



***Moringa oleifera*: un árbol multiusos para las zonas tropicales secas**

***Moringa oleifera*: a multipurpose tree for the dry tropics**

Mark E. Olson¹✉ y Jed W. Fahey²

¹Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Tercer circuito s/n, Ciudad Universitaria, Apartado postal 70-367, 04510 México, D.F., México.

²Johns Hopkins University, School of Medicine, Department of Pharmacology and Molecular Sciences, Lewis B. and Dorothy Cullman Cancer Chemoprotection Center, and Bloomberg School of Public Health, Department of International Health, Center for Human Nutrition. 725 N. Wolfe Street, 406 WBSB Baltimore, Maryland 21205-2185 USA.

✉ molson@ibunam2.ibiologia.unam.mx

Resumen. En zonas tropicales secas, el árbol de la moringa (*Moringa oleifera* Lam.) es objeto de gran atención por parte de los productores, en tanto que crece el número de proveedores que promueven la planta como panacea. Ante esta situación, es necesario separar los usos que están identificados y fundamentados por el conocimiento científico de aquellos que no lo están. Con base en el presente estudio y en la literatura, se presenta un resumen de las bases científicas que sustentan algunos de los beneficios de la moringa, en la medida de lo que hasta hoy se conoce. Los análisis comprueban que la harina de hoja de la moringa se compara favorablemente con la leche en polvo en cuanto a sus componentes de proteína y de calcio y tiene, adicionalmente, un alto contenido de vitamina A. Además de su valor nutritivo, las hojas son ricas en antioxidantes, entre los cuales destacan los isotiocianatos, los cuales parecen presentar propiedades anticancerígenas, hipotensoras, hipoglucemiantes y antibióticas. Las concentraciones de factores antinutritivos en las hojas, tales como inhibidores de proteasas, taninos, saponinas y lectinas, son insignificantes. La mayoría de los estudios sobre las cualidades benéficas de la moringa se han llevado a cabo *in vitro* o en animales; por lo tanto, se desconocen las dosis necesarias para producir algún efecto benéfico en humanos. Sin embargo, dado que los beneficios potenciales son muchos y los niveles de sustancias antinutricionales bajísimos, no encontramos argumentos en contra del consumo de la planta. En resumen, *Moringa oleifera* es un alimento nutritivo y benéfico que ofrece características muy atractivas para establecer su cultivo en comunidades sostenibles en el trópico seco de México y otros países de Latinoamérica.

Palabras clave: factores antinutricionales, antioxidantes, desarrollo comunitario, germoplasma, glucosinolatos/isotiocianatos, nutrición, proteínas, agricultura tropical.

Abstract. Farmers in the dry tropics are increasingly turning their attention to the moringa tree (*Moringa oleifera* Lam.), while the plant is increasingly touted as a cure-all for ailments from cancer to hysteria. Given the interest in the plant, it is crucial to separate unsubstantiated uses from scientific understanding. Drawing on our own research and on the literature at large, we summarize the scientific basis for several of moringa's purported benefits while emphasizing the limits to our knowledge. Nutritional analyses show that dried moring leaf powder compares favorably with powdered milk in its protein and calcium content, in addition to having a high content of Vitamin A. In addition to their nutrients, moringa leaves contain powerful antioxidants, of which the isothiocyanates are remarkable for their anticancer, hypotensive, hypoglycemic, and antibiotic properties. At the same time, antinutritional factors, such as protease inhibitors, tannins, saponins, and lectins are found in very low amounts. The great majority of studies on moringa properties have been carried out *in vitro* or in animal systems. Without clinical studies in humans, it is impossible to specify the dose necessary to produce a specific beneficial effect in humans. However, the levels of antinutritional factors are sufficiently low and the potential beneficial effects are sufficient that we find no arguments against consumption of the plant. In summary, as a nutritious and beneficial food, *Moringa oleifera* appears to offer an attractive component for building sustainable communities in the in dry tropics of Mexico and other parts of Latin America.

Key words: antinutritional factors, antioxidants, community development, germplasm, glucosinolates/isothiocyanates, nutrition, protein, tropical agriculture.

Recibido: 16 octubre 2010; aceptado: 09 febrero 2011

Introducción

La importancia del trópico seco para la humanidad, junto con la urgente necesidad de su conservación, hace esencial el estudio, la ampliación y optimización de la gama de especies vegetales disponibles para el aprovechamiento de estas zonas (Janzen, 1988; Miles et al., 2006; Stephenson and Fahey, 2004; Piperno et al., 2009). En este contexto, un árbol que ha recibido mucha atención en los últimos años (Fuglie, 2001; Fahey, 2005; Ferreira et al., 2008) es *Moringa oleifera* Lam., conocido comúnmente como moringa. Este árbol tiene un gran potencial para su cultivo en México así como en muchas partes de América tropical por su combinación singular de propiedades. Las hojas son comestibles y ricas en proteínas, con un perfil de aminoácidos esenciales muy balanceado. Al mismo tiempo, contiene vitaminas, principalmente A y C, en altas cantidades, así como antioxidantes potentes. Los frutos jóvenes son comestibles y las semillas producen un aceite comestible y lubricante de altísima calidad. Los desechos del prensado de las semillas para obtener el aceite contienen uno de los floculantes o aglutinantes vegetales más potentes que se conocen y pueden eliminar la turbidez del agua. Sus hojas ofrecen un forraje nutritivo para los animales, así como también los residuos de las semillas después de la extracción de aceite y aun las ramas molidas (Martínez, 1959; Reyes et al., 2006). Estos son sólo algunos de los usos de este árbol, que además crece con suma rapidez, tolera el calor y es resistente a las sequías.

A pesar de su auge notable, existen muchas dudas acerca de la moringa, tanto entre los productores potenciales como en los consumidores. Muchas de estas dudas surgen del escepticismo que inevitablemente generan las campañas publicitarias que bombardean al público con una panacea tras otra en el intento de generar ganancias. El aumento en la oferta de productos derivados de la moringa ejemplifica este fenómeno, y en su publicidad podemos encontrar afirmaciones de que no sólo es nutritiva, sino que curará desde la epilepsia hasta la histeria. Asimismo, muchas personas se preguntan si el consumo de la moringa podría tener algún efecto colateral. El propósito de este artículo es ofrecer una introducción breve a este árbol tan singular. Posteriormente, se realiza una breve revisión de los beneficios que se le atribuyen a la moringa y se intenta identificar hasta qué punto estas aplicaciones están sustentadas por trabajo científico. Al mismo tiempo, se precisan algunos de los aspectos que requieren mayor investigación. Se muestra por qué la moringa es un árbol útil cuyo consumo ofrece beneficios importantes, pero lejos de presentarlo como una panacea, se sugiere que la comercialización de sus productos tiene que ser clara respecto a lo

que genuinamente ofrece la planta, y conforme al nivel de conocimiento que de ella se tiene.

Introducción a las moringáceas. La moringa pertenece a la familia Moringaceae, un grupo pequeño de plantas dentro del inmenso orden Brassicales que incluye la familia de la col y del rábano, junto con la familia del mastuerzo y de las alcaparras (APG, 2009). La familia más cercanamente emparentada con Moringaceae es Caricaceae, la de la papaya, con la cual comparte la característica de presentar glándulas en el ápice del peciolo (Fig. 1; Olson, 2002b). Moringaceae comprende únicamente un género, *Moringa*. Dentro de *Moringa* hay 13 especies (Verdcourt, 1985; Olson, 2002a), las cuales abarcan una gama muy diversa de hábitos o formas de crecimiento, desde hierbitas y arbustos hasta árboles grandes (Olson y Razafimandimbison, 2000; Olson, 2001a y 2001b). Si bien varían mucho en su forma, es muy fácil distinguir un miembro de *Moringa* de cualquier otra planta.

Moringaceae se distingue de las otras familias por una combinación única de rasgos (Olson, 2010). Sus especies se caracterizan por tener hojas pinnadas grandes, en donde cada hoja está dividida en muchos folíolos dispuestos sobre un armazón llamado raquis (Fig. 1A). Los frutos forman una cápsula larga y leñosa que cuando alcanza la madurez se abre lentamente en 3 valvas que se separan la una de la otra por su longitud, quedando pegadas sólo en la base del fruto (Figs. 1B, C). En la mayoría de las especies, las semillas presentan 3 alas longitudinales. La combinación de hojas pinnadas, frutos trivalvados y semillas con 3 alas hace que sea muy fácil reconocer una *Moringa*. Para asegurar la identificación, se pueden buscar las glándulas foliares características de esta familia, las cuales se encuentran en ambos lados flanqueando la base o en el ápice del peciolo y en la mayoría de las articulaciones del raquis (Fig. 1). Otras características únicas de la familia, pero menos fáciles de observar, incluyen el estilo hueco y las anteras con 2 esporangios o cámaras para el polen en vez de los 4 que suelen presentar las plantas con flor (Olson, 2003). Características aún menos aparentes incluyen los ductos de goma en la médula de los tallos y elementos de vaso con placas de perforación sin bordes (Olson y Carlquist, 2001; Olson, 2002b).

Moringa oleifera: nombres y distribución. Si bien la moringa es fácil de reconocer, existe confusión acerca de cuál es su nombre científico correcto (Keraudren y Gillett, 1963). A la planta que conocemos como *Moringa oleifera* se le han aplicado nombres como *Guilandina moringa*, que se remonta a Linneo en el año 1753, y también *Hyperanthera moringa* (L.) Vahl. Todavía es común que algunos autores empleen el nombre *Moringa pterygosperma* Gaertn. (p.ej. Morton, 1991), que es un nombre ilegítimo de acuerdo con las reglas de nomenclatura botánica. Estas reglas también

