



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Distribución altitudinal de coleópteros
necrócolos (Coleoptera: Scarabaeoidea y
Silphidae) en Cerro de García, Jalisco**

Tesis

que para obtener el grado de

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

Presenta

Benjamín Hernández Márquez

DIRECTOR

Dr. José Luis Navarrete Heredia

Zapopan, Jalisco

20 de junio de 2014



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Distribución altitudinal de coleópteros
necrócolos (Coleoptera: Scarabaeoidea y
Silphidae) en Cerro de García, Jalisco**

Tesis

que para obtener el grado de

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

Presenta

Benjamín Hernández Márquez

DIRECTOR

Dr. José Luis Navarrete Heredia

Zapopan, Jalisco

20 de junio de 2014



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Distribución Altitudinal de Coleópteros Necrócolos (Coleoptera: Scarabaeoidea y Silphidae) en Cerro de García, Jalisco

Por

Biol. Benjamín Hernández Márquez

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

Aprobado por:

Dr. José Luis Navarrete Heredia
Director de Tesis e integrante del jurado

6/6/2014

Fecha

Dr. Miguel Vásquez Bolaños
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

6 Junio 2014

Fecha

Dr. Aristeo Cuauhtémoc Deloya López
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

6/6/2014

Fecha

Dr. Georgina Adriana Quiroz Rocha
Integrante del jurado

6/6/2014

Fecha

M. C. Pedro Macedonio García López
Integrante del jurado

06/06/2014

Fecha

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

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico durante los estudios de posgrado (becario: 273970).

Al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara (CUCBA-UDG) y a la maestría BIMARENA por darme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado.

Al Dr. José Luis Navarrete Heredia, director de la tesis, por su paciencia y todas las enseñanzas durante estos últimos dos años de estudios.

Al Dr. Miguel Vásquez Bolaños y a la Dra. Georgina Adriana Quiroz Rocha por sus valiosos comentarios en la revisión del trabajo.

Al Dr. Cuauhtémoc Deloya por el apoyo brindado durante la estancia de investigación en el Instituto de Ecología A. C. y sus comentarios en la revisión de la tesis.

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

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

En especial agradecimiento y reconocimiento a los Sres. Juan José Hernández Rodríguez y Roberto Díaz Rodríguez por su amistad y valioso apoyo durante la etapa de campo del trabajo de tesis.

ÍNDICE

ÍNDICE.....	ii
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE CUADROS	iv
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	5
HIPÓTESIS.....	10
OBJETIVO GENERAL.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
RESULTADOS.....	18
DISCUSIÓN.....	38
CONCLUSIONES	43
LITERATURA CITADA.....	44
ANEXOS	56

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. División municipal del área de estudio.....	12
Figura 2. Perfil esquemático de la vegetación en Cerro de García.	13
Figura 3. Localización espacial de las NTP-80 en el gradiente altitudinal (1350-2760 m).14	
Figura 4. Curva de acumulación de especies a nivel paisaje con los estimadores ICE y Bootstrap.....	25
Figura 5. Curvas de acumulación de especies por gradiente altitudinal con los estimadores ICE (Azul) Bootstrap (rojo) SOBSEVADA (Negro).....	27
Figura 6. Boxplot de la abundancia y riqueza anual de Scarabaeoidae y Silphidae.	28
Figura 7. Abundancia y riqueza mensual.	30
Figura 8. Abundancia por gradiente altitudinal de los coleópteros necrócolos.....	32
Figura 9. a: Grafica de dispersión de la composición de Coleópteros necrócolos.....	33
Figura 10. Graficas de índices de diversidad verdadera (a: $q= 0$, b: $q= 1$, c: $q= 2$) e índice de dominancia (d: 1-D).	34
Figura 11. Grafica de Rango-Abundancia de las especies Necrócolas dentro de los gradientes altitudinales	35
Figura 12. Gráfica del análisis NMDS de los coleópteros necrócolos en el gradiente altitudinal.	37
Figura 13. Dendrograma índice de similitud de Jaccard.	38
Figura 14. Dendrograma índice de similitud de Morisita-Horn.....	39

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Sitios de muestreo.....	14
Cuadro 2. Abundancia de los coleópteros necrócolos dentro los gradientes altitudinales en Cerro de García.	24
Cuadro3. Valores de estimadores no paramétricos.	25
Cuadro 4. Valores de los estimadores no paramétricos.	26
Cuadro 5. Abundancia mensual de las especies de Scarabaeoidea y Silphidae.....	31
Cuadro 6. Valores del ANCOVA entre la riqueza y la altitud de los coleópteros necrócolos.	32
Cuadro 7. Valores de índices de diversidad verdadera e índice de dominancia.	34
Cuadro 8. Valores del índice de Whittaker entre los gradientes altitudinales.....	35

RESUMEN

En el presente trabajo se evaluó la distribución altitudinal de los coleópteros necrócolos en Cerro de García, ubicado dentro de los municipios de Tuxcueca, Jocotepec y Teocuitatlán de Corona, Jalisco, con un gradiente que va desde los 1,600 a 2,700 m snm. Se ubicaron siete sitios de muestro separados cada 200 m snm, en cada sitio se colocaron dos necrotrampas permanentes del tipo NTP-80 cebadas con calamar, las cuales se revisaron cada mes durante un año, desde octubre de 2012 hasta octubre de 2013. Se registraron 4,319 individuos, pertenecientes a seis familias: Silphidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Scarabaeidae, Ochodaeidae y Trogidae. De acuerdo con los estimadores de riqueza, a nivel de paisaje el esfuerzo de muestro fue representativo con valores promedio arriba del 90%, al analizar los estimadores por gradiente altitudinal, se obtuvo mayor riqueza en los gradientes bajos, mientras que en los gradientes altos los valores de riqueza fueron similares con respecto a la riqueza observada. Durante el año de muestreo los coleópteros necrócolos mostraron una estacionalidad muy marcada en el temporal de lluvias (mayo-septiembre) donde se presentó la mayor diversidad. Los gradientes que presentaron la mayor riqueza ($q=0$) fue a los 1,600 y 1,800 m snm, seguida por los gradientes subsecuentes respectivamente. Al analizar la composición de los ensambles, los valores de diversidad de orden 1 y orden 2 muestran picos intermedios de especies efectivas a los 2,000 m snm, en este gradiente se empezaron a observar diferencias significativas. La diversidad beta muestra que el reemplazo de especies ocurre parcialmente entre gradientes subsecuentes. A partir del análisis de similitud faunística, se segregan grupos de acuerdo con los límites altitudinales de las especies, donde los 1,600 y 1,800 m snm conforman un grupo de especies submontanas tropicales; los 2,000-2400 m snm, las especies submontanas y los 2,600-2,700 m snm las especies montanas. Se resaltan dos patrones de distribución, el primero va asociado a la riqueza de especies ya que esta disminuye con el aumento de la altitud, mientras que con la composición se observa la concentración de la diversidad en las partes medias que se identifica como el “pico medio de dominancia” o la existencia del efecto de ecotono a los 2,000 m snm.

ABSTRACT

In this paper the altitudinal distribution of the necrophilous beetles in Cerro de García, located within the municipalities of Tuxcueca, Jocotepec and Teocuitatlán de Corona, Jalisco, with a gradient ranging from 1,600 to 2,700 m.a.s.l. was evaluated. Sampling seven sites spaced every 200 m., were located at each site two permanent carrion traps model 80 (NTP -80) baited with squid, which are reviewed each month during October 2012 to November 2013. Were placed 4,319 individuals belonging to six families: Silphidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Scarabaeidae, Trogidae and Ochodaeidae. According to the estimates of wealth, landscape-level effort sampling was representative of average values over 90%, when analyzing estimators altitudinal gradient, greater wealth is expected in the low gradients, while in the high gradients the richness values were similar with respect to observed richness. During sampling the necrophilous beetle showed a very marked by the rainy season (May to September) where the greatest diversity was presented seasonality. The gradients that had the highest species richness ($q=0$) was at 1,600 and 1,800 m.a.s.l., followed by subsequent gradients respectively. By analyzing the composition of assemblages, diversity values of order 1 and order 2 show peaks intermediate of the effective species at 2,000 m.as.l., in this gradient was started to observe significant differences. Beta diversity shows that the replacement of species occurs partially between subsequent gradients. From the analysis of similarity groups according to the altitudinal limits of the species, where 1,600 and 1,800 m.a.s.l. are a group of tropical submontane species segregate; 2.000 to 2400 m.a.s.l. the submontas the species and from 2.600 to 2.700 m.a.s.l. montane species. Two patterns of distribution are highlighted, the first is linked to species richness as this decreases with increasing altitude, while the composition concentration of diversity in the middle parts which is identified as the "Peak-Domain effect" or the existence of the effect of ecotone to 2,000 m.a.s.l.

INTRODUCCIÓN

Los cambios espaciales que presentan las especies en el hábitat dependen principalmente de la disponibilidad de recursos, tipo de vegetación, factores ambientales como la temperatura y humedad relativa (Krebs, 1989). A lo largo de un gradiente altitudinal estos factores son diferentes: las partes bajas suelen presentar climas más estables y regularmente se concentra la mayor riqueza de especies. Al incrementarse la altitud se tiende a condiciones más variables, favoreciendo los cambios en la composición de especies (Hausdorf, 2006; Guerrero y Sarmiento, 2010). Es así, como la composición y riqueza de especies puede explicarse en términos de gradientes ambientales (McCoy, 1990). En un gradiente altitudinal existen dos tendencias generales de distribución: el primero, menciona la disminución de la diversidad conforme aumenta la altitud, así, en las partes bajas se concentra la mayor diversidad y en las partes altas la diversidad es menor (Hodkinson, 2005). La segunda tendencia se le conoce como pico medio de dominancia (*mid-domain peak*), ésta ocurre cuando se presenta el traslape de especies afines a altitudes bajas con especies afines a altitudes altas en un rango medio de altitud, ya que es el punto límite de distribución para las dos afinidades (Sanders, 2002; Sanders *et al.*, 2003; Becker *et al.*, 2007).

Los organismos que habitan en la materia orgánica en descomposición de origen animal son designados como necrócolos, dentro de las cual se reconocen cuatro categorías funcionales:

a) Necrobios: todas las especies que tanto en estado adulto y larva tienen dependencia directa de la materia orgánica en descomposición

b) Necrófilos: incluye a las especies que se encuentran en la materia orgánica animal en descomposición para alimentarse de otros insectos o bien cuando la carroña se encuentra invadida por microorganismos y normalmente el cadáver se encuentra licuefacto. A su vez esta categoría funcional se subdivide en:

i) Necrófilos saprófagos: especies que se alimentan de la materia orgánica en estados avanzados de descomposición.

- ii) Necrófilos depredadores: especies que aprovechan la materia orgánica en descomposición para alimentarse de otros organismos que llegan a ella.

Para los organismos que se encuentren en la carroña de manera accidental y que por sus hábitos no tienen relación con la misma carroña se les conoce como Necroxenos (Labrador Chávez, 2005).

La importancia ecológica de los organismos necrobios radica en el reciclaje de los nutrientes y a la remoción de sustrato donde se desarrollan otros organismos nocivos para la salud (Navarrete-Heredia, 2009; Whipple, 2011); siendo los insectos de los primeros organismos colonizadores de la carroña. Dentro de los órdenes con mayor relevancia en cuanto a número de especies y abundancia se encuentran Diptera y Coleoptera (Morón y Terrón, 1984; Sánchez-Ramos *et al.*, 1993; Castillo, 2002; Navarrete-Heredia *et al.*, 2012).

ANTECEDENTES

Los coleópteros son el orden más diverso dentro el reino animal. A nivel mundial se reconocen 210 familias con 392,415 especies descritas (Bouchard *et al.*, 2011; Zhang, 2013). Esta gran diversidad se manifiesta en su biología, debido a sus hábitos alimenticios que comprende una amplia gama de explotación de recursos (Martínez *et al.*, 2011).

En cuanto a su distribución se pueden encontrar asociados a una gran variedad de hábitats, bosques tropicales, templados, zonas áridas, etc.; así como una amplia distribución altitudinal que va desde el nivel del mar hasta por arriba de los 4000 m snm (Navarrete-Heredia *et al.*, 2012). A su vez la abundancia y riqueza de especies que se presenten en el hábitat, va a depender de las variables ambientales, como la precipitación, temperatura y humedad relativa (Lobo y Halffter, 2000; Verdú *et al.*, 2007).

En México los estudios que incluyen a los coleópteros necrócolos, ha tenido un incremento en los últimos años, debido al trabajo de Morón y Terrón (1984) en donde se describe una trampa para muestrear este grupo de insectos. Su estudio incluyó a la entomofauna necrócola dentro de un gradiente altitudinal en la sierra norte del estado de Hidalgo. Este trabajo se ha tomado como modelo para el estudio de la fauna necrócola de varias regiones de México. Los estados de la república en los que se incluye a las especies necrócolas de Scarabaeoidea y Silphidae son: Chiapas (Morón y López-Méndez, 1985), Estado de México (Cejudo-Espinoza y Deloya, 2005), Guerrero (Deloya *et al.*, 2013), Jalisco (Morón *et al.*, 1988; Rivera-Cervantes y García-Real, 1998; Quiroz-Rocha *et al.*, 2008; Naranjo-López y Navarrete-Heredia, 2011; Navarrete-Heredia y López, 2011; Navarrete-Heredia *et al.*, 2012); Morelos (Deloya *et al.*, 1987; Deloya *et al.*, 1993; Deloya, 1996; Deloya, 2003); Nayatit (Morón *et al.*, 1998); Oaxaca (Deloya y Morón, 1998); Puebla (Deloya, 1992; Arriaga *et al.*, 2012; Jiménez-Sánchez *et al.*, 2013); Veracruz (Halffter y Arellano, 2001; Favila, 2005; Mora-Aguilar y Montes de Oca, 2009; Díaz *et al.*, 2010) Yucatán (Basto-Estrella *et al.*, 2012).

El estudio del ensamblaje de coleópteros necrócolos con énfasis en Scarabaeoidea y Silphidae, en un gradiente altitudinal ha sido estudiado en varias regiones del mundo: Diferentes regiones de Europa (Jay-Robert, *et al.*, 1997), Francia (Errouissi *et al.*, 2004; Jay-Robert *et al.*, 2008), España (Martín-Vega y Baz, 2012); Sudáfrica (Davis *et al.*, 1999), Túnez (Labidi *et al.*, 2012), Madagascar (Rahagalala *et al.*, 2009); diferentes regiones de América (Escobar *et al.*, 2007), Colombia (Escobar *et al.*, 2005, 2006; Esparza-León y Amat-García, 2007); al igual que en México: Hidalgo (Morón y Terron, 1984), Tamaulipas (Sánchez-Ramos *et al.*, 1993), Veracruz (Martín-Piera y Lobo, 1993; Lobo y Halfpter, 2000; Deloya *et al.*, 2007; Verdú *et al.*, 2007; Estado de México (Trevilla-Revollar *et al.*, 2010) y para Jalisco solo se citan dos estudios (Navarrete-Heredia, 1995; Fierros-López y Navarrete-Heredia, 2001).

Con base en estos estudios se ha establecido que la distribución altitudinal de los Scarabaeoidea es variable en función del grupo taxonómico: muchas especies de Scarabaeinae habitan en altitudes no mayores a 2500 mnsnm (Martín-Piera y Lobo, 1993; Deloya *et al.*, 2007), mientras que muchas especies de Aphodiinae y Geotrupidae predominan en ambientes de alta montaña (Lobo y Halfpter, 2000).

Deloya (2000) da a conocer la distribución de la familia Trogidae en México, muestra que las especies del género *Omorgus*, habitan en las áreas de bosque tropical caducifolio, matorral xerofito, entre otros que van desde el nivel del mar y como máximo a 2000 msnm; mientras que el género *Trox*, habita en bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Abies* ubicados entre los 820 a 2400 m snm.

