-Cortes 2012), que la mencionan como la subfamilia con especies necrócolas más abundante), porque es la subfamilia más grande y taxonómicamente más difícil de estudiar (Lawrence & Newton, 1995), por lo que se debe interpretar con precaución al afirmar que la subfamilia Staphylininae es la que presenta la mayor

cantidad de especies de estafilínidos necrócolos en bosque de *Quercus* y sus respectivas asociaciones con pino y oyamel.

Delgadillo-Reyes (1998) y Caballero & León-Cortes (2012), estudiaron a los estafilínidos en gradientes altitudinales (entre 2,280 – 2,500 msnm) comparables con nuestro estudio e indican que la subfamilias predominantes fueron Staphylininae y Omaliinae, siendo *Phloeonomus*, *Belonuchus*, *Philonthus*, *Platydracus*, *Chroaptomus* y *Quedius* los géneros que presentan la mayor cantidad de especies para este tipo de vegetación, concordando con los géneros que presentaron la mayor abundancia para esta investigación (excepto *Quedius*), confirmando su asociación con bosques de *Quercus* y su alta afinidad por la carroña para muchas especies que los componen.

Las especies que a continuación se nombran han presentado una asociación con bosques de *Quercus* (y con sus asociaciones con pino y oyamel). Mostraron una alta correlación con la humedad en esta investigación lo que explicaría su afinidad por bosques húmedos y templados, por lo cual se proponen como especies que se encuentran muy relacionadas a este tipo de ambientes.

Tachinus mexicanus, fue una especie abundante a los 2,500 y 2,700 msnm.

Philonthus testaceipennis Su alta abundancia (5,959 individuos) y dominancia, puede ser producto de su adaptabilidad al componente mexicano de montaña (Márquez, 2006).

Chroaptomus mexicanus no ha sido reportado para ningún estudio sobre estafilínidos necrócolos, sin embargo, el género se ha encontrado en bosque de *Quercus* (Delgadillo-Reyes *et al.*, 1998; Santiago-Jiménez, 1999 y Márquez *et al.*, 2003) selva alta perennifolia (Acuña, 2004), bosque mesófilo de montaña (Márquez-Luna 2001; Acuña, 2004; Santiago-Jiménez, 1999), pastizal (Acuña, 2004), cultivos (Acuña, 2004), bosque de coníferas y un bosque de *Quercus* con asociaciones: pino-oyamel, pino-oyamel-encino (Jiménez-Sánchez *et al.* 2000) pino-encino (Jiménez-Sánchez, 1998; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2011; Márquez-Luna, 2001 y Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000), pino (Flores, 2009 y Jiménez-Sánchez, 1998) selva baja caducifolia (Márquez-Luna,

2001) y bosque tropical caducifolio (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2001). En la mayoría de los hábitats se han presentado en temporadas de alta humedad y precipitación.

En contraste *Phloeonoumus centralis* ha presentado una alta correlación con la temperatura, presentando sus mayor abundancia en el periodo de secas y su mayor dominancia en el mes de menor precipitación (febrero), concordando con las condiciones ambientales en la que se ha registrado en la mayoría de estudios, por lo cual se propone como una especie que tiene una alta asociación con estas condiciones ambientales.

Se encontró casi el doble de especies necrófilas depredadoras (24 especies) que de especies necrófilas saprófagas (12 especies), lo que nos podría estar indicando la actividad trófica que se presenta en la carroña donde probablemente los estafilínidos podrían agrupar la mayor cantidad de especies depredadoras en comparación a otras familias de Coleoptera (Almeida & Mise, 2009; Gill, 2005 y Navarrete-Heredia *et al.*, 2005).

Distribución altitudinal

El tamaño y la composición de un inventario de especies en un lugar determinado varía con el tiempo (Adler & Lauenroth, 2003) debido a una característica fundamental de la distribución espacial de las especies: sus rangos de distribución cambian. Por lo anterior, se evaluó la diversidad alfa cuando se duplica el esfuerzo de muestreo obtenido por altitud y cuando se iguala el tamaño de muestra (7,834 individuos) para cada una de ellas, para poder hacer comparaciones (Magurran, 1988). Se observó la tendencia que tienen los extremos del gradiente (2,100 y 2,700 msnm) para presentar la mayor riqueza, mientras que las altitudes intermedias, presentan el menor número de especies (Figura 3, ver $q=0$). Los 2,100 msnm fue la altitud que mejor tuvo representada la diversidad de las demás altitudes y los 2,500 msnm presentó la mayor equitatividad.

Esto demuestra que aunque el tamaño de muestra aumente con el tiempo, el rango de la distribución altitudinal de la diversidad presentará este patrón, por lo que se considera que aunque el número de especies del ensamble aumente y su composición cambie con el tiempo, la

estructura del ensamble en sus especies dominantes sería muy similar al tamaño de muestra actual.

Sin embargo, aunque los extremos altitudinales presenten la mayor riqueza, sin importar el tamaño de muestra, el análisis de cobertura, dejó ver como a los 2,700 msnm hay una menor probabilidad de que se adicionen nuevas especies con respecto a las demás altitudes, aunque el tamaño de muestra fuere mayor. Por lo cual, para alcanzar una mayor cobertura se necesitaría un mayor esfuerzo de muestreo en las altitudes altas (2,500 msnm y 2,700 msnm) que en altitudes menores (2,100 y 2,300 msnm). Esto sugiere que la incorporación de nuevas especies al ensamble está siendo limitada por la altitud, lo que ocasiona una alta dominancia a los 2,700 msnm. Esto nos podría estar indicando tres cosas: 1) El número de especies con afinidad por la carroña es mayor a medida que disminuye el gradiente altitudinal. 2) El 70% de disimilitud que presenta la composición de estafilínidos capturados a los 2,700 msnm con respecto a los 2,100 msnm asisten con menor frecuencia a la carroña porque disponen de otro tipo de recurso en su microhábitat. 3) La dominancia de algunas especies sobre este tipo de recurso estaría desplazando otras especies que presentan algún tipo de afinidad por este.

