



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Maestría en Ciencias Biológicas

Ocurrencia estacional y patrón espacio-temporal de dispersión post-alimentación de Califóridos asociados a la descomposición de Cerdo doméstico en Concá, Arroyo Seco, Querétaro.

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de Maestría en Ciencias Biológicas

Presenta:
Irma Avilés Carrillo

Dirigido por:
Dr. Santiago Vergara Pineda

Dr. Santiago Vergara Pineda
Presidente


Firma

M. en C. J. Alejandro Obregón Zúñiga
Secretario

Javier A. Obregon Z
Firma

Dr. Israel G. Carrillo Ángeles
Vocal



Firma

Dr. Luis Ignacio Medina Cepeda
Suplente


Firma

M. en C. Joel Torices Armenta
Suplente

Torices A. Joel
Firma


Dr. Juana Elizabeth Elton Puente
Director de la Facultad


Dra. María Guadalupe Flavia Loarca Piña
Director de Investigación y Posgrado

Dirección General de Bibliotecas de la UAQ

RESUMEN

La familia Calliphoridae agrupa algunas especies de importancia forense pues al ser colonizadoras primarias, su ciclo de desarrollo es útil para la estimación de intervalo *postmortem*; no obstante, el ejercicio pericial exige además la interpretación de diversos factores, de los que destacan por su importancia la temperatura y la humedad ambiental; respecto a ello, pocos trabajos han abordado el efecto de estas variables en la dinámica de descomposición cadavérica en diferentes momentos del ciclo estacional anual, específicamente en situaciones particulares de alto valor informativo, como el conjunto de especies que colonizan, el orden de arribo y patrones de abandono y dispersión post-alimentación, por lo que, con el objetivo de conocer si estas pautas se ven modificadas entre estaciones en el contexto local, se llevaron a cabo cuatro experimentos, correspondiente cada uno a una estación del año; el desarrollo de los experimentos se llevó a cabo, en una franja de bosque tropical caducifolio del Campus Concá de la Universidad Autónoma de Querétaro; el diseño experimental consistió en colocar en descomposición tres por estación, a una distancia promedio de 117 m entre cada uno. La colecta del material se hizo partir del día posterior al montaje del experimento, para ello fueron colectadas diariamente moscas adultas a través de red aérea, huevecillos y larvas de primer instar por captura directa y larvas de post-alimentación para lo cual se instaló un cinturón de 22 trampas pitfall de fondo seco en el perímetro de cada jaula, mismas que se regionalizaron de acuerdo a su orientación cardinal; el muestreo culminó una vez observado el inicio de la fase de esqueletización. Los individuos obtenidos fueron identificados de acuerdo a la observación de criterios morfológicos y fueron determinadas las frecuencias diarias de cada especie. Por último, se ejecutaron pruebas de X^2 a partir de las medias de captura de los tres sitios por día de experimento y por orientación, además de ello fueron calculados los residuales ajustados para cada una de las observaciones. Como parte de los resultados, fueron identificadas siete especies: *Cochliomyia macellaria*, *Lucilia eximia*, *Comptosomyiops sp.*, *Hemilucilia segmentaria*, *H. semidiaphana*, *Chrysomya rufifacies* y *Ch. megacephala*. *Ch. rufifacies*, *Co. macellaria* y *L. eximia* fueron las especies obtenidas en mayor abundancia, aunque esta última solo se obtuvo en trampas pitfall en Otoño e Invierno; *H. segmentaria* y *H. semidiaphana* se recolectaron únicamente en Otoño e Invierno respectivamente y *Ch. megacephala* se observó participando en el proceso de descomposición únicamente en Verano. Destaca en cuanto a la abundancia estacional de *Co. macellaria* una disminución significativa en las estaciones templadas respecto a la registrada en las estaciones cálidas. De acuerdo a los datos de la dispersión de larvas de post-alimentación se encontró una asociación significativa entre el tiempo de dispersión y la especie; este patrón de salida ocurrió del mismo modo en las cuatro estaciones; en general las especies migraron de los cadáveres en el siguiente orden: *L. eximia*, *Co. macellaria*, *Ch. megacephala*, *H. segmentaria* y *H. semidiaphana*; *Ch. rufifacies*, fue la última especie en migrar en todos los casos. Respecto a la distribución espacial de las larvas de post-alimentación se observó una asociación significativa entre la ubicación de las trampas y las diferentes especies, esta distribución fue independiente a la posición anatómica de los cerdos, además de ello, de acuerdo con los residuales ajustados obtenidos de cada análisis, las especies evitaron espacios previamente ocupados por otras especies. Por último, respecto a la dirección de dispersión *L. eximia*, *Co. macellaria*, *Ch. megacephala*, *H. segmentaria* y *H. semidiaphana* fueron capturadas principalmente en la porción norte, noreste y noroeste del cinturón de pitfalls, mientras que *Ch. rufifacies* se capturo particularmente hacia el sur suroeste.

(**Palabras clave:** Calliphoridae, descomposición cadavérica, estacionalidad, dispersión post-alimentación)

SUMMARY

The Calliphoridae family groups some species of forensic importance since being primary colonizers, their development cycle is useful for the estimation of *postmortem* interval; however, the expert exercise also requires the interpretation of various factors, including the temperature and humidity of the environment due to their importance; regarding this, few works have addressed the effect of these variables on the cadaveric dynamic decomposition at different times of the annual seasonal cycle, specific in particular situations of high informative value: the set of species that colonize, the order of arrival and abandonment patterns. and post-feed dispersion, therefore, in order to know if these guidelines in the local context are modified between seasons, four experiments were carried out, each corresponding to one season of the year, which were developed in a strip of deciduous tropical forest in the Concá Campus of the Autonomous University of Querétaro; each experiment consisted of decomposing three domestic pigs between 20 and 22 kg protected by a metal cage, at an average distance of 117 m between each. From the day after setting up the experiment, adult flies were collected daily through the aerial network, first instar eggs and larvae by direct capture and post-feeding larvae, for which a belt of 22 dry-bottom pitfall traps was installed in the perimeter from each cage, which were regionalized according to their cardinal orientation; the sampling ended once the beginning of the skeletonization phase was observed. The individuals obtained were identified according to the observation of morphological criteria and the daily frequencies of each species were determined. Finally, X^2 tests were carried out from the capture means of the three sites per day of experiment and per orientation, in addition to this, the adjusted residuals for each of the observations were calculated. Seven species were identified: *Cochliomyia macellaria*, *Lucilia eximia*, *Compsomyiops sp.*, *Hemilucilia segmentaria*, *H. semidiaphana*, *Chrysomya rufifacies* and *Ch. megacephala*. *Ch. rufifacies*, *Co. macellaria* and *L. eximia* were the species obtained in greatest abundance, although the latter was only obtained in pitfall traps in Autumn and Winter; *H. segmentaria* and *H. semidiaphana* were collected only in Autumn and Winter, respectively, and *Ch. megacephala* was observed participating in the decomposition process only in Summer. As regards the seasonal abundance of *Co. macellaria*, a significant decrease in the temperate seasons with respect to that registered in the warm seasons stands out. According to the data of the dispersal of post-feeding larvae, a significant association was found between the dispersal time and the species; This pattern of departure occurred in the same way in all four seasons; the first species to migrate from the carcass were *L. eximia*, *Co. macellaria*, *Ch. megacephala*, *H. segmentaria* and *H. semidiaphana*; *Ch. rufifacies*, in all cases was the last species to migrate. Regarding the spatial distribution of the postfeeding larvae, a significant association was observed between the location of the traps and the different species, this distribution was independent of the anatomical position of the pigs, in addition to this, according to the adjusted residuals obtained from each analysis, the species avoided spaces previously occupied by other species. Finally, regarding the dispersal direction *L. eximia*, *Co. macellaria*, *Ch. megacephala*, *H. segmentaria* and *H. semidiaphana* were mainly captured in the north, northeast and northwest portion of the pitfalls belt, while *Ch. rufifacies* were particularly catch to the south southwest.

(Key words: Calliphoridae, cadaveric decomposition, seasonality, post-feeding dispersión)

DEDICATORIAS

*A mis padres y seres más queridos :**

Dirección General de Bibliotecas de la UAQ

AGRADECIMIENTOS

A mis asesores de tesis por todo el tiempo amablemente prestado para resolver dudas, por su disposición para orientarme en todo momento sobre el montaje de los experimentos, el tratamiento estadístico de mis datos y la escritura de este trabajo; por su perspicaz y estimulante habilidad cuestionar mis métodos y resultados y cultivar en mi la autocrítica.

Además de ello al M. en C. Javier Alejandro Obregón Zúñiga por brindarme un campito en el Módulo Forestal del Campus Conca, a pesar de las posiblemente desagradables implicaciones que tendría invadir su espacio de trabajo y por estar siempre al pendiente de las posibles dificultades durante nuestra estadía por aquellas pacíficas tierras.

Pero muy particularmente a mi director de tesis, el Dr. Santiago Vergara Pineda por brindarme todas las facilidades operativas, metodológicas y administrativas etc., que hicieron posible la ejecución de este trabajo. Y por concederme la invaluable oportunidad de involucrarme en sus actividades como perito y transmitirme los conocimientos adquiridos a lo largo su trayectoria como experto técnico en entomología forense.

A todas aquellas personas que se prestaron sus manitas en alguna de las etapas del desarrollo de este proyecto, a Eliseo Cintora, Guillermo Blas, Vanessa Gómez, Sergio Jasso, Geovanni Recoder, Fernanda Ugalde, Vianey Romero, Nicté Santillán, a Megan Uribe Bernal, pero especialmente a Karla Paola Aguirre Morales por resistir solidariamente conmigo las inclemencias de bosque tropical caducifolio (muy tropical a veces) de la sierra Queretana, ayudándome en el montaje y colecta durante los experimentos de Invierno y Primavera.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y a la Universidad Autónoma de Querétaro por la asignación de la beca y demás subvenciones que facilitaron el desarrollo de mis estudios de posgrado.

A A. Elbakyan por sus esfuerzos por socializar el acceso al conocimiento.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	INTRODUCCIÓN	1
2.	OBJETIVOS	10
2.1	OBJETIVO GENERAL.....	10
2.2	OBJETIVOS PARTICULARES.....	10
3.	METODOLOGÍA.....	11
3.1	DESCRIPCIÓN DEL SITIO Y PERIODOS DE MUESTREO.....	11
3.2	MODELO BIOLÓGICO Y MONTAJE DEL EXPERIMENTO.....	13
3.3	COLECTA DE MATERIAL ENTOMOLÓGICO.....	15
3.4	IDENTIFICACIÓN Y CONSERVACIÓN DEL MATERIAL ENTOMOLÓGICO.....	17
3.5	TRATAMIENTO ESTADÍSTICO	17
4.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	18
4.1	CONDICIONES CLIMÁTICAS	19
4.2	ESPECIES CAPTURADAS	26
4.3	MÉTODOS DE CAPTURA Y DISTRIBUCIÓN ESTACIONAL DE LAS ESPECIES.....	37
4.4	PATRÓN DE COLONIZACIÓN Y ABANDONO	45
4.5	PATRÓN DE DISPERSIÓN.....	58
5.	CONCLUSIONES.....	68
6.	REFERENCIAS	71
7.	APÉNDICE.....	83
7.1	DESCOMPOSICIÓN Y SUCESIÓN CADAVERICA.....	84
7.2	TABLAS DE RESIDUALES AJUSTADOS PARA EL ANÁLISIS DE ARRIBO.....	87

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cambios morfológicos ocurridos durante el desarrollo larval de Califóridos. (Thyssen P. J., 2009).....	2
Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreo en la fracción de Bosque tropical caducifolio del Campus Conca.	12
Figura 3. Medianas históricas de la temperatura y precipitación por estación, registradas en la estación meteorológica 22002 de la CONAGUA durante el periodo comprendido entre los años 1980 al 2013.	13
Figura 4. Orientación, disposición de las trampas pitfall para larvas de post-alimentación en el perímetro externo de las jaulas.	15
Figura 5. Media de las temperaturas máxima, media, mínima y precipitación registradas por la estación meteorológica 22002 de la CONAGUA la durante la ejecución de los cuatro experimentos.	20
Figura 6. Evolución del proceso de descomposición al día 7 del experimento de invierno. Evolución típica de la descomposición en cerdo colocado en el sitio 3 y deshidratación parcial de la piel en los cerdos colocados en sitio 1 y 2.	25
Figura 7. Características diagnosticas de <i>Cochliomyia macellaria</i>	28
Figura 8. Características diagnosticas de <i>Hemilucilia segmentaria</i>	29
Figura 9. Características diagnosticas de <i>Hemilucilia semidiaphana</i>	30
Figura 10. Características diagnósticas de <i>Comsomyiops sp.</i>	31
Figura 11. Características diagnosticas de <i>Chrysomya megacephala</i>	32
Figura 12. Caracteres diagnósticas de <i>Chrysomya rufifacies</i>	33
Figura 13. Características diagnosticas de <i>Lucilia eximia</i>	34
Figura 14. Abundancia relativa de las especies por captura directa, red aérea y trampas pitfall.	39
Figura 15. Abundancia relativa de las especies de Califóridos capturadas por método captura y estación.	44
Figura 16. Vista lateral de <i>Trichomalopsis tachinae</i> y orificios de salida en pupas de <i>Co. macellaria</i> y <i>Ch. rufifacies</i>	43
Figura 17. Frecuencias relativas esperadas y observadas de larvas de post-alimentación de <i>Co. macellaria</i> , <i>Ch. megacephala</i> , <i>Ch. rufifacies</i> en Verano.	52
Figura 18. Frecuencias relativas esperadas y observadas de larvas de post-alimentación de <i>L. eximia</i> y <i>Co. macellaria</i> en Otoño.	53

Figura 19. Frecuencias relativas esperadas y observadas de larvas de post-alimentación de <i>H. segmentaria</i> y <i>Ch. rufifacies</i> en Otoño (Continuación).....	54
Figura 20. Frecuencias relativas esperadas y observadas de larvas de post-alimentación de <i>L. eximia</i> y <i>Co. macellaria</i> en Invierno.....	55
Figura 21. Frecuencias relativas esperadas y observadas de larvas de post-alimentación de <i>H. semidiaphana</i> y <i>Ch. rufifacies</i> en Invierno (Continuación)..	56
Figura 22. Frecuencias relativas esperadas y observadas de larvas de post-alimentación de <i>Co. macellaria</i> y <i>Ch. rufifacies</i> en Primavera.....	57
Figura 23. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación de <i>Co. macellaria</i> , <i>Ch. megacephala</i> y <i>Ch. rufifacies</i> por trampa en Verano.	64
Figura 24. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación de <i>L. eximia</i> , <i>Co. macellaria</i> , <i>H. segmentaria</i> y <i>Ch. rufifacies</i> por trampa en Otoño.....	65
Figura 25. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación de <i>L. eximia</i> , <i>Co. macellaria</i> , <i>H. semidiaphana</i> y <i>Ch. rufifacies</i> por trampa en Invierno.....	66
Figura 26. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación de <i>Co. macellaria</i> y <i>Ch. rufifacies</i> por trampa en Invierno en Primera.	67
Figura 27. Clasificación de las etapas de descomposición de Lord y Goff 2002. A) Fresco, B) Hinchado, C) Decaído, D) Post-decaído, E) Esqueletización.....	86

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Orientación de las trampas pitfall	18
Tabla 2. Registro del progreso de la descomposición por día entre sitios y estación.	23
Tabla 3. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Verano.	46
Tabla 4. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Otoño.	46
Tabla 5. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Invierno.	46
Tabla 6. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Primavera.....	46
Tabla 7. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Verano.....	47
Tabla 8. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Otoño.....	48
Tabla 9. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Invierno.....	49
Tabla 10. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Primavera.	50
Tabla 11. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Verano.	64
Tabla 12. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Otoño.	65
Tabla 13. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Invierno.	66
Tabla 14. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Primavera.	67
Tabla 15. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Verano.....	87
Tabla 16. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Otoño.....	87
Tabla 17. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Invierno.....	87

Tabla 18. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Primavera. 87

Dirección General de Bibliotecas de la UAQ

1. INTRODUCCIÓN

Los Califóridos, llamados coloquialmente “Moscas metálicas” o “Moscas verdes” pertenecen a la familia taxonómica Calliphoridae, que posee alrededor de 1,500 especies de dípteros descritos (Mariho, *et al.*, 2012; Singh & Wells, 2013), organizadas en las siguientes subfamilias: Calliphorinae, Lucillinae, Polleniinae, Melanomyiinae, Chrysomyinae, Rhiniinae, Ameniinae, Mesembrinellinae, Auchmeromyiinae, Bengaliinae, Phumosiinae, Toxotarsinae (Peris & González-Mora, 2004). Estas moscas se caracterizan morfológicamente por presentar, aristas antenales plumosas, una hilera de setas en el margen posterior del merón, un par de setas notopleurales y coloración verde a azul metálico en tórax y abdomen (Triplehorn & Jhonson, 2005; Whitworth, 2006). Además de ello las especies de la familia Calliphoridae son típicamente holometábolos, por lo que a lo largo de su desarrollo post-embrionario atraviesan por tres etapas diferentes: larva, pupa e imago; las larvas de la familia Calliphoridae sufren dos periodos de ecdisis de manera que el estadio larval está constituido por tres instares; en cada proceso de ecdisis se producen cambios en el tamaño de las larvas y cambios estructurales a nivel del esqueleto céfalo-faríngeo, los espiráculos posteriores y anteriores a través de los cuales es posible determinar el instar o edad larval (Triplehorn & Jhonson, 2005; Szpila, 2010) (Fig. 1).

Los sustratos en los cuales se desarrollan las larvas de esta familia incluyen: material vegetal en descomposición, heces fecales, y tejidos vivos de diversos organismos como mamíferos, anfibios, aves, oligoquetos y gasterópodos, entre otros sustratos más especializados (Florez & Wolff, 2009; Kutty, *et al.*, 2010). Sin embargo, una fracción importante de estas especies son principalmente sarcosaprófagas (del griego σαρκο, sarco = carne, σαπρος, sapos = podrido y φάγος, phagos = que come), es decir, son especies cuya fuente principal de alimentación está constituida por tejido cárnico en putrefacción y fluidos derivados de la descomposición cadavérica (Benbow, *et al.*, 2015).

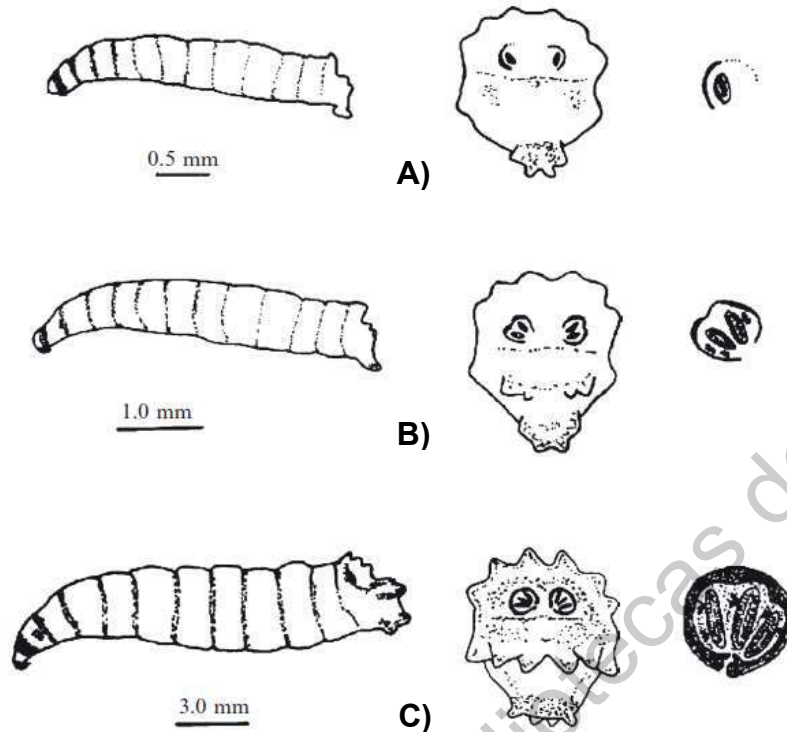


Figura 1. Cambios morfológicos ocurridos durante el desarrollo larval de Califóridos. A) Larva I: espiráculo posterior con una hendidura y membrana peritremal parcialmente formada; B) Larva II: espiráculo posterior con dos hendiduras y membrana peritremal formada por completo; C) Larva III: espiráculo posterior con tres hendiduras y esclerotización de la membrana peritremal (Thyssen P. J., 2009).

Durante la etapa larval el proceso de desarrollo esta mediado principalmente por la hormona juvenil, la cual es responsable de retener la forma inmadura del organismo; el proceso de ecdisis es desencadenado por la actividad alimenticia cuando la larva ha adquirido las reservas nutricionales mínimas requeridas para garantizar su supervivencia durante el transcurso de la metamorfosis; el estiramiento que esto provoca en los paquetes musculares de la larva es detectado por un conjunto de mecanoreceptores dispuestos por todo el cuerpo, que a su vez activan la ruta para la liberación de ecdisona, que es la hormona que promueve la muda entre cada instar larval, la pupa y la manifestación de la fase adulta; el desarrollo larval especialmente en el periodo de crecimiento terminal durante el último instar se divide en un periodo dependiente de la nutrición y uno posterior

independiente en el cual la liberación de hormona prototoraxicotropica que en consecuencia activa la síntesis de ecdiesteroides se produce una vez alcanzado el peso crítico, el cual es un parámetro inespecífico ya que depende de las circunstancias del ambiente y características predeterminadas genéticamente en las poblaciones de moscas, sin embargo, independientemente de las circunstancias que desencadenan la metamorfosis, debido a que durante el periodo de pupa las larvas pierden movilidad y son altamente vulnerables a la depredación y deshidratación, estas tienden a migrar de la fuente de alimentación en busca de sitios seguros para completar el desarrollo post-embrionario (Riddiford, 1994; Costa & Ide, 2006; Klowden, 2007; Mohr, 2013; Sharma, *et al.*, 2015).

En la etapa adulta, los califóridos se alimentan frecuentemente de néctar lo cual les permite sostener el gasto energético que supone la búsqueda activa de fuentes nuevas de alimentación a través del vuelo; además de ello liban con frecuencia sobre diversos sustratos como heces fecales y tejido vegetal o animal en descomposición, en busca de recursos ricos en proteínas y ácidos grasos, los cuales juegan un papel importante en el ciclo de vida de los califóridos pues están relacionados con la activación de la ruta de biosíntesis de hormona juvenil, que entre otras funciones, durante la etapa adulta se encarga de la regulación del comportamiento de apareamiento en machos, la receptividad sexual y vitelogénesis en las hembras (Zou, *et al.*, 1989; Riddiford, 1994; Qin, *et al.*, 1995; Stoffolano, *et al.*, 1995; Yin, *et al.*, 1999; Ishida, *et al.*, 2013).

Existe numerosos factores que influyen o modifican el desarrollo post-embrionario de los califóridos, uno de los más importantes y el cual es foco de interés en la práctica criminalística es la temperatura (Campobasso, *et al.*, 2001; Watson & Carlton, 2005). Los califóridos y en general los hexápodos son organismos poiquilotérmicos, esto quiere decir que son incapaces de autorregular su propia temperatura, por lo que la totalidad de las funciones vitales, entre las que desde luego se incluye el desarrollo, dependen de la temperatura ambiental (Klowden, 2007). El tiempo de desarrollo desde la etapa de huevecillo hasta la emergencia del imago está negativamente correlacionado respecto a la

temperatura, de manera que cuanto mayor es la temperatura menor es el tiempo de desarrollo y viceversa: en términos prácticos estas dos variables han sido integradas en una variable única denominada grados hora acumulados (AHD) los cuales frecuentemente son contabilizados en lapsos de 24 horas, por lo que también son conocidos como grados día acumulados (ADD); aunado a ello, es importante considerar que el desarrollo está fisiológicamente delimitado por un umbral térmico inferior y uno superior, por lo que por encima de estos el desarrollo puede detenerse o interrumpirse definitivamente; cabe mencionar que estos parámetros son únicos para cada una de las diferentes especies de califóridos y en el caso de los grados día acumulados, para cada una de las etapas de desarrollo (Villet, *et al.*, 2009; Wells & LaMotte, 2010).