En los estudios con las especies mexicanas de Silphidae, se menciona a *Nicrophorus mexicanus* Matthews, 1888 y *Thanatophilus graniger* Chevrolat, 1833 como especies que se distribuyen en las zonas de alta montaña. Por otro lado *Nicrophorus olidus* Matthews, 1888 y *Oxelytrum discicolle* (Brullé, 1840) se les encuentra en ambientes con menor altitud incluso con influencia tropical (Navarrete-Heredia, 1995, 2009). Adicionalmente algunos estudios muestran que la distribución de estas especies depende de igual forma del grado de perturbación que presente el hábitat. Por ejemplo Rivera-Cervantes y García-Real (1998)

evaluaron la composición faunística de Scarabaeidae y Silphidae en bosque de pino conservado y dañado por fuego, donde la abundancia de las especies de Siphidae disminuye en el ambiente perturbado, por el contrario, las especies de Scarabaeidae no mostraron preferencia por algún ambiente.

Martín-Piera y Lobo (1993) analizaron la distribución altitudinal de Scarabaeoidea en el estado de Veracruz abarcando la región Este del Eje Neovolcanico Transversal, dentro de un gradiente de 1,500 a 4,000 m snm. Los grupos que registran son Geotrupidae que se presentó a partir de 2,500 y hasta 3,500 m snm; la subfamilia Aphodiinae se presentó entre los 2,000 y 3,000 m snm, mientras que la mayoría de las especies de la familia Scarabaeidae principalmente Scarabaeinae se presentaron en las partes bajas no mayores a 2,000 con excepción de las especies del género *Onthophagus* que llegaron a 2,500 m snm.

Lobo y Halffter (2000) dan a conocer los patrones biogeográficos de las familia Geotrupidae y dos subfamilias de Scarabaeidae: Scarabaeinae y Aphodiinae en el Cofre de Perote, Veracruz. Al comparar sus resultados con otras de regiones Europeas y Africanas, resaltan que la distribución altitudinal de Scarabaeoidea varía dependiendo de su historia biogeográfica, donde los Scarabaeinae de origen Neotropical, se distribuyen en altitudes entre los 1,800 a 2,100 m snm aproximadamente; mientras que Aphodiinae y Geotrupidae de origen Neártico, se concentran entre los 2,500 a 3,000 m snm aproximadamente.

Dentro de los estudios faunísticos donde se incluye información sobre fenología y clasificación por gremios tróficos destaca el de Deloya *et al.* (2007), donde evaluaron la distribución altitudinal de coleópteros necrófilos en la región centro del estado de Veracruz en bosque mesófilo de montaña, tres cafetales, un acahual y un pastizal en un gradiente de 1,000 a 1,400 m snm. Registraron cinco familias de Scarabaeoidea, donde Scarabaeidae fue la mejor representada en cuanto a riqueza ($S=42$) y abundancia; sin embargo la distribución en los gradientes varió por subfamilia ya que los Scarabaeinae predominaron en los sitios establecidos a los 1,000 m snm, mientras que la mayoría de las especies de Aphodiinae se concentraron a los 1,400 m snm.

Trevilla-Revollar *et al.* (2010) analizaron la distribución altitudinal de Scarabaeoidea donde incluyeron de igual forma a Silphidae, abarcando tres tipos de vegetación en Malinalco, Estado de México: Bosque Tropical Caducifolio (BTC) entre los 1,200-1,300 m snm, Pastizal a 1,721 m snm y Bosque de *Pinus-Quercus* (BPQ) a 2,300 m snm. Dentro de Scarabaeoidea obtuvieron especies correspondientes a tres familias: Scarabaeidae, Geotrupidae y Trogidae, mostrando un patrón de mayor concentración de individuos en el BTC, a excepción de Geotrupidae donde solo registraron a *Ceratotrupes fronticornis* Erichson, 1847 con tres individuos en BPQ. Para Silphidae se registraron cuatro especies en donde *Nicrophorus olidus* y *Oxelitrum discicolle* muestran ser especies de amplia distribución, mientras que *N. mexicanus* se concentró en el BPQ, para *Thanatophilus truncatus* (Say, 1823) sólo se registraron tres individuos en el pastizal.

Verdú *et al.* (2007) tomaron como modelos de estudio a ocho especies de Scarabaeinae en tres tipos de paisajes a diferentes altitudes en el estado de Veracruz. Donde muestran que la relación de la temperatura de los organismos con la temperatura ambiental en diferentes altitudes conforma nichos ecológicos, esta capacidad endotérmica se refleja tanto en la distribución espacial y con coexistencia entre las especies, marcando límites altitudinales.

Navarrete-Heredia (1995) evaluó la distribución altitudinal de la familia Silphidae en un gradiente de 1,300 a 2,800 m snm en el Volcán de Tequila, Jalisco. Registraron tres especies *N. olidus* fue la especie más abundante, se distribuyó desde los 1,300 hasta 2,350 m snm. Seguida de *N. mexicanus*, se distribuyó desde los 1,800 a los 2,800. Por último la especie con menor abundancia fue *O. discicolle*, se distribuyó desde los 1,300 hasta los 1,950 m snm. Navarrete-Heredia (2009) menciona que el punto de coexistencia entre *N. olidus* y *N. mexicanus* es a los 1,950 m snm.

Fierros-López y Navarrete-Heredia (2001), presentan un estudio similar realizado por Navarrete-Heredia (1995), donde estudiaron la distribución altitudinal de Silphidae en un gradiente de 2,300 a 3,000 m snm el Nevado de Colima, Jalisco. Al igual registraron las mismas tres especies, la diferencia se muestra en la composición de las especies, ya que *N. mexicanus* fue la que mostró mayor abundancia, distribuyéndose en todo el gradiente.

Mientras que *N. olidus* presentó su límite a los 2,600 m snm. *O. discicolle* con la menor abundancia, sólo ocho individuos, a los 2,300 m snm.

HIPÓTESIS

Los coleópteros necrócolos muestran diferencias en sus patrones (diversidad) de distribución altitudinal. Con base en lo anterior, se espera que los coleópteros necrócolos en Cerro de García presenten una disminución de diversidad para la superfamilia Scarabaeoidea conforme se incrementa la altitud, mientras que para la familia Silphidae se espera un patrón inverso: mayor diversidad a mayores altitudes.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la distribución altitudinal y estacionalidad de las especies necrócolas de Scarabaeoidea y Silphidae colectadas en el Cerro de García, Jalisco.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Obtener la riqueza de especies necrócolas de Scarabaeoidea y Silphidae en un gradiente altitudinal ubicado entre los 1,600 m snm a 2,700 m snm.
- Analizar la variación espacio-temporal de las especies necrócolas presentes en el área de estudio.
- Obtener la diversidad alfa para cada localidad.
- Comparar la riqueza obtenida entre pares de comunidades estudiadas
- Analizar el ensamblaje de las especies dentro del gradiente a partir de los valores de riqueza y abundancia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Caracterización del área de estudio

El Cerro de García se localiza al SE del lago de Chapala, entre los municipios de Teocuitatlán de Corona, Tuxcueca y Jocotepec del estado de Jalisco (Fig. 1), 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. Se ubica al Oeste del Sistema Neovolcánico Transversal. Se presentan dos tipos de climas: el primero semicálido, húmedo (A)c(w0) dentro de la exposición norte, el segundo semiárido, semicalido (A)c(w1) dentro de la exposición sur.

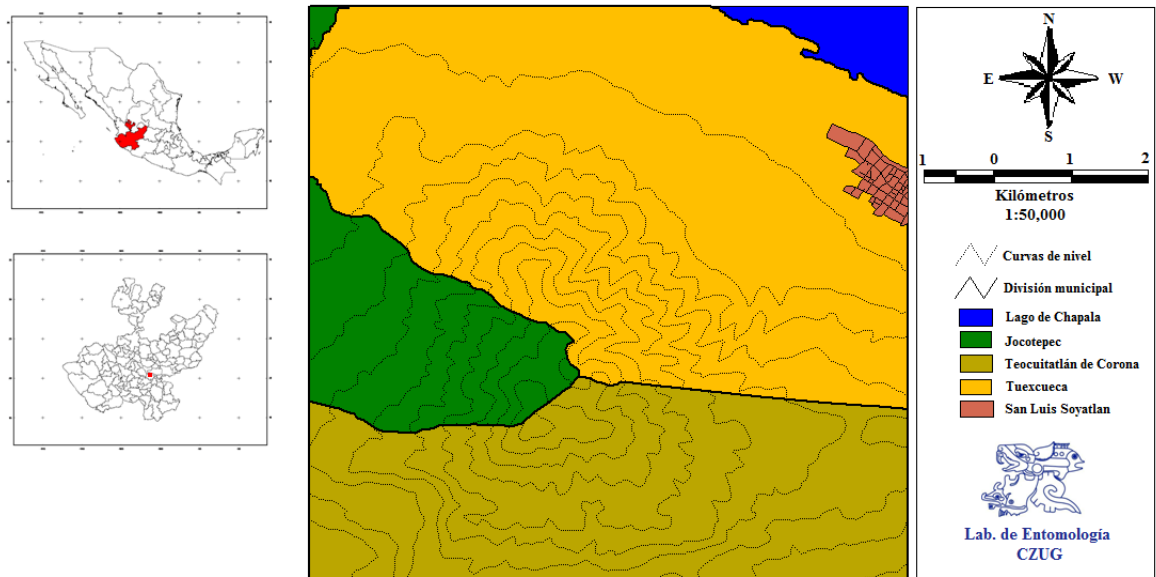


Figura 1. División municipal del área de estudio: verde: Jocotepec; amarillo: Tuxcueca; verde-opaco: Teocuitatlán de Corona.

En la zona se reconocen dos tipos de vegetación: matorral subtropical de los 1,500 a los 2,300 m snm, caracterizado por especies dominantes de *Ipomoea intrapilosa* Rose, *I. murucoides* Roem. & Schult., *Bursera bipinnata* (Moc. & Sessé ex DC.) Engl., *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *A. farmesiana* (L.) Willd., *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth, *Eysenhardtia polystachya* (Ortega) Sarg., *Opuntia fuliginosa* Griffiths, *Hyptis albida* Kunth, *Mimosa monancistra* Benth. (Rzedowski, 2006) y Bosque de *Quecus* a partir de 2,300 m snm y hasta los 2,700 m snm con especies dominantes de *Salvia iodantha*

Fernald, *Anagallis arvensis* L., *Quercus deserticola* Trel., *Q. gentryi* C.H. Mull., *Q. deserticola* Trel., *Q. obtusata* Bonpl., *Q. rugosa* Née, *Q. crassipes* Humb. et Bonpl., *Q. crassipes* Bonpl. Entre los 2,000 a 2,300 m snm se presenta el ecotono entre estos dos tipos de vegetación (Fig. 2).

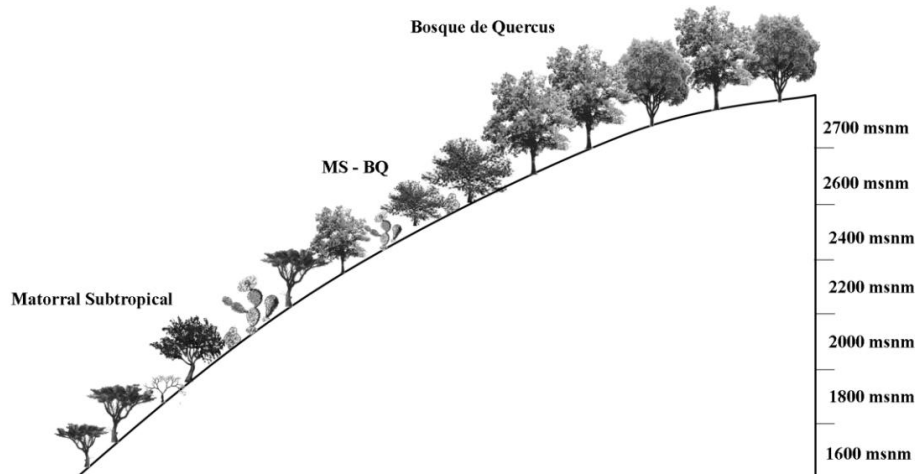


Figura 2. Perfil esquemático de la vegetación en Cerro de García.

Trabajo de campo. Se realizó entre octubre de 2012 a octubre de 2013. Se establecieron siete sitios separados a cada 200 m de altitud (Cuadro 1, Fig. 3), donde en cada sitio se colocaron dos necrotrampas permanentes modificadas del NTP-80, (Morón y Terrón, 1984) cebadas con calamar (Cuadro 1). Las colectas se realizaron mensualmente. Las muestras se fijaron en alcohol al 70% y se procesaron en el Laboratorio de Entomología de la Universidad de Guadalajara.

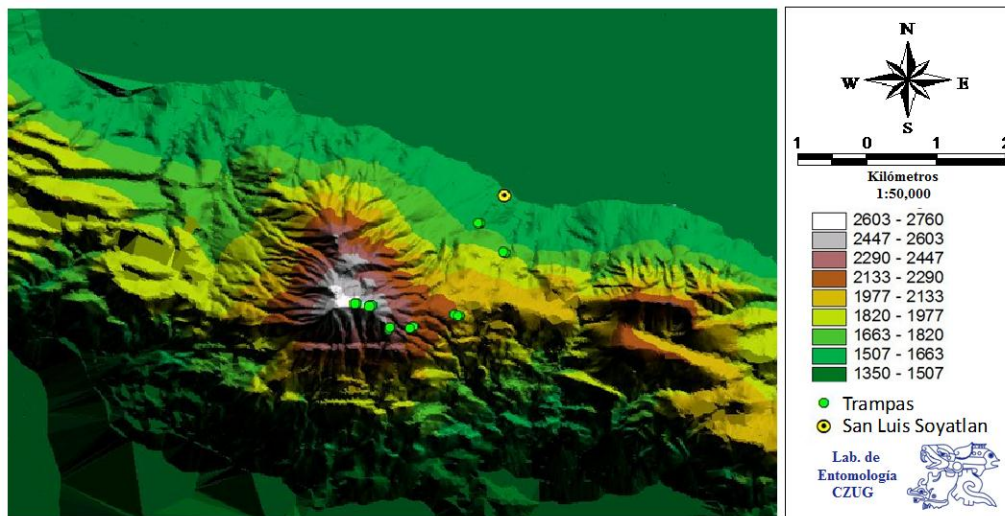


Figura 3. Localización espacial de las NTP-80 en el gradiente altitudinal.

Cuadro 1. Sitios de muestreo.

Cuadro 1. Sitios de muestreo.

NTP-80	Coodenadas Geograficas		Altitud	Descripción	Municipio
	20° 11' 0.901"N	103° 18' 0.298"W	1530 m	San Luis Soyatlan	Tuxcueca
1	20° 11' 0.4"N	103° 18' 0.755"W	1621 m	MS	Tuxcueca
2	20° 11' 0.378"N	103° 18' 0.793"W	1637 m	MS	Tuxcueca
3	20° 10' 0.946"N	103° 18' 0.382"W	1818 m	MS	Tuxcueca
4	20° 10' 0.954"N	103° 18' 0.406"W	1820 m	MS	Tuxcueca
5	20° 9' 0.882"N	103° 18' 0.723"W	2071 m	MS-BQ	Teocuatlán de Corona
6	20° 9' 0.889"N	103° 18' 0.129"W	2056 m	MS-BQ	Teocuatlán de Corona
7	20° 9' 0.782"N	103° 19' 0.782"W	2284 m	MS-BQ	Teocuatlán de Corona
8	20° 9' 0.812"N	103° 19' 0.745"W	2287 m	MS-BQ	Teocuatlán de Corona
9	20° 9' 0.759"N	103° 20' 0.088"W	2400 m	BQ	Teocuatlán de Corona
10	20° 9' 0.798"N	103° 20' 0.87"W	2402 m	BQ	Teocuatlán de Corona
11	20° 10' 0.128"N	103° 20' 0.342"W	2610 m	BQ	Teocuatlán de Corona
12	20° 10' 0.94"N	103° 20' 0.378"W	2616 m	BQ	Teocuatlán de Corona
13	20° 10' 0.165"N	103° 20' 0.569"W	2700 m	BQ	Teocuatlán de Corona
14	20° 10' 0.167"N	103° 20' 0.606"W	2690 m	BQ	Teocuatlán de Corona

Trabajo taxonómico. Para la determinación específica de los especímenes pertenecientes a Silphidae se siguió el criterio de Navarrete-Heredia (2009). Para los Scarabaeoidea se utilizó la clasificación propuesta por Bouchard *et al.* (2011). La determinación a nivel de género se realizó con las claves de Delgado *et al.* (2000). Para la determinación a nivel de especie se utilizó la siguiente literatura: Hybosoridae: Ceratocanthinae: Bates (1887), Howden y Gill (2000); Ochodaeidae: Fall (1909), Paulsen (2007); Trogidae: Vaurie (1955), Deloya (2005); *Onthophagus*: Howden y Cartwright (1963), Zunino y Halffter (1988); *Delthochilum*: Howden (1966); *Ateuchus*: Kohlmann (1984); *Phanaeus*: Edmonds (1994), *Canthon*: Halffter (1961), Rivera-Cervantes y Halffter (1999); *Copris*: Matthews (1961); Geotrupidae: Howden (1964, 1967).