El género que mayor número de especies dominantes presentó a largo del gradiente altitudinal fue *Philonthus*, seguido de *Belonuchus*, lo que nos sugiere que *Philonthus* puede ser el género con mayor número de especies necrócolas de la subfamilia Staphylininae para un bosque de *Quercus* (Caballero & León-Cortes, 2012; Asiain *et al.*, 2011; Márquez *et al.*, 2003; Santiago-Jiménez, 1999 y Delgadillo-Reyes *et al.*, 1998).

Entre altitudes la riqueza no presentó diferencias estadísticamente significativas, pero si presentaron diferencias las diversidades verdaderas de orden 1 y 2 entre los 2,700 msnm y las demás altitudes, lo que demuestra que los números de Hill de orden superior están dominados por las frecuencias de las especies más comunes a lo largo del gradiente altitudinal, sobre todo en los 2,700 msnm, por especies como: *Philonthus testaceipennis*, *Chroaptomus mexicanus*, *Philonthus* sp. 6 y *Platydracus* aff. *tempestivus* que no son sensibles a los efectos de muestreo, lo que sugiere que estas especies son altamente tolerantes a las condiciones ambientales y de vegetación de la zona.

Este patrón de riqueza en relación a su distribución altitudinal no concuerda con ninguno de los dos patrones registrados en artrópodos en los que la riqueza disminuye a medida que aumenta el gradiente altitudinal o la mayor riqueza se presenta en altitudes intermedias, siendo esta última la más común (Sanders, 2002). Sin embargo, es importante mencionar que las riquezas en bosque de *Quercus* no presentaron diferencias significativas entre cada altitud, por lo que aún faltan evidencias en otros sitios que confirmen esta probable distribución altitudinal.

La alta representatividad ($q=1$) de especies que tiene los 2,100 msnm con respecto a las demás altitudes está relacionada con temperaturas máximas y mínimas, lo que evidencia como la composición cambia a medida que aumenta el gradiente altitudinal, especialmente entre los 2,300 y 2,500 msnm, en los que se presenta el mayor remplazo de especies que estuvo relacionado con humedades medias y máximas, lo que explica la alta equidad ($q=2$) de los 2,500 msnm. La alta dominancia que presentó los 2,700 también estuvo relacionada por humedades medias y máximas. La composición del ensamble presentó la mayor similitud en las altitudes en los que la humedad tenía una mayor correlación.

La relación que tiene la dominancia de algunas especies al aumentar la altitud o la correlación de la abundancia que tienen algunas de ellas al ser mayor la altitud, nos permite observar la plasticidad biológica que tienen las especies en un bosque de *Quercus* por ciertas altitudinales que presentan los microhábitats adecuados para expresar sus mayores abundancias.

La mayor disimilitud y riqueza se presentó entre los 2,100 a 2,700 msnm, porque las variables ambientales que influyeron en la variabilidad de la composición en estas altitudes era distinta, la humedad se relacionó con el ensamble a los 2,700 msnm, mientras que la temperatura lo hizo para los 2,100 msnm, lo que explica por qué los extremos del gradiente presentan 35 especies diferentes.

El valor promedio de disimilitud total (β_{cc}) no fue tan alto (0.24), porque el tipo de vegetación es el mismo en todo el gradiente, aunque las especies de *Quercus* sean distintas, sin embargo, la disimilitud en el bosque de *Quercus* fue explicada más (68.2%) por el remplazo de especies que

tuvo la composición por altitud que por las diferencias no significativas de la riqueza entre altitudes.

Por lo anterior, la hipótesis planteada es rechazada porque la distribución de especies no es uniforme a lo largo del gradiente altitudinal, porque la humedad y la temperatura influyen de manera diferente en cada altitud ocasionando una disimilitud en la composición a causa del remplazo de especies entre altitudes.

Distribución estacional

La distribución estacional estuvo marcada por un periodo de lluvias y un periodo de secas. En el periodo de lluvias presentó en promedio la mayor riqueza, mientras que el periodo de secas tuvo el mayor número de especies representadas de todo el año, debido a que mostró la mayor equidad.

La precipitación en el bosque de *Quercus*, no fue un factor determinante para la abundancia de estafilínidos en el periodo de secas, como podría esperarse, pues se ha relacionado directamente en la disminución de las poblaciones de los estafilínidos necrócolos (Ruiz-Lizárraga, 1993; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2000, 2011; Márquez, 2003). Las variables que más se relacionaron con la abundancia en este periodo fueron la temperatura y la humedad.

La humedad es la variable ambiental que más se relaciona con la abundancia en bosque de *Quercus* en el periodo de lluvias y de secas y explica en al menos un 48% la diversidad de los dos periodos. No solamente la humedad ambiental, sino también la humedad provocada por cuerpos de agua, ha sido asociada a la alta diversidad de estafilínidos en bosque tropical caducifolio (Jiménez-Sánchez *et al.*, 2009, 2013)

En el periodo de lluvias la temperatura, la humedad y la precipitación explicaron la variabilidad de la composición del ensamble, en el periodo de secas la precipitación no fue una variable explicativa, lo que no quiere decir, que esta variable no tenga una relación temporal con el

ensamble, pero al menos no se evidencia que tenga una relación directa con la diversidad comprendida en este periodo.