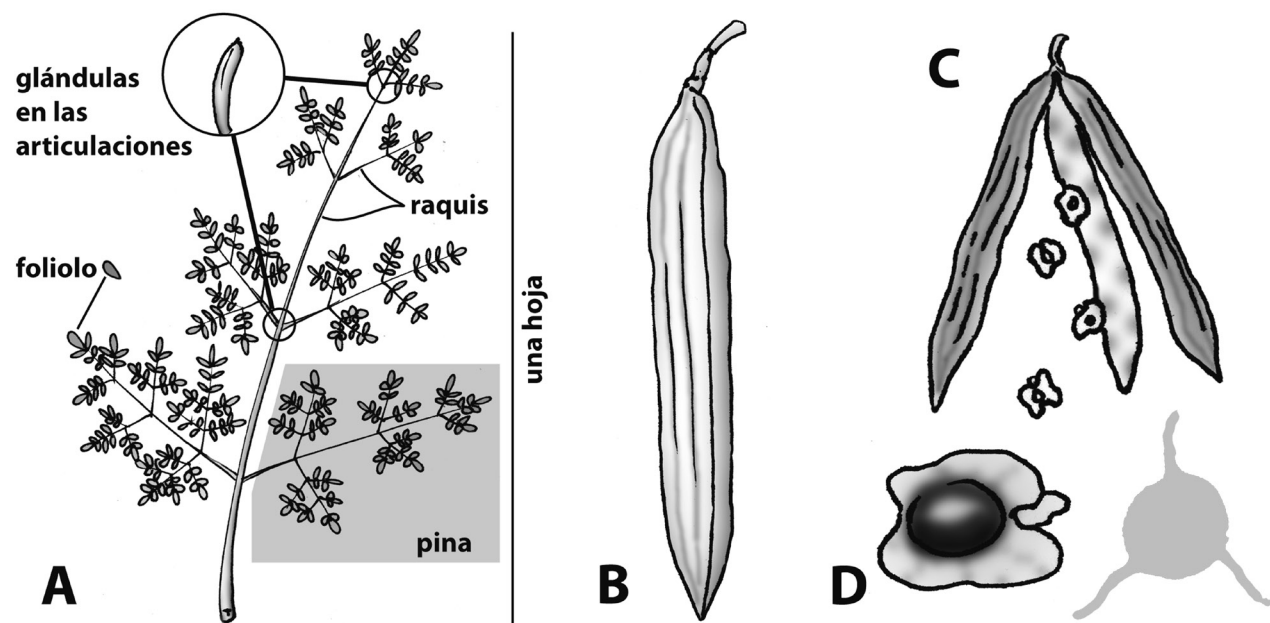


Figura 1. Identificación. La moringa (*Moringa oleifera*) es fácil de identificar por su combinación inconfundible de caracteres. A, hojas grandes, pinnadas, que pueden alcanzar unos 60 cm de longitud; están divididas en folíolos dispuestos sobre un raquis. En la articulación de cada raquis se encuentran pequeñas glándulas de 1 mm de longitud. B-D. Frutos y semillas. B, fruto, una cápsula ligera, leñosa y seca, que en la madurez mide de 10 a 30 o hasta 50 cm; C, el fruto se abre en 3 partes o valvas; D, semillas de 1.5-3 cm de diámetro con un centro de color café oscuro y 3 alas de color beige; la silueta muestra la configuración de las 3 alas. La moringa es la única planta en México con hojas pinnadas con glándulas en las articulaciones, frutos con 3 valvas y semillas con 3 alas.

indican que *G. moringa* y *H. moringa* carecen de validez, mientras *M. oleifera* tiene prioridad y constituye el nombre válido. Para fines de la presente discusión emplearemos “moringa” y “*Moringa oleifera*” como términos equivalentes mientras “*Moringa*” se referirá al género.

Otros de los problemas que enfrenta esta especie es el conocimiento de su historia natural, ya que, como muchas plantas de importancia económica, se sabe muy poco de *Moringa oleifera* en el estado silvestre. Se ha registrado en los bosques tropicales caducifolios del noroeste de la India y en el este de Pakistán (p.ej. Haines, 1922), en la zona entre Simla en la India y Faisalabad en Pakistán (Verdcourt, 1985). Sin embargo, existen pocos registros publicados acerca de la distribución natural de la planta, por lo cual un estudio detallado de los bosques remanentes de esa zona revelaría mucho acerca de la distribución natural de este recurso importante, así como del germoplasma existente (Olson, 2001b). Pandey et al. (2010) presentan un mapa de distribución que muestra una franja amplia del norte de la India donde la planta crece silvestre pero, lamentablemente, no ofrecen una discusión sobre cómo se distinguen los árboles silvestres de los cultivados, una consideración esencial para poder dilucidar la distribución natural de una planta cultivada. Por lo tanto, seguimos sin entender bien la distribución silvestre de esta planta. En contraste con lo

poco que se sabe acerca de su distribución natural, queda ampliamente comprobado por registros de herbario que *M. oleifera* se cultiva en todos los países tropicales del mundo (Verdcourt, 1985).

Cuando se habla de la distribución de la moringa es esencial hacer la distinción entre términos como “nativo”, “silvestre” y “naturalizado”. Varios autores que escriben sobre los usos de *M. oleifera* se refieren a la planta como “naturalizada” o hasta “silvestre” cuando se observa en países fuera de su lugar de origen. Esta terminología es incorrecta, pues el proceso de naturalización biológica implica que un organismo se establezca en una región en donde no es nativo y logre sobrevivir y reproducirse por muchas generaciones sin asistencia humana. Estas plantas se llaman malezas y pueden llegar a ser un problema sumamente serio para la agricultura y para el manejo de recursos naturales silvestres (Villaseñor y Espinoza, 1998). Si una planta llega a encontrarse en una lista de malezas conocidas, sus posibilidades de transporte entre países y su utilización podrían verse severamente restringidos (véase la reglamentación australiana, que prohíbe la importación de *M. stenopetala* a ese país). En el caso de *M. oleifera*, no existen registros de su naturalización en ningún hábitat natural (Olson, 2010). A veces se pueden encontrar plántulas estableciéndose debajo de sus progenitores en zonas

perturbadas, tales como lotes baldíos, camellones y bordes de caminos, pero esta es una situación muy distinta a, por ejemplo, la invasión en los desiertos de México por el pasto *Cenchrus ciliaris*, que sí está naturalizado y que tiene un impacto sumamente nocivo en estas comunidades (de la Barrera, 2008). Para evitar restricciones innecesarias en cuanto al transporte y la utilización de la moringa, es importante evitar términos como “naturalización” o “silvestre” cuando se refiere a la práctica de cultivar la planta. Esto no implica que no sea necesario proceder con cautela con cualquier planta no nativa, pero en el caso de *M. oleifera*, no se cuenta con ningún registro de la planta como maleza en ninguna parte del mundo, únicamente registros de cultivo muy extensos.

Muchos productores agrícolas en México se preguntan si la planta se puede cultivar en este país. La respuesta es que ya es parte de la horticultura tradicional desde hace mucho tiempo, principalmente con fines ornamentales: la encontramos abundantemente en los pueblos de toda la costa del Pacífico, desde el sur de Sonora hasta Chiapas, incluyendo el sur de la península de Baja California (al sur de La Paz y de Todos Santos). Los ejemplares de moringa son especialmente abundantes y frondosos en las llanuras calientes del sur del istmo de Tehuantepec. La planta también se cultiva en los poblados de las depresiones tropicales secas del país, como la del Balsas y la depresión central de Chiapas. La planta se encuentra en los pueblos de la zona del Infiernillo y en las cercanías de Apatzingán, Mezcala, Iguala y Tequesquitengo. Como se puede apreciar gracias a su distribución cultivada, la moringa es una planta de zonas cálidas que nunca sufren heladas. En general, prospera mejor por debajo de los 500 m snm y crece muy poco cuando se cultiva a altitudes mayores a 1 500 metros.

Es probable que la planta haya llegado a territorio mexicano por primera vez gracias a marineros filipinos durante los viajes de la Nao de China, que cubría la ruta entre Manila y Acapulco. Si llegó de esta manera, seguramente era utilizada como alimento por los miembros de la tripulación. Este hábito de comer la planta se ha perdido a lo largo de los siglos, pues como se mencionó anteriormente, las plantas en cultivo informal en México tienen casi exclusivamente fines ornamentales (observación de los autores). Sin embargo, en 1959, Martínez anotó que “las vainas tiernas son comestibles y se usan en sopa o se preparan a manera de espárragos; las raíces tienen sabor picante como el rábano rústico y se usan como condimento en lugar de éste, las semillas maduras se tuestan y consumen como nueces, siendo su sabor dulce, ligeramente amargo y agradable; las almendras son oleaginosas; las hojas se comen como verdura y también pueden servir de forraje” (p. 415). Como evidencia del interés en la producción de esta planta desde el siglo pasado, este mismo autor

comenta que “El Ferrocarril del Sud Pacífico, por conducto de su Departamento Industrial y Agrícola hizo algunos trabajos de introducción y aclimatación en Escuinapa, Rosario y Culiacán, Sin. y en Empalme, Son.” (p. 416).

Con el reciente auge mundial del cultivo de la moringa (Fuglie, 2001), el árbol ha llegado a México en forma de semillas desde África y la India, generalmente para su cultivo en campos especializados, con la finalidad de cosechar hojas. Si bien actualmente hay en muchos países un gran interés en el aprovechamiento del árbol y la planta ha existido en México quizás por siglos, las personas que practican el cultivo popular de *M. oleifera* usualmente desconocen el interés por el árbol, mientras los agricultores interesados en cultivar la planta a escalas grandes ignoran la presencia de la moringa en la horticultura tradicional mexicana (véase también Thurber y Fahey, 2009).

Propiedades de Moringa oleifera y su sustento científico.

Proteínas. Una de las características más atractivas de la moringa es el alto contenido de proteína en sus hojas. Los testimonios de Fuglie (2001) sobre un sinfín de casos en África occidental donde la adición de moringa a la dieta rescató a personas en desnutrición extrema se han tomado como evidencia del extraordinario valor del contenido proteínico de la planta. En este sentido, sus beneficios nutricionales son tan ampliamente reconocidos que hay poco lugar para dudar del impacto positivo del consumo de harina de hoja de moringa en situaciones de inanición inminente. Sin embargo, el desarrollo de un mayor número de pruebas clínicas bien controladas y documentadas con claridad sería de inmenso valor. Los análisis del contenido proteínico de las hojas secas muestran que hasta el 30% de su peso está formado por proteína (la leche en polvo contiene 35%) y que la mayor parte de ésta parece ser directamente asimilable. Además, las hojas contienen todos los aminoácidos esenciales (las unidades de las proteínas que el cuerpo no puede sintetizar) en un perfil alto y bien balanceado (Freiberger et al., 1998). Por todo esto, es claro que la moringa es un alimento importante, un hallazgo que ha sido comprobado de manera repetida (p.ej. Richter et al., 2003). Muchas plantas muestran estructuras ricas en proteínas, por ejemplo los frijoles. Sin embargo, mientras la mayoría de ellas producen estas proteínas en sus frutos, la moringa se destaca por contener las proteínas en sus hojas, las cuales están presentes en el árbol prácticamente todo el año.

Calcio y vitamina A. Varios estudios han indicado que la moringa es una fuente valiosa de vitamina A, pero ha permanecido la duda de si el contenido de esta vitamina se conserva aún después del secado y molido de la hoja. Para examinar esta interrogante, Nambiar y Seshadri (2001) alimentaron ratas con una dieta sin vitamina A por 4 semanas, un tratamiento tan extremo que 4 de las 40 ratas murieron.

Al término de las 4 semanas, los autores dividieron las ratas en 4 grupos. Un grupo recibió acetato de vitamina A, el segundo grupo hoja fresca de moringa, el tercer grupo hoja deshidratada y el cuarto grupo sirvió como comparación y siguió con la dieta carente de vitamina A. Después de 4 semanas, encontraron que, si bien los niveles sanguíneos de vitamina A fueron un poco más bajos en las ratas suplementadas con moringa en comparación con aquellas que recibieron acetato de vitamina A (25.8-28.2 µg/dL vs. 34.7 µg/dL), la administración de moringa parece ser más que suficiente para contrarrestar los efectos de la falta de vitamina A y a una fracción del costo del acetato de vitamina A. Además, el grupo que adquirió más peso fue aquel que consumió moringa, posiblemente por el contenido de proteína en las hojas. En el estudio de Nambiar y Seshadri (2001) quedó claro que tanto las hojas frescas como las secas sirven como suplemento de vitamina A. Más notable aún es el hallazgo de Seshadri et al. (1997), quienes mostraron que las hojas de moringa deshidratadas conservaron su contenido de vitamina A después de 90 días de almacenamiento. Cabe mencionar que es probable que no cualquier proceso de secado conserve las propiedades de las hojas. Es casi seguramente esencial secar las hojas en la sombra y sin exposición a la luz ultravioleta artificial o del sol, pues esta luz fragmenta las largas cadenas moleculares de la vitamina (Allwood y Plane, 1984).