El trabajo de determinación se realizó en la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología de la Univerisdad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco. Posteriormente se realizó una estancia de investigación con el Dr. Cuauhtémoc Deloya para la

corroboración taxonómica y trabajo en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz.

Los especímenes se encuentran depositados en la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara (CZUG). Duplicados de los mismos se depositaron en la Colección del Instituto de Ecología A. C. (IEXA).

Análisis de datos. Los datos de abundancia por especie, fecha y sitio de muestreo se capturaron en una hoja de cálculo elaborada en Excel.

Estimadores de riqueza. Se evaluó con base en estimadores no paramétricos: ACE, ICE, Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap. Tomando como base la propuesta de Chazdon *et al.* (1998) para la selección del mejor estimador, se evaluaron el sesgo y la exactitud de cada uno de ellos. Los valores del sesgo y la exactitud varían entre -1 a 1 donde los valores más cercanos a cero se consideran como los más apropiados. La selección del mejor estimador se aplicó para cada gradiente. Siguiendo las siguientes formulas:

$$\text{Sesgo} = (S_{\text{estimada}} - S_{\text{verdadera}}) / S_{\text{verdadera}}$$
$$\text{Exactitud} = ((S_{\text{estimada}} - S_{\text{verdadera}}) / S_{\text{verdadera}})^2$$

Donde la S_{ESTIMADA} es el valor del estimador y $S_{\text{verdadera}}$ es el valor de la riqueza a nivel de paisaje. El software que se utilizó fue EstimateS ver. 8.2 (Colwell, 2006).

Distribución temporal. Los datos de abundancia y riqueza por mes no se ajustaron a la normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk, para ello se analizaron con estadísticos no paramétricos de Kruskal-Wallis, cuando se encontraron diferencias significativas entre los meses se realizaron comparaciones siguiendo en método de Bonferroni.

Para determinar la influencia de las variables ambientales con la abundancia y riqueza mensual, se realizaron correlaciones de Spearman con datos de precipitación, humedad

relativa y temperatura. Para el análisis de esta sección se utilizó el paquete Agricolae (Mendiburu, 2014) del Software R (Core Team, 2013).

Distribución espacial. Para observar el ensamblaje de los escarabajos en los gradientes, se realizó un Análisis de Covarianza (ANCOVA), ajustado con la prueba de Shapiro-Wilk. Se analizaron los gradientes altitudinales en términos de rango-abundancia ya que en los diagramas se puede observar que la organización de estos es de forma lineal permitiendo realizar comparaciones con base en los valores de las pendientes; en el caso de no encontrar diferencias significativas nos indica que no existe cambio en la composición de especies siendo comunidades similares. Cuando se empieza a observar diferencias significativas nos indica que es el punto donde se encuentra el reemplazo de especies y en algunos casos límites de distribución altitudinal.

Análisis de diversidad Alfa. Para el análisis de diversidad alfa se utilizaron los índices de diversidad verdadera, que se expresa en número de efectivo de especies para cada gradiente altitudinal (Moreno *et al.*, 2011). 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. Para complementar la diversidad $q=2$ se calculó el índice de Dominancia (1-D) con el fin de observar que en los gradientes con mayor altitud que es donde se encontrarían solo aquellas especies adaptadas, el valor de dominancia sería mayor al de altitudes bajas. Para observar la estructura de los gradientes se realizaron curvas de Rango-Abundancia. Para esta sección se utilizó el paquete Vegetarian (Charney y Record, 2012) del Software R (Core Team, 2013).

Análisis de diversidad beta. Para estimar el recambio de especies se utilizó el índice de Whittaker. Los resultados varían entre 0-1, donde los valores más cercanos a 0 indican

que el recambio de especies entre cada gradiente es bajo o que son varias las especies compartidas, cuando es más cercano a 1 indica que el recambio de especies es alto o que son menos las especies compartidas (Jay-Robert *et al.* 1997).

La similitud faunística se analizó utilizando los datos de presencia-ausencia. Para ello se tomó como base el índice de similitud de Jaccard para observar si existe segregación de grupos en cuanto a su presencia en los gradientes. Bajo los mismos términos de segregación de grupos tomando los datos de abundancia se realizó un agrupamiento con el índice de Morisita-Horn y un análisis no paramétrico de escalamiento multidimensional (NMDS).

Los softwares que se utilizaron para la diversidad beta y similitud faunística fue el paquete Vegan (Oksanen, 2013) y del programa R (Core Team, 2013).

RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 182 muestras (26 muestras por gradiente), de la cuales se capturaron 4,319 individuos, pertenecientes 27 especies, 16 géneros y seis familias: Silphidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Scarabaeidae, Ochodaeidae y Trogidae. La familia Silphidae fue la más abundante, equivalente al 64.41% de la abundancia obtenida (n=2,782). Está representado por dos subfamilias, tres géneros y cuatro especies. Dentro de los Scarabaeoidea, la familia Scarabaeidae equivale al 29.86% de la abundancia obtenida (n=1,290). A esta familia corresponde la mayor riqueza específica: una subfamilia, cuatro tribus, ocho géneros y 15 especies. La familia Trogidae representa al 5.3% de individuos capturados (n=229), está representada por dos subfamilias, dos géneros y cinco especies. Las familias Geotrupidae, Hybosoridae y Ochodaeidae obtuvieron menor abundancia y riqueza, las cuales sólo están representadas por un género y una especie cada una (Cuadro 2).

Lista comentada de especies

Staphylinoidea

Silphidae Latreille, 1806

Nicrophorinae Kirby, 1837

Nicrophorus olidus Matthews, 1886

Fue la especie con mayor abundancia (43.4%). Se presentó en todos los gradientes, la mayor abundancia fue a los 2,200 m snm (7.9%). Está presente en los meses de mayo a diciembre, siendo el mes de julio donde presentó la mayor abundancia (23.4%).

Nicrophorus mexicanus Matthews, 1886

Fue la segunda especie más abundante (9.8%). Es característica de ambientes montañosos. Se puede encontrar predominando a partir de los 2,000 m snm y conforme aumenta el gradiente, el número de individuos se incrementa, siendo a los 2,700 m snm donde se presentó la mayor abundancia (5%). Por debajo de los 2,000 m snm se encontró solo un individuo (1,600 m snm). Se colectó durante todo el año, con la mayor abundancia en el mes de junio (4%).

Silphinae Latreille, 1806

***Thanatophilus truncatus* (Say, 1823)**

Dentro de Silphidae fue la tercera especie más abundante (8%). Se presentó a lo largo de todo el gradiente. Su pico máximo de abundancia fue a los 2,200 m snm (3%). Sólo se colectó entre marzo-octubre, siendo el mes de agosto donde se concentró su mayor abundancia (4.6%).

***Oxelytrum discicolle* (Brullé, 1840)**

Dentro la familia Silphidae, fue la especie con menor abundancia (2.8%). Se presentó en todo el gradiente altitudinal. Su pico máximo se encontró a los 2,000 m snm (1.1%). Su estacionalidad fue más marcada, entre junio-octubre, siendo este último, el mes con mayor abundancia (1.2%).

Scarabaeoidea Latreille, 1802

Scarabaeidae Latreille, 1802

Scarabaeinae Latreille, 1802

Scarabaeini Mulsant, 1842

***Canthon humectus assimilis* Robinson, 1946**

Se capturaron 156 individuos, distribuidos entre los 1,600-2,600 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,800 m snm (1.2%). Se colectó a partir de mayo a octubre, siendo el mes de junio el de mayor abundancia (2.1%).

***Canthon humectus humectus* Say, 1832**

Se capturaron 125 individuos, de los cuales, dos se colectaron a los 1,600 m snm; sin embargo, predominó entre los 2,000 m snm (1.5%) y 2,200 m snm (1%). Su abundancia disminuyó en altitudes superiores. Se colectó entre junio-diciembre, siendo junio el mes con mayor abundancia (2.1%).

***Canthon indigaceus* LeConte, 1866**

Sólo se capturó un individuo a los 1,600 m snm en el mes de agosto.

***Canthon (Glaphyrocanthon) corporaali* Balthasar, 1939**

Se capturaron 94 individuos entre los 1800 y 2000 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,800 m snm (2%). Se colectó entre mayo a octubre, predominando en el mes de agosto (1.2%).

Deltochilini Lacordaire, 1856

***Deltochilum scabriusculum scabriusculum* Bates, 1887**

Dentro de los Scarabaeinae fue la especie que presentó la mayor abundancia (7.3%). Se colectó entre 1,600 a los 2,400 msnm. El pico máximo de abundancia fue a los 2,000 m snm. Se colectó entre mayo a octubre siendo junio el mes con mayor abundancia.

***Deltochilum gibbosum sublaeve* Bates, 1887**

Se colectaron tres individuos a los 1,600 m snm, uno en cada mes: agosto, septiembre y octubre.

Onthophagini Burmeister, 1846

***Onthophagus knulli* Howden y Cartwright, 1963**

Se capturaron 60 individuos entre los 1,600 y 2,200 m snm. Su máxima abundancia se registró a los 1,800 m snm (0.8%). Se colectó entre mayo-octubre, siendo agosto el mes con mayor abundancia (0.7%).

***Onthophagus nitidior* Bates, 1887**

Se capturaron 31 individuos distribuidos en todo el gradiente pero con abundancias bajas. La mayor abundancia se presentó a los 2,000 m snm (0.2%). Se colectó junio-agostos, siendo junio en mes con mayor abundancia (0.4%).

***Onthophagus pseudofuscus* Zunino y Halffter, 1988**

Fue la segunda especie más abundante dentro de los Scarabaeinae (5.5%). Se presentó a lo largo de todo el gradiente, predominando a los 2,000 m snm (1.6%). Se colectó entre los meses de junio a octubre, siendo julio el mes con mayor abundancia (2.2%).

Phanaeini Hope, 1838

***Phanaeus florhi* Nevinson, 1892**

Se capturaron 23 individuos entre los 1,600 a los 2,400 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 2,000 m snm (0.4%). Se colectó entre mayo-octubre, con la mayor abundancia en junio (0.41%).

***Phanaeus furiosus* Bates, 1887**

Se capturaron 70 individuos entre los 1,600 y 2,400 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,600 m snm (0.81%). Se colectó entre mayo-octubre, con la mayor abundancia en junio (0.81%).

***Coproghanaeus pluto* Harold, 1863**

Se capturaron 46 individuos entre los 1,600 a los 2,000 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,600 m (0.9%). Se colectó entre junio-septiembre con la mayor abundancia en julio (0.3%).

Coprini Leach, 1815

***Copris klugi sierrensis* Matthews, 1962**

Se capturaron 98 individuos entre los 1,800 a 2,400 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 2,000 m snm (1.3%). Se colectó entre junio-octubre con la mayor abundancia en junio (1.7%).

***Dichotomius amplicolis* (Harold, 1869)**

Se capturaron 92 individuos a los 1,600 y 1,800 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,600 m snm (1.4%). Se colectó entre mayo-octubre con la mayor abundancia en agosto (0.8%).

Ateuchini, Perty, 1830

***Ateuchus klugi* Harold, 1868**

Se capturaron cuatro individuos a los 2,000 m snm, de los cuales dos se colectaron en mayo, uno en junio y uno en julio.

Trogidae MacLeay, 1819

Omorginae Nikolajev, 2005

***Omorgus rodriguezae* Deloya, 2005**

Se capturaron 22 individuos a los 1,600 y 1,800 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,800 m snm (0.2%). Se colectó en octubre de 2012 y entre mayo-junio de 2013. La mayor abundancia se presentó en mayo (0.2%).

***Omorgus rubricans* Robinson, 1946**

Se capturaron cinco individuos a los 1,600 y 1,800 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1600 m snm con cuatro individuos (0.091%). Se colectaron cuatro individuos en mayo y uno en octubre.

***Omorgus suberosus* (Fabricius, 1775)**

Se capturaron 11 individuos a los 1,600 y 1,800 m snm. Presentó la mayor abundancia a los 1,800 m snm con diez individuos, es una especie muy variante en su estacionalidad ya que se colectó en los meses de enero, mayo, junio y agosto.

***Omorgus rodriguezae* Deloya, 2005**

Se capturaron 22 individuos a los 1,600 y 1,800 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 1,800 m snm (0.25%). Se colectó en octubre de 2012 y entre mayo-junio de 2013. La mayor abundancia se presentó en mayo (0.24%).

Troginae MacLeay, 1819

***Trox spinulosus dentibius* Robinson, 1940**

Se capturaron 33 individuos entre los 1,800 a 2,200 m snm. La mayor abundancia se presentó a los 2,000 m snm (0.45%). Se colectó entre mayo-octubre, la mayor abundancia se presentó en junio (0.25%).

***Trox plicatus* Robinson, 1940**

Fue la especie con mayor abundancia de la familia Trogidae (3.65%), se distribuyó a lo largo del gradiente excepto a los 1,600 m snm, la mayor abundancia se presentó a los

2,000 m snm (1.6%). Se colectó entre mayo-octubre, la mayor abundancia se presentó en julio (1.27%).

Geotrupidae Latreille, 1802

Geotrupinae Latreille, 1802

Geotrupini Latreille, 1802

***Geotrupes fisheri* Howden 1967**

Se colectaron 16 individuos: uno a los 2,200 m snm y 15 individuos a los 2,600 m snm, sólo se presentó en el mes de junio.

Hybosoridae Erichson, 1847

Ceratochantinae Martinez, 1968

Ceratocanthini Martinez, 1968

***Germarostes (Haroldostes) viridulus* (Bates, 1887)**

Sólo se colecto un individuo a los 1,800 m snm, en el mes de junio.

Ochodaeidae Mulsant y Rey, 1871

Ochodaeinae Mulsant y Rey, 1871

Ochodaeini Mulsant y Rey, 1871

***Parochodaeus inarmatus* (Schaeffer, 1906)**

Sólo se colecto un individuo a los 2,000 m snm, en el mes de julio.

Cuadro 2. Abundancia de los coleópteros necrócolos dentro los gradientes altitudinales en Cerro de García.