La mayor riqueza mensual, la tuvo octubre (43 especies), como consecuencia de que este mes precedió el periodo de lluvias y la composición del ensamble se relaciona con la humedad, por lo que mostró la abundancia más alta del periodo de secas (incremento de la abundancia a más del doble (3,420 individuos), con respecto al mes anterior (1,556 individuos). En este mes se presentó la mayor similitud entre los 2,300-2,500 msnm, (altitudes que presentaron el mayor remplazo de especies) y una mayor complementariedad de los 2,300 msnm hacia los 2,500 msnm.

El mes con menor riqueza de todo el año fue enero, en el que se presentó la mayor disimilitud entre los 2,300 msnm y 2,500 msnm. Por lo anterior, el mayor remplazo de especies se presentó en el periodo de secas, específicamente en enero, febrero y marzo, meses en los que la temperatura se relaciona con la variabilidad de la composición, y los cuales se mostró la mayor disimilitud altitudinal a lo largo del año y la más alta complementariedad de “altitudes menores” con respecto a las altitudes que las preceden. Mientras que la mayor similitud altitudinal se encuentra en el periodo de lluvias, específicamente en aquellos meses en los que la humedad y la precipitación se relacionan con la variabilidad de la composición, y en los cuales se presentó la mayor abundancia (11,505 individuos). Lo anterior, da idea de cómo la abundancia de los estafilínidos necrócolos cambia altitudinalmente, por cambios de temperatura en la altitud que “inicialmente” se encontraron y expresan su mayor abundancia en hábitats que les confiere la condiciones de humedad óptimas para su desarrollo. Este mismo cambio en la abundancia de las especies altitudinalmente a causa de la temperatura, se ha registrado en psílicos asociados a sauce (*Salix*) (Hill & Hodkinson, 1995), y en algunas especies de carábidos (Butterfield, 1996).

En abril se encuentra la mayor cantidad de especies representadas de los demás meses, aunque exhibió una reducida riqueza (19 especies) y la segunda menor abundancia (219 individuos) del año, pero fue el mes con mayor equidad. Esto podría ser consecuencia de ser un mes de transición entre el periodo de secas y de lluvias donde la temperatura está relacionada con la variabilidad de la composición de especies, y en el cual la abundancia disminuye a más de la

mitad (219 individuos), con respecto al mes anterior (460 individuos). En este mes la similitud del periodo de lluvias empieza a aumentar, como señal del inicio de esta época, sin embargo, lo hace hasta junio, donde la temperatura y la precipitación se relacionan con la composición. A partir de julio la similitud entre altitudes disminuye como también su abundancia (2,917 individuos) con respecto a junio (485 individuos), producto de que la humedad pasa a ser la variable explicativa de la composición.

La mayor disimilitud de los extremos altitudinales se exhibe en febrero, mes que presenta la dominancia más alta del año, coincidiendo con el mes de menor precipitación y el periodo de fructificación de los *Quercus* de estas altitudes. Las especies que presentaron la mayor abundancia para este mes fueron *Phloeonomus centralis* (203 individuos) y *Philonthus sericans* (20 individuos).

La variabilidad del ensamble en febrero se relacionó con la temperatura, producto de esto las menores altitudes complementaron en más de un 70% a la altitud que la precede, a excepción de los 2,300-2,500 msnm, donde los 2,500 complementaron en un 60% a los 2,300 msnm. Adicionalmente en febrero los 2,300 msnm presentaron una menor humedad media mensual (54.86%) que los 2,500 msnm (58.39%). Lo anterior, soporta aún más la idea de cómo los estafilínidos necrócolos expresan su mayor abundancia hacia ambientes húmedos que presenten condiciones adecuadas para su biología.

La distribución estacional presentó el mismo patrón que la distribución altitudinal, en el que la mayor similitud entre altitudes a lo largo de todo el gradiente altitudinal se presentó en los meses en que la composición estaba influenciada por la precipitación y la humedad, mientras que la complementariedad aumentaba proporcionalmente a la altitud en los meses que estuvieron influenciados por la temperatura.

Las especies no se encuentran limitadas por la precipitación, porque estuvieron presentes tanto en el periodo de lluvias como en el de secas, como también lo registró Jiménez-Sánchez *et al.*, (2013), para un matorral xerófito, pero sí estuvieron limitadas en el bosque de *Quercus* por la humedad y la temperatura, variables que explicaron la variabilidad de la diversidad dentro de los periodos estacionales.

Numa *et al.* (2012), señalan para escarabeidos que la vegetación es uno de los factores que propician la variabilidad dentro de la abundancia, debido a que ésta determina que la fauna pueda encontrar más recursos a lo largo del año, lo que también podría estar pasando con estafilínidos en un bosque de *Quercus*. Las variaciones altitudinales y estacionales de la abundancia y la riqueza de los estafilínidos necrócolos, posiblemente hayan sido determinadas no solamente por las variables ambientales sino también por las características del tipo de vegetación, pues en cada una de las altitudes predominaron especies distintas de *Quercus* (*Quercus desertícola* -2,100 y 2,300 msnm-, *Quercus gentryi* -2,100 msnm-, *Quercus obtusata* -2,500 msnm-, *Quercus crassipes* y *Quercus rugosa* -2,700 msnm-), sin embargo, en esta investigación no hay evidencias sobre esta posible asociación.

Por lo anterior, la hipótesis planteada es rechazada porque la distribución de especies no es uniforme a lo largo del gradiente estacional debido a que la composición de estafilínidos necrócolos cambia en el bosque de *Quercus* por la influencia que tienen la humedad y la temperatura en el periodo de secas como en el periodo de lluvias.