Si bien estudios como el de Nambiar y Seshadri (2001) apuntan fuertemente a la utilidad de la moringa como fuente de vitamina A, escasean los estudios en seres humanos. Un dato notable en esta dirección es el trabajo de Fernández (2010), en donde se suplementó la dieta de 31 niños preescolares de 3 y 5 años de edad con 1.17 gramos de harina de hoja de *Moringa* al día durante 5 meses. Los resultados se compararon contra un grupo control de 25 niños que no recibieron el suplemento alimenticio. Si bien al inicio del estudio no se encontraron diferencias en cuanto al nivel de nutrición de los niños, la autora encontró que la prevalencia de deficiencia de vitamina A disminuyó significativamente de 40 a 14.3% en los niños que recibieron la hoja de *Moringa*, mientras que el grupo de los niños que no recibieron suplemento permanecieron estadísticamente con la misma prevalencia de deficiencia. Asimismo, se observó un aumento notable en la concentración de hemoglobina (la molécula de la sangre que porta el oxígeno) en los niños que recibieron *Moringa*. Estos resultados brindan apoyo a la eficacia de la moringa para combatir la desnutrición humana.

Además de la vitamina A, se suele decir que las hojas de la moringa contienen altos niveles de calcio. En la literatura popular, y especialmente en la publicidad, se leen una y otra vez afirmaciones sobre el alto contenido de calcio de la moringa, tales como “la moringa contiene más calcio

por gramo que el yogurt.” Si bien es cierto que existe un alto contenido de calcio, una parte importante de este calcio está como cristales de oxalato de calcio en las células de la planta (Olson y Carlquist, 2001; Olson, 2001a), una forma que el cuerpo no puede asimilar y que es excretada directamente. Radek y Savage (2008) cuantificaron que el porcentaje de calcio en la moringa en forma de oxalato, y que no puede ser absorbido, es de casi el 38%. Esta cantidad podría parecer muy alta, pero también mostraron que la moringa tiene niveles sumamente altos de calcio (>20mg/g de hoja seca), por lo que aún con la tercera parte en una forma no asimilable, la moringa ofrece cantidades notables de calcio a la dieta. La leche en polvo contiene alrededor de 13 mg/g de calcio (USAID, 2006). Por lo tanto, el polvo de moringa parece compararse favorablemente no sólo en cuanto a su contenido de proteína con la leche en polvo, sino que también en cuanto a su contenido de calcio, a un costo de producción notablemente más bajo que la leche y con un impacto ambiental mucho menor.

Prevención y tratamiento de enfermedades. Los beneficios que se pueden percibir en cuanto al tratamiento o la prevención de enfermedades, y en cuanto al tratamiento de infecciones a través de la aplicación de preparados de moringa, no están tan bien entendidos como sus beneficios nutritivos (Palada, 1996). Si bien existe una tradición extensa, y los testimonios sobre sus beneficios médicos son voluminosos, estos beneficios han recibido relativamente poca investigación científica. Por lo tanto, aquí se intenta revisar algunos de los principales beneficios que se le han atribuido a la planta y la calidad y naturaleza de la evidencia disponible. Es muy recomendable la lectura de 2 artículos recientes que equilibran la evidencia derivada de la medicina no convencional, tales como la medicina tradicional, el conocimiento tribal y testimonios personales, con las pruebas científicas, las cuales son necesarias para tomar decisiones sobre la eficacia de estas prácticas (Sampson, 2005; Talalay y Talalay, 2001).

Desafortunadamente, mucha de la información sobre el efecto de las propiedades de la moringa en seres humanos no cuenta con evidencia apoyada en pruebas clínicas aleatorizadas y controladas con placebo, y tampoco se ha publicado en revistas científicas de alta circulación. Por ejemplo, Shaw y Jana (1982) parecen establecer la moringa como una cura poderosa contra infecciones urinarias; sin embargo, este estudio no incluyó en su diseño algún tipo de comparación o grupo control. Los estudios que carecen de comprobación son rechazados por la medicina occidental, por lo que las propiedades medicinales o nutricionales de la moringa no serán aceptadas por los médicos occidentales hasta que se lleven a cabo estudios de este tipo.

En muchos casos, los estudios se han basado en investigaciones *in vitro* (en células en cultivo en el laboratorio) o

bien han empleado animales como objeto de estudio. Estos estudios aportan explicaciones mecanicistas para algunos de los supuestos beneficios que han surgido de la medicina tradicional (Luqman et al., 2009). Por ejemplo, muchos de estos estudios han comprobado que el tratamiento con la moringa o sus extractos eleva los niveles de una variedad de biomarcadores, antioxidantes y enzimas de detoxificación (Fahey et al., 2004; Faizi et al., 1994; Kumar y Pari, 2003; Rao et al., 1999). Aquí trataremos brevemente el efecto antibiótico y de prevención de cáncer como 2 ejemplos de investigación sobre la moringa en donde la evidencia parece ser especialmente robusta.

Actividad antibiótica. En apoyo de esta propiedad de la moringa, la evidencia tanto científica como tradicional es abrumadora. A pesar de que la evidencia científica ha estado disponible por más de 50 años, la mayoría de los médicos occidentales la desconocen. A finales de la década de 1940 e inicios de la de 1950, un equipo de científicos en la India identificaron una sustancia que llamaron pterigospermina (Das et al., 1954, Anderson et al., 1986), un compuesto que se disociaba fácilmente en 2 moléculas de isotiocianato bencilico (Kurup y Narasimha Rao, 1952, 1954a, b y c; Das et al., 1957a, 1957b; véase también Fahey et al., 2001; Bennett et al., 2003; Amaglo et al., 2010). Ya en ese entonces se intuía que el isotiocianato bencilico tenía un efecto antimicrobiano. Este grupo de científicos no sólo identificó la pterigospermina sino que a la mitad de la década de 1950 llevó a cabo caracterizaciones detalladas y elegantes de la modalidad específica de su actividad antimicrobiana. Investigaciones posteriores también mostraron que la pterigospermina y extractos de la moringa presentaron actividad antibiótica en contra de una variedad de microbios. Sin embargo, el aislamiento y la caracterización de la estructura de estas moléculas resulta un reto técnico, pues pueden ser fácilmente dañadas durante la manipulación. Un ejemplo de estas dificultades podría ser precisamente el caso de la pterigospermina, pues la identificación original de esta sustancia ha sido cuestionada, atribuyéndose a un componente del aislamiento o errores en la caracterización estructural (Eilert et al., 1981). Esto ilustra el hecho de que queda mucho todavía por aprender acerca de este árbol singular. En 1964, Bennie Badget, estudiante del famoso químico Martin Etlinger, publicó en su tesis doctoral los análisis elegantes y cuidadosos con los que identificó una serie de compuestos derivados del isotiocianato bencilico. La identidad de estos compuestos, sin embargo, no estuvo disponible en la literatura científica general hasta su “redescubrimiento”, 15 años después, por parte de Kjaer y colaboradores (1979). Posteriormente, se llevaron a cabo estudios fundamentales sobre la actividad antibiótica del 4-(α -L-ramnopiranosiloxi) bencil glucosinolato (Fig. 2F) y su isotiocianato correspondiente (Fig. 2B). Dichas prue-

bas se destacan por haber demostrado la actividad de esta sustancia contra una gama muy amplia de bacterias y hasta de hongos.

Trabajos recientes de miembros del equipo de los autores se han enfocado en determinar la actividad del 4-(L-ramnopiranosiloxi) bencil isotiocianato, del bencil isotiocianato y otros isotiocianatos contra la bacteria *Helicobacter pylori*. A pesar de que esta bacteria se descubrió tan sólo en la década de 1980, *H. pylori* es un patógeno humano omnipresente en zonas pobres del mundo y otras áreas con cuidado médico insuficiente. Es una de las causas principales de la gastritis y de úlceras gástricas y duodenales y además representa un factor de riesgo muy fuerte para cáncer de estómago, siendo clasificado como un factor cancerígeno por parte de la Organización Mundial para la Salud desde 1993. En cuanto a la eficacia de la moringa, cultivos en el laboratorio de *H. pylori* resultaron ser extraordinariamente susceptibles al 4-(L-ramnopiranosiloxi) bencil isotiocianato y a una variedad de otros isotiocianatos (Fahey et al., 2002; Haristoy et al., 2005). Estos compuestos presentaron actividad contra *H. pylori* en concentraciones hasta 1 000 veces más bajas que aquellas que se emplearon en estudios previos. La actividad de la moringa en contra de *H. pylori* se está estudiando actualmente en pruebas clínicas y el isotiocianato está mostrando actividad apreciable en estudios pilotos (Galan et al., 2004; Yanaka et al., 2005).

Prevención del cáncer. Existe la práctica en la medicina tradicional de emplear la moringa para tratar tumores (Hartwell, 1967-1971). Por lo tanto, miembros del equipo que llevó a cabo este estudio, investigaron la actividad del 4-(4'-O-acetil- α -L-ramnopiranosiloxi) bencil isotiocianato y 4-(L-ramnopiranosiloxi) bencil isotiocianato contra el cáncer. En un estudio de células cultivadas en el laboratorio, se demostró que el 4-(4'-O-acetil- α -L-ramnopiranosiloxi)bencil isotiocianato y el compuesto relacionado niacimicina inhiben fuertemente la inducción de los antígenos que se asocian con ciertos tipos de cáncer (véase también Guevara, et al., 1999; Murakami et al., 1998). Asimismo, la niacimicina también inhibió la producción de tumores en ratones que recibieron dosis de sustancias cancerígenas, mientras el grupo control fue afectado por numerosos tumores (Murakami et al., 1998). En otro estudio en ratones, Bharali et al. (2003) examinaron la prevención de tumores de la piel tras el consumo de extractos de los frutos de la moringa. Este estudio incluyó controles tanto negativos como positivos y mostró una reducción dramática en papilomas de la piel en el grupo que consumió la moringa.