Datos taxonómicos				Abundancia por altitud (m snm)											
Superfamilia	Familia	Subfamilia	Especie	Acrónimo	1,600	1,800	2,000	2,200	2,400	2,600	2,700	Total			
Staphylinoidea	Silphidae	Nicrophorinae	<i>Nicrophorus olidus</i> Matthews, 1888	Nol	117	285	479	334	237	217	193	1862			
			<i>Nicrophorus mexicanus</i> Matthews, 1888	Nmex	1	0	6	13	45	147	215	427			
		Silphinae	<i>Oxelytrum discicolle</i> (Brullé, 1840)	Oxd	18	5	45	26	11	5	13	123			
			<i>Thanatophilus truncatus</i> (Say, 1823)	Thtr	12	12	80	133	99	24	10	370			
Scarabaeoidea	Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon humectus assimilis</i> Robinson, 1946	Cha	51	56	33	5	11	0	0	156			
			<i>Canthon humectus humectus</i> Say, 1832	Chh	2	0	67	42	13	1	0	125			
			<i>Canthon indigaceus</i> LeConte, 1866	Cind	1	0	0	0	0	0	0	1			
			<i>Canthon (Gl.) corporaali</i> Balthasar, 1939	C(Gl)c	0	85	9	0	0	0	0	94			
			<i>Deltochilum s. scabriusculum</i> Bates, 1887	Dss	27	69	113	39	3	0	0	251			
			<i>Deltochilum gibbosum sublaeve</i> Bates, 1887	Dgs	3	0	0	0	0	0	0	3			
			<i>Onthophagus knulli</i> Howden & Cartwright, 1963	Onk	3	35	15	4	0	0	0	57			
			<i>Onthophagus pseudofuscus</i> Zunino y Halffter, 1988	Onps	2	4	71	52	24	39	47	239			
			<i>Onthophagus nitidior</i> Bates, 1887	Onni	5	3	9	5	1	7	1	31			
			<i>Phaneus furiosus</i> Bates, 1887	Phfu	36	2	20	11	1	0	0	70			
			<i>Phaneus florhi</i> Nevinson, 1892	Phfl	1	4	14	4	0	0	0	23			
			<i>Coprophanaeus pluto</i> Harold, 1863	Cplu	39	4	3	0	0	0	0	46			
			<i>Copris klugi sierrensis</i> Matthews, 1962	Cokl	0	4	55	24	15	0	0	98			
			<i>Dichotomius amplicolis</i> (Harold, 1869)	Dam	64	28	0	0	0	0	0	92			
			<i>Ateuchus klugi</i> Harold, 1868	Akl	0	0	4	0	0	0	0	4			
			Trogidae	Troginae	Omorginae	<i>Omorgus suberosus</i> (Fabricius, 1775)	Osub	1	10	0	0	0	0	0	11
						<i>Omorgus rubricans</i> Robinson, 1946	Orub	4	1	0	0	0	0	0	5
<i>Omorgus rodriguezae</i> Deloya, 2005	Orod	2				20	0	0	0	0	0	22			
<i>Trox spinulosus dentibius</i> Robinson, 1940	Trsp	5				11	16	1	0	0	0	33			
<i>Trox plicatus</i> Robinson, 1940	Trpli	0				2	73	48	22	7	6	158			
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Geotrupes fisheri</i> Howden 1967	Gfis	0	0	0	1	0	15	0	16				
Hybosoridae	Ceratocanthinae	<i>Germarostes (Haroldostes) viridulus</i>	G(H)v	0	1	0	0	0	0	0	1				
Ochodaeidae	Ochodaeinae	<i>Parochodaeus inarmatus</i> (Schaeffer, 1906)	Pina	0	0	1	0	0	0	0	1				
Total					394	641	1113	742	482	462	485	4319			

Esfuerzo de muestreo

La evaluación de los estimadores de riqueza a nivel de paisaje indica el mejor comportamiento se obtuvo con ICE y Bootstrap con los cuales se llega a un porcentaje promedio 93% de especies capturadas (Cuadro 3). En la curva de acumulación se observa que el crecimiento inicial fue alto y con asíntota bien definida (Fig. 4).

Cuadro3. Valores de estimadores no paramétricos.

	ICE	Bootstrap	ACE	Chao 1	Chao 2	Jacknife 1	Jacknife 2
$S_{\text{VERDADERA}}$ 27							
S_{ESTIMADA}	28.76	28.3	29.84	30	29.98	29.98	32.95
Sesgo	0.0652	0.0481	0.1052	0.1111	0.1104	0.1104	0.2204
Exactitud	0.0042	0.0023	0.0111	0.0123	0.0122	0.0122	0.0486

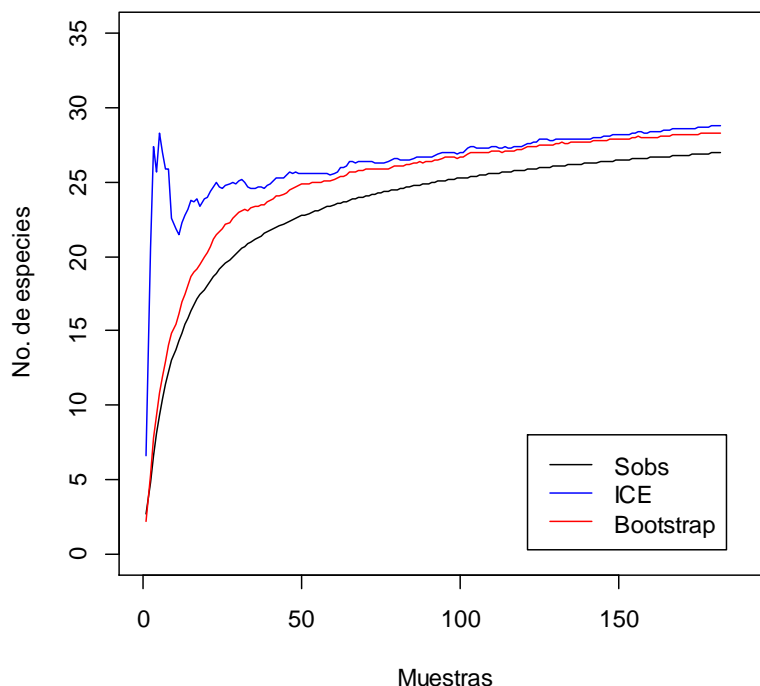


Figura 4. Curva de acumulación de especies a nivel paisaje con los estimadores ICE y Bootstrap.

Con la aplicación de los estimadores ICE y Bootstrap, el esfuerzo de muestreo para los 1,600 y 1,800 m snm estuvo entre el 80% y 88%, siendo los gradientes donde es mayor el valor de la riqueza esperada faltando por recolectar entre dos a cinco especies, donde se observa en las curvas de acumulación que el crecimiento inicial es bajo con asíntotas poco

definidas (Fig. 5a y 5b). Seguido de los 2,200 y 2,400 m snm donde el porcentaje promedio de especies capturadas oscila entre el 83% y 89%, donde se espera capturar entre una a dos especies, en las curvas de acumulación se observa asíntotas poco definidas (Fig. 5d y 5e). Por último los 2,000, 2,600 y 2,700 m snm, son los gradientes donde el porcentaje del esfuerzo de muestreo fue entre el 92% a 95%, en las curvas de acumulación se observa que el crecimiento inicial es alto y con asíntotas bien definidas (Fig. 5c, 5f y 5g).

Cuadro 4. Valores de los estimadores no paramétricos.

Gradiente	Sobservada	Bootstrap	% Bootstrap	ICE	% ICE
1,600	20	22.67	88.22	24.72	80.91
1,800	20	22.69	88.14	25.35	78.90
2,000	19	20.13	94.39	19.72	96.35
2,200	12	13.38	89.69	14.32	83.80
2,400	12	13.38	89.69	14.31	83.86
2,600	9	9.71	92.69	9.47	95.04
2,700	7	7.38	94.85	7.33	95.50

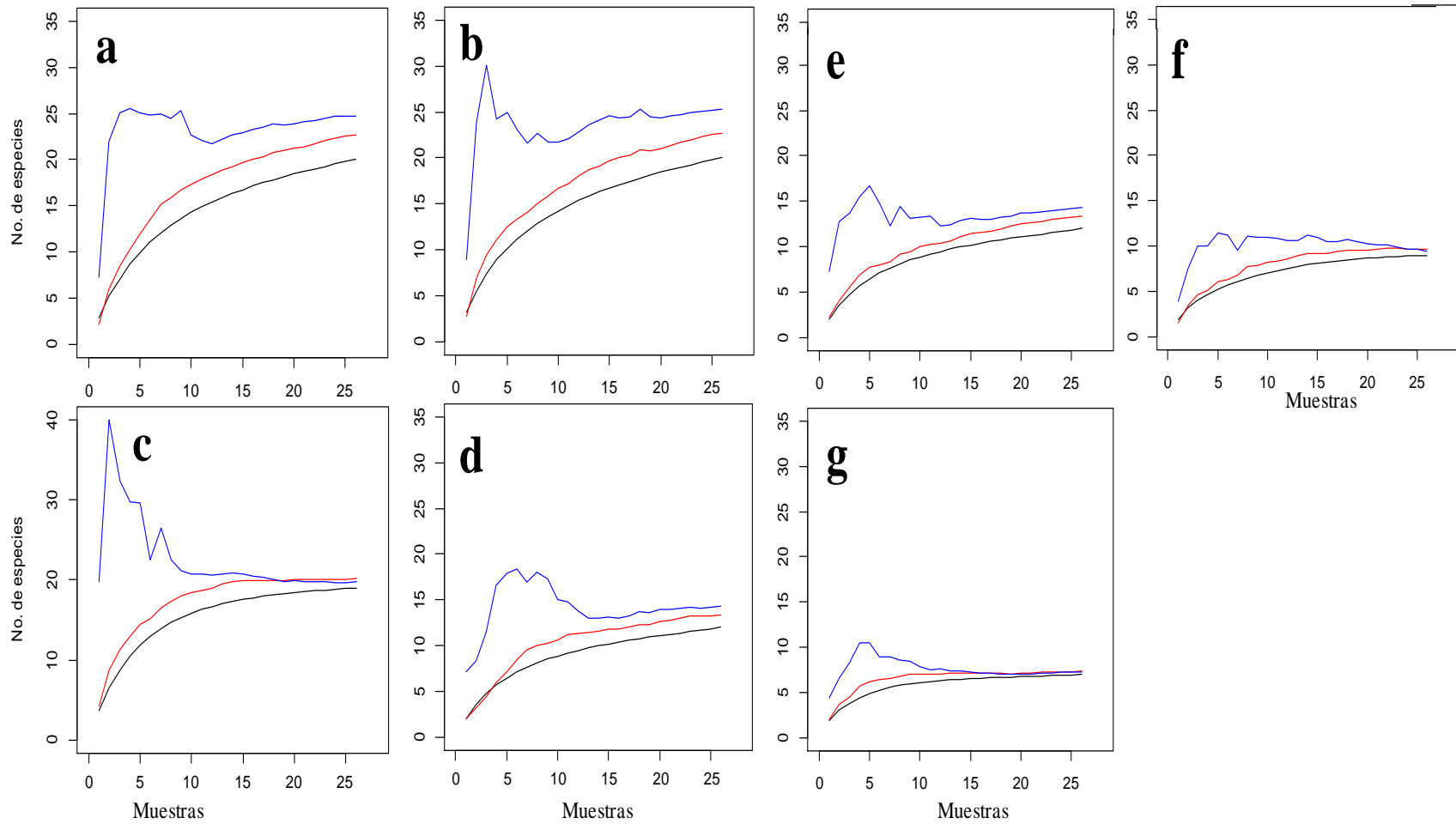


Figura 5. Curvas de acumulación de especies por gradiente altitudinal con los estimadores ICE (Azul) Bootstrap (rojo) S_{OBSEVADA} (Negro).

Distribución temporal

Abundancia. La actividad de los coleópteros inicia a partir de mayo hasta octubre. Durante el año de muestreo la abundancia mensual presenta diferencias significativas ($X^2=52.3631$, $df = 12$, $p = 5.346e-07$, Fig. 6a). La prueba de Bonferroni muestra diferencias significativas comparando junio y agosto con respecto de los meses restantes, debido a que son los meses donde se presentó la mayor abundancia (Anexo 1). La única especie que permanece activa durante el año es *N. mexicanus*.

Riqueza. Existen diferencias significativas en la riqueza durante el año de muestreo ($X^2=48.3689$, $df = 12$, $p= 2.696e-06$, Fig. 6b), realizando las comparaciones de Bonferroni, los meses que presentaron diferencias significativas fueron junio a agosto donde se registró la mayor riqueza ($S= 21$ respectivamente) (Anexo 2). Los meses de noviembre a abril fueron los menos diversos, se colectaron cuatro especies: *N. mexicanus*, *N. olidus*, *T. truncatus*, *C. h. humectus* y *O. suberosus*.

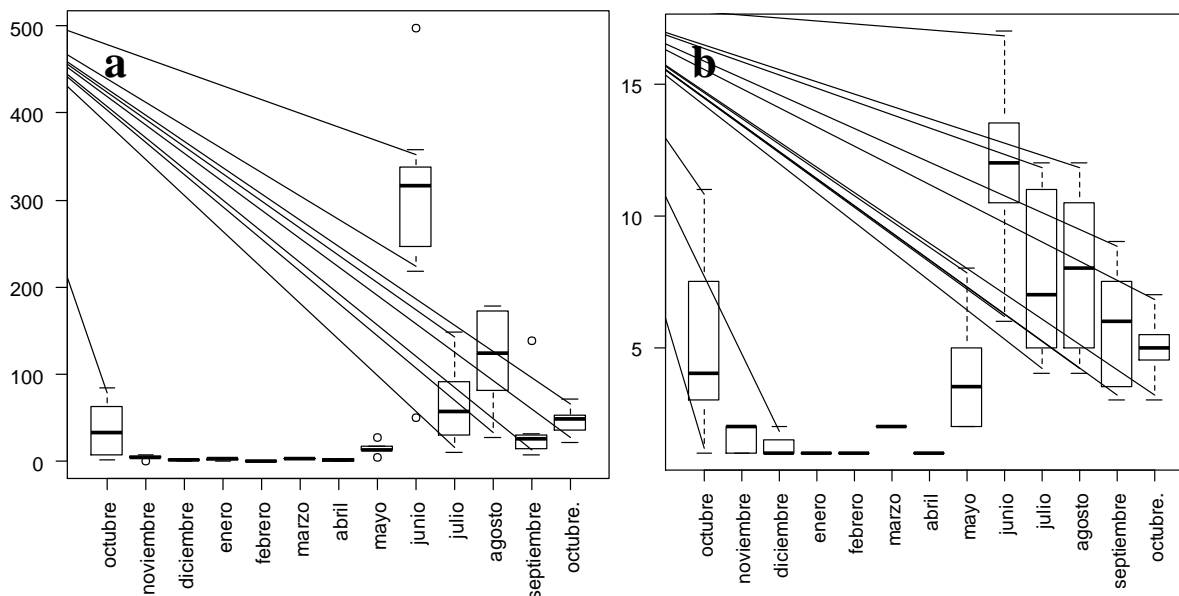


Figura 6. Boxplot de la abundancia y riqueza anual de Scarabaeoidea y Silphidae.

Fenología

Abundancia. Las variables ambientales que muestran correlación positiva con la abundancia fueron la precipitación ($S = 71.98$, $p = 0.00096$, $r = 0.8022$, Fig. 7c) y la humedad relativa ($S = 96$, $p = 0.0057$, $r = 0.7362$, Fig. 7b) debido a que la temporada de lluvias inicio a mediados de mayo, siendo julio el mes con mayor precipitación. La temperatura no muestra correlación con la abundancia ($S = 180$, $p = 0.081$, $r = 0.5054$, Fig. 7d).

Riqueza. Las variables que muestran correlación positiva con la riqueza fueron la precipitación ($S = 61.0882$, $p = 0.0004172$, $r = 0.8321$, Fig. 7g), y la humedad relativa ($S = 129.4077$, $p = 0.01741$, $r = 0.6444$, Fig. 7f). La temperatura no muestra ser una variable que influya en la riqueza ($S = 169.8547$, $p = 0.0605$, $r = 0.5333$, Fig. 7h).