En el que hacer de las ciencias forenses el valor informativo del ciclo de vida de los califóridos es principalmente reconstructivo; pues estos al ser los colonizadores más inmediatos de cadáveres en ambientes terrestres, su tiempo de desarrollo es un indicador indirecto del tiempo de muerte, por lo que es empleado en la estimación del intervalo *postmortem* que corresponde al periodo probable de tiempo entre el que se produce la muerte y el momento en que se da el hallazgo de un cuerpo, el cálculo de este parámetro puede ser estimado a través de numerosos métodos que van desde la ganancia de peso y el aumento de la longitud de las larvas hasta la utilización de indicadores moleculares del desarrollo, no obstante el método más socorrido por su reducido margen de error, su demostrabilidad y su accesibilidad en términos económicos y de comprensibilidad es la cuenta en retrospectiva de los grados día acumulados en los especímenes más antiguos recogidos del cadáver (Wells & LaMotte, 2010; Sharma, *et al.*, 2015).

Las larvas como indicio biológico también poseen un valor identificativo pues pueden ser utilizadas para la recuperación de evidencia traza como sustancias tóxicas y/o perfiles genéticos cuando no es posible hacerlo directamente de los tejidos cadavéricos debido su estado de descomposición, o de sitios secundarios relacionados a un homicidio cuando hay presencia de larvas pero ausencia de cuerpo, como por ejemplo automóviles usados en el traslado de un cadáver y sitios

de ocultamiento (Introna, *et al.*, 2001; Amendt, *et al.*, 2007; Byrd & Peace, 2011; Charabidze, *et al.*, 2017).

En México han sido reportadas al menos 24 especies de Califóridos relacionados a la descomposición de cadáveres de cerdo y de humanos: *Calliphora vicina*, *Ca. coloradensis*, *Ca. latifrons*, *Ca. vomitoria*, *Ca. trisetata*, *Ca. irazuana*, *Cochlyomyia hominivorax*, *Co. macellaria*, *Co. minima*, *Chrysomya rufifacies*, *Ch. megacephala*, *Lucilia cluvia*, *L. sericata*, *L. mexicana*, *L. coeruleiviridis*, *L. cuprina*, *L. silvarum*, *L. purpurascens*, *Phormia regina*, *Chloroprocta idioidea*, *Comptosomyiops callipes*, *Con. falvicrura*, *Con. melloi*, *Hemilucilia segmentaria*, *Paralucilia fulvinota* (Whitworth, 2006; Molina-Chavez, 2009; Vergara-Pineda, 2011; Kosmann, *et al.*, 2013; Valdés-Perezgasga & García-Espinoza, 2014). Sin embargo, el potencial uso del valor informativo del ciclo de vida de los califóridos durante las diligencias ministeriales, al menos en México es limitado debido a, i) la falta de un protocolo adecuado para la recolección y tratamiento de evidencia entomológica, ii) la escasa formación de entomólogos capacitados para el ejercicio pericial en todas las actividades y protocolos que ello implica por parte de las instituciones de enseñanza, (iii) el pobre involucramiento entre entomólogos y criminalistas y iv) el déficit de investigación básica sobre ecología de la descomposición y particularmente sobre la biología general de las especies locales, que comprendan patrones de distribución espacial y temporal, patrón de colonización, abandono y dispersión, curvas de desarrollo etc., pues es importante destacar que pese a que el proceso de descomposición en ambientes terrestres ocurre más o menos en la misma secuencia independientemente de la localización, existen factores intrínsecos a la biología de cada una de las especies y/o poblaciones que hacen que dicha información sea ampliamente variable en relación a la región geográfica, por lo que es necesario extraerla de contextos locales (Catts & Goff, 1992; Anderson, 1995; Martínez-Sánchez, *et al.*, 2000).

Algunos de los criterios de interpretación más importantes a considerar en el ejercicio pericial son las condiciones ambientales, en particular la temperatura y las condiciones de humedad ya que afectan directa e indirectamente el proceso de

colonización i) por que aceleran o retardan la autólisis y la consecuente actividad bacteriana de la cual se derivan diversos compuestos volátiles que marcan la pauta para la llegada de la entomofauna, particularmente de hembras grávidas de califóridos, ii) pueden favorecer la aparición de fenómenos cadavéricos conservativos como la momificación, la saponificación total o parcial de los tejidos y iii) influyen en la tasa de desarrollo de las especies necrófagas que finalmente tiene un impacto en la disponibilidad del recurso y la cantidad de especies que pueden hacer uso de ellos (Pinheiro, 2006; Carter, *et al.*, 2007).

La influencia de la variabilidad en la temperatura entre estaciones respecto a la ocurrencia de califóridos de importancia forense, desde el punto de vista ecológicos ha sido explorada principalmente a través de estudios paisajísticos cuyo objetivo ha sido monitorear la dinámica espacial de las especies en relación al ciclo estacional, esta influencia también se ha explorado a través de gradientes altitudinales que en términos de la variabilidad en la temperatura ambiental ofrecen la oportunidad de estudiar las preferencias climáticas de las especies. Algunos de los hallazgos más notables de estos experimentos sugieren que la distribución espacial de las especies de califóridos sarcosaprófagos es dinámica en relación al tiempo y que está determinada por las condiciones climáticas particulares de los sitios de muestreo (Anderson, 1995; Martínez-Sánchez, *et al.*, 2000; Campobasso, *et al.*, 2001; Voss, *et al.*, 2009; Zabala, *et al.*, 2014; Charabidze, *et al.*, 2017), como han demostrado diversos autores, al reportar por ejemplo, la ocurrencia de una misma especie (*Lucilia mexicana*) con picos de intensa actividad en los meses de primavera y verano cuando es muestreada en hábitats rurales y riparios, mientras que en ambientes urbanizados sus picos de mayor actividad se registran durante los meses de otoño (Brundage, *et al.*, 2011); de la misma manera existe evidencia que indica que la probabilidad de captura en un mismo sitio a lo largo del ciclo estacional está asociada a la especie, es decir que existe un factor relacionado a la temporalidad que se ve reflejado en la abundancia (Hwang & Turner, 2005; Weidner, *et al.*, 2015). Del estudio de gradientes altitudinales, también se han recogido resultados que sugieren que la ocurrencia de las especies en relación a la

variabilidad en la temperatura depende de características intrínsecas de cada una de estas, que a su vez están relacionadas a los procesos de adaptación a condiciones particulares, los cuales facilitan la supervivencia de las especies (Baz, *et al.*, 2007).

Una desventaja de los trabajos sobre la dinámica estacional de los califóridos de importancia forense que se han llevado a cabo bajo los enfoques anteriormente mencionados, es que en todos ellos ha sido común la utilización de trampas cebadas; este método de monitoreo es muy accesible en términos económicos por lo que es posible hacer el número de réplicas suficientes para llevar a cabo análisis representativos de todo el ciclo estacional e incluso hacer el seguimiento durante varios años sin sacrificar resolución estadística, pero a partir de los cuales no es posible determinar si la dinámica estacional de las especies tiene alguna influencia en el patrón de colonización, abandono y dispersión de las especies. Por otro lado, los trabajos en que se han empleado modelos biológicos, ha sido común la utilización de ratas, conejos, cabezas de cerdo y en muy pocos casos cerdos completos (Lopes de Carvalho & Linhares, 2001; Mohr & Tomberlin, 2014); esto permite optimizar los costos de los experimentos y aumentar el número de réplicas lo que en consecuencia se traduce en una mejor resolución estadística, sin embargo, estos modelos son poco adecuados respecto a su aplicabilidad en contextos forenses, debido a que el proceso de descomposición de mamíferos de talla pequeña es diferente al ocurrido en modelos de mayor tamaño en términos de las etapas de descomposición que se presentan y también de las especies colonizadoras (Carter, *et al.*, 2007; Goff, 2009; Matuszewski, *et al.*, 2014), el mismo criterio se aplica para el uso de diferentes tejidos de un mismo organismo, pues las propiedades nutricionales cambian en relación al tipo de tejido, esto es de vital importancia ya que la calidad nutricional de la fuente de alimentación esta negativamente correlacionada con el peso mínimo viable que deben alcanzar las larvas para atravesar todo el proceso de metamorfosis de forma exitosa, esto de forma paralela se traduce en la cantidad de tiempo en el que las larvas deberán alimentarse para acumular las reservas nutricionales mínimas (Davidowitz, *et al.*,

2003; El-Moaty, *et al.*, 2013; Thyssen, *et al.*, 2014; Bernhardt, *et al.*, 2017); por último, la comunidad bacteriana intestinal propia de las ratas y conejos y en todo caso la comunidad bacteriana asociada a la extremidad cefálica de los cerdos es muy diferente a la presente en un ser humano principalmente por el tipo de dieta de cada uno de estos organismos; lo trascendental de elegir modelos adecuados en términos de alimentación es que esta se ve reflejada en el conjunto de bacterias que después de la autólisis celular comienzan a diseminarse desde el intestino y los pulmones a través del sistema vascular y a descomponer los recursos disponibles, actividad de la que al menos para el caso de los humanos se desprenden hasta 478 compuestos orgánicos volátiles, algunos de los cuales funcionan como señales químicas que marcan la pauta para la llegada de hembras grávidas, de manera que la comunidad bacteriana intestinal modifica los perfiles liberados de estos compuestos volátiles y en consecuencia la colonización de los cadáveres (Vass, *et al.*, 2008; Paczkowski & Schütz, 2011; Davis & Crippen, 2013).

Dada a la relevancia de conocer el patrón de llegada de las especies locales de califóridos asociados a la descomposición cadavérica, así como el patrón de abandono y la dinámica de dispersión de las larvas de post-alimentación, en relación al diseño de protocolos para el levantamiento de evidencia entomológica, la interpretación del contexto en casos reales durante el ejercicio pericial en campo, así como la estimación del intervalo *postmortem*, resulta necesario la implementación de estudios que contribuyan a la generación de información concretamente concerniente a las especies locales para su aplicación en la resolución de controversias judiciales y penales. En este sentido, el presente trabajo buscó evaluar la influencia del ciclo estacional en la dinámica de colonización, abandono y dispersión de las especies de moscas de la familia Calliphoridae, asociadas a la descomposición de cadáveres expuestos de cerdo doméstico, en un fragmento de bosque tropical caducifolio del Campus Concá, municipio de Arroyo Seco, Querétaro; todo ello a partir de la hipótesis de que debido a que la distribución de las especies de califóridos es dinámica en términos de la temporalidad la cual a su vez está asociada a la variabilidad climática a lo largo del año, las especies se

distribuirán diferencialmente en Primavera, Verano, Otoño e Invierno, lo cual se verá reflejado en el conjunto de especies involucradas en el proceso de descomposición durante cada estación; estas diferencias entre estaciones estarán dadas por la abundancia de cada una de las especies involucradas y tendrá un impacto directo en la dinámica general de sucesión desde la llegada de adultos y el abandono y dispersión de las larvas de post-alimentación.

Dirección General de Bibliotecas de la UAQ

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Conocer la influencia del ciclo estacional en la dinámica de colonización, abandono y dispersión de especies de moscas de la familia Calliphoridae, asociadas a la descomposición de cadáveres expuestos de cerdo doméstico, en un fragmento de bosque tropical caducifolio del Campus Conca, en el municipio de Arroyo seco, Querétaro.

2.2 Objetivos particulares

- Identificar las especies de califóridos colonizadores de cadáveres expuestos de cerdo doméstico durante cuatro periodos representativos del ciclo estacional anual (julio y octubre de 2018, febrero y abril de 2019).
- Determinar la abundancia de adultos y larvas de post-alimentación de cada especie capturada durante las cuatro estaciones.
- Conocer el patrón de arribo de adultos y el de abandono de las larvas de post-alimentación de las diferentes especies en cada estación y determinar si existe algún tipo de orden cronológico relacionado con la estacionalidad.
- Conocer el patrón espacial de dispersión de las larvas de post-alimentación de las diferentes especies y determinar si existe relación respecto a la estacionalidad y la posición anatómica de los cadáveres de cerdo.

3. METODOLOGÍA

3.1 Descripción del sitio y periodos de muestreo.

Derivado de que la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ) posee un campus en la comunidad de Concá, municipio de Arroyo Seco, Querétaro y que la Facultad de Ciencias Naturales (FCN) imparte la Licenciatura en Producción Vegetal Sustentable, se gestionó el establecimiento de tres puntos de muestreo dentro de las inmediaciones del citado campus para desarrollo de los experimentos, estos sitios fueron aprobados por el comité de planeación del plantel, con base a un protocolo de bioseguridad previamente solicitado. Dentro del recinto se destacan principalmente dos tipos de paisajes; áreas dedicadas a actividades productivas agropecuarias y áreas de vegetación nativa, los sitios se ubicaron concretamente dentro de estas últimas, en las siguientes coordenadas: Sitio 1, 21°25'44.96"N, 99°37'39.37"O; Sitio 2, 21°25'49.47"N, 99°37'35.40"O y Sitio 3, 21°25'54.51"N, 99°37'33.80"O, a una altitud de 538 msnm.

El área en que fueron designados los tres puntos de muestreo representa una franja de vegetación nativa de 39,571 m², que se distribuye al margen de la plataforma que conforma el campus y se delimita por el río Santa María; esta franja se compone principalmente de elementos de bosque tropical caducifolio como *Esenbeckia berlandieri*, *Lysiloma microphila*, *Psidium sartorianum* y *Ficus cotinifolia* (Zamudio, *et al.*, 1992); mientras que en las zonas aledañas domina una matriz compuesta por vegetación secundaria, zonas agrícolas y hortícolas en los que se cultiva caña criolla, maíz, calabaza, tomate, jitomate, chile jalapeño, pimienta, cebolla, naranja, mango y papaya (Fig. 2).

El clima característico de la región es cálido subhúmedo (Awo), con temperatura media anual de 22 °C. De acuerdo a un análisis histórico de la temperatura y precipitación de los años comprendidos entre 1980 y 2013, ejecutado a partir de registros obtenidos de la Estación Meteorológica 22002 de la CONAGUA, la mediana de la temperatura media durante los meses de primavera y verano de 27.25 y 26.5°C respectivamente, de 22.75 °C en otoño y 20.75 °C en invierno (Fig.

3). Las precipitaciones más importantes ocurren de Junio a Septiembre, con lluvias ligeras en invierno, que representan del 5 al 10% de la precipitación anual (Garcia & CONABIO, 1998; SMN, 2018).



Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreo en la fracción de bosque tropical caducifolio del Campus Conca.

Respecto a los tiempos de muestreo, el estudio se llevó a cabo en cuatro etapas diferentes, cada una representativa de una estación, de manera que los experimentos correspondientes a Verano se llevaron a cabo del 8 al 21 de Julio, los de Otoño del 21 Octubre al 02 de Noviembre de 2018; mientras que los

experimentos correspondientes al Invierno se ejecutaron del 8 al 24 de Febrero, los de Primavera de 22 de Abril al 6 de Mayo de 2019.

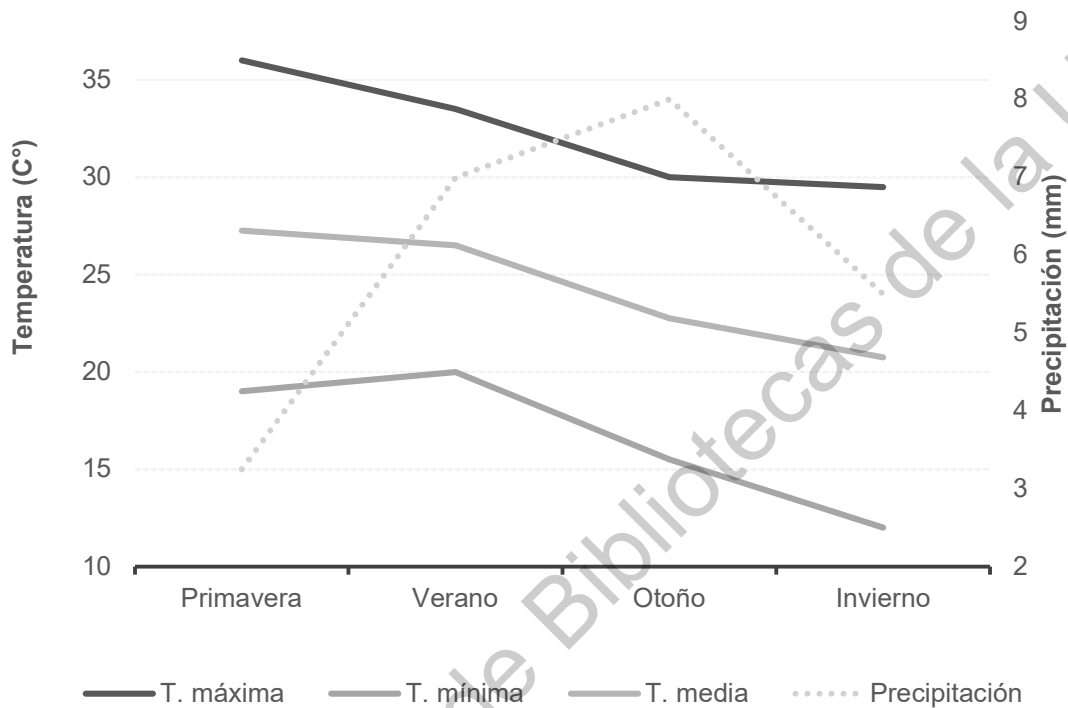


Figura 3. Medianas históricas de la temperatura y precipitación por estación, registradas en la estación meteorológica 22002 de la CONAGUA durante el periodo comprendido entre los años 1980 al 2013.

3.2 Modelo biológico y montaje del experimento.

El modelo biológico utilizado para la ejecución del estudio fue el cerdo doméstico (*Sus scrofa*); para cada uno de los muestreos fueron empleados 3 cerdos con un peso promedio de 22 kg. Los animales se obtuvieron en el criadero local de la comunidad de Mesas de Aguas Frías y fueron trasladados vivos a las instalaciones del campus, en donde les fue tomado el peso para su posterior sacrificio.

A los animales se les dio muerte de acuerdo al manual para productores de la American Association of Swine Veterinarians (2008). Estos procedimientos fueron aprobados en el Oficio 46FCN2018 emitido por el comité de bioética de la Facultad y fueron ejecutados con la asistencia de un médico veterinario.

Posterior a la eutanasia los cadáveres de los animales se trasladaron a los sitios designados para el montaje de los experimentos; se colocó un cerdo por sitio de muestreo, cada uno a una distancia promedio de 177.4m; con el propósito de saber si la dispersión de las larvas de post-alimentación está asociada a la posición anatómica, durante el experimento de verano los animales se colocaron en posición de decúbito lateral izquierdo con la región cefálica en orientación norte sur y en orientación sur norte para el experimento de otoño; durante el experimento de invierno los cadáveres se colocaron en posición de decúbito lateral derecho con la región cefálica en orientación norte sur y en orientación sur norte para el experimento de primavera. Dado que a los cerdos se les dio eutanasia vía administración de depresores del sistema nervioso central; con la finalidad de evitar la manipulación de los cadáveres por animales carroñeros superiores y su consecuente intoxicación, sobre cada cerdo fue colocada una jaula de metal de 1.6x2.0x1.6 m (ancho, largo y alto respectivamente) y una luz en la malla de 3.81 x 3.81 cm, las jaulas se anclaron al suelo a través de estacas de 25 cm de largo ubicadas en los extremos de las mismas.

En el perímetro externo de cada jaula se instaló a nivel del suelo un cinturón de 22 trampas pitfall de 8 cm de diámetro por 15 cm de alto, con fondo seco y separadas en el plano horizontal respecto al norte a 28 cm entre ellas y a 30 cm en el plano vertical, la disposición de las trampas en los cuatro experimentos se muestra en la Figura 4.

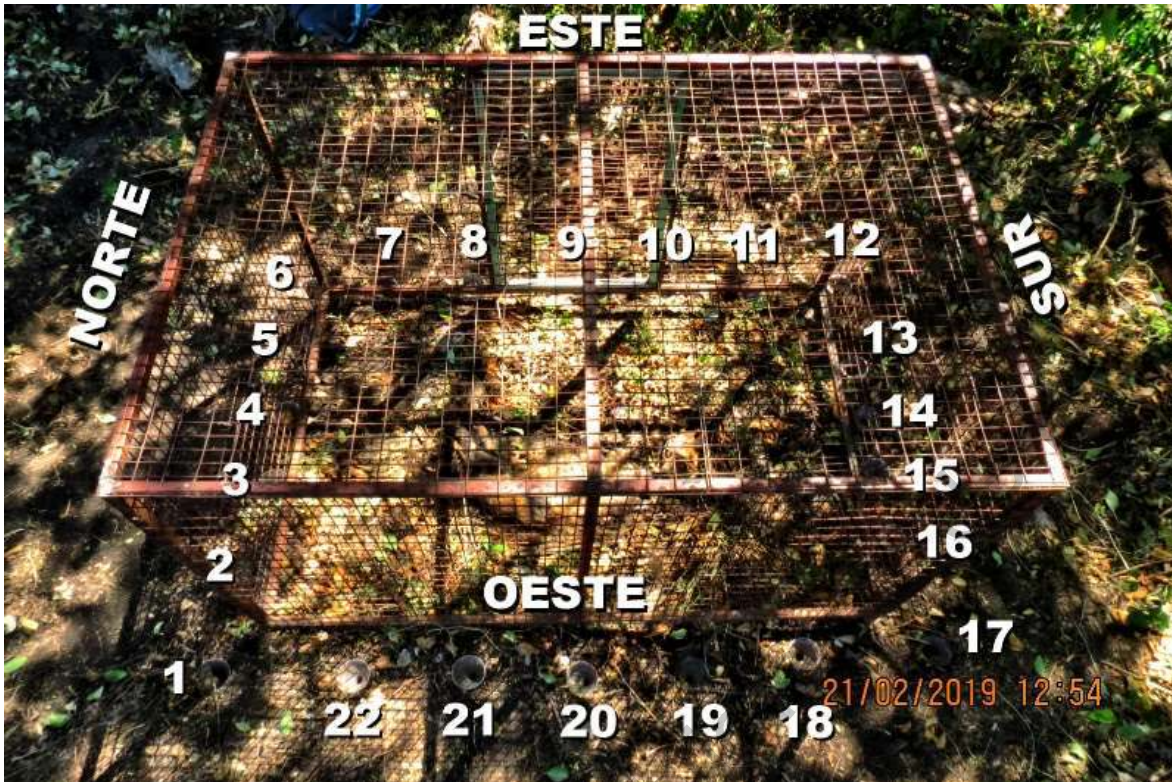


Figura 4. Orientación, disposición de las trampas pitfall para colecta de larvas de post-alimentación en el perímetro externo de las jaulas.

3.3 Colecta de material entomológico

La colecta de material entomológico comenzó al día posterior a la colocación de los cadáveres en los sitios, tomando este como el día uno del experimento, las visitas a los sitios se llevaron a cabo desde este y hasta observar la migración del mayor número de larvas, los muestreos se llevaron a cabo en un horario de 10:00 a 15:00 horas. Como medidas de bioseguridad, durante cada visita se utilizaron guantes de látex, bata, cubrebocas, gafas de seguridad y botas, además de que se realizó la desinfección del calzado con hipoclorito de sodio al 3% al finalizar la colecta en cada uno de los sitios, esto con la finalidad de evitar la diseminación de agentes patógenos.