Las prácticas médicas tradicionales han ofrecido indicios desde hace mucho tiempo de que plantas como la moringa podrían desempeñar un papel clave tanto en la pre-

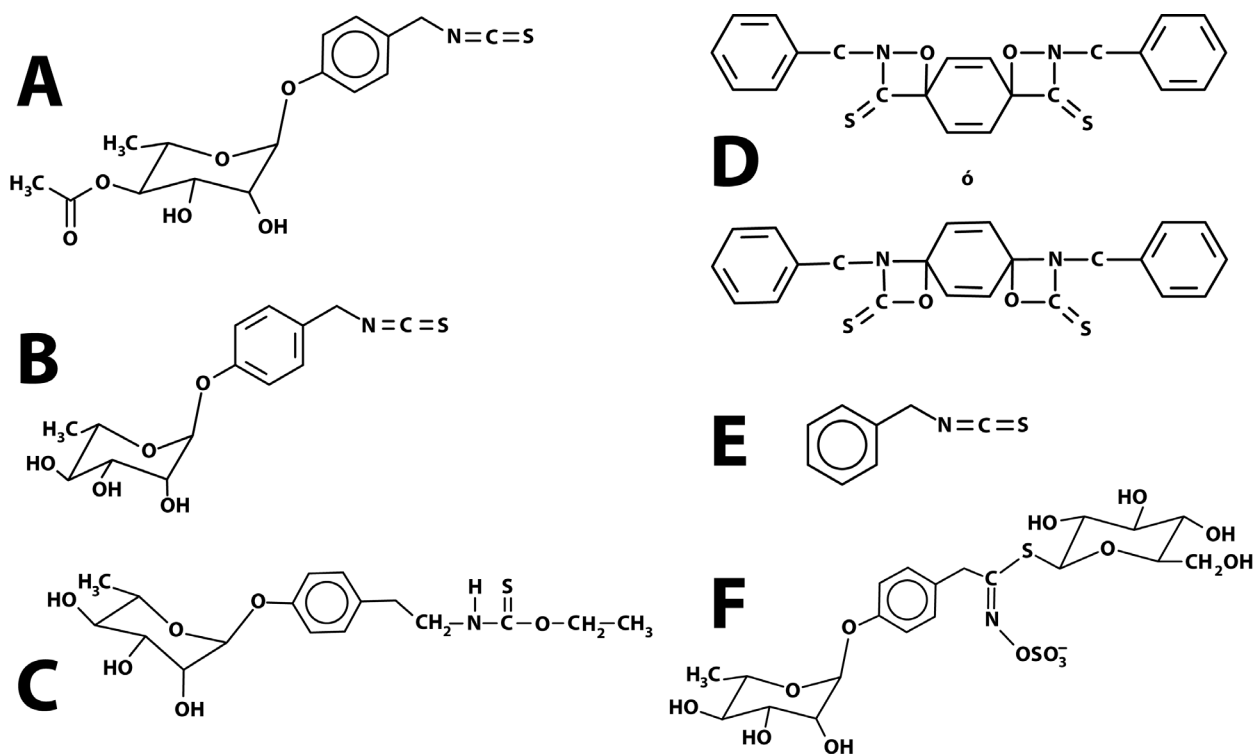


Figura 2. Estructuras fitoquímicas importantes en las especies de *Moringa*. A, 4-(4'-O-acetil-α-L-ramnopiranosiloxi) bencil isotiocianato; B, 4-(α-L-ramnopiranosiloxi) bencil isotiocianato; C, niazimicina (niazimicin en inglés); D, pterigospermina; la identidad de la pterigospermina se ha puesto en duda en estudios que sugieren que podría representar un artefacto del proceso de aislamiento o bien un error de la determinación estructural; E, bencil isotiocianato; F, 4-(α-L-ramnopiranosiloxi) bencil glucosinolato.

vención del cáncer como en terapias para su tratamiento. A su vez, investigaciones recientes han aislado compuestos bioactivos de extractos de moringa. Desafortunadamente, hasta la fecha, las pruebas que exige la medicina moderna no se han realizado. Esto se debe en gran medida a que no se ha demostrado el efecto preventivo contra el cáncer ni la presencia de biomarcadores indicadores de un estado protegido en el ser humano. ¿Significa esto que la moringa no es un quimioprotector? No. Es perfectamente posible que sí lo sea, pero se requiere de estudios más rigurosos para alcanzar la plena aceptación de la moringa como una herramienta para la prevención del cáncer.

Colesterol y glucosa. Algunos usos tradicionales sugieren que la moringa podría ser útil tanto para bajar los niveles de colesterol como los de la glucosa. Estudios recientes en animales parecen sustentar estos usos populares. Por ejemplo, Mehta et al. (2003) alimentaron conejos por 4 meses de una dieta alta en colesterol, provocando altos niveles en la sangre de los animales. Al cabo de 4 meses, incluyeron una dosis de 200 mg de frutos inmaduros (cocidos, secados y molidos) por kilo de peso de cada conejo. Este tratamiento resultó en una reducción del colesterol sanguíneo en comparación con los animales que no recibieron frutos de moringa, así como una reducción en lípidos tota-

les y triglicéridos. Al mismo tiempo, los conejos con altos niveles de colesterol total sufrieron un cambio reduciendo sus lipoproteínas de baja densidad ("colesterol malo") e incrementando las lipoproteínas de alta densidad ("colesterol bueno").

La regulación de los niveles de glucosa (Kar et al., 2003) en México, como en otras partes del mundo, es de gran interés por la incidencia alta de diabetes. Por ejemplo, Ndong et al. (2007) llevaron a cabo un estudio que incluyó tanto ratones normales como ratones Goto-Kakizaki, que presentan diabetes tipo II sin presentar obesidad. Administraron a los ratones glucosa, con y sin harina de hoja de moringa y encontraron que los niveles de glucosa en los ratones que habían comido moringa no fueron tan altos como los de los ratones que no la comieron. Los autores sugirieron que la actividad reguladora de glucosa de la moringa podría darse como resultado de su alto contenido de sustancias polifenólicas como la quercetina y el kempferol. Existe evidencia, entonces, que respalda a la moringa como una alternativa de bajo costo para la regulación de los niveles de glucosa en la sangre.

Antioxidantes en alimentos El proceso de la oxidación no sólo causa la corrosión del hierro sino que procesos parecidos también afectan los alimentos. Los agentes de

conservación se agregan a éstos precisamente para que las grasas poliinsaturadas, como son los aceites vegetales, oxiden (arrancien) más lentamente. Estudios recientes han explorado extractos de la moringa como una alternativa natural a los conservadores artificiales. Anwar et al. (2007) prepararon varios extractos de las hojas de moringa, agregaron los extractos a aceite de girasol y lo almacenaron por 2 meses. Pasado este tiempo, compararon los niveles de peróxidos, dienos y trienos conjugados y los valores de p-anisidina, todos cambios moleculares producidos al arranciarse los aceites. Increíblemente, en los aceites sin el extracto de moringa estos indicadores estaban presentes al doble en comparación con los aceites con moringa. De la misma forma, Reddy et al. (2003) observaron que una cantidad pequeña de hoja molida de moringa retrasó significativamente el proceso de arranciamiento en galletas. Otros estudios comprobaron el efecto antioxidante de las hojas deshidratadas no molidas (Siddhuraju y Becker, 2003) y que el poder antioxidante de las hojas es mayor que el de los frutos verdes o las semillas (Singh et al., 2009).

A partir de estudios como estos, queda claro que *M. oleifera* ofrece antioxidantes eficaces que podrían brindar agentes conservadores naturales alternativos a los conservadores tradicionales como el BHA y BHT. Sin embargo, es posible que no todos los individuos de moringa tengan la misma eficacia. Por ejemplo, Siddhuraju y Becker (2003) mostraron que la actividad antioxidante de distintas cepas de *M. oleifera* cultivadas en la India, en Níger y en Nicaragua difirió en las cantidades relativas de las diferentes sustancias antioxidantes y en su actividad antioxidante en general (véase también Doerr et al., 2009). Por lo tanto, queda claro que es necesario contar con la mayor cantidad posible de cepas de *M. oleifera* y un mayor conocimiento de la variación en los parámetros de interés entre ellas.

¿Tiene efectos colaterales la moringa? Sustancias antinutricionales Muchas personas preguntan cuáles podrían ser los peligros asociados al consumo de la moringa, por lo que en esta sección se abordan algunas cualidades “antinutritivas”. Muchas plantas contienen una buena cantidad de proteína o vitaminas, pero las sustancias antinutritivas que también pueden llegar a tener vuelven su consumo desagradable o hasta peligroso. Por ejemplo, el mesquite contiene cantidades importantes de ciertas proteínas, pero también inhibidores de tripsina (Ortega-Nieblas et al., 1996). La tripsina es un tipo de proteasa, es decir, una enzima que digiere proteínas. Los inhibidores de las proteasas interfieren con la digestión y su presencia en las plantas podría servir para ahuyentar a los herbívoros en el ambiente natural de la planta. Otras sustancias antinutritivas incluyen los taninos, las sustancias amargas que tiñen la corteza de los árboles de color café. Los taninos son compuestos que se unen fuertemente a las proteínas, convirtiéndolas

en no digeribles. Por su parte, las saponinas, sustancias de comportamiento “jabonoso” que también son amargas y a veces tóxicas, son glucósidos que disminuyen la tensión superficial en soluciones acuosas, produciendo una espuma estable y también son capaces de hemólisis (desintegración de los glóbulos rojos). Finalmente, las lectinas son glicoproteínas que se unen a los mucopolisacáridos de la pared intestinal y se pueden considerar como auténticas enterotoxinas. La moringa se destaca porque, a pesar de su alto contenido de proteínas y vitaminas, contiene muy bajos niveles de sustancias antinutritivas. Makkar y Becker (1996) mostraron que las hojas de moringa contenían cantidades despreciables de taninos; asimismo, sus análisis no arrojaron indicios ni de lectinas ni de inhibidores de tripsinas. Encontraron saponinas, pero en cantidades bajas, más o menos equivalentes a los niveles registrados en los frijoles de soya, es decir, en niveles inocuos y no encontraron actividad hemolítica (véase también Makkar y Becker, 1997 y Gidamis et al., 2003).

En el contexto de los factores antinutritivos, cabe regresar al tema del oxalato de calcio. El consumo de espinacas, acelgas, betabel y otras verduras con un contenido elevado de oxalatos podría, sobre todo en combinación con otros factores, como un bajo consumo de agua y el consumo de altos niveles de carne, contribuir a la formación de cálculos renales (Finkelstein y Goldfarb, 2006). Por lo tanto, es esencial contar con detalles sobre los niveles de oxalatos en la moringa, sobre todo de los oxalatos solubles, que son los que pueden contribuir a la formación de cálculos. Aunque los oxalatos están en cantidades abundantes en todos los tejidos de la moringa (Olson, 2001a; Olson y Carlquist, 2001), Radek y Savage (2008) mostraron que las hojas de la planta contienen únicamente oxalatos no solubles. Estos oxalatos no solubles se excretan en las heces, por lo que la moringa no parece ser una planta que contribuya a la formación de cálculos renales, aún si se consume en altas cantidades. En resumen, además de contar con altos niveles de aminoácidos esenciales, vitaminas y antioxidantes, los estudios indican que el consumo de la moringa no presenta riesgo, pues contiene niveles bajísimos de factores antinutritivos.