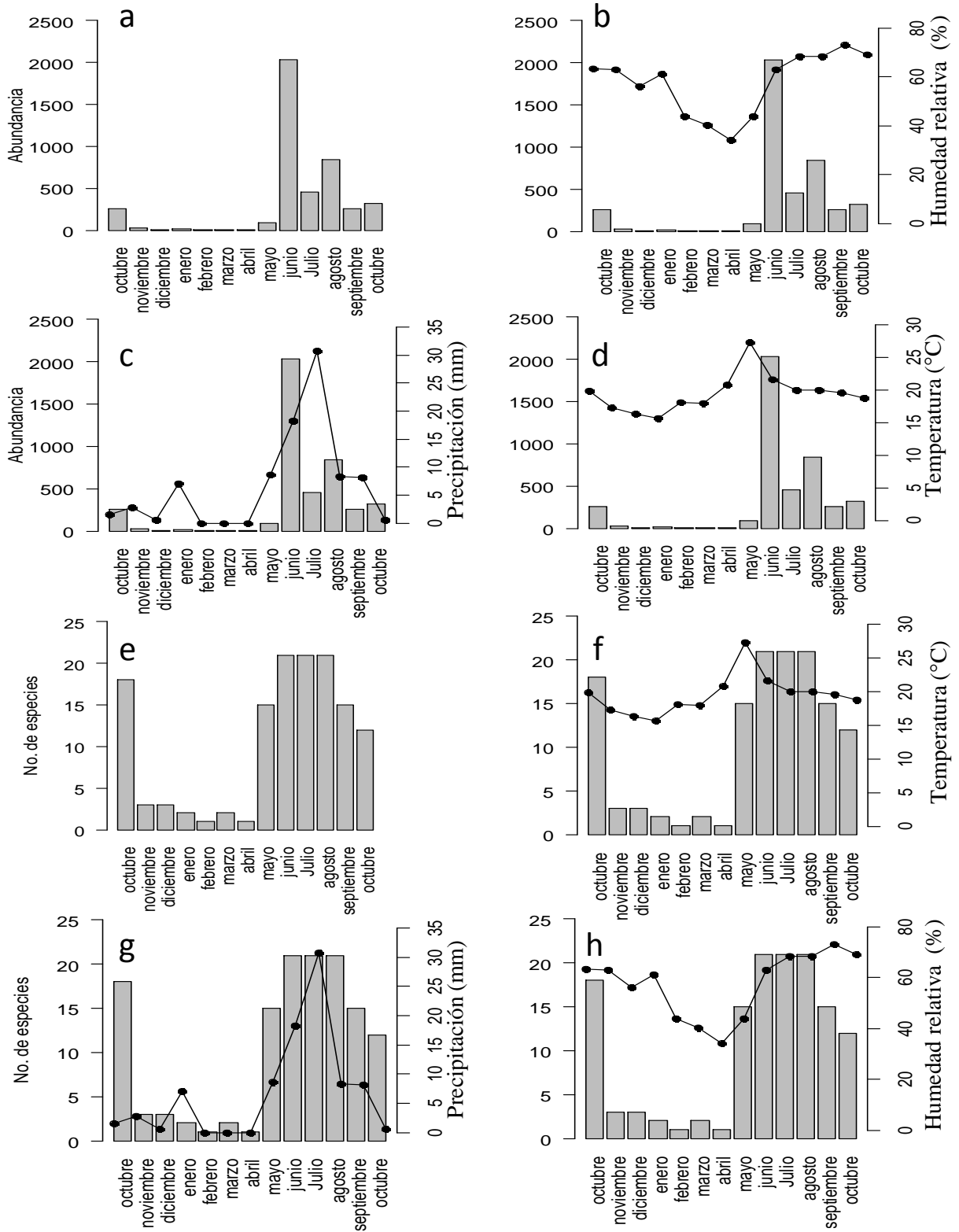


Figura 7. Abundancia y riqueza mensual.

Cuadro 5. Abundancia mensual de las especies de Scarabaeoidea y Silphidae.

ESPECIES	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	Total
<i>Nicrophorus olidus</i> Matthews, 1888	114	14	1	0	0	0	0	27	1012	145	263	156	130	1862
<i>Nicrophorus mexicanus</i> Matthews, 1888	29	8	4	12	3	3	5	7	173	9	75	15	84	427
<i>Oxelytrum discicolle</i> (Brullé, 1840)	31	2	0	0	0	0	0	0	14	3	13	5	55	123
<i>Thanatophilus truncatus</i> (Say, 1823)	2	0	0	0	0	1	0	1	132	28	201	4	1	370
<i>Canthon humectus assimilis</i> Robinson, 1946	29	0	0	0	0	0	0	1	90	6	22	6	2	156
<i>Canthon humectus humectus</i> Say, 1832	9	0	1	0	0	0	0	0	90	2	6	10	7	125
<i>Canthon indigaceus</i> LeConte, 1866	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Canthon (Gl.) corporali</i> Balthasar, 1939	12	0	0	0	0	0	0	1	4	17	54	5	1	94
<i>Deltochilum s. scarabriusculum</i> Bates, 1887	4	0	0	0	0	0	0	13	189	21	18	2	4	251
<i>Deltochilum gibbosum sublaeve</i> Bates, 1887	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	3
<i>Onthophagus knulli</i> Howden & Cartwright, 1963	3	0	0	0	0	0	0	2	0	3	32	8	9	60
<i>Onthophagus pseudofuscus</i> Zunino y Halffter, 1988	0	0	0	0	0	0	0	0	52	97	41	32	17	239
<i>Onthophagus nitidior</i> Bates, 1887	0	0	0	0	0	0	0	0	16	12	3	0	0	31
<i>Phanaeus furiosus</i> Bates, 1887	2	0	0	0	0	0	0	8	35	1	24	0	0	70
<i>Phanaeus florhi</i> Nevinson, 1892	1	0	0	0	0	0	0	0	18	2	2	0	0	23
<i>Coprophanaeus pluto</i> Harold, 1863	0	0	0	0	0	0	0	0	15	16	12	3	0	46
<i>Copris klugi sierrensis</i> Matthews, 1962	1	0	0	0	0	0	0	0	77	16	3	1	0	98
<i>Dichotomius ampliocollis</i> (Harold, 1869)	1	0	0	0	0	0	0	1	37	15	38	0	0	92
<i>Ateuchus klugi</i> Harold, 1868	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	4
<i>Omorgus suberosus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	1	0	0	0	6	1	0	3	0	0	11
<i>Omorgus rubricans</i> Robinson, 1946	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	5
<i>Omorgus rodriguezae</i> Deloya, 2005	9	0	0	0	0	0	0	10	3	0	0	0	0	22
<i>Trox spinulosus dentibius</i> Robinson, 1940	4	0	0	0	0	0	0	6	10	9	2	1	1	33
<i>Trox plicatus</i> Robinson, 1940	7	0	0	0	0	0	0	1	49	55	25	12	9	158
<i>Geotrupes fisheri</i> Howden 1967	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	16
<i>Germanostes (Haroldostes) viridulus</i> (Bates, 1887)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Parochodaeus inarmatus</i> (Schaeffer, 1906)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Total	260	24	6	13	3	4	5	90	2034	459	839	261	320	4318

Distribución espacial

La mayor abundancia se presentó a los 2,000 m snm (n= 1,113), seguida de los 2,200 msnm (n= 742) y 1,800 m snm (n= 641); los gradientes con menor abundancia fueron los 1,600 m snm (n= 394), 2,600 m snm (n= 482) y 2,700 m snm (n= 462, Fig. 8).

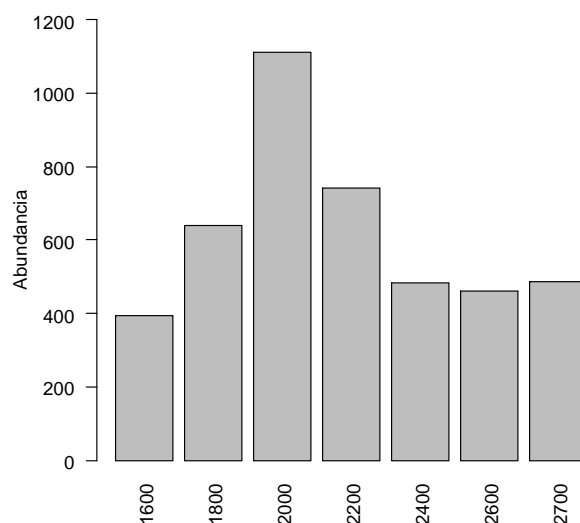


Figura 8. Abundancia por gradiente altitudinal de los coleópteros necrócolos.

De acuerdo con los resultados del ANCOVA se observan diferencias significativas entre la riqueza, altitud y la interacción de la riqueza:altitud (Cuadro 6).

Cuadro 6. Valores del ANCOVA entre la riqueza y la altitud de los coleópteros necrócolos.

	GL	SC	MS	F	Pr(>F)
Riqueza	1	38.469	38.469	1512.042	2.20e-16
Altitud	6	5.935	0.989	38.876	2.20e-16
Riqueza: altitud	6	4.067	0.678	26.64	2.20e-16
Residuales	89	2.264	0.025		

Analizando las diferencias a partir de los coeficientes de la interacción de riqueza:altitud (Anexo 3), indican que no existen diferencias significativas entre los 1,600-2,000 m snm (líneas de tendencia paralelas, Fig. 9B), debido a que la composición de las especies entre estos gradientes son similares. Al presentar diferencias significativas a partir de 2,000 m snm y

gradientes subsecuentes, indica que es punto de mayor recambio en la composición de especies (líneas de tendencias cruzadas, Fig. 9b).

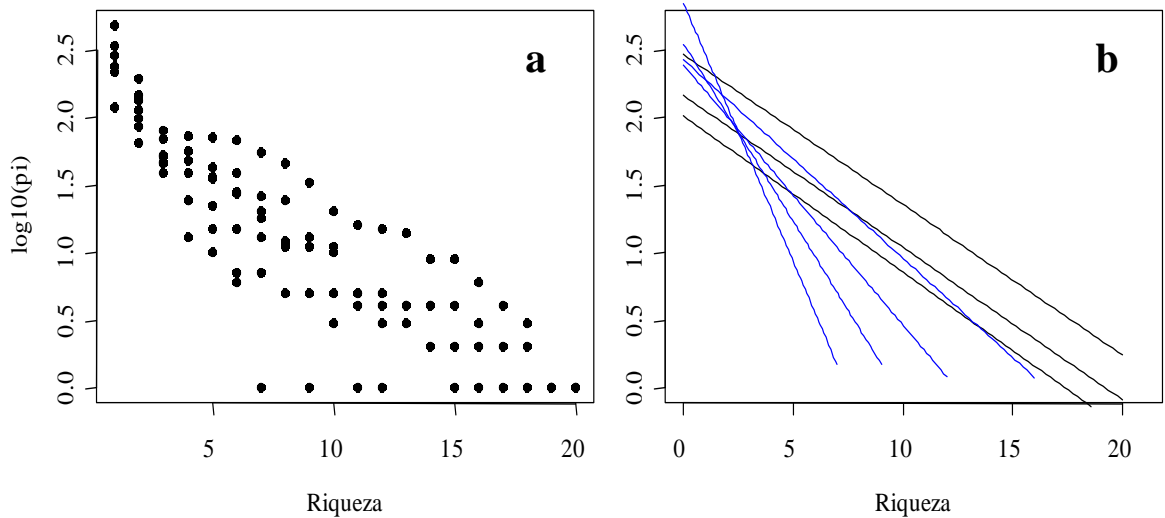


Figura 9. a: Gráfica de dispersión de la composición de Coleópteros necrócolos. b: Líneas de tendencias de la composición de las especies en los gradientes altitudinales. Las líneas negras representan a los gradientes 1,600-2,000 m snm los cuales no presentan diferencias significativas, las líneas azules representan a los gradientes 2,200-2,700 m snm que presentan diferencias significativas.

Análisis de diversidad Alfa. Los valores de $q=0$ (Fig. 10a) muestran que los gradientes con mayor riqueza específica corresponden a los sitios ubicados entre 1,600 y 1,800 m snm con 20 especies cada uno. En gradientes subsecuentes se observa el decaimiento de la riqueza. Los valores de $q=1$ (Fig. 10b) muestran que la diversidad expresada en especies efectivas es mayor en los 1,600 y 2,000 m snm, seguida de los 1,800, 2,200-2,700 m snm consecutivamente. Los valores de $q=2$ (Fig. 10c) indican que a los 1,600 m snm es donde existen el mayor número de especies efectivas que integran el ensamble y que conforme se incrementa la altitud, los valores tienden a ser más constantes entre ellos.

Relacionando la diversidad verdadera con el índice de Dominancia (1-D, Fig.10d), se muestra una marcada tendencia de que a mayor número efectivo de especies menor es la dominancia siendo los ensambles más equitativos (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores de índices de diversidad verdadera e índice de Dominancia (1-D).

	1,600	1,800	2,000	2,200	2,400	2,600	2,700
$q=0$	20	20	19	16	12	9	7
$q=1$	8.77	6.96	8.05	6.37	5.06	3.98	3.31
$q=2$	6.34	4.14	4.57	3.96	3.33	3.00	2.74
1-D	0.1578	0.2415	0.2187	0.2528	0.3	0.3333	0.3656

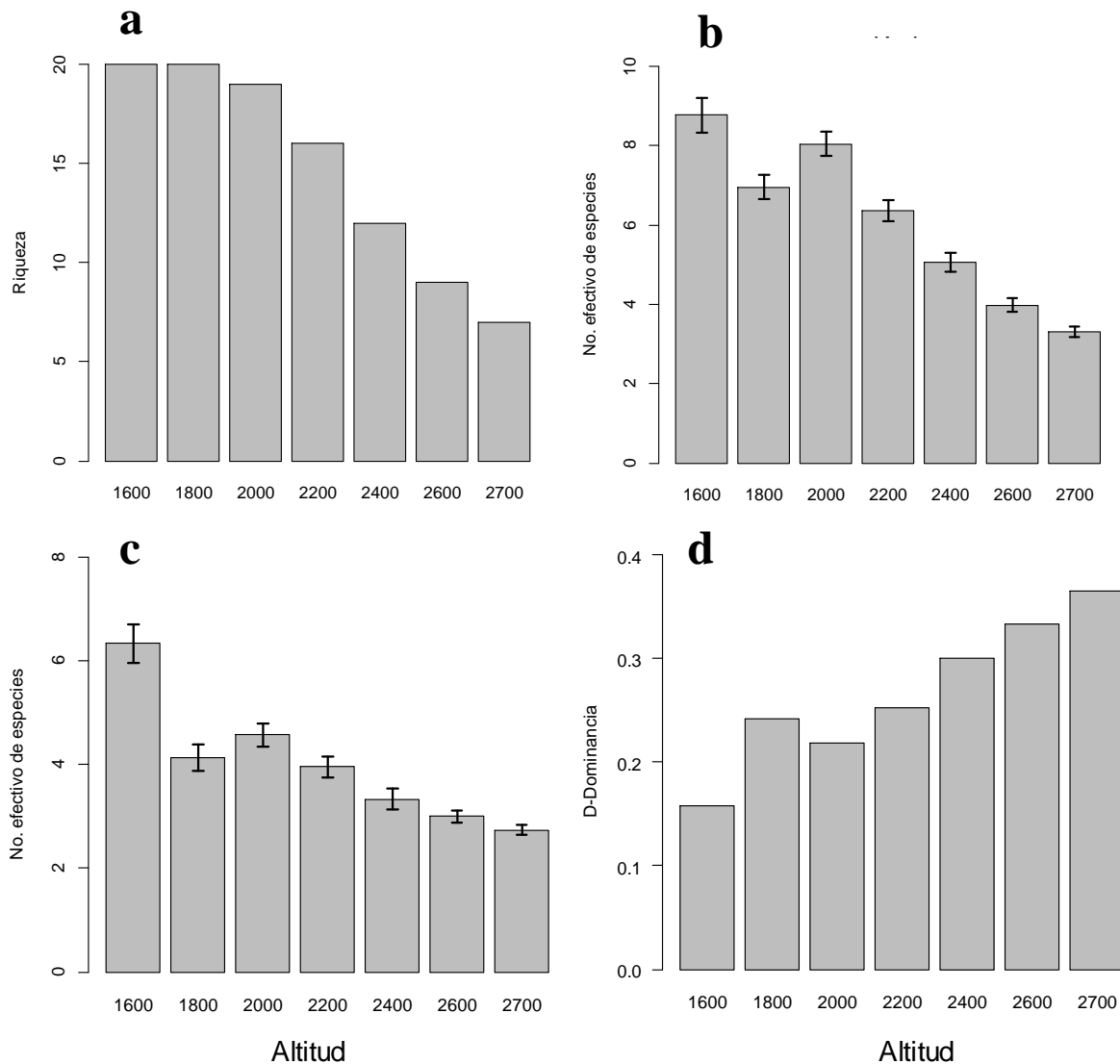


Figura 10. Graficas de índices de diversidad verdadera (a: $q=0$, b: $q=1$, c: $q=2$) e índice de dominancia (d: 1-D).