Para efectuar la colecta del material se emplearon tres técnicas de muestreo: colecta directa de huevecillos y larvas, red aérea para colecta de adultos y trampas

pitfall para colecta de larvas de post alimentación. Durante los primeros días del experimento, se tomaron al azar huevecillos y larvas de primer instar de diferentes secciones del cuerpo, las cuales se colocaron en cámaras de cría con hígado de res. También se colectaron adultos con red aérea, para lo cual se ejecutaron barridos rápidos en forma de zigzag de tres tiempos sobre los cerdos, este procedimiento se repitió diez veces con intervalos de tres minutos entre cada ciclo para permitir el reasentamiento de las moscas, los ejemplares capturados fueron colocados en frascos con alcohol al 70% para su preservación. En ambos casos el etiquetado de las muestras incluyó el número de sitio, el día del experimento, la fecha y técnica de colecta.

Las trampas pitfall se revisaron diariamente desde el día uno, sin embargo, la colecta de larvas post-alimentación se llevó a cabo una vez detectada la captura de larvas en el interior de las trampas. El material capturado en cada trampa se colocó en una charola con el propósito de separar únicamente larvas de post-alimentación, posteriormente estas fueron colocadas en cámaras de cría con aserrín como sustrato de pupación. Las etiquetas de las muestras obtenidas por este método incluyeron, el número de sitio, el día del experimento, la fecha y número de trampa.

Las muestras obtenidas diariamente de los tres sitios fueron trasladadas y resguardadas a temperatura ambiente en el laboratorio del módulo forestal del Campus Conca hasta la culminación del experimento; al finalizar los muestreos, los restos de los cerdos fueron recuperados de los sitios en bolsas de poliuretano para desechos patológicos y fueron trasladados para su disposición final conforme a la NOM-087-ECOL-SSA1-2002, para ello se depositaron en el laboratorio de patología de la FCN, en donde fueron acopiados por una empresa de manejo de residuos patológicos para su posterior incineración. Las muestras de insectos fueron resguardadas en el laboratorio de ecología de la FCN.

3.4 Identificación y conservación del material entomológico.

Para la identificación de los ejemplares se esperó la eclosión de los adultos para el caso de los individuos obtenidos por colecta directa y trampas pitfall, posterior a la emergencia, las muestras se depositaron en charolas con el propósito de descartar el sustrato de pupación y las casas púpales de los ejemplares, posteriormente los adultos fueron sacrificados por congelación y preservados en frascos con alcohol al 70% debidamente etiquetados hasta su identificación.

La determinación taxonómica se llevó a cabo con base en la observación de características morfológicas propuestas por (Whitworth, 2006; Amat, 2008; Vargas & Wood, 2010; Whitworth, 2010; Marshall, *et al.*, 2011; Whitworth, 2012), para lo cual se empleó un microscopio de disección. Una vez determinadas las especies de cada muestra obtenida, se contabilizó en número de individuos por especie y se registró en la base de datos junto con el sitio, día de experimento, fecha, técnica de colecta y en el caso de las muestras obtenidas en trampas pitfall, se registró también el número de trampa.

3.5 Tratamiento estadístico

Para analizar el patrón de arribo de adultos y abandono de las larvas de post-alimentación y determinar si existe o no alguna asociación entre los días transcurridos y la abundancia diaria obtenida de cada una de las especies capturadas en las trampas pitfall; por estación se construyó una tabla de contingencia con el promedio de capturas de los tres sitios, cada tabla contó con n niveles de X , los cuales dependieron de la duración en días del arribo para el caso de los adultos y los días que en hubo dispersión para el caso de las larvas de post-alimentación, y n niveles de Y , los cuales dependieron del número de especies obtenidas en cada estación; a partir de estas tablas se llevaron a cabo pruebas de X^2 en el paquete estadístico PAST 4.0 (Hammer, *et al.*, 2001), en el que además se calcularon las frecuencias esperadas y los residuales ajustados para cada una de las observaciones.

De una forma similar, para analizar el patrón espacial de dispersión de las larvas de post-alimentación y determinar si existe o no asociación alguna entre la ubicación de las trampas y la abundancia de larvas capturadas de cada especie; por estación se construyó una tabla de contingencia con la media de las capturas de los tres sitios, cada tabla contó con ocho niveles de X , correspondientes a la orientación (norte, noreste, este, sureste, sur, suroeste, oeste y noroeste), para ello las veintidós trampas pitfall dispuestas en el perímetro externo de las jaulas fueron agrupadas de acuerdo a su orientación, tal como se indica en la Tabla 1, y n niveles de Y los cuales dependieron el número de especies capturadas por estación, a partir de estas tablas se llevaron a cabo pruebas de X^2 en el mismo paquete estadístico y se calcularon los residuales ajustados para cada una de las observaciones.

Tabla 1. Orientación de las trampas pitfall.

No. de trampa	Orientación	No. de trampa	Orientación
22		11	
1	Noroeste	12	Sureste
2		13	
3	Norte	14	Sur
4		15	
5		16	
6	Noreste	17	Suroeste
7		18	
8		19	
9	Este	20	Oeste
10		21	

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Condiciones climáticas

Las condiciones climáticas de temperatura y precipitación obtenidas a partir del registro de la estación meteorológica de Ayutla para cada uno de los días de muestreo en que se llevaron a cabo los cuatro experimentos, mostraron un comportamiento similar al obtenido a partir del registro histórico, salvo por el incremento en la temperatura máxima, que tuvo una variación de 5 grados centígrados en Verano, 3.2 en Otoño, 2.2 en Primavera y 1.9 en Invierno. La temperatura promedio tuvo una variación de 7.8 grados entre Verano e Invierno que fueron las estaciones en que se registraron temperaturas más altas y más bajas respectivamente; un dato importante a resaltar es que la variación entre Primavera y Verano que fueron las estaciones en las que se registraron las temperaturas más altas fue de 1.31 grados, entre Otoño e Invierno fue de 3.26 y de Verano a Otoño de 4.58 grados (Fig. 5).

En relación a la precipitación, a lo largo del número de días en que transcurrió cada uno de los cuatro experimentos, en al menos uno se observó la caída de lluvia en un breve episodio único, este fue el caso de Verano con 6.2 mm en el día uno del experimento, y de Primavera con 3 mm el en día 6. Durante invierno se registró la caída de lluvia ligera los días 2 y 9 del experimento, mientras que en Otoño llovió en cantidad e intensidad variable los primeros siete días del experimento, lo cual es consistente con el patrón de precipitación observado a partir de los datos del registro histórico (Fig. 5).

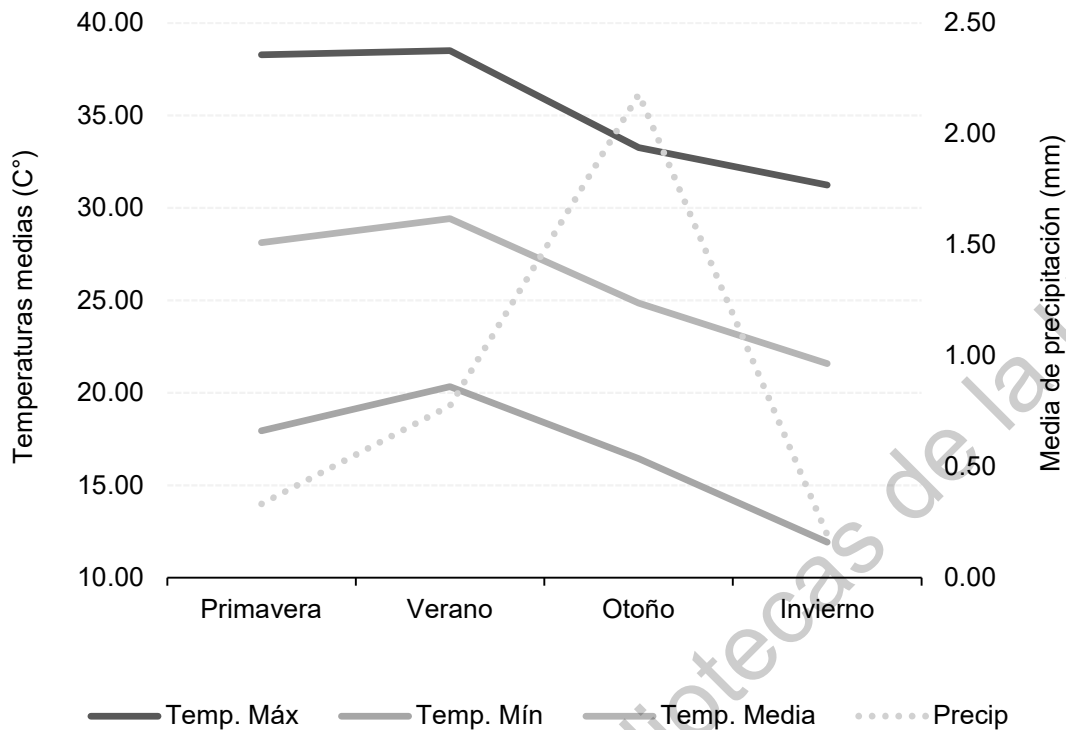


Figura 5. Media de las temperaturas máxima, media, mínima y precipitación registradas por la estación meteorológica 22002 de la CONAGUA la durante la ejecución de los cuatro experimentos.

Especificar las condiciones ambientales de temperatura y humedad que se presentaron durante la ejecución de los experimentos es importante pues estas tienen un impacto directo en diversos procesos que facilitan la descomposición y que van desde la autólisis celular, la actividad bacteriana, la colonización y la tasa de crecimiento de las larvas, entre otras, y que en conjunto alteran la velocidad con la que se produce la descomposición de los cadáveres, lo cual a su vez, en términos ecológicos también modifica la cantidad de tiempo en que el recurso permanece disponible para ser aprovechado por otros organismos (George, *et al.*, 2013; Mohr & Tomberlin, 2014; Jordan & Tomberlin, 2017); a razón de ello los experimentos tuvieron una duración variable entre estaciones, de manera que durante Primavera y Verano el proceso de descomposición hasta la penúltima etapa de la clasificación de Lord y Goff (2013) transcurrió en 9 y 8 días respectivamente, mientras que en Otoño e Invierno tuvieron una duración de 12 y 13 días correspondientemente.

Por otro lado, entre sitios se observó una progresión diferencial de la descomposición (Tabla 2); es posible que estas diferencias se deban a las condiciones particulares de cobertura vegetal en cada uno de los sitios; de acuerdo a diversos estudios la tasa de descomposición de cadáveres situados en condiciones de sombra, a la intemperie y sobre la superficie del suelo es más lenta que aquellos en las mismas condiciones que reciben la luz directa del sol, estas diferencias están dadas principalmente por el número de hembras que son atraídas por el intenso olor que se manifiesta con mayor rapidez en condiciones soleadas (Shean, *et al.*, 1993; Joy, *et al.*, 2006; Sharanowski, *et al.*, 2008; Prado e Castro, *et al.*, 2011). Esto explicaría el retraso en el progreso de la descomposición de los cerdos colocados en Verano, Invierno y Primavera en los sitios uno y dos, pues estos a diferencia del sitio tres poseen estrato arbóreo, el cual en alguna medida tuvo influencia en la temperatura y la cantidad de luz infiltrada al nivel en que los cerdos fueron colocados. En el caso particular de Otoño, en términos de las etapas de descomposición se observó que los cerdos colocados en los sitios uno y dos progresaron hacia la etapa de postputrefacto antes que el cerdo colocado en el sitio tres desprovisto de estrato arbóreo, el cual es sabido que juega un papel importante en la intercepción de la precipitación; en relación a esto, pese que es un tema poco explorado, se ha reportado que los eventos de precipitación de leves a moderados disminuyen la actividad de las moscas, sin embargo, no resultan suficientes para inhibir por completo la oviposición, en cambio los eventos de precipitación fuertes sí afectan y/o retrasan la oviposición de uno a dos días (Ngoen-klan, *et al.*, 2011; George, *et al.*, 2013; Van Hoven McLeod, 2015); por otro lado se sabe que la presencia de larvas está positivamente correlacionada con la tasa de descomposición (Recinos-Aguilar, *et al.*, 2019), por lo que es posible que esto explique el progreso más lento del proceso en el cerdo colocado en el sitio tres durante el experimento de Otoño, en cuyo transcurso los eventos de precipitación fueron comunes durante los primeros siete días.

Una situación inusual también probablemente favorecida por las diferencias en la cobertura del estrato arbóreo entre sitios, fue la deshidratación que se observó

en la piel y extremidades de los cadáveres colocados en el sitio uno y dos durante el experimento de Invierno (Fig. 6). Una explicación probable del porque se observó este fenómeno conservativo en los cerdos colocados en condiciones de sombra puede ser dada por la convergencia de varias situaciones i) las temperaturas debajo de los sitios uno y dos fueron probablemente menores que en el sitio tres, esto implicaría que todos los procesos bioquímicos a partir de los que se desprende el dimetil disulfuro y dimetil trisulfuro fueron probablemente más lentos y por lo tanto también la colonización; ii) en los primeros días después de la colocación de los cerdos hubo vientos constantes, particularmente fuertes por las tardes; Berenson y Burch (1951) entre otras cosas determinaron que la tasa de pérdida de agua por difusión a través de la piel es mayor en muestras de tejido cutáneo muerto cuando se les expone a corrientes de aire que en condiciones de aire estático; además la presencia de viento de más de 4.5 m/s inhibe la actividad del vuelo (Digby, 1958); iii) el decremento en la temperatura y la disponibilidad de agua crea ambientes menos favorables para la proliferación de microorganismos asociados a la descomposición (Jordan & Tomberlin, 2017); iv) en el día dos del experimento se observó la caída de lluvia que probablemente pudo haber favorecido la rehidratación del medio y/o retrasar la pérdida de humedad en el sitio tres, que debido a la cobertura vegetal en el sitio uno y dos no ocurrió en la misma medida; v) la momificación de la piel representa un obstáculo mecánico para el ingreso de las larvas hacia los tejidos internos (Pope, 2010); en el caso del experimento de invierno, la colonización en los tres cerdos ocurrió de manera típica, en los orificios naturales del rostro y también pero en menor medida en el ano; una vez ocurrida la eclosión de los huevecillos, las larvas ingresaron a través de los sitios de oviposición; sin embargo en los cerdos en los que se observó el fenómeno conservativo, la fuga de larvas hacia el exterior que es característica en la etapa de decaimiento no ocurrió, lo cual se reflejó en la captura de larvas de post-alimentación.

Tabla 2. Registro del progreso de la descomposición por día entre sitios y estación.

Estación	Día	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3*
Verano	Día 1	Fresco	Fresco	Fresco
	Día 2	Hinchado	Hinchado	Hinchado
	Día 3	Putrefacto		Putrefacto
	Día 4			
	Día 5			
	Día 6	Postputrefacto	Postputrefacto	Postputrefacto
	Día 7			
	Día 8			
Otoño	Día 1	Fresco	Fresco	Fresco
	Día 2			
	Día 3	Hinchado	Hinchado	Hinchado
	Día 4			
	Día 5			
	Día 6	Putrefacto	Putrefacto	Putrefacto
	Día 7			
	Día 8			
	Día 9			
	Día 10			
	Día 11	Postputrefacto	Postputrefacto	Postputrefacto
	Día 12			

Tabla 1. Continuación

Estación	Día	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3*
Invierno	Día 1	Fresco	Fresco	Fresco
	Día 2			Fresco
	Día 3			Hinchado
	Día 4	Hinchado	Hinchado	Putrefacto
	Día 5			
	Día 6	Putrefacto	Putrefacto	
	Día 7			
	Día 8			
	Día 9			
	Día 10			
	Día 11	Postputrefacto	Postputrefacto	Postputrefacto
	Día 12			
	Día 13			
Primavera	Día 1	Fresco	Fresco	Fresco
	Día 2	Hinchado	Hinchado	Hinchado
	Día 3			
	Día 4	Putrefacto	Putrefacto	Putrefacto
	Día 5			
	Día 6			
	Día 7			
	Día 8	Postputrefacto	Postputrefacto	Postputrefacto
	Día 9			



Figura 6. Evolución del proceso de descomposición al día 7 del experimento de invierno. A) y B) Deshidratación parcial de la piel en los cerdos colocados en sitio 1 y 2, C) Evolución típica de la descomposición observada en el cerdo colocado en el sitio 3.

4.2 Especies capturadas

Como resultado de los muestreos hechos en las cuatro estaciones fueron identificadas siete especies de califóridos de las cuales a continuación se indican las características morfológicas y se encuentra repartidas en las siguientes subfamilias:

Subfamilia CHRYSOMINAE

Cochliomyia macellaria Fabricius, 1775 (Fig.7)

Diagnosis: mesonoto con tres vittas negras alternadas con vittas microtomentosas grises (azul o verde). Setulosidades amarillo pálido más allá de la línea de las setas frontales que abarcan de un tercio a la mitad inferior de la placa fronto-orbital, laterales del T5 con un manchón denso de micropruinosis plateadas, setas de las postgena usualmente amarillas; hembras con dos pares de setas en la proclina orbital, basicosta amarilla (Whitworth, 2010).

Hemilucilia segmentaria Fabricius, 1805 (Fig. 8)

Diagnosis: Setas katepisternales anteriores y posteriores sencillas, espiráculo posterior del tórax color amarillo o crema, área anterior y lateral del tórax amarilla o naranja, anepisterno usualmente amarillo; calíptero superior desnudo en vista dorsal en machos, setuloso en hembras (Amat, 2008).

Hemilucilia semidiaphana Rondani, 1850 (Fig. 9)

Diagnosis: Seta katepisternal anterior sencilla o doble y una posterior sencilla, espiráculo posterior de tórax color castaño oscuro, área anterior y lateral del tórax uniforme en color verde metálico, calíptero superior setuloso en vista dorsal en machos y hembras (Amat, 2008).

Compsomyiops sp Townsend 1918 (Fig.10)

Diagnosis: Placa fronto-orbital con abundantes setas, setas de la región parafacial finas y oscuras, setas presuturales dorsocentrales e intraalares ausentes

o escasamente diferenciadas del resto de setulocidades adyacentes, vitta negra sobre tórax, palpos claviformes, coloración azul metálico (Vargas & Wood, 2010).

Chrysomya megacephala Fabricius, 1794 (Fig.11)

Diagnosis: El espiráculo anterior del tórax color negro o castaño oscuro, dilatación de la gena con indumento y setas naranjas; en los machos las facetas superiores de los ojos son más grandes que las inferiores (Whitworth, 2010).

Chrysomya rufifacies (Macquart, 1843) (Fig.12)

Diagnosis: Notos principalmente brillantes, pruinosidades ausentes o escasas visibles desde la parte posterior; espiráculo anterior del tórax de color crema, seta proepisternal presente; en los machos el ancho de la frente es aproximadamente dos veces el ancho del ocelo anterior, seta vertical exterior usualmente presente; en las hembras el margen posterior del T5 presenta una hendidura (Whitworth, 2010).

Subfamilia LUCILINAE

Lucilia eximia Wiedemann, 1819 (Fig. 13)

Diagnosis: Dos setas acrosticales postsuturales; basicosta usualmente oscura, una hilera sencilla de setas postoculares oscuras, dilatación de la gena y la región parafacial anaranjada, con indumento rojizo a marrón claro, vitta frontal del macho muy estrecha, placas frontales muy cercanas o en contacto, frente estrecha (Whitworth, 2010).



Figura 7. Características diagnosticas de *Cochliomyia macellaria*. A) Vitas oscuras alternadas con vitas micro pruinosas grises en la superficie dorsal del tórax, B) Dilatación de la gena y setas de la postgena color naranja, C) Palpos filiformes, D) Parches micro pruinosos color plata en los laterales del T5.



Figura 8. Características diagnosticas de *Hemilucilia segmentaria*. A) Ápice de las alas ahumadas, B) Setas katepisternales anteriores y posteriores sencillas y espiráculo posterior del tórax color amarillo a crema, C) Anepisterno amarillo.



Figura 9. Características diagnósticas de *Hemilucilia semidiaphana*. A) Ápice de las alas ahumadas, B) Área anterior y lateral del tórax uniforme en color, C) Seta katepisternal anterior doble, seta katepisternal posterior sencilla, espiráculo posterior del tórax marrón o negro.

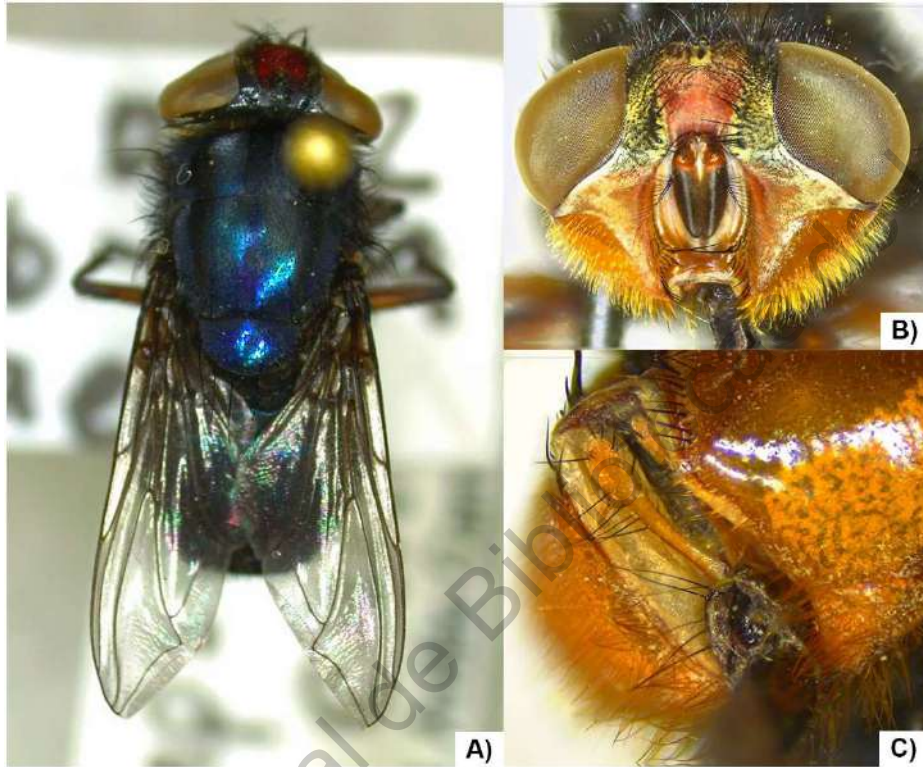


Figura 10. Características diagnósticas de *Comsomyiops* sp. A) Vitta negra sobre el tórax, brillo color azul metálico en tórax y abdomen; setas presuturales dorsocentrales e intraalares ausentes, B) Placa fronto-orbital con setas abundantes; setas de la región parafacial delgadas y oscuras C) Palpos claviformes.



Figura 11. Características diagnosticas de *Chrysomya megacephala*. A) Dilatación de la gena con pruinosidades y setas naranjas, B) Facetas superiores del ojo más grandes en proporción a las facetas inferiores, C) Espiráculo anterior del tórax color marrón a negro.



Figura 12. Caracteres diagnósticos de *Chrysomya rufifacies*. A) Franjas negras en los bordes posteriores de los T1-T2 y espiráculo anterior color crema, B) Seta proepisternal presente, C) Borde posterior del T5 con una hendidura.



Figura 13. Características diagnósticas de *Lucilia eximia*. A) Dos setas acrosticales postsuturales, B) Triángulo ocelar pequeño, dilatación de la gena y región parafacial naranja, C) Hileras sencillas de setas postoculares negras.