Es necesario mencionar que algunos glucosinolatos pueden ser bociógenos al interferir con la función de la tiroides. En *Moringa* los glucosinolatos parecen ser elementos clave en la prevención del cáncer, por lo que resulta esencial saber si la planta contiene glucosinolatos bociógenos. Es ampliamente conocido que las plantas de la familia Brassicaceae, parientes no tan lejanas de Moringaceae, contienen el glucosinolato progoitrina que, al hidrolizarse, libera la sustancia bociógena oxazolidonetona. Además, muchos de los glucosinolatos formados alrededor de la molécula indola presentan actividad boció-

gena. Sin embargo, en todos los estudios del contenido fitoquímico de la moringa, se ha encontrado que no contiene progoitrina y que los niveles de glucosinolatos indola son bajísimos (Fig. 2; Faizi et al., 1994, Guevara et al., 1999). Por lo tanto, no existe actualmente información que apunte a un riesgo bociógeno de la moringa. Sin embargo, existe la posibilidad de que algunos de los tiocianatos que contiene podrían presentar actividad bociógena en cantidades muy altas y mucho más allá de lo que se encontraría en una dieta normal, otra área potencial de investigación.

El papel de la moringa en la dieta y el desarrollo comunitario. La pregunta principal de la mayoría de los productores y consumidores de la moringa es si vale la pena cultivarla y consumirla. Con base en esta breve revisión de la literatura y de nuestros estudios, todo parece indicar que el consumo de la moringa ofrece numerosos beneficios nutritivos y contribuye a la prevención de enfermedades. Es importante señalar que sin estudios clínicos en seres humanos es imposible especificar las dosis necesarias para producir algún efecto benéfico, como, por ejemplo, la regulación de los niveles de glucosa en la sangre; sin embargo, parece probable que el consumo en dosis muy pequeñas aportaría poco o nada y para percibir beneficios sería necesario consumir la planta como verdura. Para establecer dosis precisas, el estudio clínico de los beneficios de la moringa es un campo abierto que aportará información muy útil. Sin embargo, la ausencia de esta información no debe ser razón para no consumir la planta, ya que consumimos verduras y frutas todos los días sin la necesidad de guiar nuestra elección con información derivada de estudios clínicos. Además, los beneficios potenciales son muchos y por sus niveles bajísimos de sustancias antinutricionales no se encuentran en este momento argumentos en contra del consumo de la planta. Por lo tanto, *Moringa oleifera* es una opción muy atractiva para ser cultivada en las comunidades tropicales secas de México y de otras partes de Latinoamérica, así como un alimento nutritivo y benéfico que se podría comercializar en una gama amplia de presentaciones. Si bien el conocimiento acerca de la utilidad de la moringa existe, todavía falta mucha investigación. Queda claro que para alcanzar su mejor aprovechamiento será necesario conocer la diversidad genética de la planta y cómo varían los parámetros de interés, tales como contenido de proteína o actividad antioxidante, entre linajes genéticos y entre ambientes.

Si bien la moringa claramente ofrece muchos beneficios potenciales, es necesario reconocer tanto los límites de lo que ofrece la planta como los límites de nuestro conocimiento, de tal suerte que el uso de la planta sea lo más congruente posible con lo que nos ofrece. Por ejemplo, el consumo de moringa como suplemento alimenticio parecería no tener sentido desde el punto de vista de su contenido de pro-

teína, vitaminas y minerales, porque las cantidades que se consumen en “suplementos,” tales como píldoras, pastillas, extractos, etc., no alcanzan niveles relevantes para el cuerpo. El consumo de la moringa como verdura parecería ser necesario para percibir sus beneficios alimenticios plenamente, ya sea en forma seca o aún mejor fresca. Aquí se ofrece un resumen breve de la gran cantidad de afirmaciones que se hacen acerca de las propiedades medicinales de la moringa, sin avalar el consumo de suplementos como cápsulas o concentrados. El criterio que se comparte con el de la mayoría de la comunidad científica es que el desarrollo de alimentos o suplementos nutricionales (como los nutracéuticos) tiene que seguir un camino diseñado explícitamente para producir conocimiento sobre la fitoquímica, el metabolismo y la farmacología (véase también Talalay and Talalay, 2001; Fahey and Kensler, 2007). De ser de otra forma, nunca será posible identificar los riesgos y especificar las dosis necesarias para lograr un beneficio dado.

Conclusión

Por sus características, la moringa puede utilizarse para que las comunidades en México y otras partes de América Latina no sólo mejoren su alimentación, sino que gestionen su sostenibilidad. El encarecimiento de los combustibles de origen fósil, debido a la explotación de yacimientos no convencionales y la menor productividad de varias regiones (Campbell, 2005), provocará, además de los problemas económicos y financieros que ya experimentamos, que el transporte de agua, alimentos y fármacos a los asentamientos humanos sea cada vez más costoso. Ante esta situación, se plantea como alternativa satisfacer el mayor número posible de las necesidades básicas con los recursos disponibles localmente (Odum y Odum, 2006). El mayor precio a pagar para traer alimentos y otros recursos desde sitios lejanos de producción implicará que si una comunidad acaba con un recurso local, ya no será posible reemplazarlo (Jepson, 2004). Por lo tanto, una respuesta ante las complicaciones que traerá el encarecimiento e inevitable agotamiento de los hidrocarburos es el manejo prudente de los recursos vegetales maderables y no maderables de tal forma que puedan ser utilizados para diversos fines (Páez, 2010). La capacidad de la moringa de ofrecer alimentos nutritivos para personas y animales, así como aceite comestible de alta calidad y una gama de otras aplicaciones, la vuelve un elemento sumamente importante para el establecimiento de comunidades sostenibles en el trópico seco, tanto en las áreas rurales como en las ciudades. Esto requiere el desarrollo no sólo de plantaciones en el campo, sino proyectos de agricultura urbana y periurbana en combinación con el aprovechamiento de otras especies.

Agradecimientos

Agradecemos a Armando Páez, Julieta Rosell, Leonardo Alvarado, Vanessa Rojas, Gabriela Montes, Laura Trejo, Isaura Fernández y Alfredo Saynes por sus valiosos comentarios sobre versiones anteriores y a Magda Carvajal por su ayuda con la traducción de los nombres de las sustancias químicas. JWF agradece el apoyo del NIH (USA): R01 CA93780 y la Lewis B. and Dorothy Cullman Foundation.

Literatura citada

- Allwood, M. C. y J. H. Plane. 1984. The degradation of vitamin A exposed to ultraviolet radiation. *International Journal of Pharmaceutics* 19:207-213.
- Amaglo, N. K., R. N. Bennett, R. B. Lo Curto, E. A. S. Rosa, V. Lo Turco, A. Giuffrida, A. Lo Curto, F. Crea y G. M. Timpo. 2010. Profiling selected phytochemicals and nutrients in different tissues of the multipurpose tree *Moringa oleifera* L. [sic], grown in Ghana. *Food Chemistry* 122:1047-1054.
- Anderson, D. M. W., P. C. Bella, M. C. L. Gill, F. J. McDougall y C. G. A. McNab. 1986. The gum exudates from *Chloroxylon swietenia*, *Sclerocarya caffra*, *Azadirachta indica* and *Moringa oleifera*. *Phytochemistry* 25:247-249.
- Anwar, F., A. Siddiq, S. Iqbal y M. Rafique. 2007. Stabilization of sunflower oil with *Moringa oleifera* leaves under ambient storage. *Journal of Food Lipids* 14:35-49.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105-121.
- Bennett, R. N., F. A. Mellon, N. Foidl, J. H. Pratt, M. S. DuPont, L. Perkins y P. A. Kroon. 2003. Profiling glucosinolates and phenolics in vegetative and reproductive tissues of the multipurpose trees *Moringa oleifera* L. (Horseradish tree) and *Moringa stenopetala* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51:3546-3553.
- Bharali, R., J. Tabassum y M. R. H. Azad. 2003. Chemomodulatory effect of *Moringa oleifera*, Lam, on hepatic carcinogen metabolizing enzymes, antioxidant parameters and skin papillomagenesis in mice. *Asian Pacific Journal of Cancer Prevention* 4:131-139.
- Campbell, C. J. 2005. Oil crisis. Multi-Science, Essex. 397 p.
- Das, B. R., P. A. Kurup y P. L. Narasimha-Rao. 1954. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. *Naturwissenschaften* 41:66.
- Das, B. R., P. A. Kurup y P. L. Narasimha-Rao. 1957a. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. Part VII. Antibacterial activity and chemical structure of compounds related to pterigospermin. *Indian Journal of Medical Research* 45:191-196.
- Das, B. R., P. A. Kurup, P. L. Narasimha-Rao y A. S. Ramaswamy. 1957b. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. Part VIII. Some pharmacological properties and *in vivo* action of pterigospermin and related compounds. *Indian Journal of Medical Research* 45:197-206.
- de la Barrera, E. 2008. Recent invasion of buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) of a natural protected area from the southern Sonoran Desert. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:385-392.
- Doerr, B., K. L. Wade, K. K. Stephenson, S. B. Reed y J. W. Fahey. 2009. Cultivar effect on *Moringa oleifera* glucosinolate content and taste: a pilot study. *Ecology of Food and Nutrition* 48:199-211.
- Eilert, U., B. Wolters y A. Nahrstedt. 1981. The antibiotic principle of seeds of *Moringa oleifera* and *Moringa stenopetala*. *Planta Medica* 42:55-61.
- Fahey, J. W. 2005. *Moringa oleifera*: a review of the medical evidence for its nutritional, therapeutic, and prophylactic properties. Part 1. *Trees for Life Journal* 1:5. Disponible en <http://www.TFLJournal.org/article.php/20051201124931586>; última consulta: 14.X.2010.
- Fahey, J. W., X. Haristoy, P. M. Dolan, T. W. Kensler, I. Scholtus, K. K. Stephenson, P. Talalay y A. Lozniewski. 2002. Sulforaphane inhibits extracellular, intracellular, and antibiotic-resistant strains of *Helicobacter pylori* and prevents benzo[a]pyrene-induced stomach tumors. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:7610-7615.
- Fahey, J. W. y T. W. Kensler. 2007. Role of dietary supplements/nutraceuticals in chemoprevention through induction of cytoprotective enzymes. *Chemical Research in Toxicology* 20:527-576.
- Fahey, J. W., A. T. Dinkova-Kostova y P. Talalay. 2004. The "Prochaska" microtiter plate bioassay for inducers of NQO1. *In* *Methods in enzymology*, vol. 382, Parte B, H. Sies y L. Packer (eds.). Elsevier Science, San Diego, California. p. 243-258.
- Fahey, J. W., A. T. Zalcmann y P. Talalay. 2001. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. *Phytochemistry* 56:5-51. [corrigendum: *Phytochemistry* 59:237].
- Faizi, S., B. S. Siddiqui, R. Saleem, S. Siddiqui, K. Aftab y A. H. Gilani. 1994. Isolation and structure elucidation of new nitrile and mustard oil glycosides from *Moringa oleifera* and their effect on blood pressure. *Journal of Natural Products* 57:1256-1261.
- Fernández, I. V. 2010. *Moringa oleifera* y su impacto en el estado nutricional de vitamina A, hierro y zinc en preescolares: Estudio piloto. Tesis maestría, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, Hermosillo, Sonora.
- Ferreira, P. M. P., D. F. Farias, J. T. de A. Oliveira y A. de F. U. Carvalho. 2008. *Moringa oleifera*: bioactive compounds and nutritional potential. *Revista de Nutrição Campinas* 21:431-437.