Las curvas de rango-abundancia (Fig. 11) muestra que la especie dominante en todos los gradiente fue *N. olidus* excepto a los 2,700 m snm donde se remplaza por *N. mexicanus*. La mayoría de la especies de Scarabaeinae están bien representadas en altitudes no mayores a

Similitud faunística. En el análisis NMDS (Fig. 12), se observa la segregación de las especies conforme a la composición de los ensambles dentro de los gradientes altitudinales. Siguiendo la propuesta de biogeografía ecológica de Navarrete-Heredia (1996) aplicada a coleópteros micófilos. Se propone la siguiente clasificación con algunas modificaciones de patrones de distribución altitudinal:

Especies Submontanas Tropicales (EST): Corresponden a las especies exclusivas de los 1,600 y 1,800 m snm, en tipos de vegetación con componentes tropicales. Representadas por: *D. g. sublaeve*, *C. indigaceus*, *O. suberosus*, *O. rubricans*, *O. rodriguezae*, *D. amplicollis* y *G. (H.) viridulus* (Fig. 12 I).

Especies Submontanas (ES): Esta categoría está conformada por las especies con límite de distribución a los 2,000 m snm, como: *C. (Gl.) corporali*, *C. pluto* y como especies exclusivas de este gradiente a *P. inarmatus* y *A. klugi*. Las especies con amplia distribución hasta los 2,200 m snm, como: *O. knulli*, *T. s. dentibius*, *P. florhi*. Por el último a las especies con amplia distribución hasta los 2,400 m snm como: *C. k. sierrensis*, *P. furiosus*, *D. s. scarabriusculum*, *C. h. assimilis* y *C. h. humectus* (Fig. 12 II, III, IV).

Especies de Amplia Distribución con Afinidad a las Partes Medias (EDM): Las especies que podremos designarlas dentro esta categoría se caracterizan por presentarse en todos los gradientes siendo las partes medias donde se encuentra la mayor abundancia, tales como: *T. plicatus*, *O. pseudofuscus*, *O. nitidior*, *O. discicolle*, *T. truncatus* y *N. olidus* (Fig. 13 V).

Especies Montanas (EM): Se encuentra las especies con preferencia a los 2,600 y 2,700 m snm, se encuentran: *G. fisheri* y *N. mexicanus* (Fig. 12 VI).

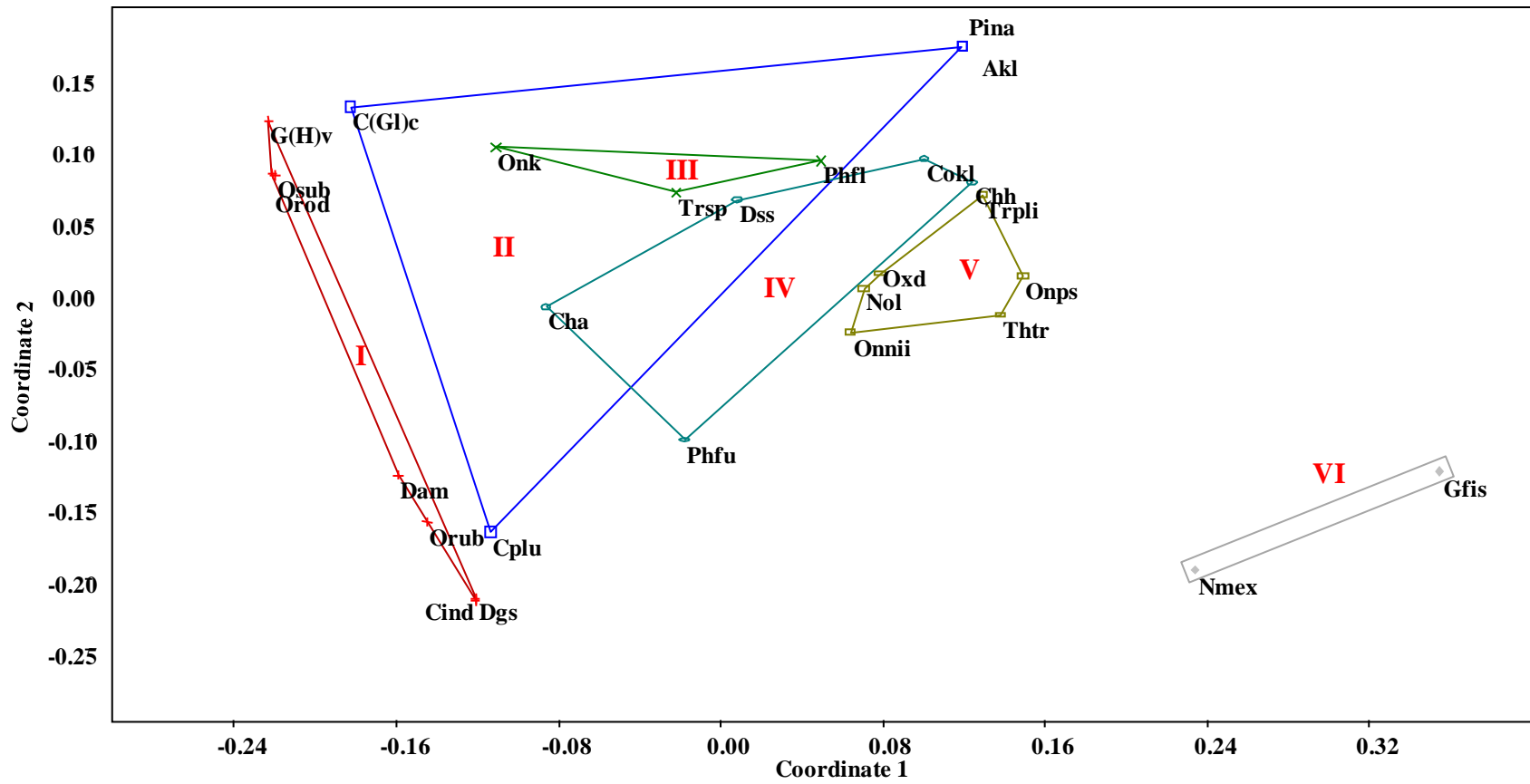


Figura 12. Gráfica del análisis NMDS de los coleópteros necrófilos en el gradiente altitudinal.

Al analizar el agrupamiento de los gradientes con el índice de Jaccard, muestra dos grupos principales (40% de similitud). El grupo A está conformado por los gradientes 2,600 y 2,700 m snm que lo corresponden las EP. El grupo B, se conforma por dos subgrupos (55% de similitud), el subgrupo B-I se agrupan los gradientes 2,000-2,400 m snm conformado por las ES y la EDM , mientras que el subgrupo B-II está conformado por los gradientes 1,600 y 1800 m snm, donde se agrupan las EMT (Fig. 13).

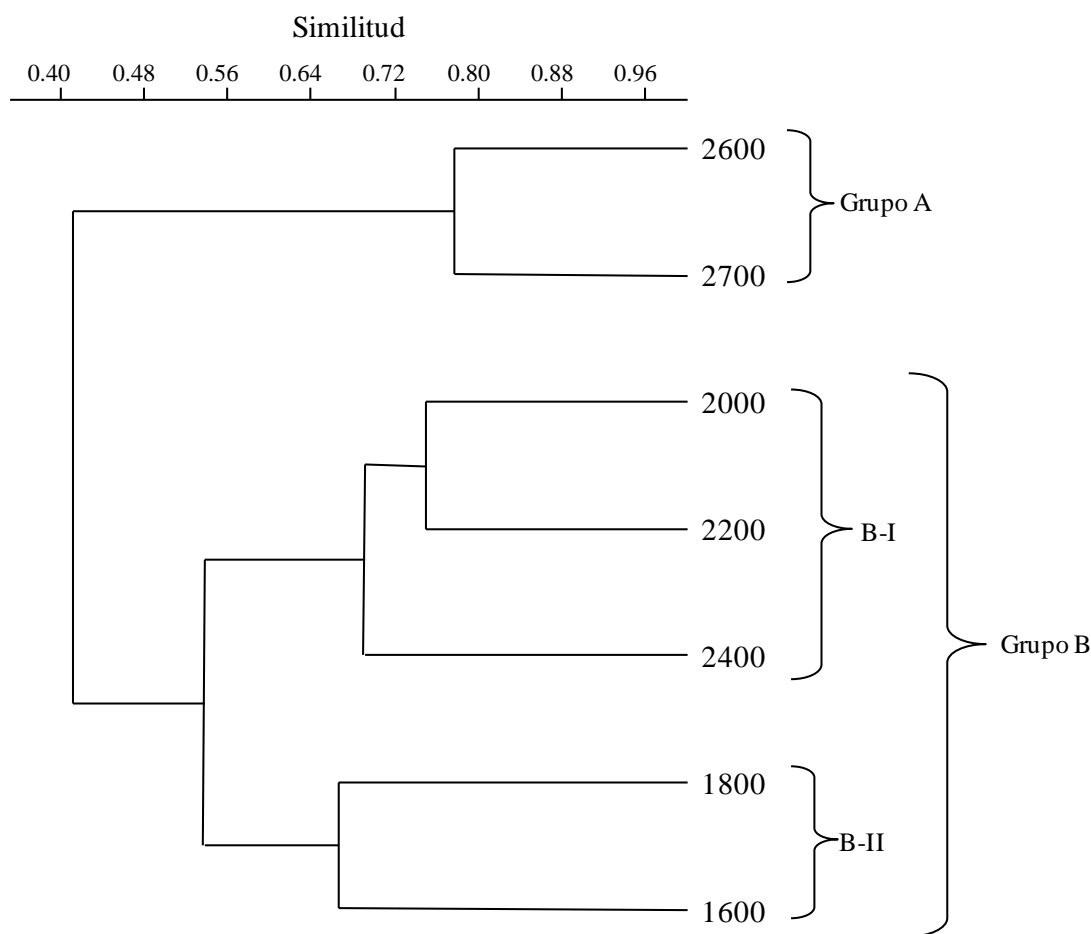


Figura 13. Dendrograma índice de similitud de Jaccard.

Con base en el índice de Morisita-Horn se reconocen tres grupos estrechamente relacionados con la altitud. El grupo A en los sitios más altos que de igual forma le corresponde a las EM, el grupo B que incluye a los gradientes intermedios que va de los 1,800-2,400 m snm que corresponde a las ES y EDM y algunas especies que se observan en el grupo II del NMDS, y el grupo C donde sólo incluye a los 1,600 m snm

correspondiente a *C. indigaceus* y *D. g. sublaeve* que fueron especies exclusivas de dicha altitud (Fig. 14).

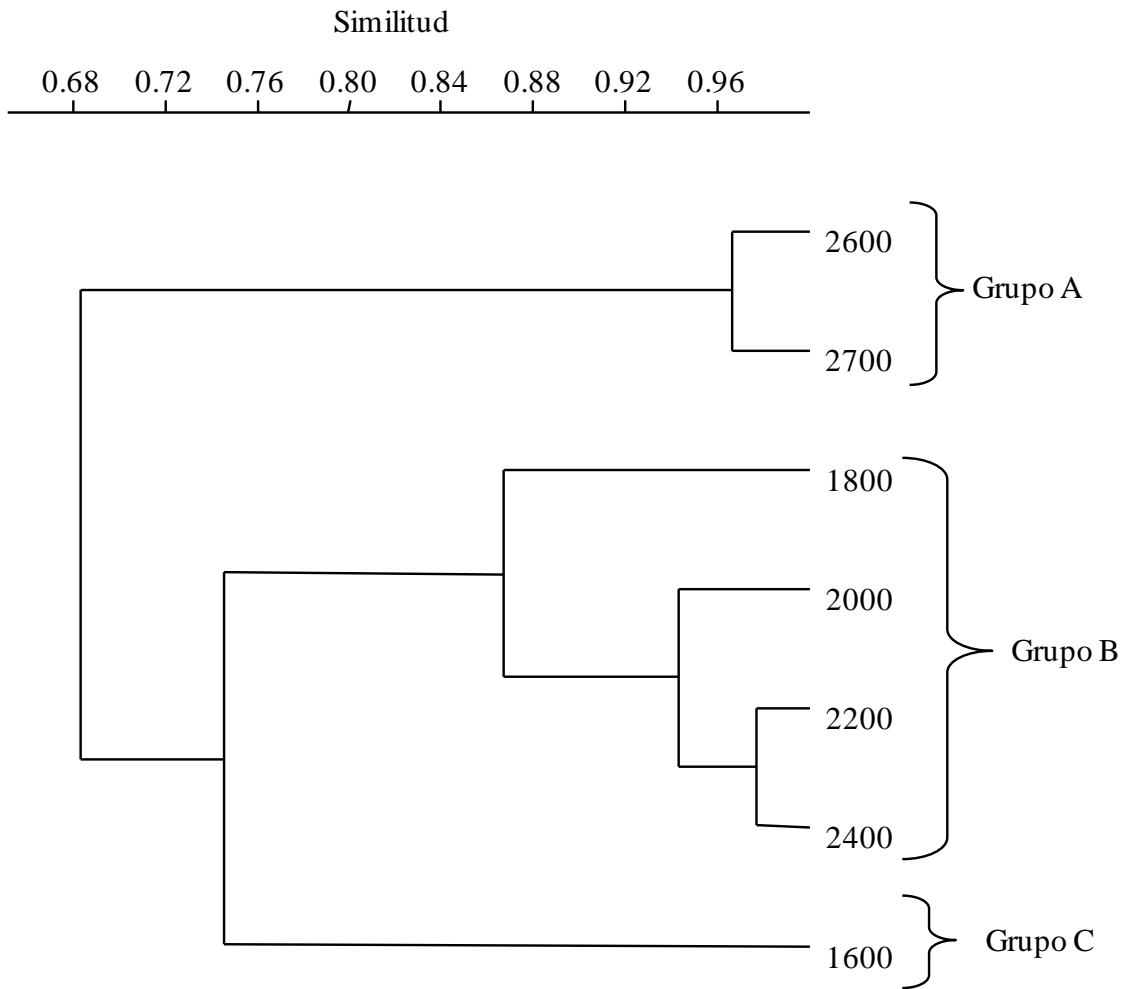


Figura 14. Dendrograma índice de similitud de Morisita-Horn.

DISCUSIÓN

En México se registran once especies de la familia Silphidae, de los cuales cinco se encuentran en Jalisco (Navarrete-Heredia, 2009), en el presente estudio se registraron cuatro especies, mismas que se han registrado en otras localidades (Rivera-Cervantes y Garcia-Real 1998; Quiroz-Rocha *et al.*, 2008). La distribución altitudinal de Silphidae en el Volcán de Tequila (Navarrete-Heredia, 1995) y en el Nevado de Colima (Fierros-López y Navarrete-Heredia 2001), muestran patrones similares en cuanto a composición: *N. olidus* fue la especie con mayor abundancia, seguida de *N. mexicanus* y *O. discicolle* en menor cantidad, no se reportó a *T. truncatus*. Sin embargo, contrario a la abundancia de *T. truncatus* en otras localidades de Jalisco (Quiroz-Rocha *et al.*, 2008), Morelos (Navarrete-Heredia y Quiroz-Rocha, 2000) y Estado de México (Trevilla-Revollar *et al.*, 2010) se ha considerado como una especie rara.