VI. CONCLUSIONES

Se registraron 18,054 individuos, pertenecientes a nueve subfamilias, 11 tribus y 75 especies, entre las cuales se describió como una nueva especie *Megarthus alatorreorum* Rodríguez & Navarrete-Heredia, 2015.

Aunque el tamaño de muestra y cobertura fuera mayor al de la investigación, el ensamble de estafilínidos seguiría presentando una distribución altitudinal y estacional similar a la reportada, por lo que el patrón que presenta el ensamble de estafilínidos no variaría si se tuviera un mayor esfuerzo de muestreo.

En muchas especies, los requisitos ambientales pudieron ser los límites que configuraron la distribución estacional y altitudinal de las abundancias del organismo, específicamente en *Tachinus mexicanus*, *Philonthus testaceipennis* y *Chroaptomus mexicanus* que son propuestas como especies que tienen una alta asociación con bosque de *Quercus* específicamente en temporadas correlacionadas con la humedad, mientras que *Phloeonoumus centralis* lo fue para temporadas relacionadas con la temperatura.

La estacionalidad estuvo marcada por un periodo de lluvias que está comprendido de abril a septiembre el cual presentó la mayor abundancia (11,724 individuos) y riqueza promedio (29 especies) y un periodo de secas, entendido entre octubre a marzo, el cual mostró la menor abundancia (6,330 individuos) y riqueza promedio (27 especies).

El ensamble presentó la mayor diversidad ($q=0, 1$ y 2) en los meses en los que la humedad se relacionó con el ensamble (julio a diciembre) -periodo de secas y de lluvias- y en los meses en los que la composición se relacionó con la precipitación (mayo a junio), en época de secas. En contraste los meses en los que la temperatura se relacionó con la variabilidad del ensamble fue el que presentó la menor riqueza, pero la mayor equidad.

La composición del ensamble entre pisos altitudinales estuvo asociada a humedad media y máxima para los 2,500 y 2,700 msnm y a temperaturas máximas y mínimas registradas para

2,100 msnm. Los 2,300 msnm no presentaron una relación de la composición con ningún rango de humedad ni temperatura.

La diversidades ($q=1$) de los ensambles por altitud en la distribución estacional fueron explicadas por la humedad y la precipitación en los 2,100 y 2,300 msnm y por la humedad y la temperatura para los 2,500 y 2,700 msnm. El mayor remplazo de especies se dio entre los 2,300 y 2,500 msnm, en estas altitudes también cambia las variables ambientales que explican el ensamble.

La disimilitud en la distribución altitudinal del ensamble de estafilínidos necrócolos en el bosque de *Quercus* fue explicada por el reemplazo de especies que tuvo la composición por altitud más que por las diferencias no significativas de la riqueza entre altitudes.

Algunas especies pudieron ampliar o reducir su distribución altitudinal para encontrar condiciones favorables para su biología en los que expresan una alta abundancia y dominancia, en función a cambios en la temperatura y humedad por altitud.

La variación en riqueza de especies, abundancia, estructura de los ensambles y composición de especies sugiere que cada altitud del bosque de *Quercus* ofrece condiciones ambientales (humedad y temperatura) y microhábitats particulares para los estafilínidos necrócolos creadas por la heterogeneidad inherente del gradiente altitudinal.

Por lo anterior, aunque el tipo de vegetación sea homogénea, la distribución altitudinal y estacional de los estafilínidos necrócolos no es uniforme por la influencia de las variables ambientales en la composición de especies de estafilínidos necrócolos.

LITERATURA CITADA

Acuña, J. A. (2004). *Coleópteros necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae e Histeridae) de la Sierra Norte de Puebla, México*. Tesis de licenciatura no publicada. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, Tlalnepantla, Estado de México, México.

Adler, P. B. & Lauenroth, W. K. (2003). The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, (6), 749-756.

Aguirre, A.; Guevara, R.; García, M. & López, J.C. (2010). Fate of epiphytes on phorophytes with different architectural characteristics along the perturbation gradient of *Sabal mexicana* forests in Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* (21), 6–15.

Almeida, L. & Mise, K. (2009). Diagnosis and key of the main families and species of South American Coleoptera of forensic importance. *Revista brasileira de Entomologia* 53, (2), 227 – 244.

Arizaga, S.; Martínez-Cruz, J.; Salcedo-Cabrales, M. & Bello-González, M.A. (2009). Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat). Primera edición. México 147 p.

Asenjo, A. (2004). Lista preliminar de las especies Staphylinidae (Coleoptera) registradas para Perú. *Revista Peruana de Entomología*. (44), 55 -64.

Asenjo, A.; Irmiler, U.; Klimaszewski, J.; Herman, L.; Chandler, D.S. (2013). A complete checklist with new records and geographical distribution of the rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of Brazil. *Insecta Mundi* 0277: 1–419.

Asiain, J.; Márquez, J. & Bueno-Villegas, J. (2011). The Staphylinidae (Coleoptera) Fauna of Los Marmoles National Park, Hidalgo, México. *Coleopterists Bulletin*, 65, (4), 393-402.

Balderas, C.O.; Reyes, G.D. & Rojo, G.R. (1999). *Insectos necrófilos del parque Sierra Nanchititla*, Tejupilco. Edo. De Méx. En: *Memorias XXXIV Congreso Nacional de Entomología. Sociedad Mexicana de Entomología*. (pp. 603-608). Aguascalientes, México.

Boháč J. & Rous, M. R. (2007). Check-list of staphylinid beetles (*Coleoptera, Staphylinidae*) of the Czech Republic and the division of species according to their ecological characteristics and sensitivity to human influence. *Časopis Slezského zemského muzea, A – vědy přírodní*, (56), 227-276.