- Finkelstein, V. A. y D. S. Goldfarb. 2006. Strategies for preventing calcium oxalate stones. *Canadian Medical Association Journal* 174:1407-1409.
- Freiberger, C. E., D. J. Vanderjagt, A. Pastuszyn, R. S. Glew, G. Mounkaila, M. Millson y R. H. Glew. 1998. Nutrient content of the edible leaves of seven wild plants from Niger. *Plant Foods for Human Nutrition* 53:57-69.
- Fuglie, L. J., ed. 2001. The miracle tree: The multiple attributes of moringa. Technical Centre for Agricultural and Rural Cooperation, Wageningen/ Church World Service, New York. 172 p.
- Galan, M. V., A. A. Kishan y A. L. Silverman. 2004. Oral broccoli sprouts for the treatment of *Helicobacter pylori* infection: a preliminary report. *Digestive Disease Science* 49:1088-1090.
- Gidamis, A. B., J. T. Panga, S. V. Sarwatt, B. E. Chove y N. B. Shayo. 2003. Nutrient and antinutrient contents in raw and cooked young leaves and immature pods of *Moringa oleifera*, Lam. *Ecology of Food and Nutrition* 42:399-411.
- Guevara, A. P., C. Vargas, H. Sakurai, Y. Fujiwara, K. Hashimoto, T. Maoka, M. Kozuka, Y. Ito, H. Tokuda y H. Nishino. 1999. An antitumor promoter from *Moringa oleifera* Lam. *Mutation Research* 440:181-188.
- Haines, H. H. 1922. Botany of Bihar and Orissa. Part III. Calyciflorae. Adlard & Son & West Newman, London. 316 p.
- Haristoy, X., J. W. Fahey, I. Scholtus y A. Lozniewski. 2005. Evaluation of antimicrobial effect of several isothiocyanates on *Helicobacter pylori*. *Planta Medica* 71:326-330.
- Hartwell, J. L. 1967-1971. Plants used against cancer: a survey. *Lloydia* 30-34.
- Janzen, D. 1988. Tropical dry forests. The most endangered major tropical ecosystem. In Biodiversity, E.O. Wilson (ed.). National Academy of Sciences/ Smithsonian Institution, Washington D. C. p. 130-137.
- Jepson, E. 2004. The adoption of sustainable development policies and techniques in U.S. cities: how wide, how deep, and what role for planners? *Journal of Planning Education and Research* 23:229-241.
- Kar, A., B. K. Choudhary y N. G. Bandyopahyay. 2003. Comparative evaluation of hypoglycaemic activity of some Indian medicinal plants in alloxan diabetic rats. *Journal of Ethnopharmacology* 84:105-108.
- Keraudren, M. y J. B. Gillett. 1963. Sur le type du *Moringa oleifera* Lam., et la valeur de ce binôme. *Bulletin de la Société Botanique de France* 110:316-318.
- Kjaer, A., O. Malver, B. El-Menshaw y J. Reisch. 1979. Isothiocyanates in myrosinase-treated seed extracts of *Moringa peregrina*. *Phytochemistry* 18:1485-1487.
- Kumar, N. A. y L. Pari. 2003. Antioxidant action of *Moringa oleifera* Lam. (drumstick) against antitubercular drugs induced lipid peroxidation in rats. *Journal of Medicinal Food* 6:255-259.
- Kurup, P. A. y P. L. Narasimha-Rao. 1952. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. Part I. *Journal of the Indian Institute of Science* 34:219-227.
- Kurup, P. A. y P. L. Narasimha-Rao. 1954a. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. Part II. Chemical nature of pterigospermin. *Indian Journal of Medical Research* 42:85-95.
- Kurup, P. A. y P. L. Narasimha-Rao. 1954b. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. Part IV. The effect of addition of vitamins and amino acids on the anti-bacterial activity of pterigospermin. *Indian Journal of Medical Research* 42:101-107.
- Kurup, P. A. y P. L. Narasimha-Rao. 1954c. Antibiotic principle from *Moringa pterygosperma*. Part V. Effect of pterigospermin on the assimilation of glutamic acid by *Micrococcus pyogenes* var. *aureus*. *Indian Journal of Medical Research* 42:109-114.
- Luqman, S., S. Kaushik, S. Srivastava, R. Kumar, D. U. Bawankule, A. Pal, M. P. Darokar y S. P. S. Khanuja. 2009. Protective effect of medicinal plant extracts on biomarkers of oxidative stress in erythrocytes. *Pharmaceutical Biology* 47:483-490.
- Makkar, H. P. S. y K. Becker. 1996. Nutritional value and antinutritional components of whole and ethanol extracted *Moringa oleifera* leaves. *Animal Feed Science and Technology* 63:211-228.
- Makkar, H. P. S. y K. Becker. 1997. Nutrients and antiquality factors in different morphological parts of the *Moringa oleifera* tree. *Journal of Agricultural Science* 128:311-322.
- Martínez, M. 1959. Plantas útiles de la flora mexicana. Botas, México, D. F. 621 p.
- Mehta, L. K., R. Balaraman, A. H. Amin, P. A. Bafna y O. D. Gulati. 2003. Effects of fruits of *Moringa oleifera* on the lipid profile of normal and hypercholesterolaemic rabbits. *Journal of Ethnopharmacology* 86:191-195.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.
- Morton, J. F. 1991. The horseradish tree, *Moringa pterygosperma* (Moringaceae) – A boon to arid lands? *Economic Botany* 45:318-333.
- Murakami, A., Y. Kitazono, S. Jiwajinda, K. Koshimizu y H. Ohigashi. 1998. Niaziminin, a thiocarbamate from the leaves of *Moringa oleifera*, holds a strict structural requirement for inhibition of tumor-promoter-induced Epstein-Barr virus activation. *Planta Medica* 64:319-323.
- Nambiar, V. S. y S. Seshadri. 2001. Bioavailability trials of b-carotene from fresh and dehydrated drumstick leaves (*Moringa oleifera*) in a rat model. *Plant Foods for Human Nutrition* 56:83-95.
- Ndong, M., M. Uehara, S. Katsumata y K. Suzuki. 2007. Effects of oral administration of *Moringa oleifera* Lam on glucose tolerance in Goto-Kakizaki and Wistar rats. *Journal of Clinical Biochemistry and Nutrition* 40:229-233.

- Odum, H. T. y E. C. Odum. 2006. The prosperous way down. *Energy* 31:21-32.
- Olson, M. E. 2001a. Stem and root anatomy of *Moringa* (Moringaceae). *Haseltonia* 8:56-96.
- Olson, M. E. 2001b. Introduction to the Moringa Family. In *The miracle tree: The multiple attributes of Moringa*, L. J. Fuglie (ed.). Technical Centre for Agricultural and Rural Cooperation, Wageningen/ Church World Service, New York. p. 11-28.
- Olson, M. E. 2002a. Combining data from DNA sequences and morphology for a phylogeny of Moringaceae. *Systematic Botany* 27:55-73.
- Olson, M. E. 2002b. Intergeneric relationships within the Caricaceae-Moringaceae clade (Brassicales), and potential morphological synapomorphies of the clade and its families. *International Journal of Plant Sciences* 163:51-65.
- Olson, M. E. 2003. Ontogenetic origins of floral bilateral symmetry in Moringaceae. *American Journal of Botany* 90:49-71.
- Olson, M. E. 2010. Moringaceae. In *Flora of North America North of Mexico*, vol. 7, *Flora of North America Editorial Committee* (eds.). *Flora of North America Association*, New York y Oxford. p. 167-169.
- Olson, M. E. y S. G. Razafimandimbison. 2000. *Moringa hildebrandtii*: A tree extinct in the wild but preserved by indigenous horticultural practices in Madagascar. *Adansonia sér.* 3 22:217-221.
- Olson, M. E. y S. Carlquist. 2001. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology, and systematics in *Moringa* (Moringaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135:315-348.
- Ortega-Nieblas, M., L. Vázquez-Moreno y M. R. Robles-Burgueño. 1996. Protein quality and antinutritional factors of wild legume seeds from the Sonoran Desert. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 44:3130-3132.
- Páez, A. 2010. Energy-urban transition: the Mexican case. *Energy Policy* 38:7226-7234.
- Palada, M. C. 1996. *Moringa (Moringa oleifera Lam.)*: A versatile tree crop with horticultural potential in the subtropical United States. *HortScience* 31:794-797.
- Piperno, D. R., A. J. Ranere, I. Holst, J. Iriarte y R. Dickau. 2009. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 106:5019-5024.
- Radek, M. y G. P. Savage. 2008. Oxalates in some Indian green leafy vegetables. *International Journal of Food Sciences and Nutrition* 59:246-260.
- Rao, K. N. V., V. Gopalakrishnan, V. Loganathan y S. Shanmuganathan. 1999. Antiinflammatory activity of *Moringa oleifera* Lam. *Ancient Science of Life* 18:195-198.
- Reddy, V., A. Urooj y A. Kumar. 2003. Evaluation of antioxidant activity of some plant extracts and their application in biscuits. *Food Chemistry* 90:317-321.
- Reyes, N., E. Spöndly e I. Ledin. 2006. Effect of feeding different levels of foliage of *Moringa oleifera* to creole dairy cows on intake, digestibility, milk production and composition. *Livestock Science* 101:24-31.
- Richter, N., P. Siddhuraju y K. Becker. 2003. Evaluation of nutritional quality of moringa (*Moringa oleifera* Lam.) leaves as an alternative protein source for Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture* 217:599-611.
- Sampson, W. 2005. Studying herbal remedies. *New England Journal of Medicine* 353:337-339.
- Seshadri, S., M. Jain y D. Dhabhai. 1997. Retention and storage stability of beta-carotene in dehydrated drumstick leaves (*Moringa oleifera*). *International Journal of Food Sciences and Nutrition*. 48:373-379.
- Shaw, B. P. y P. Jana. 1982. Clinical assessment of Sigru (*Moringa oleifera* Lam) on Mutrakrichra (lower urinary tract infection). *Nagarjun* 25:231-235.
- Siddhuraju, P. y K. Becker. 2003. Antioxidant properties of various solvent extracts of total phenolic constituents from three different agroclimatic origins of Drumstick Tree (*Moringa oleifera* Lam.) leaves. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51:2144-2155.
- Singh, B. N., B. R. Singh, R. L. Singh, D. Prakash, R. Dhakarey, G. Upadhyay y H. B. Singh. 2009. Oxidative DNA damage protective activity, antioxidant and anti-quorum sensing potentials of *Moringa oleifera*. *Food and Chemical Toxicology* 47:1109-1116.
- Stephenson, K. K. y J. W. Fahey. 2004. Development of tissue culture methods for the rescue and propagation of endangered *Moringa* spp. germplasm. *Economic Botany* 58:s116-s124.
- Talalay, P. y P. Talalay. 2001. The importance of using scientific principles in the development of medicinal agents from plants. *Academic Medicine* 76:238-247.
- Thurber, M. y J. W. Fahey. 2009. Adoption of *Moringa oleifera* to combat under-nutrition viewed through the lens of the 'Diffusion of Innovations' theory. *Ecology of Food and Nutrition* 48:212-225.
- USAID (U. S. Agency for International Development). 2006. Fact sheet: nonfat dry milk. Disponible en http://www.usaid.gov/our_work/humanitarian_assistance/ffp/crg/downloads/fsnfdrymilk.pdf; última consulta: 7.IX.2010.
- Verdcourt, B. 1985. A synopsis of Moringaceae. *Kew Bulletin* 40:1-23.
- Villaseñor R., J. L. y F. J. Espinosa G. 1998. Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 448 p.
- Yanaka, A., S. Zhang, M. Yamamoto y J. W. Fahey. 2005. Daily intake of sulforaphane-rich broccoli sprouts improves gastritis in *H. pylori*-infected human subjects. *Cancer Epidemiology Biomarkers and Prevention* 14: 14:2754s.