Scarabaeoidea fue el grupo taxonómico con mayor riqueza específica (S=23), pero el patrón de distribución altitudinal varió por especies: La conformación de nichos ecológicos de los Scarabaeinae, Omorginae, *T. s. dentibius* se encuentra en altitudes no mayores a 2,400 m snm donde a partir de esta altitud la presencia es ocasional, tal es el caso *C. h. humectus* y *O. nittidior* que llegaron a los 2,600 m snm, sin embargo *O. pseudofuscus* y *T. plicatus* son las únicas especies de este grupo que se presentan hasta los 2,700 m snm. En caso particular *G. fisheri* se presentó entre 2,200 m snm con un individuo y con mayor abundancia a los 2,600 m snm. Por la biología de las especies de Hybosoridae y Ochodaeidae, son muy raros registros con la metodología aplicada en el presente estudio (Deloya *et al.*, 2007), se conoce muy poco de su historia natural, sin embargo se han reportado en detritos de *Atta mexicana* (Smith, 1858) (Deloya, 1988).

Un punto de comparación importante es el trabajo de Trevilla-Rebollar *et al.* (2010), donde evaluaron la distribución altitudinal de las familias Trogidae, Geotrupidae, Scarabaeidae y Silphidae, en Malinalco, Edo. de México. De igual forma pertenece a la región centro del Sistema Neovolcánico Transversal. Donde se presentaron patrones similares de distribución altitudinal. Los resultados muestran 24 especies de Scarabaeinae,

donde solo se comparten cuatro especies, la gran mayoría se presentaron entre los 1,253 a los 1,721 m snm. Una especie de Geotrupidae a los 2,300 m snm. Para los Trogidae obtuvieron cuatro especies, las mismas tres especies de *Omorgus* y *T. s dentibius* entre 1,253 a los 1,721. Los Silphidae se presentaron las mismas cuatro especies, *N. olidus* y *O. discicolle* se presentaron entre los 1,253 a 2,300 m snm, *N. mexicanus* entre los 1,721 a 2,300 m snm y *T. truncatus* solo se registraron tres individuos a los 1,475 m snm. Malinalco y Cerro de García presentan una similitud de 23% de especies compartidas.

El área de estudio presentó una marcada estacionalidad, donde la época de lluvias inicia a partir de mayo a septiembre, que corresponden a los meses donde se observó el inicio de la actividad de los coleópteros necrócolos, los meses que corresponden a la época de secas (noviembre-abril). Esta tendencia se ha reportado para otras regiones como en Malinalco (Trevilla-Rebollar *et al.*, 2010), Guerrero (Deloya *et al.*, 2013) y Veracruz (Deloya *et al.*, 2007).

En términos de representatividad, el esfuerzo de muestreo es aceptable por presentar valores arriba del 80% (Moreno y Halffter, 2001) se considera que aún faltan especies por coleccionar, sobre todo en altitudes de 1,600 a 1,800 m snm, por presentar la mayor riqueza esperada. Otros trabajos realizados dentro del estado en altitudes similares (Quiroz-Rocha *et al.*, 2008) presentan valores de riqueza de Scarabaeinae de 19 especies, en el presente estudio la riqueza de dicha subfamilia fue de 15 especies. En cambio para los gradientes altos, los valores de riqueza estimada fueron menores, teniendo mejor representatividad de especies, donde otros estudios registran entre cuatro a siete especies a partir de los 2,300 m snm (Lobo y Halffter, 2000; Trevilla-Rebollar *et al.*, 2010).

En cuanto a la diversidad a escala espacial, se distinguen dos tendencias: El primero con los valores de $q=0$, se relacionan con la hipótesis del decaimiento de la diversidad conforme se aumenta el gradiente (Hodkinson, 2005).

La segunda tendencia se relaciona con el pico medio de dominancia (Becker *et al.*, 2007), esta se distingue cuando se analiza la composición y la organización de los

ensambles. La primera evidencia fue con los resultados del ANCOVA donde las diferencias significativas se empezaron a observar a partir de los 2,000 m snm. Luego con la diversidad alfa, los valores de $q=1$ y $q=2$ muestran picos intermedios de especies efectivas que al igual fue a los 2,000 m snm, esto último, si lo relacionamos con la diversidad beta, la tasa de recambio con gradientes aledaños ocurre parcialmente, los valores más bajos se presentan entre los 2,000 y 2,2000 m snm, lo cual nos ayuda a identificarlo como el punto de transición (Koleff y Soberon, 2008) entre las especies.

Los picos máximos de la diversidad alfa presente a los 1,600 y 2,000 m snm se deben principalmente a la composición de los ensambles, que se representan por los diferentes grupos formados en el NMDS y la similitud faunística. En los 1,600 m snm se concentran las especies Submontanas Tropicales, que con el aumento del gradiente son reemplazadas por las especies Submontanas y las especies con amplia distribución, donde se concentran entre los 2,000-2400 m snm, que por la heterogeneidad de las especies los valores de dominancia son bajos. Hasta que el ensamble queda constituido por las especies montanas que muestran patrones de dominancia entre los 2,600 y 2,700 m snm.

CONCLUSIONES

En Cerro de García se presentaron 27 especies de coleópteros necrócolos distribuidas en seis familias.

La actividad anual de los coleópteros necrócolos comienza desde mayo, siendo junio donde se presentó la mayor abundancia y de junio a agosto la mayor riqueza, siendo los meses que corresponden al temporal de lluvias.

La distribución altitudinal de los coleópteros necrócolos varía por grupos taxonómicos. La familia Silphidae se presenta a lo largo del gradiente, predominando en las partes medias, solo *N. mexicanus* es más común en partes altas. Dentro de los Scarabaeoidea, las especies montanas son *G. fisheri*; algunas especies del género *Onthophagus* y *T. plicatus* se pueden presentar en menor cantidad. Siendo la mayor parte de los Scarabainae y Omorginae los grupos que predominan en las parte bajas.

La mayor riqueza se presentó en los gradientes 1,600 y 1,800 m snm, y disminuyendo considerablemente conforme aumenta el gradiente, por lo que cumple con el patrón general de distribución altitudinal.

El efecto medio de dominancia o el efecto de ecotono, se muestra cuando se analiza la composición de las especies en los gradientes, siendo los 2,000 m snm el punto donde existe el traslape entre las especies Submontanas y Montanas.

LITERATURA CITADA

- Arriaga, A., G. Halffter y C. Moreno. 2012. Biogeographical affinities and species richness of copronecrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 519-529.
- Basto-Estrella, G., R. I. Rodríguez-Vivas, H. Delfin-González y E. Reyes-Novelo. 2012. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 380-386.
- Bates, H. W. 1887. Pectinicornia and Lamellicornia, pp. 119-126. *In*: Taylor and Francis (Eds.). *Biologia Centrali-Americana*. Insecta, Coleoptera. Vol. II (2). London.
- Becker, A., C. Körner, B. Jean-Jacques, A. Guisan and U. Tappeiner. 2007. Ecological and Land Use Studies Along Elevational Gradients. *Mountain Research and Development*, 27(1): 58-65.
- Bouchard, P., Y. Bousquet Y., A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński y A. B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88: 1-972.
- Castillo, M. M. 2002. Estudio de la entomofauna en cadáveres en el Alto Aragón (España). *Monografías de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 6: 9-87.
- Cejudo-Espinoza, E. & C. Deloya. 2005. Coleoptera necrófilos del bosque de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1): 67-73.
- Charney, N. and S. Record. 2012. Vegetarian: Jost Diversity Measures for Community Data. R package version 1.2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegetarian>.

- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow y M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of northeastern Costa Rica. En: Dallmeier, F. y J. A. Comiskey (Eds.). *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modelling*. pp. 285-309. The Parthenon Publishing Group, París.
- Colwell, R. K. 2006. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Davis, A. L. V., C. H. Scholtz and L. Chown. 1999. Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. *Journal of Biogeography*, 26: 1039-1055.
- Delgado, L., Pérez A., J. Blackaller. 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomológica Mexicana*, 110:33-87.
- Deloya, C., G. Ruiz-Lizarraga y M. A. Morón. 1987. Análisis de la entomofauna necrófila en la región de Jojutla, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 73: 157-171.
- Deloya, C. Coleópteros Lamelicornios asociados a depósitos de detritos de *Atta mexicana* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en el sur del estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 75: 77-91.
- Deloya, C. 1992. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae beetles of tropical deciduous forest in Tepexpo, Puebla, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 52: 1-13.
- Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller y J. M. Lobo. 1993. Los Coleópteros Lamelicornios de Cuernavaca, Morelos, México (Passalidae, Trogidae Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*. 3(1): 15-55.

- Deloya, C. 1996. Los Macro-coleópteros necrófilos de Tepoztlán, Morelos, México (Scarabaeidae, Trogidae, Silphidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 97:39-54.
- Deloya, C. y M. A. Morón. 1998. Scarabaeoidae (Insecta: Coleoptera) necrófagos de “Los Tuxtás”, Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana*, 5(2) 17-28.
- Deloya, C. 2000. Distribución de la familia Trogidae en México (Coleoptera: Lamellicornia). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 81: 63-76.
- Deloya, C. 2003. Coleoptera Scarabaeidae y Trogidae Necrófilos de Valle de Vázquez (“Los Hornos”), Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 42(2): 265-272.
- Deloya, C. 2005. *Omorgus rodriguezae* especie nueva de México y clave para separar las especies del género para Centro y Norteamérica (Coleoptera: Trogidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44 (Supl. 1): 121-129.
- Deloya, C., V. Parra-Tabla & H. Delfín-González. 2007. Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36 (1): 5-21.
- Deloya, C., M. Morada-A. y D. Covarrubias-M. 2013. Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 39(1): 88-94.
- Díaz, A., E. Galante and M. E. Favila. 2010. The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *Journal on Insect Science*, 10(81): 1-16.

- Edmonds, W. D. 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a new world genus of Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science*, 443: 1-99.
- Errouissi, F., S. Haloti, P. Jay-Robert, A. Janati-Idrissi and J.-P. Lumaret. 2004. Effects of the attractives for dung beetle of dung pat origin and size along a climatic gradient. *Environmental Entomology*, 33(1): 45-53.
- Escobar, F., J. M. Lobo and G. Halffter. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 327-337.
- Escobar, F., J. M. Lobo and G. Halffter. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography*, 33: 1793-1803.
- Escobar, F., G. Halffter and L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30: 193-208.
- Esparza-León, A. C., y G. D. Amat-García. 2007. Composición y riqueza de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de selva húmeda tropical del parque nacional, natural, Ctatumbo-Barí (Norte de Santander). *Colombia Actual Biol*, 29(87): 187-198.
- Fall, H. 1909. A short synopsis of the species of *Ochodaeus* inhabiting the United States. *Journal of the New York entomological Society*, 17: 30-38.

- Favila, M. E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México, pp. 209-219. *En: Halffter G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.). Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Monografías del Tercer Milenio. Vol. 4, Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.*
- Bates, H. W. 1887. Pectinicornia and Lamellicornia, pp. 119-126. *In: Taylor and Francis (Eds.). Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera. Vol. II (2). London.*
- Fierros-López, H. E. and J. L. Navarrete-Heredia. 2001. Altitudinal distribution and phenology of three species of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) from Nevado de Colima, Jalisco, México. *Pan-Pacific Entomology*, 77(1): 45-46.
- Guerrero, R. J. y C. E. Sarmiento. 2010. Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 26(2): 279-302.
- Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. *Ciencia, (México)*, 20(9-12): 225-320.
- Halffter, S., G. y L. Arellano G. 2001. Variación de la diversidad de especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical. *En: Tópicos sobre Coleóptera de México. Navarrete-Heredia, J. L., H. E. Fierros-López y A. Burgos-Solorio (Eds.). 2001. Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Guadalajara, México. 35-53 pp.*
- Hausdorf, B. 2006. Latitudinal and altitudinal diversity patterns and Rapoport effects in north-west European land snails and their causes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 309–323.

- Hodkinson, I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Review*, 80: 489-513.
- Howden, H. F. and O. L. Cartwright. 1963. Scarab beetles of the genus *Onthophagus* Latreille north of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 114: 1-135.
- Howden, H. F. 1964. The Geotrupinae of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 39: 1-91.
- Howden, H. F. 1967. Mexican Geotrupini: a new species of *Geotrupes* and description of the larva of *Ceratotrupes* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*, 99: 1003-1007.
- Howden, H. F. 1966. Notes on Canthonini of the "Biologia Centrali-Americana" and descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*, 98: 725-741.
- Howden, H. F. and B. D. Gill. 2000. Tribes of New World Ceratocanthinae, with keys to genera and descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Sociobiology*, 35(2b): 281-329.
- Jay-Robert, P., J.-P. Lumaret, J.-D. Lebreton. 2008. Spatial and temporal variation of mountain dung beetle assemblages and their relationships with environmental factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101(1): 58-69.
- Jay-Robert P., J. M. Lobo y L. Jean-Pierre. 1997. Altitudinal turnover and species richness in European montane Dung Beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, 29(2): 196-205.

- Jiménez-Sánchez, E., R. Quezada-García, R. y J. Padilla-Ramírez. 2013. Diversidad de escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae y Trogidae) en una región semiárida del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Revista de Biología Tropical*, 61(3): 1475-1491.
- Kohlmann, B. 1984. Biosistemática de las especies norteamericanas del género *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 60: 3-81.
- Koleff, P., y J. Soberón. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *En: Capital natural de México*, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México. pp. 323-364.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, New York. 473 pp.
- Labidi, I., F. Errouissi and S. Nouira. 2012. Spatial and temporal variation in species composition, diversity and structure of Mediterranean dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae) across a bioclimatic gradient. *Environmental Entomology*, 41(4): 785-801.
- Labrador Chávez, G. 2005. Coleópteros necrófilos de México: distribución y diversidad. *Tesis de licenciatura*, División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México.
- Lobo, J. M. and G. Halffter. 2000. Biogeographical and Ecological Factors Affecting the Altitudinal Variation of Mountainous Communities of Coprophagous Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a Comparative Study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1): 115-136.
- McCoy, E. D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58: 313-322.

- Martínez, M. I., M. Cruz, E. Montes de Oca & T. Suárez. 2011. La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos. Secretaria de Educación del Gobierno del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave, Xalapa.
- Martín-Piera, F. and J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, México. *The Coleopterists Bulletin*, 47(4): 321-334.
- Martín-Vega, D. and A. Baz. 2012. Spatiotemporal distribution of necrophagous beetles (Coleoptera: Dermestidae, Silphidae) assemblages in natural habitats of central Spain. *Annals of the Entomological Society of America*, 105(1): 44-53.
- Matthews, E. G. 1961. A revision of the genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana (New Series)*, 41: 1-137.
- Mendiburu, F. 2014. *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R package version 1.1-8. <http://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- Mora-Aguilar, E. F. y E. Montes de Oca. 2009. Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae y Trogidae) de la región central baja de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 25(3): 569-588.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of the alpha, beta a gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10: 367–382.
- Moreno, C. E., F. Barragán, E. Pineda y N. P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1249-1281.