Boháč J. (1999). Staphylinid beetles as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 359.

Bouchard, P.; Bousquet, Y.; Davies, A. E.; Alonso-Zarazaga, M. A.; Lawrence, J. F.; Lyal, C. H. C.; Newton, A. F.; Reid, C. A. M.; Schmitt, M.; Ślipiński, S. A. & Smith, A. B. T. (2011). Family group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* (88),1-972.

Butterfield, J. (1996). Carabid life-cycle strategies and climate change: a study on an altitude transect. *Ecological Entomology* 21, 9–16.

Caballero, U. & León-Cortés J. L. (2012). High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forests in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* (16), 537–547.

Caballero, U. (2003). *Staphylinidae necrófilos (Insecta: Coleoptera) de la Sierra de Huautla, Morelos*. Tesis de licenciatura no publicada, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México, México.

Caballero, U. (2007). La complejidad del hábitat determina la diversidad y los patrones de la comunidad de un grupo de insectos altamente diversificado (Coleoptera: Staphylinidae) en el Sur de México. Tesis de maestría, El Colegio de la Frontera Sur. Chiapas, México.

Caballero, U.; León-Cortés, J. L. & Morón-Ríos, A. (2009). Response of rove beetles (Staphylinidae) to various habitat types and change in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* 13(1), 67-75.

Caballero, U.; Klimaszewski, J. & Jiménez-Sánchez, E. (2003). Necrophilous species of *Aleochara* Gravenhorst (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) of the Sierra de Huautla, Morelos, México. *Dugesiana*, 10, (2), 7-19.

Campbell, J.M. (1991). A revision of the genera *Mycetoporus* Mannerheim and *Ischnosoma* Stephens (Coleoptera: Staphylinidae: Tachyporinae) of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, (123), 3-169.

Campbell, J.M. (1976). A revision of the genus *Sepedophilus* Gistel (Coleoptera: Staphylinidae) of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* (99), 1-89.

Carvalho, J. C.; Cardoso, P. & Gomes, P. (2011). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* (21), 760 –771.

Cejudo, E. & Deloya, C. (2005). Coleoptera necrófilos del bosque de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44, (1), 67-73.

Cejudo, E.E.; Jiménez-Sánchez, E. & Padilla, R. (2003). Coleópteros necrófilos de Toluca, Estado de México, México. *Folia Entomología Mexicana*, 1, 872 – 876.

Chani-Posse, M. (2006). Systematic revision and cladistic analysis of the Neotropical genus *Chroaptomus* Sharp (Coleoptera: Staphylinidae), with descriptions of two new species. *Insect systematics & evolution* (37), 361-384.

Chani-Posse, M. (2014) An illustrated key to the New World genera of Philonthina Kirby (Coleoptera: Staphylinidae), with morphological, taxonomical and distributional notes. *Zootaxa*, 3755, (1), 62–86.

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* (93), 2533–2547.

Chao, A.; Gotelli, N. J.; Hsieh, T. C.; Elizabeth, L. S.; MA K. H.; Colwell, R. K. & Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, (1), 45–67.

Charney, N. & Record, S. (2012). Vegetarian: Jost Diversity Measures for Community Data. R package versión 1.2. Consultado el 1 marzo de 2015 en <http://CRAN.R-project.org/package=vegetarian>.

Cifuentes-Ruiz, P. & Zaragoza-Caballero, S. (2009). Distribución temporal de Arthropoda y Coleoptera capturados en trampas pitfall en un sitio alterado y un sitio conservado de un bosque tropical caducifolio (Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México). *Folia Entomología mexicana*, (8), 321-325.

Colwell, R. & Coddington, J. (1994). Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences, Biodiversity: Measurement and Estimation*, 345, (1311), 101-118.

Core Team (2013). R: A lenguaje and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Consultado el 4 noviembre de 2014 en <http://www.R-project.org/>.

Cuccodoro, G. (2011). Revision of the Neotropical types of *Megarthus* Curtis, 1829 and description of two new species from Costa Rica and Peru (Coleoptera, Staphylinidae, Proteininae). *Revue Suisse de Zoologie*, 118 (1), 107–147.

Delgadillo-Reyes, J.; Rodríguez-Atanacio, J.; Ramírez-Ortega, M. Del R. & Jiménez-Sánchez, E. (1998). *Estudio preliminar de Estafilínidos necrófilos (Coleoptera: Staphylinidae) en el centro ecológico de formación “Omeyocan”, Atizapán de Zaragoza, Estado de México, México*. En: *Memorias del XXXIII Congreso de Entomología. Sociedad Mexicana de Entomología*, (pp. 501-505). Acapulco, México.

Deloya, C. & Ordoñez, M. (2008). Escarabajos: Insecta (Coleoptera). Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz. Sistemas de publicaciones del INE. México. 123 – 134.

Deloya, C. & Ruíz-Lizárraga, G. (1987). Análisis de la entomofauna necrófila en la región de Jojutla, Morelos. *Folia Entomológica Mexicana* (73), 1-42.

Deutsch, C. A.; Tewksbury, J. J.; Huey, R. B.; Sheldon, K. S.; Ghalambor, C.K.; Haak, D.C. & Martin, P.P. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, (18), 6668–6672.

Dillon, E. S. & Dillon, L. S. (1972). *A manual of common beetles of Eastern North America*. Dover Publications. New York.

Dolédec, S. & Chessel, D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31, 277-294.

Feinsinger, P. (2001). Designing field studies for biodiversity conservation. The Nature Conservancy and Island Press. Washington, D.C. Gascon, C., J. P. Collins, R. D. Moore, D. R. Church, J. E. McKay y J. R. Mendelson III. 2007. Amphibian Conservation Action Plan (IUCN/SSC) Amphibian Specialist Group. Gland and Cambridge.