Especie nueva de *Triumfetta* (Tiliaceae) en el bosque mesófilo de montaña de Oaxaca, México

New species of *Triumfetta* (Tiliaceae) in the cloud forest of Oaxaca, Mexico

Martha Gual-Díaz¹✉ y Fernando Chiang²

¹Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Avenida Liga Periférico-Insurgentes Sur 4903, Col. Parques del Pedregal, Delegación Tlalpan 14010 México, D. F., México.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D. F., México.
✉ mgual@conabio.gob.mx

Resumen. Con base en el estudio de ejemplares de la familia Tiliaceae depositados en el herbario MEXU, se describe e ilustra una nueva especie de *Triumfetta* del bosque mesófilo de montaña de Oaxaca, México. Se discute su relación morfológica con *T. coriacea* Hochr. y con *T. cucullata* Fernald.

Palabras clave: Oaxaca, *Triumfetta martinezalfaroi* sp. nov., México.

Abstract. Based on the study of specimens of the family Tiliaceae deposited in MEXU, a new species of *Triumfetta* from the cloud forests of Oaxaca, Mexico is described and illustrated. Its morphological relationship with *T. coriacea* Hochr. and *T. cucullata* Fernald is discussed.

Key words: Oaxaca, *Triumfetta martinezalfaroi* sp. nov., Mexico.

Introducción

En 1703, el género *Triumfetta* L. fue propuesto por Plumier en honor a John Baptiste Triumfetti (1656-1708), médico italiano, catedrático en botánica y director del Jardín Botánico de Roma. En 1753, Linneo realiza la primera descripción completa del género, basado en la única especie conocida entonces, *T. lappula* L. (especie tipo).

De acuerdo con Heywood (1993), Cronquist (1981), Lay (1950) y Mabberley (2008), existen aproximadamente 150 especies de *Triumfetta* en los trópicos del mundo. Lay (1950) comenta que la mayoría de las especies están distribuidas en América, desde Estados Unidos (Florida), México, Centroamérica, hasta Argentina. Según Fryxell (1998), el neotrópico cuenta con 49 especies y de acuerdo con Lay (1950), la mayoría de las especies neotropicales se encuentran en México; algunas de ellas extienden su distribución hasta Centroamérica. En el país se han registrado 35 especies; con esta adición, se reconocen alrededor de 18 para el estado de Oaxaca (Gual, 2011).

Como resultado de la revisión de los ejemplares de la familia Tiliaceae para el proyecto “Biodiversidad de Oaxaca”, resguardados en el Herbario Nacional de México

(MEXU), así como de la literatura pertinente y el apoyo en los tipos depositados en los herbarios MICH, MO y NY, se detectaron 3 ejemplares del género *Triumfetta* cuyas características morfológicas difieren de las especies ya descritas con anterioridad, concluyendo que pertenecen a una especie no descrita y se propone como integrante nueva del género.

Triumfetta martinezalfaroi Gual et F. Chiang, sp. nov. Fig. 1. Tipo: México: Oaxaca: municipio de Totontepec: Totontepec (17°15' N, 96°02' O), 1 900 m snm, bosque mesófilo de montaña, 21 agosto 1990, J. Riviera R. y G. J. Martín 1618 (Holotipo MEXU).

T. coriaceae Hochr. et *T. cucullatae* Fernald affinis, sed differt sepalis filiformibus appendicibus ca. 2 mm, petalis spathulatis, stigma trifido, capsula triloculari ca. 80 spinulis oblecta, et lamina ad apicem acuminata, ad basem cordata.

Arbustos de 0.6 a 3.0 m de alto. Tallo glabrescente; ramas estrellado-pubescentes, glabrescentes con la edad. Hojas con lámina entera o ligeramente trilobada, ovada, 2.5-8.0 cm de largo, 1.0-4.0 cm de ancho, 5(-7)-nervadas, el haz estrellado-pubescente, con mayor densidad sobre las nervaduras, los pelos estrellados de 2 a 5 brazos, de consistencia áspera, el envés densamente estrellado-

Recibido: 18 enero 2011; aceptado: 04 abril 2011

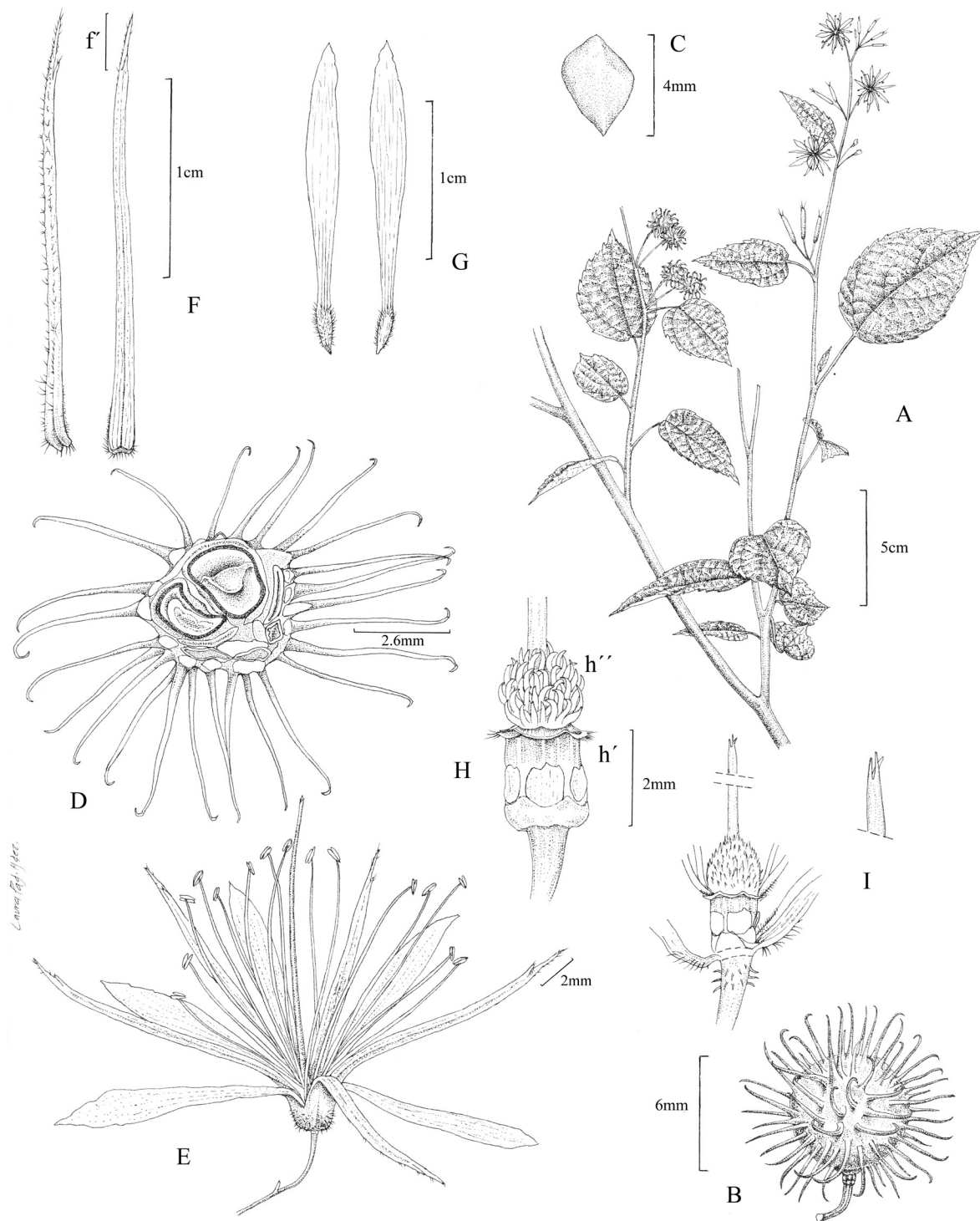


Figura 1. *Triumfetta martinezalfaroi* sp. nov.: A, rama con hojas, flores y frutos; B, fruto en vista lateral; C, semilla ; D, corte transversal del fruto mostrando las semillas; E, flor; F, sepálos vistas lateral y adaxial, f', apéndice; G, pétalos vista abaxial y adaxial; H, h', androgínóforo, h'', anillo; I, vista lateral del androgínóforo, anillo, ovario, estilo y estigma (basado en J. Riviera y G. J. Martín, 1618).

pubescente, de consistencia suave, el ápice acuminado, el margen dentado-mucronado, con los primeros 4 pares de dientes basales glandulares, la base cordada; pecíolos de 1.0-1.8 cm de largo, densamente estrellado-pubescentes. Inflorescencia en dicasios compuestos, axilares o terminales; pedúnculos y pedicelos ca. 1.0 cm de largo. Flores hermafroditas, ca. 2.7 cm de largo; cáliz con 5 sépalos filiformes, de 2.0-2.2 cm de largo, con pubescencia de pelos estrellados (de 2 a 4 brazos), el ápice acuminado con apéndice ca. 2.0 mm de largo; corola con 5 pétalos, amarillos, de 1.7-2.0 cm de largo, espatulados, el ápice acuminado, la base pubescente por ambos lados; androginóforo ca. 2.0 mm de largo, con 5 glándulas cuadrangulares, ca. 1.0 mm de largo, blanquecinas; el anillo menor a 5.0 mm de largo, ciliado; estambres 20; filamentos filiformes, ca. 1.8 cm; anteras ca. 1.0 mm; ovario globoso de 1.0-1.5 mm de largo, muricado-hialino, trilocular con 2 óvulos por lóculo; estilo ca. 2.2 cm de largo; estigma trifido. Cápsula globosa, equinada, ca. 1.5 cm de largo, ca. 1.5 cm de ancho, el cuerpo ca. 6.0 mm; espínulas ca. 4 mm de largo, aproximadamente 80, uncinadas, hialinas en el ápice. Semillas pardo-oscuros, piriformes, una por lóculo (ocasionalmente un lóculo con semilla abortiva), ca. 4.0 mm de largo, ca. 3.0 mm de ancho.