Sobre el origen y afinidades geográficas de las especies identificadas: todas las especies capturadas, con excepción de las del género *Chrysomya*, son consideradas en la literatura como especies autóctonas del Nuevo Mundo, su rango de distribución geográfica abarca la región neotropical y sur de la región neártica (Madeira, *et al.*, 1989; Vasconcelos, *et al.*, 2013; Alvarez-Garcia, *et al.*, 2017), salvo las especies del género *Hemilucilia* que han sido reportadas con mayor frecuencia como componentes importantes en la dinámica de descomposición en áreas naturales conservadas y zonas rurales de Centroamérica y Sudamérica, específicamente en la región amazónica (Marinho, *et al.*, 2006); no obstante los registros de *H. segmentaria* latitudinalmente ubicados más al norte del continente son los notificados por Mariluis en 1980 en Quintana Roo, Campos-Granados y colaboradores en 2019 en Chechén de Texma, Yucatán y Jaume-Schinkel e Ibañez-Bernal en 2020 señalan haber observado individuos de esta especie en Veracruz y Morelos y de *H. semidiaphana* en Veracruz. En lo que concierne a *Co. macellaria* se conoce que es el califórido nativo con el rango de distribución más amplio debido en gran medida a su capacidad de adaptación a ambientes antropizados, y que al menos hasta antes de los años 70 era particularmente dominante en los procesos de descomposición; actualmente la presencia de poblaciones de esta especie, está comprometida en algunas regiones de Sudamérica debido al desplazamiento del que han sido objeto por la expansión del rango de distribución de especies exóticas, concretamente del género *Chrysomya* (Baumgartner & Greenberg, 1985; Wells & Greenberg, 1992; Barbosa, *et al.*, 2016).

El rango actual de distribución de *Ch. megacephala* y *Ch. rufifacies* comprende la región Neotropical, el sur de la región Neártica, las regiones Indomalaya y de Australasia de las cuales son nativas, y el caso concreto de *Ch. megacephala* se sabe que también se distribuye ampliamente en la región Afrotropical y sur de la región Paleártica (Baumgartner & Greenberg, 1984; Barbosa, *et al.*, 2016) a partir de donde se especula que fue transportada hacia el continente americano a través del flujo de refugiados portugueses; fue reportada por primera vez en Brasil y tres años más tarde se encontró a *Ch. rufifacies* en un cadáver humano hallado

en Boca Parisina, Costa Rica (Baumgartner & Greenberg, 1984). Pese a que en numerosos estudios se ha informado la participación es de estas dos especies en densidades particularmente altas en experimentos sobre la dinámica de la descomposición, algunos autores coinciden en que al menos en América su rol en la dinámica de sucesión es como colonizador secundario (Mañas-Jordá, *et al.*, 2018).

Aun cuando la mayoría de las especies capturadas durante el curso de esta investigación son especies altamente tolerantes a ambientes antropizados, con un rango de distribución geográfica considerablemente amplio y muy relevantes desde el punto de vista de la salud pública debido a su papel como vectores mecánicos de diversos agentes patógenos (Baumgartner & Greenberg, 1985); ninguna de ellas había sido formalmente reportada para Querétaro. Según la base de datos del Global Biodiversity Information Facility el número de especímenes preservados en Colecciones entomológicas de las siete especies observadas en el curso de la investigación, es de apenas 189 ejemplares repartidos en siete colecciones: la Colección de Artrópodos con importancia médica del InDRE, la colección de especímenes de Natural History Museum (London), la Colección Nacional de insectos Dr. Alfredo Barrera Marín del Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, el National Museum of Natural History del Smithsonian Institution, la Colección de insectos y ácaros de importancia médica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, el KwaZulu-Natal Museum y la colección de insectos del Lund Museum of Zoology. De estos registros destaca la distribución localizada de las observaciones: Yucatán, Campeche, Ciudad de México, Zacatecas, Durango y Nuevo León, las cuales son un reflejo indirecto del interés que se le ha puesto al grupo por parte de la comunidad de entomológica (GFBI, 2020). Por su parte, los hallazgos hechos a raíz de la ejecución de este trabajo respecto a las especies encontradas involucradas en el proceso de descomposición, sientan un importante precedente que representa el primer paso para empezar a generar información adecuada para su aplicación en la interpretación de situaciones forenses en contextos locales.

4.3 Métodos de captura y distribución estacional de las especies

El total de individuos capturados en las cuatro estaciones sumaron 56,058 especímenes de los cuales 1,574 se obtuvieron por captura directa (CD), 914 por red aérea (RA) y 53,570 por medio de trampas pitfall (TP). En cuanto a la representatividad de las especies por método de captura, se observó que las tres especies mejor representadas fueron: *Ch. rufifacies* (45.87% por CD, 39.50% por RA y 81.11% TP), seguida por *Co. macellaria* (31.06% por CD, 52.81% por RA y 15.96% por TF); y *L. eximia* (21.53% por CD, 6.06% por RA y 2.19% por TP); las demás especies se obtuvieron en porcentajes menores al 1.5%, además de que se obtuvieron únicamente por uno o dos métodos de captura (Fig. 14).

En relación a la distribución estacional de las especies, por captura directa en las estaciones cálidas se obtuvieron principalmente individuos de *Ch. rufifacies* y *Co. macellaria*, que representaron el 61.17 % y 38.17% del total de los individuos emergidos en Primavera y el 47.07% y 52.74% en Verano; en cambio *L. eximia* fue la especie que se obtuvo con menor frecuencia tanto en Primavera como en Verano pues representó únicamente el 0.05% y 0.17% de la cría. Por el contrario, la especie obtenida con mayor frecuencia en Otoño e Invierno fue *L. eximia* con el 45.09% y el 70.08% para cada temporada respectivamente, seguida únicamente por *Ch. rufifacies* que se obtuvo con una representatividad del 42.74% en Otoño y 22.18% en Invierno; un dato importante a resaltar durante Otoño e Invierno fue la disminución de aproximadamente el 97% de los individuos obtenidos de *Co. macellaria* en comparación a lo observado en las estaciones cálidas, la cual alcanzó una representatividad del 3.13% en Otoño y 2.38% en Invierno. Otro fenómeno observado durante las estaciones frías, fue la oviposición de *He. segmentaria* con el 9.01% de representatividad en Otoño y la oviposición de *He. semidiaphana* con el 0.34% en Invierno (Fig. 15-A).

Aunque parece haber algún tipo de pauta estacional en la ocurrencia de *Ch. rufifacies*, *Co. macellaria* y *L. eximia* determinada aparentemente por las condiciones de temperatura y precipitación, es importante destacar que debido a

que la obtención de estos individuos se produjo por captura directa de huevecillos y larvas de primer instar, no fue posible llevar a cría a cada especie de manera independiente, por lo que no debe descartarse la posibilidad de que dicho patrón sea producto de diferencias en el tiempo de desarrollo post-embrionario de cada especie; alguna circunstancia relacionada a la eficacia biológica de las especies determinada por interacciones ecológicas, pues la depredación facultativa de las larvas de segundo y tercer instar de *Ch. rufifacies* sobre otros Califóridos e incluso sobre larvas de su misma especie ha sido bien documentada en múltiples trabajos (Baumgartner, 1993). Además de ello, puesto que no hubo una separación de especies durante la cría, es importante mencionar que se desconoce el número de huevecillos recolectados de cada especie, por lo que los datos obtenidos por este método fueron únicamente de carácter confirmatorio.

En relación con los adultos capturados a través de red aérea, contrario a lo observado por captura directa, *Co. macellaria* fue la especie recolectada con mayor frecuencia en Primavera (50,19%), Verano (57.51%) e Invierno (57.51%); en Otoño se observó una disminución en la frecuencia de captura de esta especie (16.86%), que coincide con la disminución de individuos obtenidos por captura directa en el mismo periodo, pero no así para Invierno en donde también se observó la disminución de la abundancia relativa de la especie. Por otro lado, *Ch. rufifacies* fue la segunda especie recolectada con mayor frecuencia con una representatividad de 44.86% en Primavera, 23.85% en Verano, 79.05 en Otoño y 33.90% en Invierno; de estos datos destaca el aumento en la captura de *Ch. rufifacies* durante Otoño como probable consecuencia de la disminución en la captura de *Co. macellaria* tanto por red aérea como por captura directa. Respecto a *L. eximia*, se observó que la frecuencia de captura en Primavera (4.18%) Verano (11%), Otoño (7.22%) e Invierno (5.78%) no presentó variaciones sustanciales entre estaciones, sin embargo, es importante resaltar que las colectas hechas en Primavera y Verano por red aérea no se reflejan en proporción al número de individuos obtenidos por captura directa en los mismos periodos. Adicionalmente en el muestreo de invierno

fueron detectadas *H. semidiaphana* y *Compsomyiops* sp. con el 1.28% y 1,07% de representatividad respectivamente (Fig. 15-B).

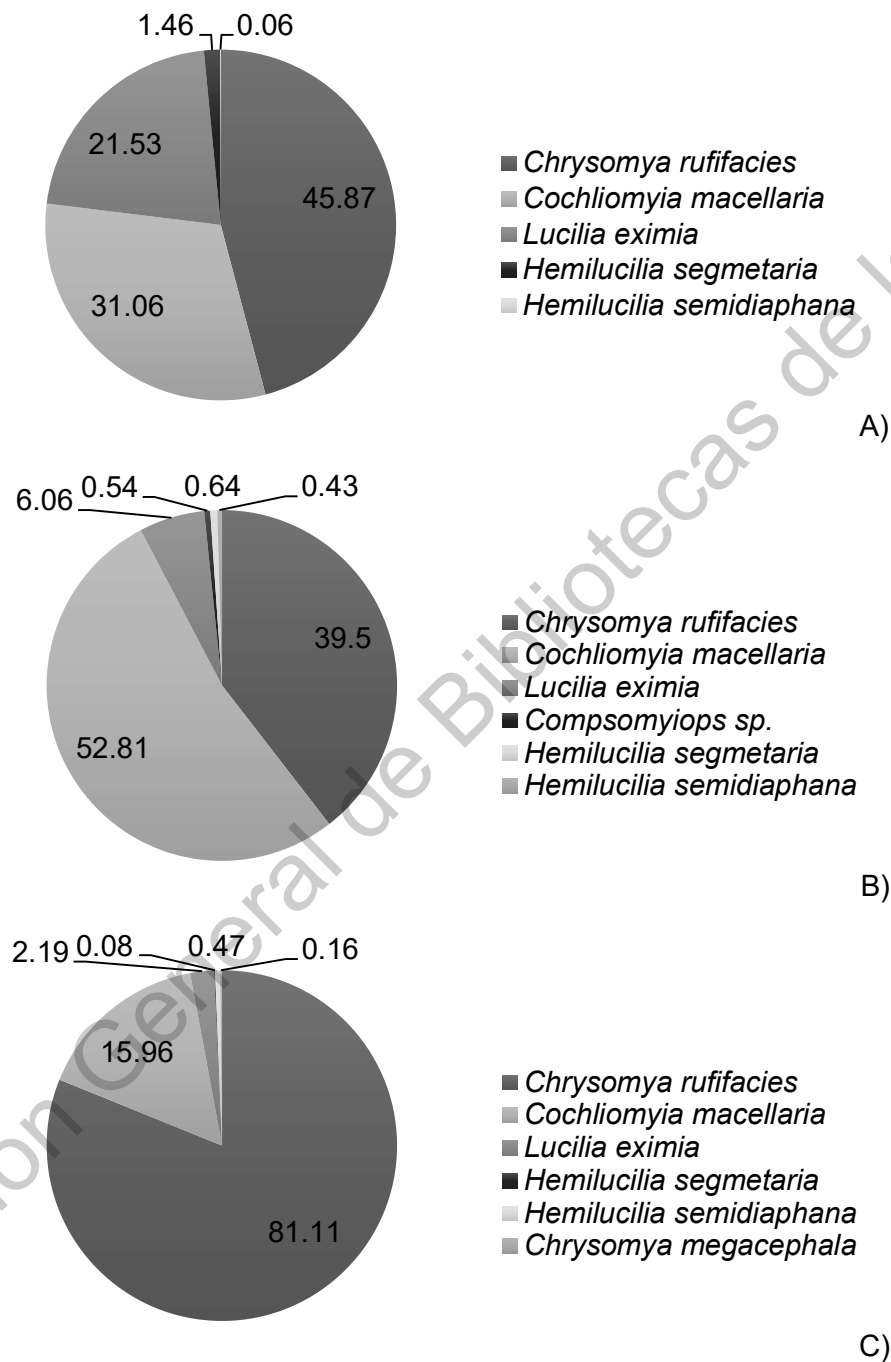


Figura 14. Abundancia relativa de las especies por método de captura. A) Captura directa, B) Red aérea, C) Trampa pitfall. Nota. No todas las especies fueron capturadas a través de los tres métodos.

Por último, en relación a la captura de larvas de post alimentación a través de trampas pitfall, la especie que se obtuvo en mayor abundancia en las cuatro estaciones fue *Ch. rufifacies* con una representatividad del 83.75% en Primavera, 56.20% en Verano, 92.86% en Otoño y 85.88% en Invierno, mientras que *Co. macellaria* se encontró en una frecuencia del 16.24% en Primavera, 42.96% en Verano, 0.36% en Otoño y 9.01% en Invierno; de estos datos resaltan dos situaciones a considerar sobre la ocurrencia de la especie a lo largo del ciclo estacional, i) la baja frecuencia en que se encontró durante otoño, la cual es consistente con la disminución de individuos obtenidos por captura directa y red aérea en Otoño y ii) el porcentaje de representatividad de *Co. macellaria* en Verano fue muy superior a la obtenida en el resto de las estaciones; lo cual sugiere que esa especie se ve favorecida por condiciones de temperatura cálidas, pero especialmente por las condiciones de sequía, esto podría explicar por qué la frecuencia de captura disminuyó drásticamente durante Otoño pero en la misma proporción durante Invierno; comportamientos estacionales similares ha sido reportados por Oliveiray colaboradores (1982), Tessmer y Meek (1996), Tomberlin y Adler (1998), Battan Horesnstein y colaboradores (2007) y Koller y colaboradores (2011). Respecto a *L. eximia* se observó que pese a que se capturaron adultos a través de red aérea en proporciones semejantes entre las cuatro estaciones, además de que se confirmó su ovoposición por captura directa, no se produjeron capturas de esta especie en trampas pitfall durante Primavera y Verano; lo cual probablemente pudo haber sucedido debido al número de huevecillos que fueron depositados en los cadáveres ya que si bien este no fue documentado durante el experimento, en los datos es posible observar un patrón estacional respecto la frecuencia de individuos obtenidos por captura directa entre las estaciones cálidas y las frías, esto podría ser indicativo de algún fenómeno estacional en relación a la eficacia biológica de la población, sin embargo, esta posibilidad tendría que ser explorada en investigaciones posteriores; por el contrario durante Otoño e Invierno a pesar de que no se obtuvieron capturas especialmente abundantes si se las compara con las capturas de *Ch. rufifacies*, el porcentaje de representatividad de *L. eximia* fue incluso mayor al de *Co. macellaria* en Otoño (4.91%) pero no muy

diferente al obtenido en Invierno (4.75%); de la misma manera que en las estaciones cálidas, parece ser que la probabilidad de encontrar larvas de post-alimentación durante las estaciones frías está relacionada con el porcentaje de supervivencia que parece aumentar en estas debido probablemente a que las primeras dos etapas del procesos de descomposición se prolongan hasta por tres días respecto a las estaciones cálidas debido al descenso de la temperatura; este mismo comportamiento asincrónico entre la ocurrencia de *L. eximia* y *Ch. albiceps* fue observado por (Barros de Souza, *et al.*, 2008). Por otro lado *H. segmentaria* se obtuvo únicamente en Otoño e Invierno con el 1.81% y 0.01% respectivamente; *H. semidiaphana* se colectó solamente en Invierno con el 0.43%; pese a que no existe un consenso respecto a la ocurrencia estacional de estas dos especies, esto en parte debido a que son pocos los estudios hasta ahora disponibles, (Barros de Souza, *et al.*, 2008) ha reportado un comportamiento estacional semejante para las dos especies respecto a la variabilidad de la temperatura y humedad durante el ciclo estacional, (Mouga & Gaedke, 2017) a partir de un análisis de casos encontraron que *H. segmentaria* y *H. semidiaphana* se distribuyeron principalmente en Otoño; por ultimo *Ch. megacephala* únicamente en Verano que concuerda con los hallazgo de (Ngoen-klan, *et al.*, 2011) respecto a su correlación positiva con la temperatura y negativa con la humedad (Fig. 15-C).

En términos del número de especies capturadas por estación, se observó que en las estaciones frías (particularmente invierno), se comprobó la participación de *Ch. rufifacies*, *Co. macellaria*, *Lu. eximia*, *H. segmentaria* y *H. semidiaphana*, en el proceso de descomposición, mientras que en las estaciones cálidas únicamente dominaron *Ch. rufifacies* y *Co. macellaria*. Diversos mecanismos para la coexistencia estable de especies ecológicamente semejantes han sido propuestos, algunos de estos producen patrones de fluctuación en la densidad poblacional como resultado de la respuesta diferencial de las especies al entorno físico (como la variación ambiental durante el ciclo estacional), en que las especies se distinguen en términos de su capacidad competitiva interespecífica por el momento en que el uso de los recursos es más eficiente y no por los recursos utilizados (Chesson,

2000). Esto es lo que parece que sucede en las estaciones frías; en el que el factor determinante parece ser el tiempo en que el recurso permanece disponible, pues la duración de los experimentos de Primavera y Verano en comparación con los de Otoño e Invierno duraron entre cuatro y cinco días menos, durante los cuales las especies nativas (particularmente *L. eximia*) tuvieron una ventana más amplia para colonizar y desarrollarse antes de la llegada de *Ch. rufifacies* cuyas larvas de segundo y tercer instar son depredadoras facultativas de las anteriores.

Por último, como información adicional se documentó la presencia de otros grupos de insectos relacionados a la descomposición cadavérica como Histeridae, Staphylinidae, Silphidae, Trogidae, Cleridae, Scarabeidae, y Formicidae. A demás de ello durante los experimentos de Otoño, Invierno y Primavera se observaron parasitoides probablemente de la especie *Trichomalopsis tachinae*, emergiendo de pupas *Ch. rufifacies* y *Co. macellaria* (Fig. 16).

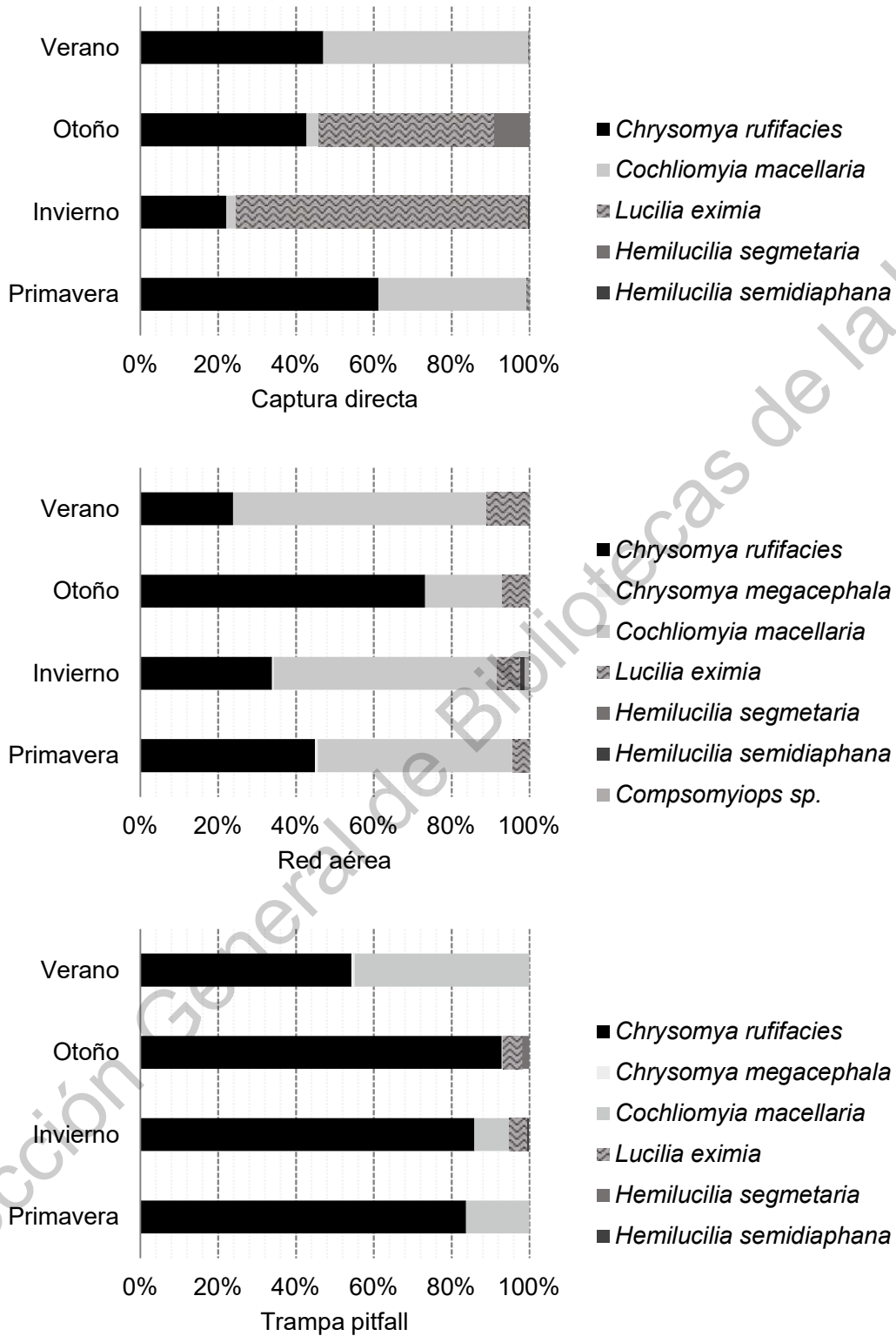


Figura 15. Abundancia relativa de las especies de califóridos capturadas por método y estación.



Figura 16. A) Vista lateral del parasitoide encontrado, B) orificios de salida en pupas de *Co. macellaria* (izquierda) y *Ch. rufifacies* (derecha).

4.4 Patrón de colonización y abandono

Las capturas de adultos en los primeros días de los cuatro experimentos no fueron representativas, debido probablemente al método de captura utilizado (Tabla 2-6), no obstante, de forma general se observó que *L. eximia* en Otoño, Invierno y Primavera estuvo particularmente presente durante el primer y segundo día de cada experimento, esta tendencia coincide con lo reportado en estudios previos de comportamiento y ecología química como el llevado a cabo por Recinos-Aguilar y colaboradores en 2019 en el que observaron que el pico de abundancia de larvas de primer y segundo instar de *L. eximia* coincidió con el pico de liberación de dimetil disulfuro y dimetil trisulfuro en el día dos de la descomposición de canales de pollo, mientras que el pico de abundancia de las larvas de *Co. macellaria*, *Ch. megacephala* y *Ch. rufifacies* se produjo en el cuarto día; cabe mencionar que dimetil disulfuro y dimetil trisulfuro son productos de la descomposición de la metionina y la cisteína mediada por la actividad bacteriana poco después de haberse producido la muerte, por lo que son considerados indicadores tempranos de la descomposición (Paczkowski & Schütz, 2011). De la misma manera en estudios sobre la sucesión de la dipterofauna asociada a la descomposición de cadáveres ha sido común ver a *L. eximia* particularmente asociada a las primeras etapas de descomposición (fresco e hinchado) (Fraga, 2004; Flores-Pérez, 2009; Molina-Chávez, *et al.*, 2013; Mougá & Gaedke, 2017; Campos-Granado, *et al.*, 2019). Además de ello, en estudios de comportamiento se ha observado que las hembras grávidas de *L. eximia* prefieren colocar sus huevecillos sobre recursos no colonizados que depositarlos en recursos previamente colonizados, especialmente cuando existe presencia de larvas de segundo instar de *Ch. albiceps* (Zibordi-Giao & Godoy, 2007; Spindola, *et al.*, 2016), pues estas larvas tienen la capacidad de ser depredadoras facultativas de las larvas de otras especies y/o incluso presentar comportamientos caníbales (Baumgartner & Greenberg, 1984). Sin embargo, debido a que los recuentos obtenidos no fueron representativos, resulta necesario que, en estudios posteriores, dentro del diseño experimental se considere el uso de

métodos de captura más eficientes (Ej. la trampa de Schoely) y/o en su defecto realizar el muestreo repetidas veces durante el día (Cruise, *et al.*, 2018).