Fernández V.; Gamarra, P.; Outerelo, R.; Cifrián, B. & Baz, A. (2010). Distribución de estafilínidos necrófilos (Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae) a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Guadarrama, España. *Boletín de la Real Sociedad Espanola de Historia Natural*. (Sección. Biológica.), 104, 1-4.

Flores, J. A. (2009). *Coleópteros necrófilos (Histeridae, Leiodidae, Silphidae, Staphylinidae, Trogidae, Scarabaeidae y Nitidulidae) del ejido "El Cedral" en la localidad de San Pablo Ixayoc, Texcoco, México*. Tesis de licenciatura no publicada, Universidad Nacional Autónoma de México, Estado de México, México.

García Real, E. (1991). *Abundancia y Distribución altitudinal de los escarabajos coprófagos y necrófagos en cinco tipos de vegetación, en la Sierra de Manantlán*. Tesis de Licenciatura no publicada, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México.

García, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México, Serie libros N° 6. México, D. F. 90 p.

García, R. & Ulloa-Chacón, P. (2005). Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en fragmentos de bosque seco del valle geográfico del río Cauca. *Revista Colombiana de Entomología*, 31, (1), 43 - 50.

Gill, G. (2005). *Decomposition and Arthropod Sucesión on Above Ground Pig Carrion in Rural Manitota*. Canadian Police Research Centre.

Grebennikov, V. V. & Newton, A. F. (2009). Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 106, 275-301. Consultado el 15 enero de 2011, en <http://www.eje.cz/scripts/viewabstract.php?abstract=1451>.

Hill, J. K.; Hamer, K. C. & Hodkinson, I. D. (1998). Variation in resource exploitation along an altitudinal gradient : the willow psyllids (*Cacopsylla* spp.) on *Salix lapponum*. *Ecography* 21, 289–296.

Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, (80), 489–513.

Hsieh, TC, Ma; K.H. & Chao, A. (2013). iNEXT online: interpolación y extrapolación (versión 1.3.0) [Software]. Consultado el 20 abril de 2015, en <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.

Huacuja, Z. A. H. (1982). Análisis de la fauna de coleópteros Staphylinidae saprófilos de Zacualtipan, Hidalgo. Tesis de licenciatura no publicada, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Irmeler, U. (1982). A new species of the Neotropical genus *Xenopygus* Bernhauer (Coleoptera: Staphylinidae). *Coleopterists Bulletin* (36), 206-210.

Jiménez Sánchez, E. & Padilla-Ramírez, J. (2001). *Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) de una Región Árida en Zapotitlán en las Salinas, Puebla, México*. En: *Memorias XXXVI Congreso Nacional de Entomología*. Sociedad Mexicana de Entomología. Queretaro, Qro. 66.

Jiménez Sánchez, E. (1998). *Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) Necrófilos de la Sierra de Nanchititla, Estado de México*. Tesis de licenciatura no publicada. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Jiménez Sánchez, E.; Quezada-García, R. & Padilla-Ramírez, J. (2013). Diversidad de escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae y Trogidae) en una región semiárida del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Journal of Tropical Biology*, 61, (3), 1475-1491.

Jiménez-Sánchez, E. & Padilla-Ramírez, J. (1999). *Estudio preliminar de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) de una región árida en Zapotitlán de las salinas, Puebla, México*. En: *Memorias del XXXIV Congreso Nacional de Entomología. Sociedad Mexicana de Entomología*.

Jiménez-Sánchez, E.; Juárez-Gaytán, O. M. & Padilla Ramírez, J. R. (2011). Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) necrófilos de Malinalco, Estado de México. *Dugesiana*, 18, (1), 73-84.

Jiménez-Sánchez, E.; Juárez-Gaytán, O. M. & Padilla-Ramírez, J. R. (2011). Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) necrófilos de Malinalco, Estado de México. *Dugesiana* 18, (1), 73 – 84.

Jiménez-Sánchez, E.; Lizarraga, G. & Morales Moreno, A. (1997). *Aportación en el Estudio de los Staphylinini Necrófilos (Coleoptera: Staphylinidae) de la Sierra de Santa Martha “Los Tuxtles” Veracruz*. En: *Memorias XXXII Congreso Nacional de Entomología, Sociedad Mexicana de Entomología*. (p. 83) Metepec, Puebla.

Jiménez-Sánchez, E.; Navarrete-Heredia, J. L. & Padilla Ramírez, J. R. (2000a). Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) necrófilos de la Sierra de Nanchititla, Estado de México, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (108), 53-78.

Jiménez-Sánchez, E.; Padilla-Ramírez, J. R. & Navarrete-Heredia, J. L. (2000b). *Estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) necrófilos de dos zonas del Eje Neovolcánico Transversal en la porción oriente del estado de Michoacán*. En: *Memorias del XXXV Congreso Nacional de Entomología*. Sociedad Mexicana de Entomología, México.

Jiménez-Sánchez, E.; Padilla-Ramírez, R.; Stanford-Camargo, S. & Quezada, R. (2001). Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) necrófilos de “El salto de las Granadas” Guerrero, México. En: Navarrete-Heredia, J.L., Fierros-López, H.E. & Burgos-Solorio, A. (Eds.). *Tópicos sobre Coleoptera de México* (pp. 55-68). Universidad de Guadalajara Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Guadalajara, México.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* (88), 2427-2439.

Klimaszewski, J.; Langor, D. W. & Work, T. T. (2008). Smaller and more numerous harvesting gaps emulate natural forest disturbances: a biodiversity test case using rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae). *Diversity and Distributions* 14, (6), 969-982.