- Morón, M. A. & R. A. Terrón. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la sierra norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 3:1-47.
- Morón, M. A. y J. A. López-Méndez. 1985. Análisis de la entomofauna necrófila de un cafetal en el Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 63:47-59.
- Morón, M. A., C. Deloya y L. Delgado-Castillo. 1988. Fauna de coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la región de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 77:313-378.
- Morón, M. A., C. Deloya, A. Ramírez-Campos y S. Hernández-Rodríguez. 1998. Fauna de Coleoptera Lamellicornia de la región de Tepic, Nayarit, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 75: 73-116.
- Naranjo-López, A. G. & J. L. Navarrete-Heredia. 2011. Coleópteros necrócolos (Histeridae, Silphidae y Scarabaeidae) en dos localidades de Gómez Farías, Jalisco, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 37 (1):103-110.
- Navarrete-Heredia, J. L. 1995. Coleopteros Silphidae de Jalisco y del Volcán de Tequila incluyendo comentarios generales sobre su biología. *Dugesiana*, 26: 11-28.
- Navarrete-Heredia, J. L. 1996. Coleópteros micetócolos de Basidiomycetes de San Juan de los Laureles, Morelos, México. *Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Animal)*, Facultad de Ciencias, UNAM. 179 pp.
- Navarrete-Heredia, J. L. y G. A. Quiroz-Rocha. 2000. Macró-Coleópteros necrófilos de San José de los Laureles, Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae y Silphidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 110: 1-13

- Navarrete-Heredia, J. L. 2009. Silphidae (Coleoptera) de México: diversidad y distribución. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Navarrete-Heredia, J. L. y E. López C. 2011. Burying Beetles (Coleoptera: Silphidae) from western Jalisco, Mexico: Abundance and phenology. *Sociobiology*, 58 (3): 567-577.
- Navarrete-Heredia, J. L., C. I. Sainz Medina, A. L. González-Hernández, G. A. Quiroz-Rocha, A. Hernández, M. Vásquez-Bolaños, D. Vega-Romero & B. Hernández Márquez. 2012. Coleópteros necrócolos del Bosque Los Colomos, Guadalajara, Jalisco, México. *Dugesiana*, 19(2):157:162.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens and H. Wagner. 2013. Vegan: Community Ecology Package. R package versión 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Paulsen, M. J. 2007. Nomenclatural changes in the Nearctic Ochodaeinae and description of two new genera (Coleoptera: Scarabaeoidea: Ochodaeidae). *Insecta Mundi*, 21: 1-13.
- Quiroz-Rocha, G. A., J. L. Navarrete-Heredia y P. A. Martínez-Rodríguez. 2008. Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*, 15 (1): 27-37.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rahagalala, P., H. Viljanen, J. Holton and I. Hanski. 2009. Assemblages of dung beetle using cattle dung in Madagascar. *African Entomology*, 17(1): 71-89.

- Rivera-Cervantes, L. E. y E. García-Real. 1998. Análisis preliminar sobre la composición de los escarabajos necrófilos (Coleoptera: Silphidae y Scarabaeidae) presentes en dos bosques de pino (uno dañado por fuego), en la estación científica Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Dugesiana*, 5 (1): 11-22.
- Rivera-Cervantes, L. E. y G. Halfpter. 1999. Monografías de las especies Mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocanthon* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 77: 23:150.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 pp.
- Sánchez-Ramos, G., J. Lobo, M. Lara Villalón & P. Reyes-Castillo. 1993. Distribución altitudinal y estacional de la entomofauna necrófila en la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Biotam*, 5 (1): 13-24.
- Sanders, N. J. 2002. Elevation gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport’s rule. *Ecography*, 25: 25-32.
- Sanders, N. J., J. Moss and D. Wagner. 2003. Pattern of ant species richness along elevation gradeints in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 93-102.
- Trevilla-Rebollar, A., C. Deloya y J. Padilla-Ramírez. 2010. Coleópteros Necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae) de Malinalco, Estado de México, México. *Neotropical Entomology*, 39 (4): 186-495.
- Vaurie, P. 1955. A revision of the genus *Trox* in North America (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 106(1): 1-90.

- Verdú J. R., L. Arellano, C. Numa and E. Mico. 2007. Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, 32, 544-551.
- Whipple, S. D. 2011. Dung beetle ecology: habitat and food preference, hypoxia tolerance, and genetic variation. *Dissertations and Student Research in Entomology*, 12: 1-145.
- Zhang, Z.-Q. 2013. Phylum Arthropoda. *Zootaxa*, 3703 (1): 17-26.
- Zunino, M. y G. Halfpeter. 1988. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus*. Museo Regionale Di Scienze Naturali. Torino, Italia. 9: 1-212.

ANEXOS

Anexo 1. Comparaciones de análisis de la abundancia mensual por el método de Bonferroni.

Mes	Media	M
junio	61.85714	a
agosto	53.07143	ab
julio	44.5	bc
octubre.13	43.28571	bcd
septiembre	34.78571	cde
octubre	33.78571	de
mayo	27.66667	ef
noviembre	17.1	fg
marzo	16	fg
enero	10.8	g
abril	10	g
diciembre	8.5	g
febrero	4	g

Anexo 2. Comparaciones de análisis de la riqueza mensual por el método de Bonferroni.

Mes	Media	M
junio	59.71429	a
agosto	48	ab
julio	48	ab
septiembre	39.92857	bc
octubre.	37.64286	bc
octubre	35.57143	c
mayo	31.08333	c
marzo	19.5	cd
noviembre	14.9	d
diciembre	11.83333	d
abril	8	d
enero	8	d
febrero	8	d

Anexo 3. Coeficientes de la prueba de ANCOVA donde se muestran las comparaciones con el intercepto.

	Coeficiente	Error Estandar	valor de t	Pr(> t)
(Intercept)	2.0076077	0.0740953	27.095	< 2e-16
Ss	-0.1133319	0.0061854	-18.323	< 2e-16
AA1800	0.1516729	0.1047866	1.447	0.151286
AA2000	0.4559006	0.106267	4.29	4.53E-05
AA2200	0.4149973	0.1117438	3.714	0.000356
AA2400	0.3748365	0.1229929	3.048	0.003036
AA2600	0.5339207	0.1375422	3.882	0.000199
AA2700	0.8304514	0.1538278	5.399	5.52E-07
Ss:AA1800	0.0008791	0.0087474	0.1	0.920175
Ss:AA2000	0.0021518	0.0091046	0.236	0.813711
Ss:AA2200	-0.0333588	0.0106343	-3.137	0.002315
Ss:AA2400	-0.0788881	0.0147029	-5.365	6.34E-07
Ss:AA2600	-0.1496335	0.021501	-6.959	5.58E-10
Ss:AA2700	-0.2682476	0.0307718	-8.717	1.44E-13

Anexo 4. Matriz de las variables ficticias a partir de los coeficientes de la prueba de ANCOVA.

	Interce pto	S	AA	AA 1800	AA 2000	AA 2200	AA 2400	AA 2600	AA 2700	S:AA 1800	S:AA 2000	S:AA 2200	S:AA 2400	S:AA 2600	S:AA 2700
AS															
1600	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AS															
1800	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
AS															
2000	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
AS															
2200	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
AS															
2400	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
AS															
2600	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
AS															
2700	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Anexo 5. Especies de coleópteros necrócolos colectados en cerros de García

Lámina 1:

- a: *Nicrophorus mexicanus* Matthews, 1888
- b: *Nicrophorus olidus* Matthews, 1888
- c: *Thanatophilus truncatus* (Say, 1823)
- d: *Oxelytrum discicolle* (Brullé, 1840)
- e: *Canthon humectus humectus* Say, 1832
- f: *Canthon humectus assimilis* Robinson, 1946
- g: *Canthon indigaceus* LeConte, 1866
- h: *Phaneus florhi* Nevinson, 1892
- i: *Phaneus furiosus* Bates, 1887
- j: *Coprophanaeus pluto* Harold, 1863
- k: *Deltochilum gibbosum sublaeve* Bates, 1887
- l: *Deltochilum s. scarabriusculum* Bates, 1887
- m: *Dichotomius amplicolis* (Harold, 1869)

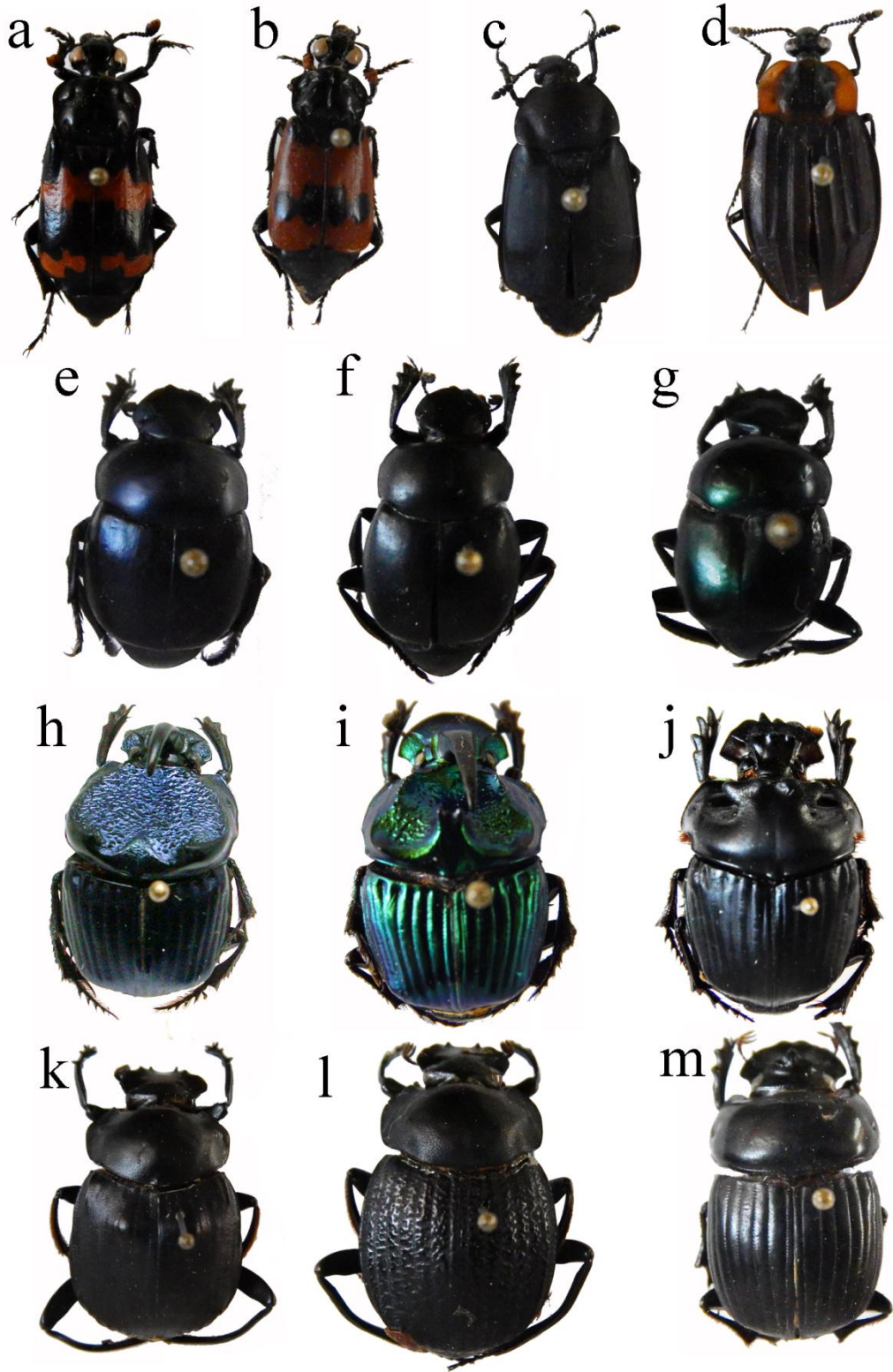


Lámina 1.

Lámina 2.

- n: *Copris klugi sierrensis* Matthews, 1962
- o: *Geotrupes fisheri* Howden 1967
- p: *Omorgus rodriguezae* Deloya, 2005
- q: *Omorgus rubricans* Robinson, 1946
- r: *Omorgus suberosus* (Fabricius, 1775)
- s: *Trox plicatus* Robinson, 1940
- t: *Trox spinulosus dentibius* Robinson, 1940
- u: *Onthophagus nitidior* Bates, 1887
- w: *Onthophagus knulli* Howden & Cartwright, 1963
- x: *Onthophagus pseudofuscus* Zunino y Halffter, 1988
- y: *Ateuchus klugi* Harold, 1868
- z: *Parochodaeus inarmatus* (Schaeffer, 1906)
- a1: *Canthon (Gl.) corporaali* Balthasar, 1939
- b1: *Germarostes (Haroldostes) viridulus* (Bates, 1887)

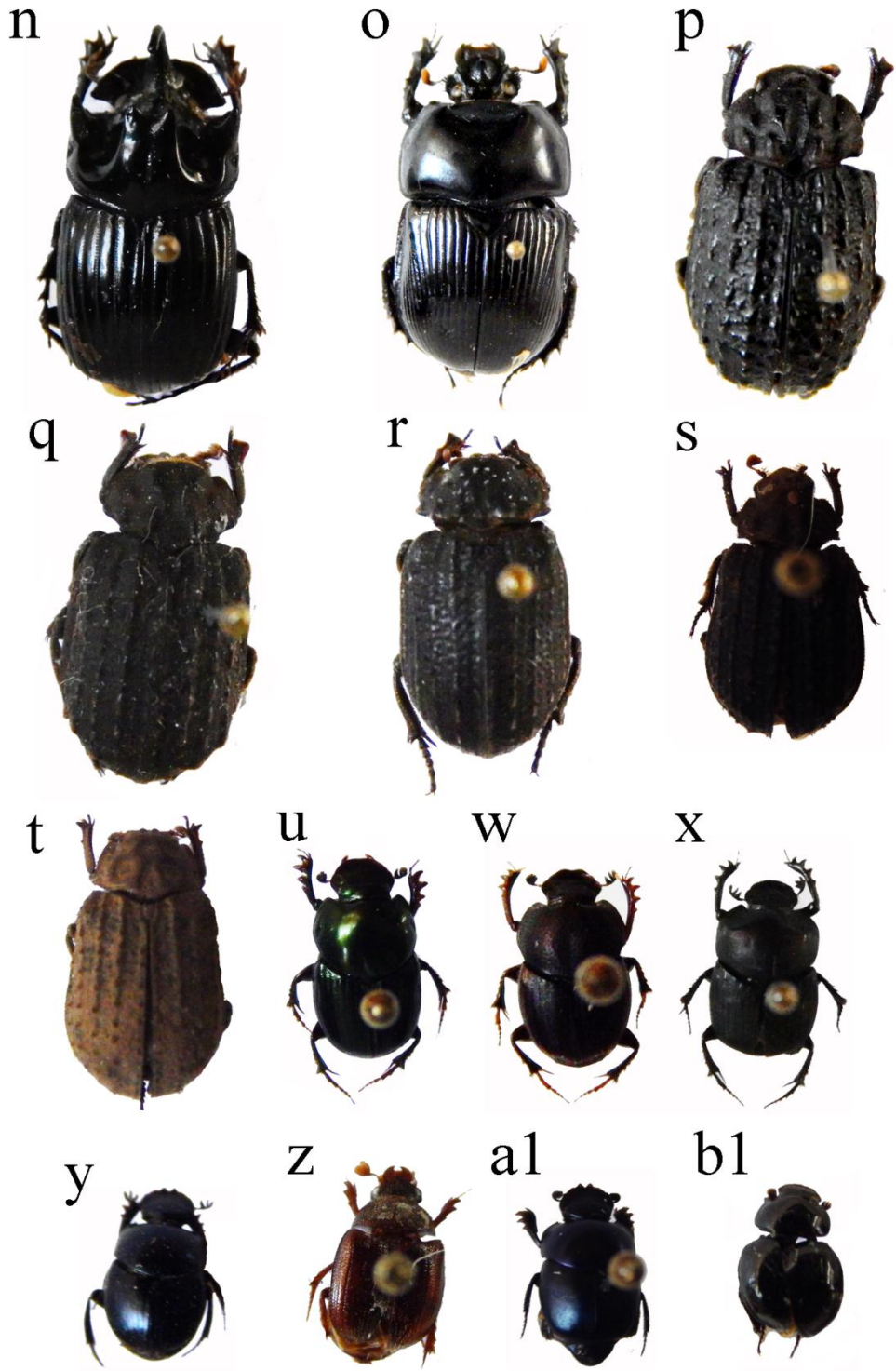


Lámina 2.