Tabla 3. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Verano.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
2	0.0	0.0	4.3
3	2.0	0.0	7.3
4	6.6	0.0	12.0

Tabla 4. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Otoño.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
2	0.3	0.7	1.3
3	10	2.7	0.7
4	9.3	1.3	0
5	1.3	1	0

Tabla 5. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Invierno.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>	<i>H. segmentaria</i>
1	0.5	1.0	5.2	0.0
2	12.0	22.2	2.7	1.0
3	3.7	1.2	0.5	0.2
4	26.0	44.5	0.5	0.2
5	15.0	22.5	0.0	0.2

Tabla 6. Promedio de las frecuencias observadas de individuos capturados con red aérea en Primavera.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
1	12.7	17.7	3.7
2	19.3	22	0
3	7.3	4.3	0

Respecto a la dispersión de las larvas de post-alimentación se obtuvieron resultados estadísticamente significativos para las cuatro estaciones (Verano, $p < 0.05$, $X^2 = 2588.5$, $GL = 6$; Otoño, $p < 0.05$, $X^2 = 6545.8$, $GL = 18$; Invierno, $p < 0.05$,

$X^2 = 4472.4$, $GL = 24$; Primavera: $p < 0.05$, $X^2 = 2389.3$, $GL = 5$), incluso para el experimento de Invierno en que se observó la momificación parcial de los cerdos que fueron colocados en el sitio 1 y 2; de manera que el número de larvas de post-alimentación capturadas de cada especie estuvo asociada al número de días en el que transcurrió el proceso de descomposición en cada estación.

En relación a las particularidades de la dinámica de abandono por estación, empezando por el experimento de Verano se observó que la dispersión de las larvas de post-alimentación transcurrió en los cuatro últimos días del experimento, de manera que la dispersión de las larvas de post-alimentación comenzó a partir del quinto día. De acuerdo a los valores obtenidos del análisis de residuales ajustados, *Co. macellaria* se observó en frecuencias mayores a las esperadas en el cuarto y quinto día, *Ch. megacephala* en el sexto día y *Ch. rufifacies* en el séptimo y octavo día (Tabla 7); de acuerdo a las frecuencias relativas observadas el 89.19% de las larvas de *Co. macellaria* migraron en el cuarto y quinto día (Fig. 17-A), el 57% de las larvas de *Ch. megacephala* migraron en el sexto día (Fig. 17-B), y el 92.23% de las larvas de *Ch. rufifacies* migraron en el séptimo y octavo día (Fig. 17-C).

Tabla 7. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Verano.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Ch. megacephala</i>	<i>Co. macellaria</i>
5	-41.364	0.90768	41.29 *
6	-17.163	6.5053 *	16.032 *
7	29.132 *	-3.347	-28.594
8	26.177 *	-2.6563	-25.757

*Capturas mayores a las esperadas

En el caso del experimento de Otoño, la dispersión de larvas de post-alimentación ocurrió a partir del día seis del experimento y transcurrió en los siguientes seis días. El análisis de residuales ajustados indicó frecuencias significativamente mayores a las esperadas de larvas de post-alimentación de *L. eximia* y *Co. macellaria* durante el sexto día, de *H. segmentaria* en el séptimo,

octavo y noveno día a pesar de que esta empezó su migración desde el sexto día y de *Ch. rufifacies* en los días diez, once y doce, es decir los tres últimos días del experimento (Tabla 8). De acuerdo a las frecuencias relativas observadas el 99.43% de las larvas de *L. eximia* y el 90% de las larvas de *Co. macellaria* se obtuvieron en el sexto día (Fig. 18), en el caso de *H. segmentaria* en 87.33% de las larvas de esta especie se obtuvieron del séptimo al noveno día (Fig. 19-C), mientras que el 98.22% de *Ch. rufifacies* de obtuvieron en los días diez al doce (Fig. 19-D).

Tabla 8. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Otoño.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>	<i>H. segmentaria</i>
6	-58.722	16.339 *	64.773 *	0.33811
7	-12.495	-0.29155	-0.25045	24.816 *
8	-13.53	-0.44828	-1.7854	29.424 *
9	-10.106	-0.44454	-1.7705	22.744 *
10	11.504 *	-2.4216	-9.6445	-5.4184
11	16.136 *	-3.3835	-13.476	-7.6932
12	9.1003 *	-1.9543	-7.7834	-4.0162

*Capturas mayores a las esperadas

En invierno pese a que la captura de larvas de post-alimentación en los sitios uno y dos fue baja en comparación con el número de larvas capturadas en el sitio tres, esto a causa de la momificación parcial de los cerdos colocados en los dos primeros sitios, el patrón de abandono de las larvas ocurrió de la misma forma en los tres casos. La dispersión de las larvas post-alimentación durante el experimento de invierno comenzó a partir del quinto día y duró un total de nueve días a partir de este. De una manera similar a lo observado en Otoño, los valores de los residuales ajustados indicaron capturas significativamente mayores a las esperadas de *L. eximia* en el quinto, sexto y séptimo día, en los que se registró la captura del 94.84% del total de las larvas de la especie (Fig. 20- A); de forma simultánea se registraron capturas significativamente mayores a las esperadas de *Co. macellaria* en el sexto y séptimo día del experimento, las cuales representaron 67.12% del total de larvas

obtenidas de esta especie (Fig. 20- B), y de *H. semidiaphana* el sexto día con el 76.08%; por último *Ch. rufifacies* comenzó a capturarse en frecuencias mayores a las esperadas a partir del día ocho hasta el treceavo, días en los cuales se observó la migración del 79.55% de las larvas de la especie, cabe resaltar que, aun que la captura de larvas de *Ch. rufifacies* comenzó a registrarse a partir del octavo día, tan solo en el noveno día que se observó la migración del 44.79% de las larvas (Tabla 9) (Fig. 21).

Tabla 9. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Invierno.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>	<i>H. semidiaphana</i>
5	-27.045	-1.2184	46.397 *	-0.742
6	-37.797	41.887 *	2.265 *	10.843 *
7	-14.325	6.163 *	14.662 *	1.931
8	5.869 *	-4.160	-3.650	-1.265
9	11.535 *	-5.485	-10.956	-2.033
10	10.88 *	-8.452	-5.959	-1.698
11	5.839 *	-4.536	-3.198	-0.911
12	8.797 *	-6.949	-4.655	-1.396
13	2.768 *	-2.895	-0.462	-0.582

*Capturas mayores a las esperadas

Por último, durante el experimento de Primavera la captura de larvas de post-alimentación ocurrió a partir del cuarto día y continuo por cinco días más; de acuerdo a los resultados de análisis de residuales ajustados se obtuvieron capturas significativamente mayores a las esperadas de *Co. macellaria* durante el cuarto y quinto día del experimento, que en suma representaron el 86.11% de todas las larvas de la especie; por otro lado *Ch. rufifacies* se observó desde el cuarto al noveno día, sin embargo, únicamente las capturas de los últimos cuatro días fueron significativamente mayores a las esperadas, estas representaron el 86.25% del total de las larvas de esta especie (Fig. 22) (Tabla 10).

Tabla 10. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie post-alimentación en Primavera.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>
4	-29.143	29.143 *
5	-34.629	34.629 *
6	16.451 *	-16.451
7	22.711 *	-22.711
8	5.1899 *	-5.1899
9	8.1784 *	-8.1784

*Capturas mayores a las esperadas

Conforme al orden observado respecto a la migración de larvas en cada estación, resalta el hecho de que el patrón general con el que las larvas fueron abandonando la fuente de alimentación fue semejante entre estaciones; independientemente de las especies capturadas por estación se observó la salida de las cuatro especies nativas durante los primeros días de migración, seguidas por *Ch. rufifacies* que en todos los casos fue la última especie en abandonar los cuerpos. Si se considera la abundancia de larvas de *Ch. rufifacies* obtenidas durante la migración y la abundancia de larvas obtenidas de las demás especies en los cuatro experimentos parece lógico pensar que este comportamiento podría tener un valor adaptativo pues las larvas de segundo y tercer instar de *Ch. rufifacies* en condiciones poco favorables tiene la facultad de depredar larvas de otras especies.

De acuerdo con Faria y colaboradores (2004) *Ch. albiceps* escoge a sus presas en función de la probabilidad de encuentro, el aporte energético y la capacidad de lucha, variables que están relacionadas con el tamaño de la presa, en dicho estudio también se observó que es más probable que *Ch. rufifacies* depreda larvas de segundo y tercer instar más pequeñas que el tamaño promedio de las larvas de esta misma especie; aunque por otro lado también se ha observado el trabajo colaborativo entre varias larvas de segundo instar *Ch. rufifacies* para cazar y consumir larvas más grandes, lo cual garantiza un balance positivo entre la energía gastada durante la búsqueda de presas, la lucha y la energía obtenida del consumo de estas (Shiao & Yeh, 2008).

Otras estrategias que han sido documentadas para disminuir el riesgo de las larvas a ser depredadas es evitar la superposición de las etapas larvales más susceptibles a depredación y las etapas larvales en que se expresa el comportamiento de caza de las especies depredadoras; dos de las estrategias observadas para lograr este objetivo son: evitar la colonización de recursos previamente colonizados por especies depredadoras tal como se ha observado que sucede con *L. eximia*, *Co. macellaria* y *Ch. megacephala* (Galindo, *et al.*, 2016; Spindola, *et al.*, 2016); o acortar el tiempo de desarrollo larval bajo condiciones de alta competencia como se ha observado que sucede en crías mixtas de *Ch. rufifacies* con *Ch. megacephala*, y *Ch. rufifacies* con *Co. macellaria* (Shiao & Yeh, 2008). No obstante, aunque la estacionalidad no tuvo ningún efecto en el patrón de abandono, este hallazgo es de gran relevancia en el cálculo del intervalo *postmortem*, pues con frecuencia resulta problemático identificar los individuos más antiguos de la escena del crimen que permitirían una estimación del intervalo *postmortem* más precisa.

En lo que concierne a las diferencias en el ensamble de especies observadas entre estaciones, es decir, la ocurrencia de especies específicas en estaciones específicas como es el caso de *Ch. megacephala*, *H. segmentaria* y *H. semidiaphana*; puesto que en esta investigación únicamente se analizó el patrón de abandono durante el ciclo estacional en un solo año, para determinar si estas especies pueden ser utilizadas como potenciales indicadores de estacionalidad sería necesario hacer un seguimiento más amplio de la dinámica poblacional en años sucesivos.

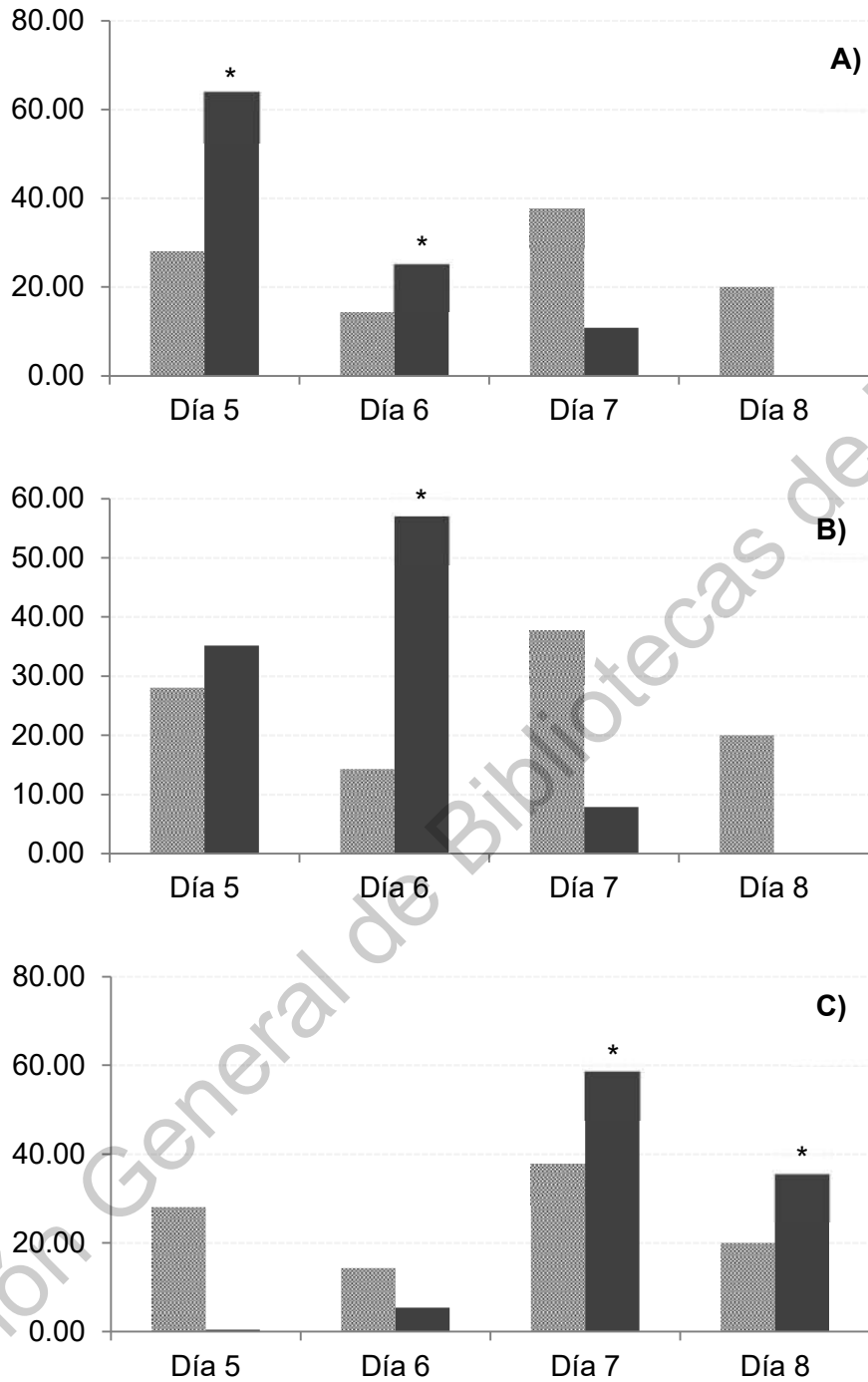


Figura 17. Frecuencias relativas esperadas (barra punteada) y observadas (barra sólida) de larvas de post-alimentación en Verano. A) *Co. macellaria*, B) *Ch. megagephala*, C) *Ch. rufifacies*. (*Capturas significativamente mayores a las esperadas).

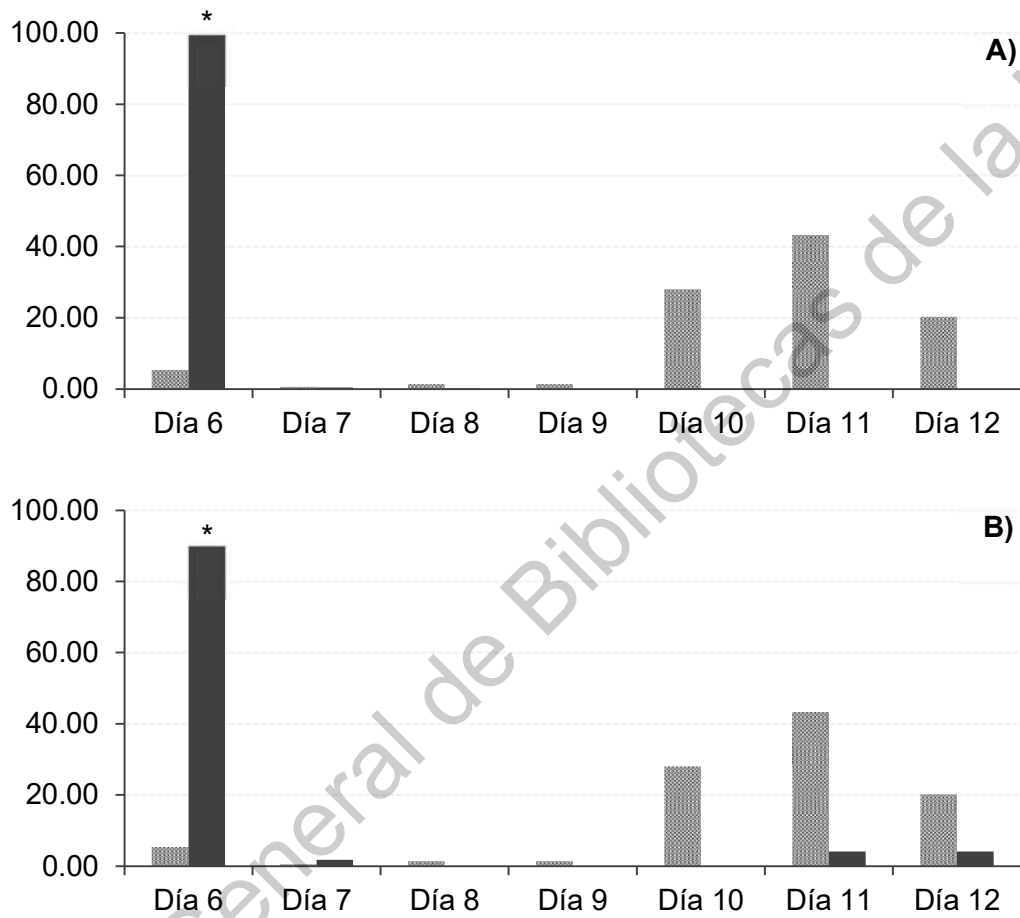


Figura 18. Frecuencias relativas esperadas (barra punteada) y observadas (barra sólida) de larvas de post-alimentación en Otoño. A) *L. eximia* B) *Co. macellaria*. (*Capturas significativamente mayores a las esperadas).

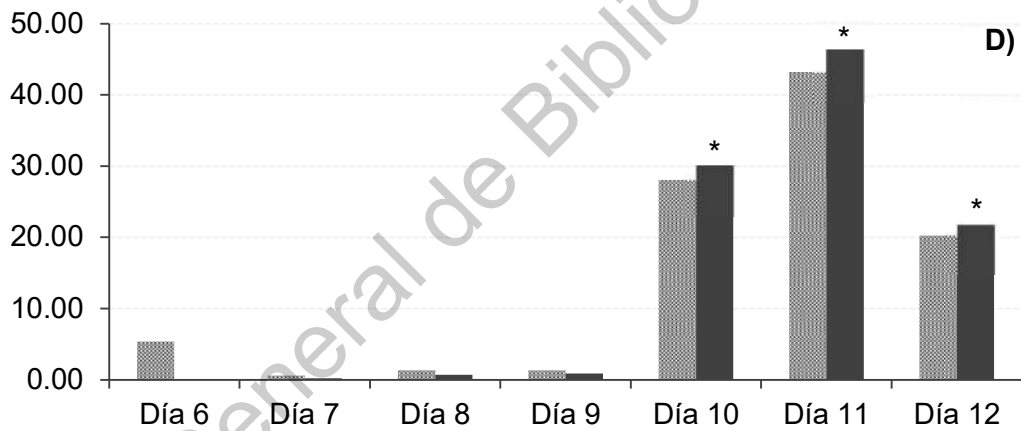
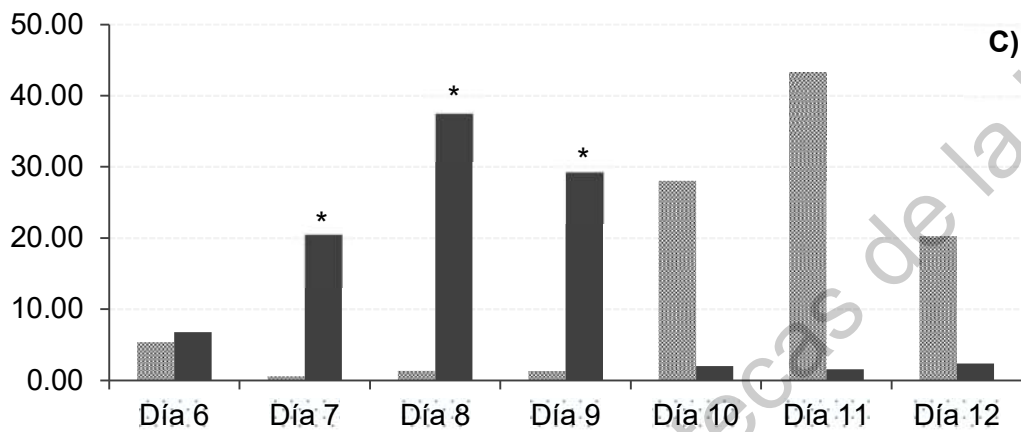


Figura 19. Frecuencias relativas esperadas (barra punteada) y observadas (barra sólida) de larvas de post-alimentación en Otoño. C) *H. segmentaria* B) *Ch. rufifacies*. (*Capturas significativamente mayores a las esperadas).

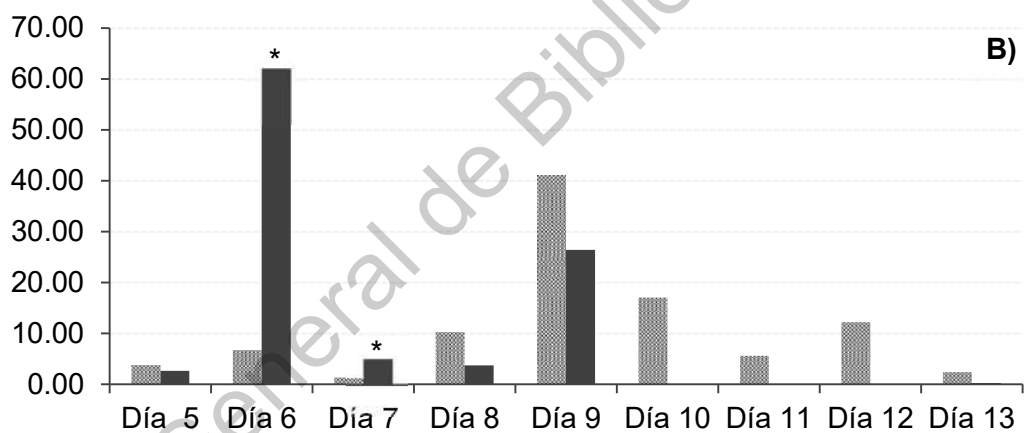
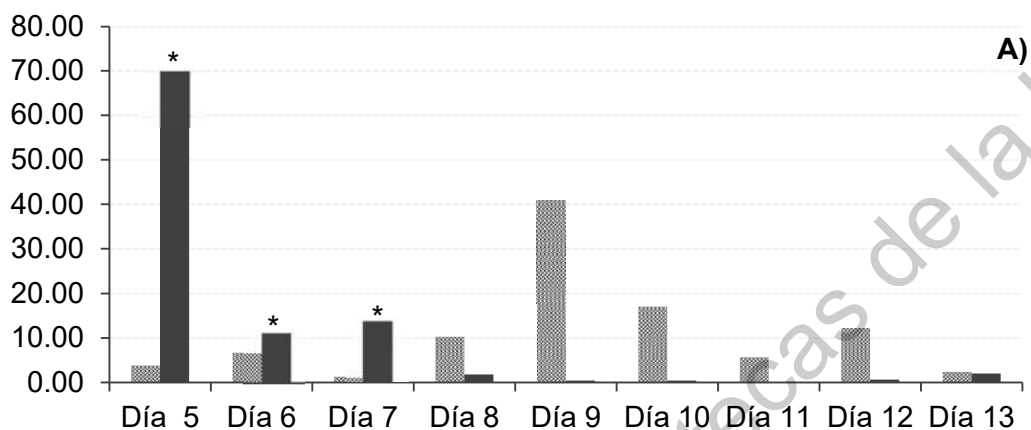


Figura 20. Frecuencias relativas esperadas (barra punteada) y observadas (barra sólida) de larvas de post-alimentación en Invierno. A) *L. eximia* B) *Co. macellaria*. (*Capturas significativamente mayores a las esperadas).