Labrador-Chávez, G. (2005). Coleópteros necrófilos de México: Distribución y diversidad. Tesis de Licenciatura no publicada. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, 147 pp.

Lawrence J.F & Newton A.F. (1995). Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names), p. 779-1006, In Pakaluk J, Slipinski SA. (eds.) *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera*. Warsaw: Museum i Instytut Zoologii PAN.

Luo, T.H.; Yu, X. D. & Zhou, H. Z. (2013). Effects of Reforestation Practices on Staphylinid Beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in Southwestern China Forests. *Environmental Entomology*. 42, (1), 7-16.

Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.

Márquez, J. & Asiain, J. (2010). Three New Species of the *Philonthus furvus* Species Group (Coleoptera: Staphylinidae) from Guatemala and México, with Taxonomic Remarks and Distributional Records of Related Mexican Species. *Transactions of the American Entomological Society*. 136, (3+4), 269-288.

Márquez, J. & Navarrete-Heredia, J. L. (1994). Especies de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) asociadas a detritos de *Atta mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en dos localidades de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana* (91), 31-46.

Márquez, J. (2001). Especies necrófilas de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) del Municipio de Tlayacapán, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 40, (1), 93-131.

Márquez, J. (2003). Systematic revision of the genera *Homalolinus* and *Ehomalolinus* (Coleoptera, Staphylinidae, Xantholinini). *Zoologica Scripta* (32), 491–523.

Márquez, J. (2006). Primeros registros estatales y datos de distribución geográfica de especies mexicanas de Staphylinidae (Coleoptera). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* (38), 181-198.

Márquez, J.; Asiain, J. & Santiago-Jiménez, Q. J. (2004). Especies de Staphylinidae (Coleoptera: Staphylinidae) de “El Mirador”, Veracruz, México. *Dugesiana*, 10, (2), 21-46.

Martínez-Ruvalcaba, H.; Escoto-Rocha, J. & Tafoya, F. (2007). Sucesión de insectos necrófagos en *Sus scrofa*, durante el periodo estacional de primavera en la ciudad de Aguascalientes, México. En: Estrada Venegas, E.; Equihua Martínez, A.; Luna León, C. & Rosas Acevedo, J. L. *Folia Entomología mexicana*, 6, (2).

Méndez, D.; López, M. & García, R. (2009). Diversidad de Escarabajos (Coleoptera, Staphylinidae) en dos Localidades del Departamento del Quindío. *Boletín científico del museo de historia natural* 13, (2), 148–156.

Mittmeier, R.A. & Mittmeier, C.G. (1992). La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. & Dirzo, R. México ante los retos de la biodiversidad. (pp. 63-73). CONABIO, México.

Morales M.; Chazaro, A. S. & Padilla-Ramírez, J. R. (1998). Análisis de la Comunidad de Coleoptera Necrófilos de “Las Escolleras”, Alvarado, Veracruz, México. *Dugesiana*, 5, (1), 23-40.

Moreno, C.E.; Barragán, F.; Pineda, E. & Pavón, N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas Reanalyzing alpha diversity: alternatives to understand and compare information about ecological communities. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (82), 1249-1261.

Morley, C. (1907). Ten years work among vertebrate carrion. *Entomologists Monthly Magazine*. (43), 45-51.

Morón M. A. & López Méndez, J.A. (1985). Análisis de la entomofauna necrófila de un cafetal en el Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, (63), 47-59.

Morón M. A. & Terrón, R. (1984). Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos de la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, (3), 1-47.

Morón M. A.; Camal, J.F. & Canul, O. (1986). Análisis de la entomofauna necrófila del área norte de la Reserva de la Biósfera de “Sian Ka’an”, Q. Roo, Méx. *Folia Entomológica Mexicana*, (69), 83-98.

Morón, M.A. (1979). Fauna de coleópteros Lamelicornios de la estación de biología tropical U.N.A.M. “Los Tuxtlas”. Ver. México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. 50, Ser. Zoología (1), 375-454.

Navarrete-Heredia, J. L. (1995). Aspectos biológicos de *Philonthus apiciventris* y *P. oxyporinus* (Coleoptera: Staphylinidae) en una zona de Morelos, México, con una lista de las especies mexicanas de *Philonthus*. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 66, (1), 81-106.

Navarrete-Heredia, J. L. (1998). Descripción de *Styngetus adrianae* sp. nov., incluyendo nuevos datos de distribución para las especies de *Styngetus* de México (Coleoptera: Staphylinidae). *Folia Entomológica Mexicana* (101), 59-71.

Navarrete-Heredia, J. L.; Newton, A. F.; Thayer, M. K.; Ashe, J. S. & Chandler, D. S. (2002). Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México/ Illustrated guide to the genera of Staphylinidae (Coleoptera) of Mexico. Universidad de Guadalajara y Conabio, México, D. F. 401 p.

Navarrete-Heredia, J.L. & Newton, A. F. (2014). Biodiversidad de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) en México. Biodiversity of Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. (85), 332-338.

Navarrete-Heredia, J.L. & Zaragoza-Caballero, S. (2006). Diversidad de los Staphylinidae de México: Análisis de grupos selectos (Hydraenidae, Agyrtidae, Silphidae y Staphylinidae). *Dugesiana* 13, (2), 53-65.

Navarrete-Heredia, J.L. (1996). *Coleópteros micetócolos de Bacidiomycetes de San José de los Laureles, Morelos, México*. Tesis de maestría no publicada. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 179 pp.

Newton, A. F. & Thayer, M. (2011). Catalog of austral species of Staphyliniformia family, genus and species groups names. Chicago: Field Museum of Natural History (2003). Consultado el 10 enero de 2011 en <http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/thayer/StaphPEETpubs.pdf>

Newton, A. F. (1973). A systematic revision of the rove beetle genus *Platydracus* in North America (Coleoptera: Staphylinidae). PhD dissertation, Harvard University, Cambridge, MA.

Newton, A. F. (1984). Mycophagy in Staphylinoida (Coleoptera), pp. 302-353. In: Wheeler, Q. & Blackwell, M. (Eds.). *Fungus-Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution*. Columbia University Press, New York. XIII. (514 p.).

Newton, A. F.; Gutiérrez Chacón, C. & Chandler, D. S. (2005). Checklist of the Staphylinidae (Coleoptera) of Colombia. Listado de los Staphylinidae (Coleoptera) de Colombia. *Biota Colombiana*, (6), 1-72.

Numa, C.; Lobo, J.M. & Verdú, J.R. (2012). Scaling local abundance determinants in Mediterranean dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*. 5:106-117.

Oksanen, J.; Guillaume Blanchet, F. K.; Roeland, L.; Pierre, R.; Peter, O'Hara.; Gavin, R. B.; Simpson, L.; Solymos, P.; Henry M.; Helene, W. (2015). *Vegan: Community Ecology Package*.

R package versión 2.0-7 [Software]. Consultado el 20 octubre de 2014, en <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Pohla, G. R.; Langora, D.W. & Spenceb, J. R. (2007). Rove beetles and ground beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. *Biological Conservation* (137), 294–307.

Quezada García, R.; Jiménez- Sánchez, E.; Padilla-Ramírez, J. & Morales, A. (2003). Los estafilínidos Necrófilos (Staphylinidae: Coleoptera) del Cerro de Huitepec, Chiapas, México. En: *Folia Entomología Mexicana*, Sociedad Mexicana de Entomología México, D.F. (2), 288-293.

Rodríguez, W.D. & Navarrete-Heredia, J.L. (2013). Primer registro de *Ischnosoma arizonense* Campbell, 1991 (Coleoptera, Staphylinidae, Tachyporinae) para México. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, (52), 290.

Rodríguez, W.D. & Navarrete-Heredia, J.L. (2014). Modificación de la necrotampa permanente (NTP-80) para la recolecta de estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) y aspectos metodológicos para estudios sistemáticos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, (55), 147–152.

Rodríguez, W.D. & Navarrete-Heredia, J.L. (2015). A new Mexican species of *Megarthrus* Curtis (Coleoptera, Staphylinidae, Proteininae). *Zootaxa* 3918, (4), 594–598.

Ruíz-Lizárraga, G. (1989). *Los Xanthophyginae necrófilos (Coleoptera: Staphylinidae) de Acahuizotla, Gro.* En: *Memorias XXIV Congreso Nacional de Entomología. Sociedad Mexicana de Entomología.* (pp. 99) Oaxtepec., Morelos.

Ruíz-Lizárraga, G. (1993). Contribución al conocimiento de los Staphylinidae (Coleoptera) Necrófilos de Acahuizotla, Guerrero. Tesis de licenciatura no publicada, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 177 pp.

Sánchez-Ramos, G.; Lobo, J.; Villalón, I.M. & Reyes Castillo, P. (1993). Distribución altitudinal y estacional de la Entomofauna Necrófila en la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Biotam*. 5 (1): 13 -24.

Santiago-Jiménez, Q. J. (1999). Los Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) necrófilos y coprófilos de un gradiente altitudinal en la región central del Estado de Veracruz, México. Tesis de licenciatura no publicada. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, 126 pp.

Sarukhán, J.; Koleff, P.; Carabias, J.; Soberón, J.; Dirzo, R.; Llorente-Bousquets, J.; Halffter, G.; González, R.; March, I.; Mohar, A.; Anta, S. & De la Maza, J. (2009). *Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Schenker, N. & Gentleman, J. F. (2001). On judging the significance of differences by examining the overlap between confidence intervals. *American Statistician* (55), 182–186.

Schomann, A.; Afflerbach, K. & Betz, O. (2008). Predatory behaviour of some Central European pselaphine beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae) with descriptions of relevant morphological features of their heads. *European Journal of Entomology*, (105), 889–907.

Sharp, D.S. (1884). Staphylinidae. In: *Biologia Centrali-Americana*. Insecta. Coleoptera, 1 (2), 313–392.

Sharp, D.S. (1885). Staphylinidae. *Biologia Centrali-Americana*. Insecta. Coleoptera, 1 (2), 393–536.

Sharp, D.S. (1887). Staphylinidae. *Biologia Centrali-Americana*. Insecta. Coleoptera, 1 (2), 673–824.

Ślipiński, S. A.; Leschen, R. A. B. & Lawrence, J. F. (2011). Order Coleoptera Linnaeus, 1758. In *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*, Z. Q. Zhiang (ed.). *Zootaxa* (3148), 203-208.

Smetana, A. (1995) Rove beetles of the subtribe Philonthina of America north of Mexico (Coleoptera: Staphylinidae): Classification, phylogeny and taxonomic revision. *Memoirs on Entomology, International*, (3), 1–946.

Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2002). CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca, Microcomputer Power, 500p.

Terrón, R. A., Anduaga, S. & Morón, M. A. (1991). Análisis de la Coleopteroфаuna Necrófila de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana* (81), 315-324.

Zanetti, A. (2014) Taxonomic revision of North American Eusphalerum Kraatz, 1857 (Coleoptera, Staphylinidae, Omaliinae) *Insecta Mundi* 0379: 1-80.

APÉNDICES

Consultar el contenido del apéndice con el autor