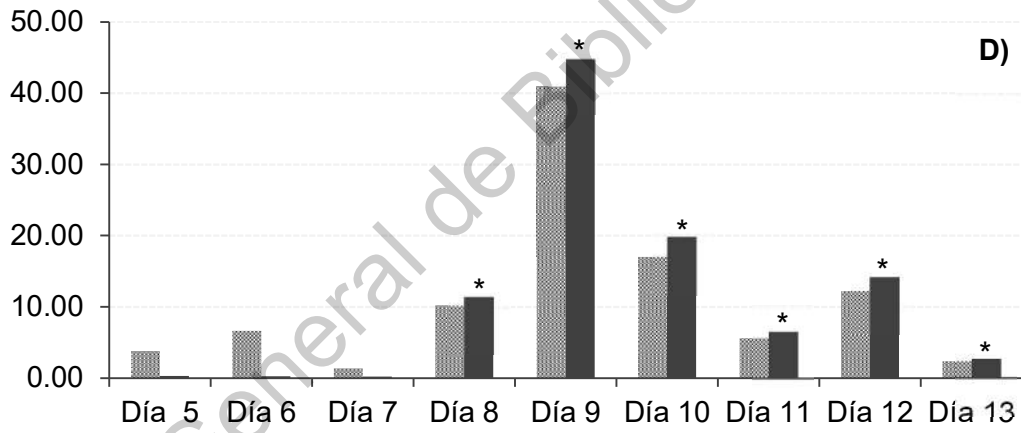
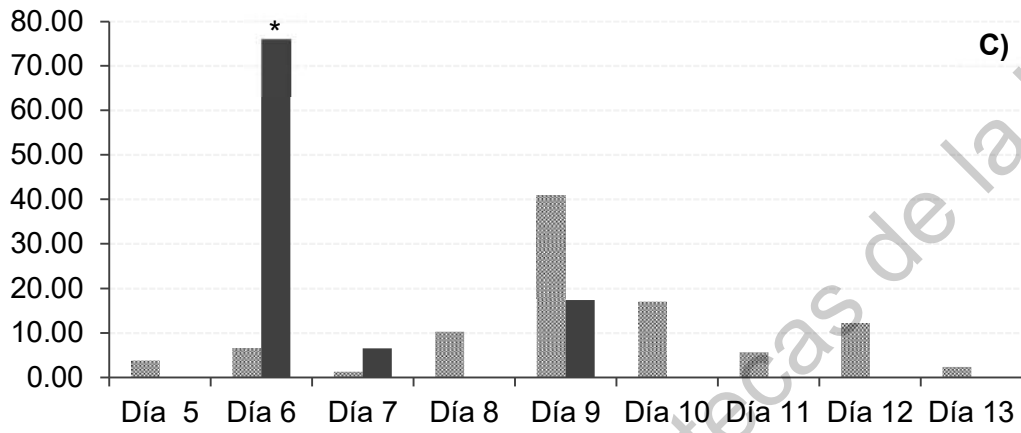


Figura 21. Frecuencias relativas esperadas (barra punteada) y observadas (barra sólida) de larvas de post-alimentación en Invierno. A) *H. semidiaphana*, B) *Ch. rufifacies*. (*Capturas significativamente mayores a las esperadas).

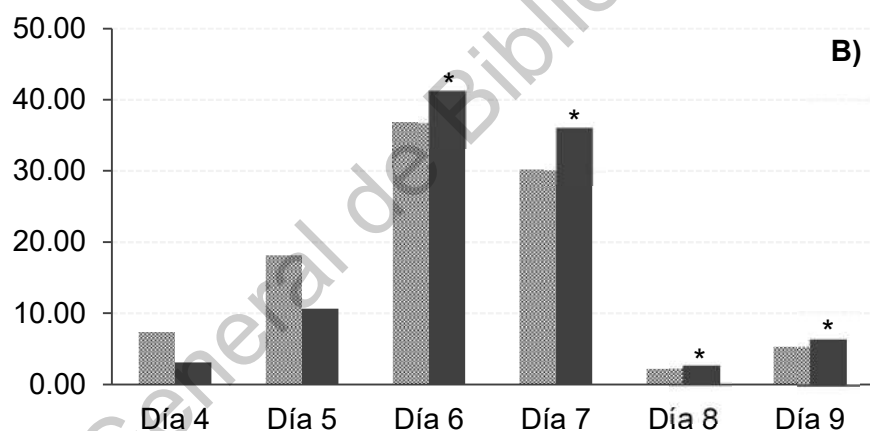
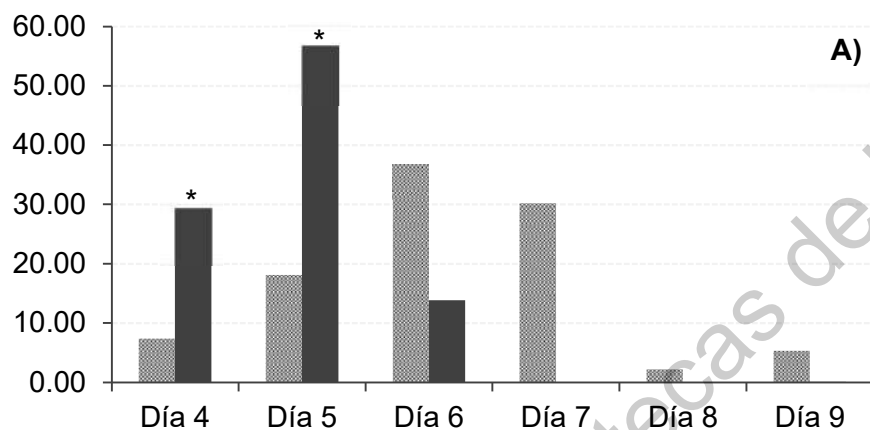


Figura 22. Frecuencias relativas esperadas (barra punteada) y observadas (barra sólida) de larvas de post-alimentación en Primavera. A) *Co. macellaria*, B) *Ch. rufifacies*. (*Capturas significativamente mayores a las esperadas).

4.5 Patrón de dispersión

En relación a la distribución espacial de las larvas de post-alimentación se observó que en las cuatro estaciones la abundancia de larvas capturadas por orientación estuvo asociada a la especie (Verano, $p < 0.05$, $X^2 = 2427.6$, $GL = 14$; Otoño, $p < 0.05$, $X^2 = 466.24$, $GL = 21$; Invierno, $p < 0.05$, $X^2 = 1628.4$, $GL = 21$; Primavera, $p < 0.05$, $X^2 = 3130.1$, $GL = 7$). Las diferencias en la captura de las larvas de acuerdo a la orientación puede observarse conforme a los valores de los residuales ajustados obtenidos para cada estación, con base a estos, durante el experimento de Verano (Tabla 1), la captura de larvas de *Co. macellaria* se concentró en el conjunto de trampas ubicadas hacia el este y noreste en donde en conjunto se contabilizó el 93.32% de todas las larvas obtenidas de la especie; además de ello también se obtuvieron capturas mayores a las esperadas en las trampas orientadas hacia el norte y oeste, sin embargo, estas únicamente representaron el 5.06% de la captura (Fig. 23-A).

En el caso *Ch. megacephala*, el grueso de las larvas se concentró en las trampas orientadas al este, aunque de acuerdo a la tabla de residuales ajustados también hubo capturas mayores a las esperadas en las trampas ubicadas hacia el norte y oeste del cinturón de trampas pitfall, en conjunto en estas se recogieron el 32.26% de las larvas de la especie (Fig. 23-B), la captura de larvas de *Ch. rufifacies* se concentró en las trampas ubicadas hacia el sur sureste en las cuales se acumuló el 74.49% del total de las larvas obtenidas durante todo el experimento, además de ello en las trampas orientadas hacia el noroeste se observó una captura de 2.12% la cual según la tabla de residuales ajustados también fue significativamente superior a la captura esperada (Fig. 23-C).

En el experimento de Otoño la primera especie en abandonar los cadáveres fue *L. eximia*, la distribución de las larvas de esta especie se concentró en las trampas orientadas hacia el este aunque también se contabilizaron frecuencias mayores a las esperadas en trampas ubicadas hacia el sureste del cinturón de pitfalls, en suma el porcentaje de captura de estas trampas fue del 64.76% (Fig. 24-

A); a la par de *L. eximia* también se observó la migración de *Co. macellaria*, las larvas de esta especie se obtuvieron principalmente en las trampas orientadas hacia toda la porción este del cinturón, siendo únicamente el noreste en donde las capturas fueron significativamente mayores a las esperadas; la colecta total de estas trampas representó el 39.21% de las larvas de la especie (Fig. 24-B); en los días posteriores se observó la migración de larvas de *H. segmentaria*, las cuales se concentraron de forma significativa en las trampas colocadas hacia el oeste, noroeste y noreste, en donde en conjunto se contabilizó el 73.28% de las larvas de la especie (Fig. 24-C).

En último lugar se observó la migración de *Ch. rufifacies*, las larvas de esta especie se dispersaron de forma un poco más generalizada en el cinturón de trampas pitfall, la concentración más importante ocurrió hacia el este, sin embargo, fue en las trampas ubicadas hacia el norte, noreste y sureste donde las capturas fueron superiores a las esperadas, en las cuales se contabilizó 46.71% de la colecta (Fig. 24-D) (Tabla 12).

En Invierno, la distribución de las larvas de *L. eximia* sucedió de manera significativa en dirección norte noreste pero principalmente hacia el oeste donde en suma se recogió el 42.51% del total de las larvas de la especie, también hubo capturas importantes en las trampas ubicadas hacia el sureste sin embargo estas no fueron estadísticamente significativas en relación a las capturas esperadas (Fig. 25-A); en lo que concierne a *Co. macellaria* se observó en frecuencias mayores a las esperadas en toda la sección norte del cinturón de pitfalls, particularmente en las trampas ubicadas hacia el noroeste y noreste, el conteo total de estas trampas fue del 94.78% de las larvas (Fig. 25-B).

La dispersión de las larvas de *H. semidiaphana* ocurrió con un patrón muy semejante al de *C. macellaria*, de manera que las capturas significativas ocurrieron toda la porción norte del cinturón de trampas, el porcentaje de larvas capturadas en estas ubicaciones fue del 78.27% (Fig. 25-C); en último lugar *Ch. rufifacies* se distribuyó de forma muy localizada en las trampas orientadas hacia el este y toda la

porción sur del cinturón de trampas pitfall en donde se recolectó el 88.07% de las larvas de la especie (Fig. 25- D) (Tabla 13). Por último, en el experimento de Primavera se observó que la migración de las larvas de *Co. macellaria* se concentró en las trampas ubicadas hacia el norte noreste aunque también registraron capturas significativas hacia el oeste, estas en conjunto fueron equivalentes al 64.45% del total de larvas de la especie (Fig. 26-A), mientras que la dispersión de las larvas de *Ch. rufifacies* se produjo hacia las trampas dispuestas en toda la zona sur del cinturón de pitfalls de donde en suma se obtuvo el 77.86% de las larvas de la especie (Fig. 26-B) (Tabla 14).

Conforme a los resultados obtenidos en relación a la distribución de las larvas de post-alimentación durante las cuatro estaciones, destaca un patrón general de segregación interespecífica que además de seguir una pauta cronológica en la salida de las larvas de post-alimentación de las diferentes especies, también parece presentarse conforme a un patrón de orientación particular relativo a la especie que además fue independiente a la posición anatómica de los cerdos; ya que la distribución de las cuatro especies nativas en Verano, Invierno y Primavera se concentraron principalmente en las trampas ubicadas en la sección norte del cinturón de pitfalls, en algunas ocasiones incluso con superposición de especies; mientras que, de acuerdo a la distribución de las larvas de *Ch. rufifacies* durante los mismos periodos, la mayoría de las larvas fueron capturadas particularmente en la sección sur sureste del cinturón de trampas.

La dispersión de larvas de post-alimentación relacionadas a la descomposición cadavérica es un fenómeno complejo del cual aún tenemos muy poco entendimiento, respecto a la direccionalidad en la salida de larvas de post-alimentación existen resultados contradictorios; mientras varios autores señalan que la dispersión post-alimentación ocurre de manera individual y/o en pequeños agregados larvales con un patrón de dispersión larval aleatorio en términos de orientación (Gomes & Von Zuben, 2005; Singh & Bala, 2010); existe evidencia de que esto no siempre ocurre así, Tessmer y Meek en 1996 publicaron uno de los primeros estudios sobre la dispersión post-alimentación en el que se observaron

densidades significativas de larvas de *Co. macellaria*, *Phormia regina* y *L. sericata* particularmente localizadas en cuadrantes orientados hacia el sureste en Primavera y Verano, mientras que en Otoño la dispersión de las larvas se concentró en los cuadrantes orientados hacia el suroeste, sin embargo, aunque la abundancia de especies cambió entre estaciones en este estudio no se menciona si esta variación estuvo relacionada con la dirección de dispersión y/o si se observó superposición en la distribución de las tres especies. Por otro lado, Vergara-Pineda y colaboradores en 2012 estudiaron la dispersión post-alimentación de larvas de *L. sericata* y *Calliphora coloradensis* en condiciones de campo, en este trabajo observó concentración de larvas de ambas especies en las trampas orientadas hacia el norte y noroeste, que coincidió con la orientación de la extremidad cefálica del cadáver.

En 2003 Gomes y colaboradores en ensayos llevados a cabo en una arena radial observaron que *Ch. megacephala* se obtuvo en mayor frecuencia en el cuadrante comprendido en los 0° y 90°; en el año consecutivo reportaron también la ocurrencia de *L. cuprina* en frecuencias más altas en el cuadrante comprendido entre 180° y 270° (Gomes & Von Zuben, 2004). En estudios más recientes también se han documentado eventos únicos de migración masiva de larvas con un patrón unidireccional de distribución (Lewis & Benbow, 2011; Lashley, *et al.*, 2018; Goddard, *et al.*, 2020). De acuerdo a lo previamente reportado, los hallazgos hechos en esta investigación difieren de los anteriormente mencionados en diferentes sentidos i) se observó segregación interespecífica de larvas durante la dispersión, ii) los patrones de distribución entre estaciones fueron semejantes, (iii) las especies que se dispersaron hacia la sección norte del cinturón de pitfall en este estudio fueron en su mayoría especies nativas, lo cual coincide con los resultados de Vergara-Pineda pero no con los de Tessmer y Meek aun cuando las especies monitoreadas en su estudio también fueron especies nativas y iv) la dispersión de las larvas en este trabajo no estuvo asociada a ninguna región anatómica de los cadáveres como fue el caso del estudio de Vergara-Pineda y colaboradores (2012).

Respecto al ocupación del espacio durante la migración, algunos autores han observado que existe un reparto diferencial en la distribución de las especies en

términos de las distancias de dispersión a partir del recurso y también en profundidad de enterramiento; el valor adaptativo de estos comportamientos y de los observados en este estudio acerca de la segregación interespecífica durante la dispersión post-alimentación parece estar relacionado con la reducción de la susceptibilidad a adquirir patógenos y/o de ser parasitados o depredados (Godoy, *et al.*, 1995; Godoy, *et al.*, 1996); en este estudio como ya se mencionó, se observó la emergencia de una especie de pteromalido de las pupas de *Ch. rufifacies* y *Co. macellaria*; sin embargo, validar la hipótesis sobre el valor adaptativo de la segregación interespecífica durante la dispersión requerirá llevar a cabo ensayos en condiciones controladas.

En cuanto a los mecanismos subyacentes del reparto diferencial del espacio durante la migración y la direccionalidad de las especies no existe información disponible; los mecanismos propuestos de reconocimiento de individuos conoespecíficos o heteroespecíficos en la etapa larval, provienen de estudios de agregación larval durante el proceso de descomposición, a partir de los cuales se ha identificado que las especies ocupan algún tipo de señal de naturaleza hasta la fecha desconocida, con el fin de discriminar masas larvales de otras especies y/o de la propia (Boulay, *et al.*, 2013; Fouche, *et al.*, 2018). Es posible que estas mismas señales sean ocupadas en el momento de la migración, sin embargo, esa posibilidad habrá que explorarse con mayor detenimiento en investigaciones posteriores.

Otro fenómeno interesante fue que en el experimento de Verano *Ch. megacephala* se comportó cronológica y espacialmente de manera semejante a *Co. macellaria*; una de las ventajas de la salida simultánea de ambas especies podría reducir el riesgo de ser depredado; de acuerdo a Shiao y Yeh (2008) en crías mixtas de *Ch. megacephala* y *Ch. rufifacies* donde esta última fue más abundante, fue común observar el trabajo colaborativo de dos o más larvas de segundo instar para consumir una sola larva de tercer instar de *Ch. megacephala* además de ello, en aras de aumentar su porcentaje de supervivencia tienden a reducir el peso mínimo

viable; de manera que es posible que la presión de selección esté favoreciendo fenotipos con estrategias de supervivencia similares.

Por último, la heterogeneidad de los resultados obtenidos en las investigaciones respecto a la direccionalidad de la dispersión larval, nos sugiere que estos patrones dependen de circunstancias y contextos particulares que deben ser interpretados de forma muy minuciosa durante el ejercicio pericial (Gomes, *et al.*, 2006), lo cual solo pone de manifiesto la enorme necesidad de conocer las dinámicas locales y temporales de la descomposición cadavérica, sus fundamentos ecológicos así como sus implicaciones en las tareas operativas del ejercicio pericial las cuales contemplan el diseño de protocolos adecuados para la búsqueda, recolección, levantamiento y tratamiento de evidencia entomológica, pero aún más importante, en la función dictaminadora que contempla la interpretación del contexto y la emisión de una opinión técnica a cerca de una controversia. Actualmente el protocolo propuesto por la Asociación Europea de Entomología para el levantamiento de evidencia entomológica, establece criterios de búsqueda genéricos en los que se toma en cuenta la distancia recorrida por las larvas de post-alimentación en relación a la posición del cuerpo como pauta para determinar la idoneidad de las larvas para la estimación del intervalo *post mortem* (aquellas encontradas a más de 2 metros), sin embargo, como se observó en este estudio, las larvas pueden dispersarse de forma heterogénea en un orden cronológico y espacial particular, por lo cual este tipo de estudios pueden contribuir a mejorar los protocolos para el levantamiento de evidencia entomológica.

Tabla 11. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Verano.

Orientación	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Ch. megacephala</i>	<i>Co. macellaria</i>
Este	-10.69	2.89*	10.21*
Noreste	-37.78	0.29	37.81
Noroeste	2.50*	-0.66	-2.39
Norte	-9.65	7.66*	8.34*
Oeste	-3.93	3.07*	3.41*
Sur	23.50*	-2.30	-23.15
Sureste	29.87*	-2.97	-29.42
Suroeste	0.82	-0.55	-0.72

*Capturas mayores a las esperadas

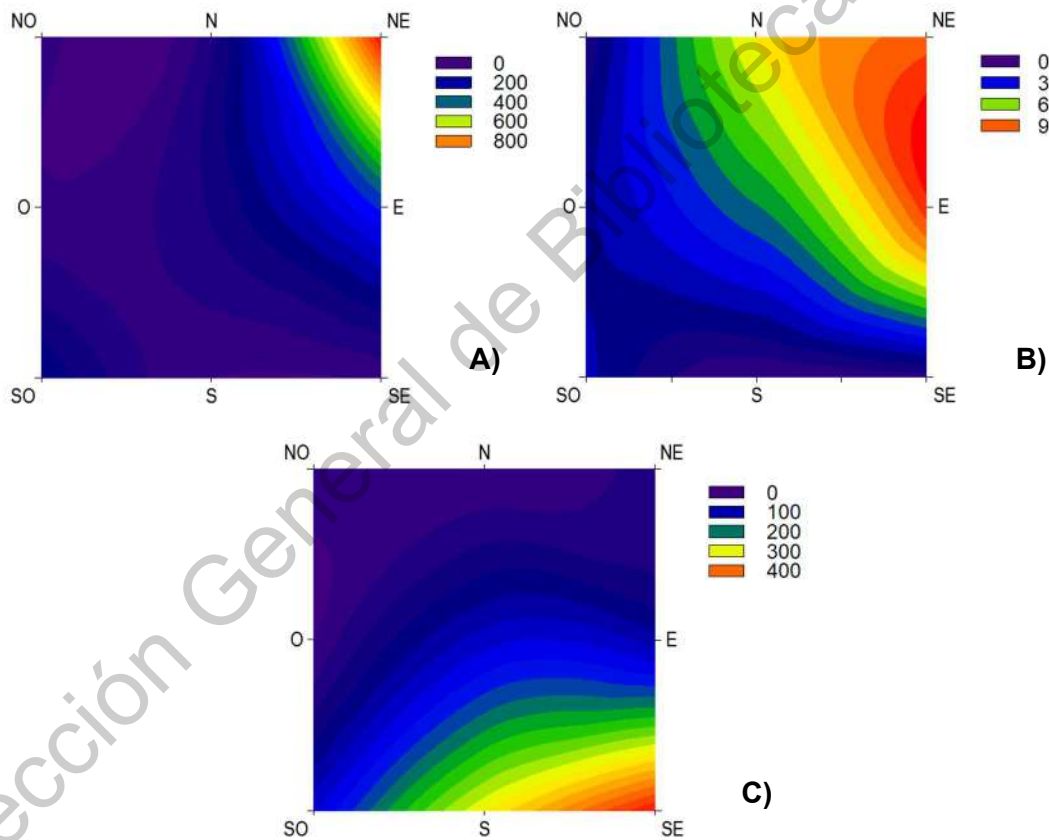


Figura 23. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación por trampa en Verano. A) *Co. macellaria*, B) *Ch. megacephala*, C) *Ch. rufifacies*. **Nota:** En este experimento los cerdos se colocaron en decúbito lateral izquierdo con extremidad cefálica en dirección norte.

Tabla 12. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Otoño.

Orientación	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>	<i>H. segmentaria</i>
Este	-5.24	0.54	8.50*	-3.94
Noreste	2.42*	2.08*	-5.43	3.29*
Noroeste	-0.99	-0.75	-2.40	6.11*
Norte	4.06*	-1.11	-4.58	0.09
Oeste	0.90	-1.09	-4.48	5.98*
Sur	1.99	-1.42	-0.05	-3.15
Sureste	2.24*	0.44	-0.75	-3.26
Suroeste	-12.52	-0.38	15.48*	-0.93

*Capturas mayores a las esperadas

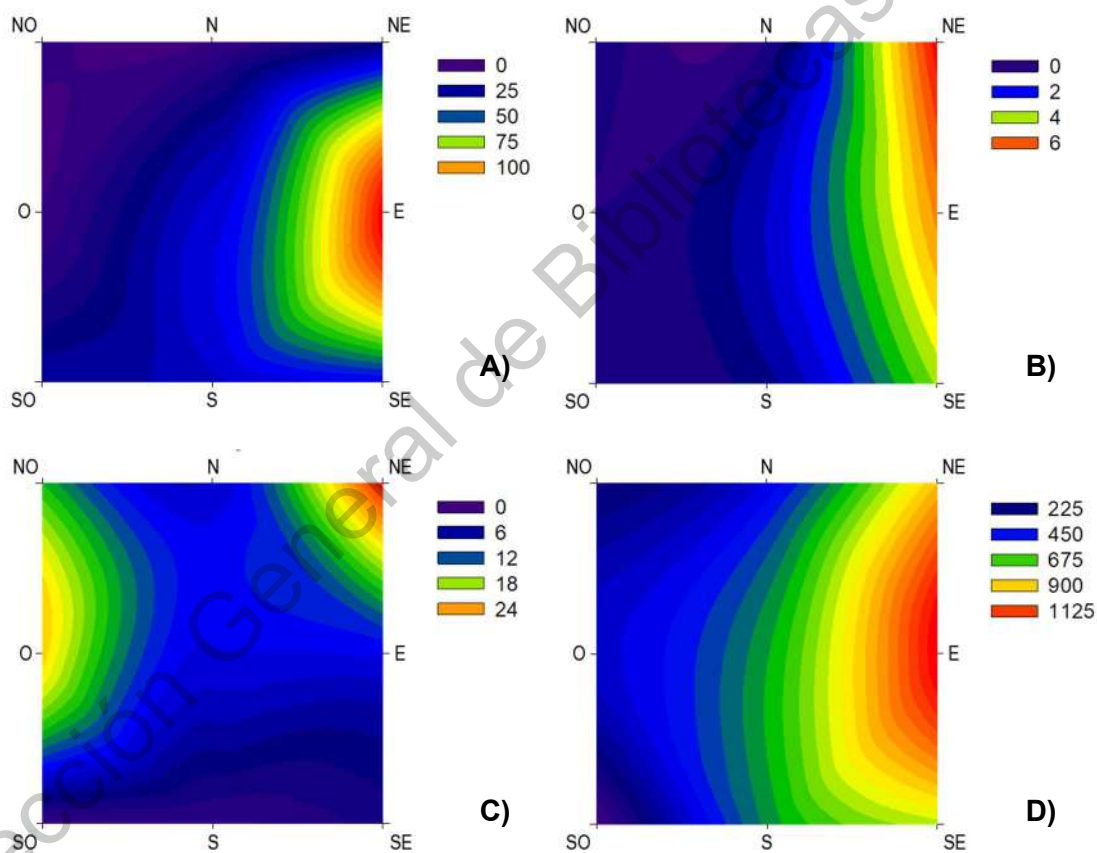


Figura 24. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación por trampa en Otoño. A) *L. eximia*, B) *Co. macellaria*, C) *H. segmentaria*, D) *Ch. rufifacies*. **Nota:** En este experimento los cerdos se colocaron en decúbito lateral izquierdo con extremidad cefálica en dirección sur).

Tabla 13. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Invierno.

Orientación	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>	<i>H. semidiaphana</i>
Este	10.57*	-10.14	-3.30	-1.20
Noreste	-23.49	27.41*	0.27	4.02*
Noroeste	-15.85	16.68*	2.79*	2.28*
Norte	-8.06	7.41*	2.35*	2.92*
Oeste	-13.47	4.35*	16.04*	1.07
Sur	6.12*	-6.78	-0.45	-1.40
Sureste	13.73*	-13.01	-4.17	-2.67
Suroeste	3.41*	-3.22	-1.03	-0.77

*Capturas mayores a las esperadas

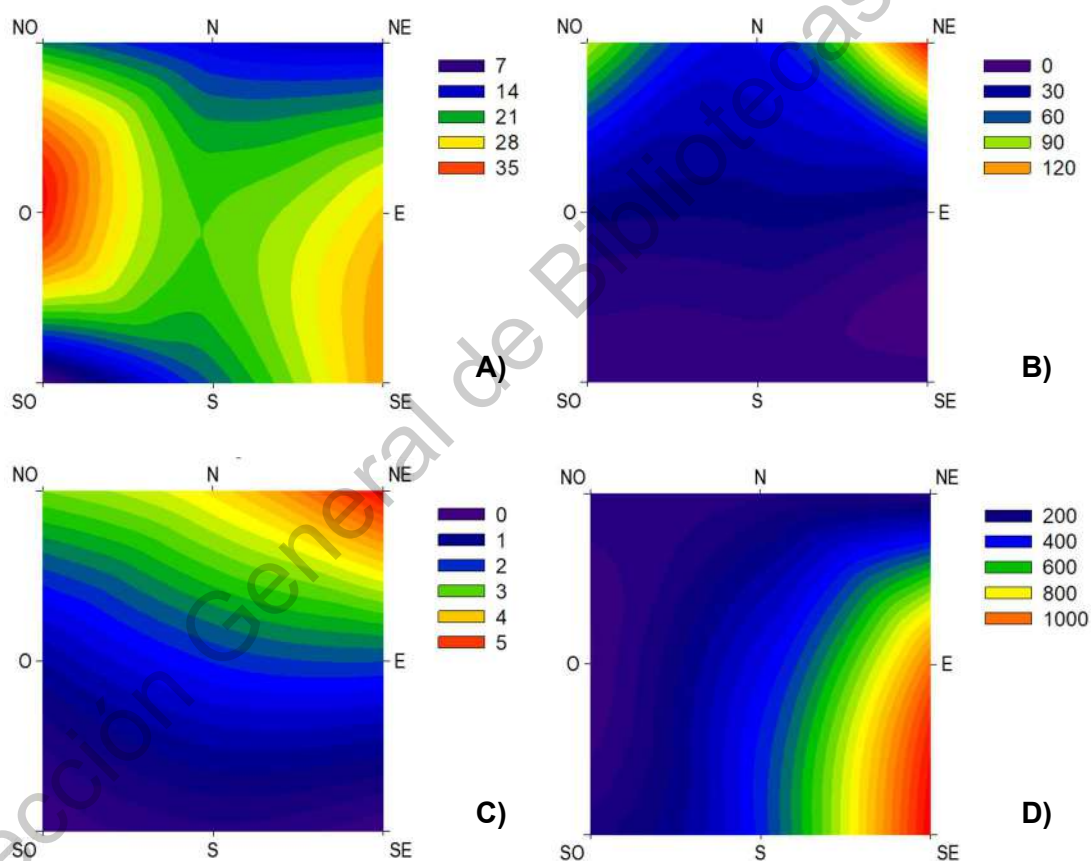


Figura 25. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación por trampa en Invierno. A) *L. eximia*, B) *Co. macellaria*, C) *H. semidiaphana*, D) *Ch. rufifacies*. **Nota:** En este experimento los cerdos se colocaron en decúbito lateral derecho con extremidad cefálica en dirección norte).

Tabla 14. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación trampa pitfall-especie en Primavera.

Orientación	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>
Este	-0.13	0.13
Noreste	-46.52	46.52*
Noroeste	-1.91	1.91
Norte	-14.37	14.37*
Oeste	-19.96	19.96*
Sur	8.87*	-8.87
Sureste	21.83*	-21.83
Suroeste	13.51*	-13.51

*Capturas mayores a las esperadas

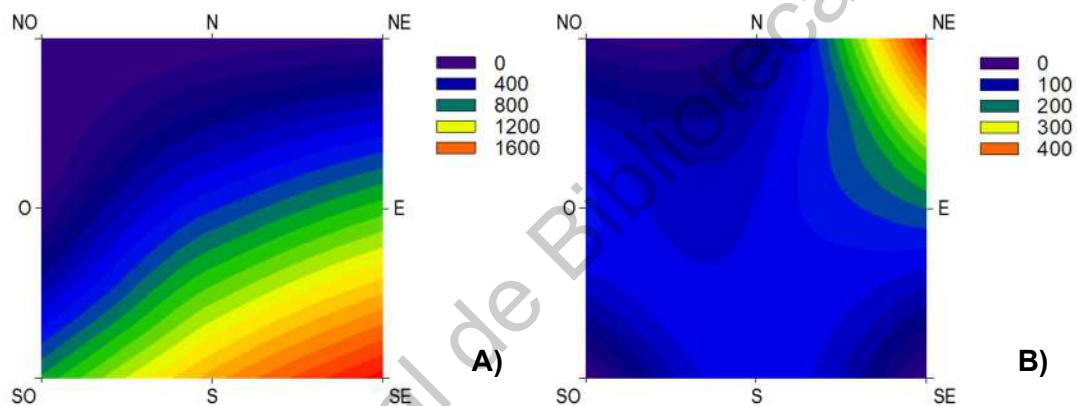


Figura 26. Frecuencia promedio de captura de larvas de post-alimentación por trampa en Primavera. A) *Co. macellaria*, B) *Ch. rufifacies*. **Nota:** En este experimento los cerdos se colocaron en decúbito lateral derecho con extremidad cefálica en dirección sur.

5. CONCLUSIONES

El progreso del proceso de descomposición hasta la etapa de postdecaimiento tuvo una duración variable entre estaciones, que fue especialmente evidente entre estaciones cálidas (8-9 días) y templadas (12-13 días). La condición de cobertura vegetal de los sitios generó microclimas que posiblemente favorecieron que la evolución del proceso de descomposición fuera diferente entre los sitios con estrato arbóreo (sitios uno y dos) y el sitio desprovisto de este (sitio tres); una situación derivada de las condiciones de cobertura fue la manifestación de fenómenos cadavéricos conservativos en los cerdos colocados en los sitios uno y dos en Invierno.

En relación con los objetivos de la investigación, fueron identificadas siete especies de califóridos asociados con el proceso de descomposición cadavérica del cerdo doméstico, cinco de ellas fueron especies nativas de la región neotropical (*Co. macellaria*, *L. eximia*, *H. segmentaria*, *H. semidiaphana* y *Comsomyiops sp.*) y dos especies exóticas procedentes de la región Indomalaya (*Ch. megacephala*) y Australasia (*Ch. rufifacies*); para todas las especies han sido reportados hábitos eusinantrópicos, excepto para las del género *Hemilucilia* que se asocian frecuentemente a ambientes naturales conservados a relativamente conservados. La totalidad de especies encontradas en este estudio constituyen el primer registro formal para la entidad.

En cuanto a la ocurrencia estacional de las especies, se confirmó la participación de *Ch. rufifacies*, *Co. macellaria* a través de los tres métodos de colecta en las cuatro estaciones; *L. eximia* también estuvo presente durante todo el ciclo estacional, sin embargo, la salida de larvas de post-alimentación se observó únicamente en Otoño e Invierno. Las demás especies se obtuvieron en frecuencias menores al 2% en estaciones específicas, *Ch. megacephala* se observó sobrevolando los cadáveres en Primavera e Invierno pero su participación en el proceso de descomposición se observó a través de la captura de larvas de post-alimentación en trampas pitfall, únicamente en Verano; *H. segmentaria* se obtuvo

por captura directa y trampas pitfall únicamente en Otoño, mientras que *H. semidiaphana* fue capturada por los tres métodos únicamente en Invierno; en el caso de *Comsomyiops sp.* se obtuvo solamente por red aérea en Invierno. La diferencia en el número de especies que participaron del proceso de descomposición entre las estaciones cálidas (dos en Primavera, tres en Verano) y las templadas (cuatro en Otoño, cinco en Invierno), se debió probablemente a la prolongación del proceso de descomposición durante las estaciones templadas debido al descenso de la temperatura.

La captura promedio de larvas de post-alimentación de *Co. macellaria* disminuyó drásticamente en Otoño e Invierno y se recuperó eficientemente en el muestreo de Primavera, esta oscilación en la abundancia puede estar asociada a una relación de afinidad a condiciones de cálidas y secas durante el ciclo estacional y/o al aumento en la competencia interespecífica durante las estaciones templadas. La fluctuación observada en la frecuencia de captura de larvas de post-alimentación de *L. eximia*, parece estar indirectamente asociada a las condiciones climáticas durante las estaciones templadas, debido a que en estas estaciones las primeras etapas de descomposición se prolongan, de forma que *L. eximia* tiene una ventana de tiempo más amplia para desarrollarse y dispersarse antes de poder ser depredada por larvas de segundo y tercer instar de *Ch. rufifacies*.

No fue posible determinar el orden de arribo de las especies, sin embargo, se obtuvieron resultados estadísticamente significativos respecto al orden cronológico de dispersión, este patrón fue independiente de la estación y se presentó de manera general de la misma manera; las especies susceptibles a depredación por *Ch. rufifacies* se dispersaron primero en el siguiente orden, *L. eximia*, *Co. macellaria*, *Ch. megacephala*, *H. segmentaria* y *H. semidiaphana*; la última especie en abandonar los cadáveres en todos los casos fue *Ch. rufifacies*. El abandono temprano en condiciones de alta competencia interespecífica puede favorecerse a través de dos estrategias, evitar la colonización de sustratos previamente colonizados por otras especies especialmente si estas exhiben en algún momento hábitos depredadores, y a través del acortamiento del desarrollo en etapa de larva

que se consigue disminuyendo el peso mínimo requerido para pupar, aunque la disminución de la talla implique indirectamente una disminución en la eficacia biológica de las especies.

A cerca de la dispersión post-alimentación de las larvas en términos de la distribución espacial se encontró una asociación significativa respecto a las especies. Esta asociación fue independiente de la estación y de la posición anatómica de los cerdos. Se observó una distribución preferencial de las especies nativas y de *Ch. megacephala* hacia la sección norte del cinturón de trampas pitfall, mientras que *Ch. rufifacies* se distribuyó principalmente en las trampas orientadas hacia el sur sureste; además de ello, se observó segregación interespecífica ya que las capturas significativamente mayores a las esperadas ocurrieron en trampas que no habían sido ocupadas previamente por otras especies. Los mecanismos subyacentes por los cuales las larvas consiguen orientarse y segregarse son aún desconocidos, así como el valor adaptativo de estos comportamientos.

El alcance práctico de los resultados de este trabajo tiene que ver en primer lugar con conocer las especies locales ya que el trabajo pericial depende en gran medida de la determinación taxonómica de las especies y del conocimiento de su biología; en segundo lugar y derivado de lo anterior los resultados obtenidos, pueden ser incorporados en el diseño y/o mejoramiento de los criterios de interpretación incluidos en los protocolos de levantamiento de evidencia entomológica. No obstante, es importante destacar que la generación de conocimiento no garantiza su utilización en la práctica; un gran porcentaje de las fiscalías en el país no cuentan con un perito en entomología de base, por lo que la materialización de la aplicabilidad de estos datos en contextos forenses requiere de la colaboración de criminalistas y entomólogos orientada a la formación de profesionales de la criminalística mejor instruidos en materia de la entomología y en general en ciencias biológicas, así como la formación de profesionales de la entomología forense mejor instruidos respecto los fundamentos legales del quehacer pericial, función administrativa y operacional.

6. REFERENCIAS

- Alvarez-Garcia, D. M., Pérez-Hérazo, A., & Amat, E. (2017). Life History of *Cochliomyia macellaria* (Fabricius, 1775) (Diptera, Calliphoridae), a Blowfly of Medical and Forensic Importance. *Neotropical Entomology*, 46(1), 606-612.
- Amat, E. (2008). Clave ilustrada de identificación de los géneros y las especies de Califóridos (Diptera: Calliphoridae) de Colombia. *Caldasia*, 30(1), 231-244.
- Amendt, J., Campobasso, C. P., Gaudry, E., Reiter, C., LeBlanc, H., & Hall, M. R. (2007). Best practice in forensic entomology standards and guidelines. *International Journal of Legal Medicine*, 90-104.
- American Association of Swine Veterinarians y National Pork Board. (2008). Recuperado el 25 de Marzo de 2018, de On-Farm Euthanasia of Swine Recommendations for the Producer: <https://www.aasv.org/aasv/documents/SwineEuthanasia.pdf>
- Anderson, G. S. (1995). The use of insects in Death Investigation: An analysis of cases in British Columbia over a five year period. *Journal of the Canadian Society of Forensic Science*, 28(4), 277-292.
- Barbosa, L. S., Couri, M. S., Cohelo, V. M., & Avelino-Capistrano, F. (2016). The classic episode of biological invasion: *Cochliomyia macellaria* (Fabricius, 1775) versus *Chrysomya megacephala* (Fabricius, 1794) (Diptera: Calliphoridae) - evaluation of the biotic potential. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88(3), 1401-1406.
- Barros de Souza, A. S., Dutra Kirst, F., & Ferreira Krüger, R. (2008). Insects of forensic importance from Rio Grande do Sul state in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(4), 641-646.
- Battan Horesnstein, M., Linhares, A. X., Rosso, B., & D García, M. (2007). Species composition and seasonal succession of saprophagous calliphorids in a rural area of Córdoba, Argentina. *Biological research*, 40, 163-171.
- Baumgartner, D. L. (1993). Review of *Chrysomya rufifacies* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, 30(2), 338-352.
- Baumgartner, D. L., & Greenberg, B. (1984). The Genus *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) in the New World. *Journal of Medical Entomology*, 21(1), 105-113.

- Baumgartner, D. L., & Greenberg, B. (1985). Distribution and Medical Ecology of the Blow Flies (Diptera: Calliphoridae) of Peru. *Annals of the Entomological Society of America*, 78(5), 565-587.
- Baz, A., Cifrián, B., Díaz-Aranda, L. M., & Matín-Vega, D. (2007). The distribution of adult blow-flies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in Central Spain. *Annales de la Société Entomologique de France*, 43(3), 289-296.
- Benbow, M. E., Tomberlin, J. K., & Tarone, A. M. (2015). *Carrion Ecology, Evolution, and Their Applications*. Boca Raton: CRC Press.
- Berenson, G. S., & Burch, G. E. (1951). Studies of diffusion of water through dead human skin; the effect of different environmental states and of chemical alterations of the epidermis. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 1(6), 842 - 853.
- Bernhardt, V., Schomerus, C., Verhoff, M. A., & Amendt, J. (2017). Of pigs and men—comparing the development of *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) on human and porcine tissue. *International Journal of Legal Medicine*, 131, 847–853.
- Boulay, J., Devigne, C., Gosset, D., & Charabidze, D. (2013). Evidence of active aggregation behaviour in *Lucilia sericata* larvae and possible implication of a conspecific mark. *Animal Behaviour*, 85, 1191-1197.
- Brundage, A., Bros, S., & Honda, J. Y. (2011). Seasonal and habitat abundance and distribution of some forensically important blow flies (Diptera: Calliphoridae) in Central California. *Forensic Science International*, 212, 115–120.
- Byrd, J. H., & Castner, J. L. (2009). Insects of Forensic Importance. En J. H. Byrd, & J. L. Castner (Edits.), *Forensic Entomology The Utility of Arthropods in Legal Investigations*, 2nd Edition (págs. 39-126). United States of America: CRP Press.
- Byrd, J. H., & Peace, M. R. (2011). Entomotoxicology: Drugs, Toxins and Insects. En L. Kobilinsky (Ed.), *Forensic Chemistry Handbook* (págs. 483-499). New Jersey: Wiley.
- Campobasso, C. P., Di Vella, G., & Introna, F. (2001). Factors affecting decomposition and Diptera colonization. *Forensic Science International*, 120(1), 18-27.

- Campos-Granado, P. C., Romero-Nápoles, J., Equihua-Martínez, A., Sánchez-Arroyo, H., Carrillo-Flores, A. A., & Reyes-Solís, G. (2019). Estudio de la entomofauna de Diptera y Coleoptera asociada a un cadáver de cerdo (*Sus scrofa domestica* Linnaeus) en un área rural del Estado de Yucatán, México. *Revista Chilena de Entomología*, 45(3), 363-378.
- Carter, D. O., Yellowlees, D., & Tibbet, M. (2007). Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften*, 94(1), 12 – 24.
- Catts, E. P., & Goff, M. L. (1992). Forensic Entomology in Criminal Investigations. *Annual Review of Entomology*, 253-272.
- Charabidze, D., Gosselin, M., & Hedouin, V. (2017). Use of necrophagous insects as evidence of cadaver relocation: myth or reality? *PeerJ*, 1-32.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343-366.
- Costa, C., & Ide, S. (2006). Crecimiento y muda. *Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación*, 29-34.
- Cruise, A., Hatano, E., Watson, D. W., & Schal, C. (2018). Comparison of Techniques for Sampling Adult Necrophilous Insects From Pig Carcasses. *Journal of Medical Entomology*, XX(X), 1-8.
- Davidowitz, G., D'amico, L. J., & Nijhout, H. F. (2003). Critical weight in the development of insect body size. *Evolution and Development*, 5, 188-197.
- Davis, T. S., & Crippen, T. L. (2013). Microbial Volatile Emissions as Insect Semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 1-20.
- Digby, P. S. (1958). Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, in relation to wind speed, with special eference to adaptation. *Journal of Experimental Biology*, 35(1), 776-795.
- El-Moaty, Z. A., Elmoneim, A., & Kheirallah, M. (2013). Developmental variation of the blow fly *Lucilia sericata* (Meigen, 1826) (Diptera: Calliphoridae) by different substrate tissue types. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 16(3), 297-300.

- Faria, L., Godoy, W., & Furtado dos Reis, S. (2004). Larval Predation on Different Instars in Blowfly Populations. *Brazilian Archives of Biology and Tecnology*, 47(6), 887-894.
- Flores-Pérez, L. R. (2009). Sucesión de entomofauna cadaverica utilizando como biomodelo Cerdo Blanco, *Sus scrofa* L. (Tesis doctoral ed.). Estado de México: Colegio de Postgraduados.
- Florez, E., & Wolff, M. (2009). Descripción y Clave de los Estadios Inmaduros de las Principales Especies de Calliphoridae (Diptera) de Importancia Forense en Colombia. *Neotropical Entomology* , 418-429.
- Fouche, Q., Hedouin , V., & Charabidze, D. (2018). Communication in necrophagous Diptera larvae: interspecific effect of cues left behind by maggots and implications in their aggregation. *Scientific Reports*, 8(1), 1-8.
- Fraga, N. J. (2004). Comportamento de oviposição de adultos, tempo de desenvolvimento e morfologia dos imaturos de *Hemilucilia segmentaria* (Fabricius), *H. semidiaphana* (Rondani) e *Lucilia eximia* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus. Universidad Federal do Amazonas, Tesis, 1-61.
- Galindo, L. A., Moral, R. A., Moretti, T. C., Conde Godoy, W. A., & Demétrio, C. G. (2016). Intraguild predation influences oviposition behavior of blow flies (Diptera: Calliphoridae). *Parasitology Research*, 115(1), 2097–2102.
- Garcia, E., & CONABIO. (1998). Climas escala 1:1000000. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Mexico.
- George, K. A., Acher, M. S., & Toop, T. (2013). Abiotic environmental factors influencing blowfly colonisation patterns in the field. *Forensic Science International*, 229(1-3), 100–107.
- GFBI. (2020). GBIF Occurrence Download. Recuperado el 24 de 2 de 2020, de <https://doi.org/10.15468/dl.p0wigb>
- Goddard, J., De Jong, G., & Meyer, F. (2020). Unidirectional en masse larval dispersal of blow flies (Diptera: Calliphoridae). *Food Webs*, 23(1).

- Godoy, W. A., Fowler, H. G., Von Zuben, C. J., Ziti, L., & Ribeiro, O. B. (1995). Larval dispersion in *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya putoria* and *Cochliomyia macellaria* (Dipt., Calliphoridae). *Journal of Applied Entomology*, 119(1-5), 263–266.
- Godoy, W. A., Von Zuben, C. J., & Reis, S. F. (1996). Larval dispersal in *Chrysomya megacephala*, *Chrysomya putoria* and *Cochliomyia macellaria* (Dipt., Calliphoridae): Ecological implications of aggregation behaviour. *Journal of Applied Entomology*, 120(1-5), 423-426.
- Goff, M. L. (2009). Early post-mortem changes and stages of decomposition in exposed cadavers. *Experimental and Applied Acarology*, 49(1), 21-36.
- Gomes, L., & Von Zuben, C. J. (2004). Dispersão larval radial pós-alimentar em *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae): profundidade, peso e distância de enterramento para pupação. *Iheringia. Série Zoologia*, 94(2), 135-138.
- Gomes, L., & Von Zuben, C. J. (2005). Postfeeding radial dispersal in larvae of *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae): implications for forensic entomology. *Forensic Science International*, 155(1), 61–64.
- Gomes, L., Godoy, W. A., & Von Zuben, C. J. (2006). A review of postfeeding larval dispersal in blowflies: implications for forensic entomology. *Naturwissenschaften*, 93, 207–215.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hwang, C., & Turner, B. D. (2005). Spatial and temporal variability of necrophagous Diptera from urban to rural areas. *Medical and Veterinary Entomology*, 19(4), 379–391.
- Introna, F., Campobasso, C. P., & Goff, M. L. (2001). Entomotoxicology. *Forensic Science International*, 42-47.
- Ishida, Y., Ishibashi, J., & Leal, W. S. (2013). Fatty Acid Solubilizer from the Oral Disk of the Blowfly. *PLoS ONE*, 8(1), 1-9.
- Jaume-Schinkel, S., & Ibañez-Bernal, S. (2020). Catalog of the family Calliphoridae (Diptera: Oestroidea) of México. *Acta Zoológica Mexicana*, 36, 1-25.

- Jhonson, M. D. (1975). Seasonal and Microseral Variations in the Insect Populations on Carrion. *The American Midland Naturalist*, 79-90.
- Jordan, H. R., & Tomberlin, J. K. (2017). Abiotic and Biotic Factors Regulating Inter-Kingdom Engagement between Insects and Microbe Activity on Vertebrate Remains. *Insects*, 8(54), 1-19.
- Joy, J. E., Liette, N. L., & Harra, H. L. (2006). Carrion fly (Diptera: Calliphoridae) larval colonization of sunlit and shaded pig carcasses in West Virginia, USA. *Forensic Science International*, 164(2-3), 183-192.
- Klowden, M. (2007). *Physiological Systems in Insects*, 2nd Edition. USA: Academic Press - ELSEVIER.
- Koller, W. W., Madeiros de Barros, A. T., & Corrêa, E. C. (2011). Abundance and seasonality of *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae) in Southern Pantanal, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 20(1), 27-30.
- Kosmann, C., Rubens de Pinto, M., Souza-Sevilha-Hatterreiten, E., & Pujo-Luz, J. R. (2013). A List of Current Valid Blow Fly Names (Diptera: Calliphoridae) in the Americas South of Mexico with Key to the Brazilian Species. *EntomoBrasilis*, 74-85.
- Kutty, S. N., Pape, T., Wiegmann, B. M., & Meier, R. (2010). Molecular phylogeny of the Calypttratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine's fly. *Systematic Entomology*, 35, 614–635.
- Lashley, M. A., Jordan, H. R., Tomberlin, J. K., & Barton, B. T. (2018). Indirect effects of larval dispersal following mass mortality events. *Ecology*, 99, 491-493.
- Lewis, A. J., & Benbow, M. E. (2011). When Entomological Evidence Crawls Away: *Phormia regina* en masse Larval Dispersal. *Journal of Medical Entomology*, 48(6), 1112–1119.
- Lopes de Carvalho, L. M., & Linhares, A. X. (2001). Seasonality of Insect Succession and Pig Carcass Decomposition in a Natural Forest Area in Southeastern Brazil. *Journal of Forensic Sciences*, 46(3), 604-608.

- Lord, W. D., & Goff, M. L. (2003). Forensic entomology: application of entomological methods to the investigation of death. En R. C. Froede, G. J. Davis, B. B. Prahlow, D. T. Randall, & V. R. Weedn, Handbook of Forensic Pathology (pág. 218). Illinois, USA: College of American Pathologists.
- Madeira, N., Silveira, G. A., & Pavan, C. (1989). The occurrence of primary myiasis in cats caused by *Phaenicia eximia* (Diptera: Calliphoridae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 84(4), 341.
- Mañas-Jordá, S., León-Cortés, J. L., García-García, M. D., Caballero, U., & Infante, F. (2018). Dipteran Diversity and Ecological Succession on Dead Pigs in Contrasting Mountain Habitats of Chiapas, Mexico. Journal of Medical Entomology, 59-68.
- Mariho, M. A., Junqueira, A. C., Paulo, D. F., Esposito, M. C., Villet, M. H., & Azeredo-Espin, A. M. (2012). Molecular phylogenetics of Oestroidea (Diptera: Calyptratae) with emphasis on Calliphoridae: Insights into the inter-familial relationships and additional evidence for paraphyly among blowflies. Molecular Phylogenetics and Evolution, 65(3), 840-854. doi:10.1016/j.ympev.2012.08.007
- Mariluis, J. C. (1980). Contribución al conocimiento del genero *Hemilucilia* Brauer, 1895. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 39, 83-87.
- Marinho, C. R., Barbosa, L. S., Azevedo, A. C., Queiroz, M. M., Valgode, M. A., & Aguiar-Coelho, V. M. (2006). Diversity of Calliphoridae (Diptera) in Brazil's Tinguá Biological Reserve. Brazilian Journal of Biology, 66(1A), 95-100
- Marinho, C. R., Barbosa, L. S., Azevedo, A. C., Queiroz, M. M., Valgode, M. A., & Aguiar-Coelho, V. M. (2006). Diversity of Calliphoridae (Diptera) in Brazil's Tinguá Biological Reserve. Brazilian Journal of Biology, 66(1A), 95-100.
- Marshall, S. A., Whitworth, T., & Roscoe, L. (2011). Blow flies (Diptera: Calliphoridae) of eastern Canada with a key to Calliphoridae subfamilies and genera of eastern North America, and a key to the eastern Canadian species of Calliphorinae, Luciliinae and Chrysomyiinae. Canadian Journal of Arthropod Identification No. 11, 1-93. doi:10.3752/cjai.2011.11

- Martínez-Sánchez, A., Rojo, S., & Marcos-García, A. (2000). Annual and spatial activity of dung flies and carrion in a Mediterranean holm-oak pasture ecosystem. *Medical and Veterinary Entomology*, 14(1), 56-63.
- Matuszewski, S., Konwersku, S., Frątczak, K., & Szafałowicz, M. (2014). Effect of body mass and clothing on decomposition of pig carcasses. *International Journal of Legal Medicine*, 128(1), 1039–1048.
- Matuszewski, S., Szafałowicz, M., & Grzywacz, A. (2014). Temperature-dependent appearance of forensically useful flies on carcasses. *International Journal of Legal Medicine*, 128(6), 1013–1020.
- Mego-Julca, G. (2016). Descomposición Cadaverica y Determinación del Intervalo Postmortem. *Revista Spokien*, 55-62.
- Mohr, R. M. (2013). Female Blow Fly (Diptera: Calliphoridae) Arrival Patterns and Consequences for Larval Development on Ephemeral Resources. Tesis de doctorado. Texas A&M University, 1-314.
- Mohr, R. M., & Tomberlin, J. K. (2014). Environmental Factors Affecting Early Carcass Attendance by Four Species of Blow Flies (Diptera: Calliphoridae) in Texas. *Journal of Medical Entomology*, 51(3), 702-708.
- Molina-Chávez, H. A. (2009). Conformación del Laboratorio de Entomología Forense en la Procuraduría General de Justicia del Distrito Federal (PGJDF), Tesis de Licenciatura. Mexico: Universidad Nacional Autónoma de Mexico.
- Molina-Chávez, H., Nava-Hernández, M., Luy-Quijada, J., Miranda-Gallardo, B., Gutiérrez-Rodríguez, S., & Galindo-Miranda, N. (2013). Distribución de dipteros asociados con las fases de degradación cadavérica de humanos en el Distrito Federal, México. *Entomología Mexicana*, 12(1), 1749-1755.
- Mouga, D., & Gaedke, A. (2017). Diptera survey in human corpses in the north of the state of Santa Catarina, Brazil. *Acta Biológica Catarinense*, 4(1), 42-51.
- Ngoen-klan, R., Moophayak, K., Klong-klaew, T., Irvine, K. N., Sukontason, K. L., Prangio, C., Sukontason, K. (2011). Do climatic and physical factors affect populations of the

blow fly *Chrysomya megacephala* and house fly *Musca domestica*? Parasitology Research, 109(5), 1279–1292.

Oliveira, C. M., Moya-Borja, G. E., & Mello, R. P. (1982). Abundance and seasonality of *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae) in Southern Pantanal, Brazil. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 2(4), 139-142.

Paczkowski, S., & Schütz, S. (2011). Post-mortem volatiles of vertebrate tissue. Applied microbiology and Biotechnology, 91(4), 917–935.

Peris, V. S., & Gonzáles-Mora, D. (2004). Clave de identificación para los géneros de Calliphoridae del Mundo. Subfamilias con vena remigium desnuda y creación de. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sec. Biol), 9((1-4)), 115-144.

Pinheiro, J. (2006). Decay Process of a Cadaver. En A. Schmitt, E. Cunha, & J. Pinheiro, Forensic Anthropology and Medicine (págs. 85-116). USA: Humana Press Totowa New Jersey.

Pope, M. A. (2010). Differential Decomposition Patterns Of Human Remains In Variable Environments Of The Midwest. Tesis. University of South Florida, 1-227.

Prado e Castro, C., Sousa, J. P., Arnaldos, M. I., Gaspar, J., & García, M. D. (2011). Blowflies (Diptera: Calliphoridae) activity in sun exposed and shaded carrion in Portugal. Annales- Societe Entomologique de France, 47(1-2), 128-139.

Qin, W.-H., Yin, C.-M., & Stoffolano, J. J. (1995). The role of the corpus allatum in the control of vitellogenesis and fat body hypertrophy in *Phormia regina* (Meigen). Journal of Insect Physiology, 41(1), 617-626.

Recinos-Aguilar, Y. M., García-García, M. D., Malo, E. A., Cruz-López, L., & Rojas, J. C. (2019). The Colonization of Necrophagous Larvae Accelerates the Decomposition of Chicken Carcass and the Emission of Volatile Attractants for Blowflies (Diptera: Calliphoridae). Journal of Medical Entomology, XX(X), 1–8.

Riddiford, L. M. (1994). Cellular and Molecular Actions of Juvenile Hormone I. General Considerations and Premetamorphic Actions. Advances in Insects Physiology, 24(1), 213-274.

- SEGOB. (2003). NOM-087-ECOL-SSA1-2002, Protección ambiental - Salud ambiental - Residuos peligrosos biológico-infecciosos - Clasificación y especificaciones de manejo. Obtenido de Diario Oficial de la Federación: <http://www.salud.gob.mx/unidades/cdi/nom/087ecolssa.html>
- Sharanowski, B. J., Walker, E. G., & Anderson, G. S. (2008). Insect succession and decomposition patterns on shade and sunlit carrion in Saskatchewan in three different seasons. *Forensic Science International*, 179(1), 219–240.
- Sharma, R., Garg, R. K., & Gaur, J. R. (2015). Various methods for the estimation of the post mortem interval from Calliphoridae: A review. *Egyptian Journal of Forensic Sciences*, 1-12.
- Shean, B., Messinger, L., & Papworth, M. (1993). Observations of Differential Decomposition on Sun Exposed v. Shaded Pig Carrion in Coastal Washington State. *Journal of Forensic Sciences*, 38(4), 938-949.
- Shiao, S.-F., & Yeh, T.-C. (2008). Larval Competition of *Chrysomya megacephala* and *Chrysomya rufifacies* (Diptera: Calliphoridae): Behavior and Ecological Studies of Two Blow Fly Species of Forensic Significance. *Journal of Medical Entomology*, 45(4), 785–799.
- Singh, D., & Bala, M. (2010). Studies on Larval Dispersal in Two Species of Blow Flies (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Forensic Research*, 1(1), 1-3.
- Singh, B., & Wells, J. D. (2013). Molecular Systematics of the Calliphoridae (Diptera: Oestroidea): Evidence From One Mitochondrial and Three Nuclear Genes. *Journal of Medical Entomology*, 50(1), 15-23. doi:10.1603/ME11288
- SMN. (2018). Normales Climatológicas por Estado: Quertaro. Recuperado el 18 de Marzo de 2019, de <https://smn.cna.gob.mx/es/>
- Spindola, A. F., Zheng, L., Tomberlin, J. K., & Thyssen, P. J. (2016). Attraction and Oviposition of *Lucilia eximia* (Diptera: Calliphoridae) to Resources Colonized by the Invasive competitor *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, XX(X), 1-8.

- Stoffolano, J. J., Tobin, E., Wilson, J., & Yin, C.-M. (1995). Diet affects insemination and sexual activity in male *Phormia regina* (Diptera: Calliphoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 88(2), 240-246.
- Szpila, K. (2010). Key for the Identification of Third Instars of European Blowflies (Diptera: Calliphoridae) of Forensic Importance. En J. Amendt, & M. L. Lee (Edits.), *Current Concepts in Forensic Entomology* (págs. 43-56). New York: Springer.
- Tessmer, J. M., & Meek, C. L. (1996). Dispersal and Distribution of Calliphoridae (Diptera) Immatures from Animal Carcasses in Southern Louisiana. *Journal of Medical Entomology*, 33(4), 665-669.
- Thyssen, P. J., de Sousa, C. M., Shimamoto, P. M., de Brito Salewski, T., & Carcalho Moretti, T. (2014). Rates of development of immatures of three species of *Chrysomya* (Diptera: Calliphoridae) reared in different types of animal tissues: implications for estimating the postmortem interval. *Parasitology Research*, 113, 3373–3380.
- Tomberlin, J. K., & Adler, P. H. (1998). Seasonal Colonization and Decomposition of Rat Carrion in Water and on Land in an Open Field in South Carolina. *Journal of Medical Entomology*, 35(5), 704-70935.
- Triplehorn, C. A., & Johnson, N. F. (2005). *Borror and DeLong's Introducción to the Study of Insects* (7ta Edición ed.). USA: Thomson Brook/Cole.
- Valdés-Perezgasga, M. T., & García-Espinoza, F. (2014). Dinámica de Calífóridos (Diptera: Calliphoridae) en tres municipios de la Comarca Lagunera en el periodo 2012-2013. *Entomología Mexicana*, 345-350.
- Van Hoven McLeod, E. (2015). The effect of rainfall on blowfly (Calliphoridae) activity and decomposition on recently deposited animal remains (Tesis ed.). Washington D. C.: University of Vermont.
- Vargas, J., & Wood, M. (2010). Calliphoridae (Blow flies). En B. V. Brown, A. Borkent, J. M. Cumming, D. M. Wood, N. E. Woodley, & M. A. Zumbado, *Manual of Central American Diptera Vol. 2* (págs. 1297-1304). Ottawa: NCR CNRC.

- Vasconcelos, S. D., Cruz, T. M., Salgado, R. L., & Thyssen, P. J. (2013). Dipterans associated with a decomposing animal carcass in a rainforest fragment in Brazil: Notes on the early arrival and colonization by necrophagous species. *Journal of Insects Science*, 13(145), 1-11.
- Vass, A. A., Smith, R. R., Thompson, C. V., Burnett, M. N., Dulgerian, N., & Eckendore, B. A. (2008). Odor analysis of decomposing buried human remains. *Journal of Forensic Science*, 53(1), 384-391.
- Vergara - Pineda, S. (2011). Arribo y dispersión de algunas moscas (Diptera: Calliphoridae) con importancia forense en Saltillo, Coahuila. Tesis de Doctorado. Saltillo: Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- Villet, M. H., Richards, C. S., & Midgley, J. M. (2009). Contemporary Presicions, Bias and Acuracy of Minimum Post-mortem Intervals Estimates Using Development of Carrion-Feeding Insects. En J. Amendt, M. L. Goff., C. P. Campobasso, & M. Grassberger (Edits.), *Current Concepts in Forensic Entomology* (págs. 109-137). New York: Springer.
- Voss, S. C., Spaffort, H., & Dadour, I. R. (2009). Anual and Seasonal patters of insect succession on decomposin remains at tow location in western Australia. *Forensic Science International*, 193(1-3), 26.36.
- Watson, E. J., & Carlton, C. E. (2005). Watson, E. Insect Succession and Decomposition of Wildlife Carcasses During Fall and Winter in Louisiana. *Journal of Medical Entomology*, 42(2), 193-203.
- Weidner, L. M., Jennings, D. E., Tomberlin, J. K., & Hamilton, G. C. (2015). Weidner, L. M., Jennings, D. E., Tomberlin, J. K., & Hamilton, G. C. (2015). Seasonal and Geographic Variation in Biodiversity of Forensically Important Blow Flies (Diptera: Calliphoridae) in New Jersey, USA. *Journal of Medical Entomology*, 52(5), 937-946.
- Wells, J. D., & Greenberg, B. (1992). Interacción entre *Chrysomya rufifacies* y *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae): las posibles consecuencias de una invasión. *Boletín de Investigación Entomológica*, 82(1), 133-137.

- Wells, J. D., & LaMotte, L. R. (2010). Estimating the postmortem interval. En J. H. Byrd, & J. L. Castner (Edits.), *Forensic entomology: the utility of arthropods in legal investigation* (págs. 367-388). Boca Raton: CRC Press.
- Whitworth, T. (2012). Identification of Neotropical blow flies of the genus *Calliphora* Robineau-Desvoidy (Diptera: Calliphoridae) with the description of a new species. *Zootaxa*, 3209(1), 1–27.
- Whitworth, T. (2006). Key to the genera and species of blow flies (Diptera: Calliphoridae) of America North of Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washinton*, 108(3), 689-725.
- Whitworth, T. (2010). Keys to the genera and species of blow flies (Diptera: Calliphoridae) of the West Indies and description of a new species of *Lucilia* Robineau-Desvoidy. *Zootaxa*, 2663(1), 1–35.
- Yin, C.-M., Qin, W.-H., & Stoffolano, J. J. (1999). Regulation of mating behavior by nutrition and the corpus allatum in both male and female *Phormia regina* (Meigen). *Journal of Insect Physiology*, 45(1), 815–822.
- Zabala, J., Diaz, B., & Saloña-Bordas, M. I. (2014). Seasonal Blowflies Distribution and Abundance in Fragmented Landscapes. Is it useful in Forensic inference about where a Corpse has been Decaying? *PLoS ONE*, 9(6), 1-11.
- Zamudio, R. S., Rzedowski, J., Carranza, G. E., & Calderon de Rsedowski, G. (1992). *La vegetacion del Estado de Querétaro: panorama preliminar*. Pátzcuaro: Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío.
- Zibordi-Giao, J., & Godoy, W. A. (2007). Ovipositional Behavior in Predator and Prey Blowflies. *Journal of Insect Behavior*, 20(1), 77-86.
- Zou, B.-X., Yin, C.-M., Stoffolano, J. J., & Tobe, S. S. (1989). Juvenile hormone biosynthesis and release during oocyte development in *Phormia regina*. *Physiological Entomology*, 14(1), 233–239.

7. APÉNDICE

7.1 Descomposición y sucesión cadavérica

Desde el punto de vista de la medicina médico legal, el proceso de descomposición comienza a partir de la manifestación de un conjunto de signos, dentro de los que destacan: el livor mortis, que aparece debido al asentamiento de la sangre una vez que ha cesado su circulación por el cuerpo, este signo se manifiesta en forma de una mancha violeta extendida en la regiones bajas del cuerpo; el rigor mortis o rigidez post- mortem y se debe al agotamiento de moléculas de ATP que actúan en el desacoplamiento de la actina y miosina en la fibras musculares; el descenso de la temperatura corporal de forma gradual hasta igualar la temperatura ambiental, a cual se le denomina algor mortis; el signo de Stenon Louis, este se produce por la deshidratación del globo ocular, que se manifiesta como una tela glerosa en la córnea; y el signo de Sommer que es la aparición de manchas escleróticas en los costados de la córnea (Mego-Julca, 2016).

Los fenómenos cadavéricos tardíos, en especial los destructivos comienzan con la autólisis celular y culminan con la esqueletización. Las etapas en que se clasifica este progreso y los criterios que definen cada una de estas etapas son ampliamente variables y dependen principalmente del propósito de la clasificación. En el campo de la entomología han sido propuestas diversas clasificaciones que describen los cambios físicos ocurridos en el cuerpo después de la muerte (Goff, 2009); una de las más utilizadas es la clasificación propuesta por Lord y Goff en 2003, la cual consta de las siguientes etapas:

La primera etapa se denomina “fresco” que comienza con la autólisis celular a consecuencia del descenso del oxígeno tisular, que promueve el aumento de la actividad microbiana anaeróbica, principalmente de las bacterias presentes en el intestino y otros órganos internos: el cambio de la coloración subdérmicos, que se debe a la dispersión de bacterias por los vasos sanguíneos, las cuales transforman la hemoglobina en sulfohemoglobina, que proporciona una apariencia verdosa. Durante esta etapa, debido a la descomposición de los carbohidratos, proteínas y lípidos, son liberados al ambiente algunos compuestos orgánicos volátiles, estas

señales químicas son detectadas por insectos sarcosaprófagos o necrófilos, por lo cual se produce la colonización del cadáver. Los artrópodos más abundantes suelen ser moscas de la familia Calliphoridae y Sarcophagidae, que arriban en busca de un sitio adecuado para ovopositor o larvipositar respectivamente, a menudo en orificios naturales o heridas (Jhonson, 1975; Byrd & Castner, 2009; Goff, 2009) (Fig. 27-A).

La segunda etapa se denomina “hinchado” debido a que los gases derivados de la descomposición anaerobia se van acumulado, produciendo un progresivo cambio de presión y temperatura al interior del cuerpo, esto causa que algunos fluidos internos salgan por orificios naturales o heridas, frecuentemente también se presenta el prolapso de algunos tejidos como el ano y/o la vagina. En esta etapa, los huevecillos de las moscas, ya han eclosionado y comienzan a internarse en el cuerpo para comenzar o continuar su actividad alimenticia. La abundancia de adultos de la familia Calliphoridae sobrevolando el cadáver, es especialmente abundante en este periodo, debido a la continua liberación de gases que actúan como atrayentes (Jhonson, 1975; Goff, 2009) (Fig. 27-B).

La tercera etapa denominada “Decaimiento” se caracteriza por la liberación de la mayor parte de los gases acumulados, a través de fisuras en la piel provocadas por la actividad alimenticia de las larvas, al interior del cadáver. Al existir entrada de oxígeno al interior, las larvas pueden continuar con su actividad alimenticia y posteriormente migrar. La actividad de las bacterias anaerobias decrece y aumentan las bacterias aerobias. Los tejidos internos sufren un proceso de licuefacción. Al final de esta etapa, una proporción importante de individuos que habían sido ovopositados durante la primera etapa, han completado su desarrollo larval y emprenden el abandono del cuerpo. Adicionalmente comienza a ser importante, la presencia de otros tipos de artrópodos como, principalmente coleópteros de las familias Staphylinidae, Histeridae, Silphidae, y también algunos himenópteros (Jhonson, 1975; Goff, 2009) (Fig. 27-C).

La cuarta etapa se denomina, "Post-decaimiento", en este punto las larvas de las moscas han consumido la mayor parte de los tejidos, excepto piel, cartílago y tejido óseo y han abandonado el cuerpo, lo cual causa una importante deshidratación del medio (Fig. 27-D). Al mismo tiempo produce el arribo de algunos escarabajos de la familia Cleridae y Dermestidae, los cuales terminan por consumir piel y cartílago dando pie a la última etapa que es la esqueletización del cadáver (Jhonson, 1975; Goff, 2009) (Fig. 27-E).



Figura 27. Clasificación de las etapas de descomposición conforme a lo propuesto por Lord y Goff 2002. A) Fresco, B) Hinchado, C) Decaído, D) Post-decaído, E) Esqueletización.

7.2 Tablas de residuales ajustados para el análisis de arribo (día-especie).

Tabla 15. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Verano.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
2	-1.565	0.201	1.955
3	0.036	0.097	-0.209
4	1.117	-0.236	-1.245

$p = 0.22$, $X^2 = 5.6407$, $GL = 4$

Tabla 16. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Otoño.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
2	-2.041	-0.445	5.000
3	0.400	0.087	-0.981
4	1.021	-0.668	-0.833
5	-1.106	1.367	-0.301

$p < 0.05$, $X^2 = 27$, $GL = 6$

Tabla 17. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Invierno.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
1	-1.486	-2.463	9.037
2	-0.785	-0.293	1.631
3	1.704	-1.429	-0.455
4	-0.312	1.728	-2.864
5	1.026	-0.268	-1.465

$p < 0.05$, $X^2 = 95.27$, $GL = 12$

Tabla 18. Residuales ajustados obtenidos para cada observación a partir la prueba de asociación día-especie durante el arribo en Primavera.

Día	<i>Ch. rufifacies</i>	<i>Co. macellaria</i>	<i>L. eximia</i>
1	-1.118	0.278	2.249
2	0.198	0.442	-1.722
3	1.315	-1.055	-0.685

$p < 0.05$, $X^2 = 6.67$, $GL = 4$