Resumen taxonómico

Paratipos. MÉXICO: Oaxaca; municipio de Totontepec; río Toro, 3 km al S de Totontepec, 1860 m snm, 4 septiembre 1986, E. Ramírez G. y P. Ramírez C. 441 (MEXU); Totontepec (17°15' N, 96°02' O), 1 900 m snm, 07 mayo 1990, J. Riviera R. y G. J. Martín 1477 (MEXU). **Hábitat.** Se desarrolla en bosque mesófilo de montaña, en altitudes de 1 860 a 1 900 m.

Distribución. Restringida al estado de Oaxaca, hasta el momento se conoce sólo de la localidad tipo.

Fenología. Se colectó en floración y fructificación en los meses de mayo y septiembre.

Etimología. El epíteto específico honra al M. en C. Miguel Ángel Martínez Alfaro, promotor de la enseñanza de la botánica, especialmente de la etnobotánica, en el país, por su herencia personal y académica, al maestro y amigo.

Comentarios taxonómicos. Lay (1950) agrupa las especies del género en 3 series: *Geniculatae*, *Stellatae* y *Uncinatae*; *T. martinezalfaroi* se relaciona morfológicamente con *T. coriacea* y *T. cucullata* en la serie *Geniculatae*, la cual se integra con 17 especies con botones florales oblongos u oblongoideos, y espínulas del fruto con el ápice recto o ligeramente deflexo.

Triumfetta martinezalfaroi, *T. coriacea* y *T. cucullata* son similares en los sépalos en anthesis que miden de 2-2.5 cm de largo, cuerpo del fruto maduro de 4-10 mm de diámetro y láminas de las hojas de 11-15 cm de largo con margen con prominentes glándulas basales. Difiere *T. martinezalfaroi* de estas especies en la forma de los sépalos filiformes y tamaño del apéndice (ca. 2 mm), en los pétalos espatulados, en el número de estambres (20), en el estigma (trilobado), en el número de espínulas del fruto (aprox. 80), así como en el largo y ancho de la lámina de la hoja (2.5-8.0 y 1.0-4.0 respectivamente), en el ápice caudado y en la base (cordada) de la lámina (véase Cuadro 1).

En cuanto a la distribución conocida de las 3 especies, *T. coriacea* se restringe al suroeste de México, en los estados de Guerrero, Jalisco, Nayarit y Oaxaca; habita en bosques de *Quercus*, de *Pinus*, de *Pinus-Quercus* y tropical caducifolio, así como en vegetación secundaria, en altitudes de 565 a 1 550 m (Gual, 1998); *T. cucullata* sólo se registra para el estado de Nayarit (una sola colecta conocida, sin registro del tipo de vegetación); al parecer, habita en bosques tropicales, caducifolio o subcaducifolio, en altitudes de 600 a 920 m; *T. martinezalfaroi*, que hasta el momento sólo corresponde al estado de Oaxaca, habita el bosque mesófilo de montaña, en altitudes de 1 860 a 1 900 m.

Clave sinóptica de identificación de las 2 especies afines y *T. martinezalfaroi*

1. Flores con sépalos filiformes y pétalos espatulados; estigma trifido; estambres 20; láminas de las hojas de 8.0 cm de largo, o menores, ovadas, el ápice caudado, la base cordada, el margen con 4 pares de dientes basales glandulares..... ***T. martinezalfaroi***

1'. Flores con sépalos elípticos u oblongos y pétalos obovados; estigma agudo no lobado o 5-lobado (no trifido); estambres 20-40; láminas de las hojas de 11 cm de largo, o mayores, ovadas a elípticas, el ápice acuminado o agudo, la base cuneada, redondeada u obtusa, el margen con 3-5 pares de dientes basales glandulares.

2. Flores con sépalos elípticos; estigma 5-lobado; estambres (35)40(45); láminas de las hojas ovadas a elípticas, de consistencia coriácea, ápice acuminado, la base cuneada o redondeada, el margen con 3-5 pares de dientes basales glandulares..... ***T. coriacea***

2'. Flores con sépalos oblongos; estigma no lobado, agudo; estambres 20; láminas de las hojas elípticas, de consistencia papirácea, el ápice agudo, la base obtusa, el margen con 4 pares de dientes basales glandulares..... ***T. cucullata***

Cuadro 1. Comparación de caracteres distintivos entre *Triumfetta martinezalfaroi* y las especies afines

Estructura/Carácter	<i>T. martinezalfaroi</i>	<i>T. coriacea</i>	<i>T. cucullata</i>
Hoja			
forma	ovada, algunas ligeramente trilobadas	ampliamente ovada a elíptica, a trilobadas	elíptica
tamaño	2.5-8.0 cm largo; 1.0-4.0 cm ancho	11-14 cm largo; 8-12 cm ancho	13-15 cm largo; 4.0-5.0 cm ancho
ápice	acuminado	acuminado	agudo
base	cordada con 4 pares de glándulas	cuneada o redondeada con 3-5 pares de glándulas	obtusita con 4 pares de glándulas evidentes a simple vista
	1.0-1.8 cm de largo	4.0-6.0 cm de largo	1.0-1.5 cm de largo
pecíolo			
Flor			
largo	2.7 cm	2.2 cm	2.2-2.4 cm
pedicelo	ca. 1.0 cm de largo	0.2-0.4 cm de largo	0.3-0.5 cm de largo
sépalo	filiforme, ca. 2.0-2.2 cm de largo	elíptico, 2.2-2.4 cm de largo	oblongo, 2.2-2.5 cm de largo
ápice	acuminado, apéndice ca. 2.0 mm de largo	poco evidente (negruzco en ejemplares herborizados); apéndice ca. 0.5 mm de largo	poco evidente; apéndice 0.5-1.0 mm de largo
	espatulado, 1.7-2.0 cm de largo	obovado, 2.0-2.2 cm de largo	obovado, ca. 2.3 cm de largo
pétalo	glándulas cuadrangulares	glándulas elípticas	glándulas cuadrangulares
	20	40	20
androgínóforo	3	5	desconocido
no. estambres	trífido	5-lobado	agudo (no lobado)
no. lóculos			
estigma			
Fruto			
espínulas	aprox. 80, ca. 4 mm de largo	aprox. 200, ca. 1 mm de largo	aprox. 50 (con base a las descritas en el ovario)
cuerpo	ca. 0.6 cm	ca. 1.0 cm	desconocido

Agradecimientos

La primera autora agradece a la Dra. Nelly Diego P. y al M. en C. Rafael Torres Colín, por el apoyo crítico que ha permitido una retroalimentación continua a lo largo de varios años; así mismo, nuestro agradecimiento a la Biól. Laura Padilla por la elaboración profesional de la ilustración que acompaña este manuscrito.

Literatura citada

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 1262 p.
Fryxell, P. A. 1998. A synopsis of the neotropical species of *Triumfetta*. In Diversity and taxonomy of tropical flowering

plants, P. Mathew y M. Sivadasan (eds.) Mentor, Calicut. 330 p.
Gual, D. M. 1998. La familia Tiliaceae Juss., en el estado de Guerrero, México. Tesis, Maestría (biología vegetal) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 170 p.
Gual, D. M. 2011. La familia *Tiliaceae*. In Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas, A. García-Mendoza y J. A. Meave (eds.). Instituto de Biología, UNAM-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 352 p.
Heywood, V. H. 1993. Las plantas con flores. Reverté, Barcelona. 332 p.
Lay, K. K. 1950. The American species of *Triumfetta* L. Annals of the Missouri Botanical Garden 37:315-395.
Mabberley, D. L. 2008. The plant-book. A portable dictionary of the higher plants. Cambridge University Press, 707 p.



Los géneros *Alysicarpus* y *Desmodium* (Fabaceae) en la península de Yucatán, México

The genus *Alysicarpus* and *Desmodium* (Fabaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico

Leticia Torres-Colín¹✉, Rodrigo Duno-de Stefano² y Carlos Gómez-Hinostrosa¹

¹Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D. F., México.

²Herbario CICY, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Calle 43 Núm. 30, Col. Chuburná de Hidalgo, 97200 Mérida, Yucatán, México.

✉ lety@ibiologia.unam.mx

Resumen. Se presenta una revisión de los géneros *Alysicarpus* Desv. y *Desmodium* Desv. (Desmodieae: Desmodiinae) en la porción mexicana de la península de Yucatán. Basada en ejemplares de herbario depositados en 8 herbarios CHAPA, CICY, CIQRO, ENCB, IEB, MEXU, UCAM y XAL. Se reconocen *Alysicarpus vaginalis* (L.) DC., *Desmodium affine* Schltdl., *D. distortum* (Aubl.) J.F. Macbr., *D. glabrum* (Mill.) DC., *D. incanum* DC., *D. procumbens* (Mill.) Hitchc., *D. scorpiurus* (Sw.) Desv., *D. tortuosum* (Sw.) DC. y *D. triflorum* (L.) DC. Se incluyen claves para la identificación de géneros y especies, así como descripciones morfológicas, información ecológica, fenológica, nombres comunes (cuando se conocen), algunos usos y mapas de distribución.

Palabras clave: *Alysicarpus*, *Desmodium*, Fabaceae, Campeche, Quintana Roo, Yucatán, México.

Abstract. A revision of the genera *Alysicarpus* Desv. and *Desmodium* Desv. (Desmodieae: Desmodiinae) for the Mexican region of the Yucatán Peninsula is presented. This treatment is based on the study of botanical material of 8 herbaria, CHAPA, CICY, CIQRO, ENCB, IEB, MEXU, UCAM, and XAL. We recognized *Alysicarpus vaginalis* (L.) DC., *Desmodium affine* Schltdl., *D. distortum* (Aubl.) J.F. Macbr., *D. glabrum* (Mill.) DC., *D. incanum* DC., *D. procumbens* (Mill.) Hitchc., *D. scorpiurus* (Sw.) Desv., *D. tortuosum* (Sw.) DC., and *D. triflorum* (L.) DC. Identification keys to genera and to species are included, as well as morphological descriptions, ecology, phenology, some common names and uses for each species.

Key words: *Alysicarpus*, *Desmodium*, Fabaceae, Campeche, Quintana Roo, Yucatán, Mexico.

Introducción

La región mexicana de la península de Yucatán (PY) está conformada políticamente por los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán al sureste de México, situada entre los paralelos 17°49'-21°37'N y los meridianos 86°42'-92°28'O (INEGI, 2000). Aunque existen algunas clasificaciones biogeográficas para la región sur y sureste del país (Barrera, 1962; Rzedowski, 1978; Morrone, 2005) por razones prácticas para este trabajo y como parte de la revisión del género *Desmodium* por la primera autora, restringimos nuestra área de estudio sólo a los 3 estados de la península anteriormente mencionados.

Los géneros *Alysicarpus* y *Desmodium* son los únicos representantes de la tribu Desmodieae (Benth.) Hutch. para la PY. *Alysicarpus* contiene unas 30 especies distribuidas en los trópicos del Viejo Mundo (Ohashi,

2005), de las cuales sólo *A. vaginalis* (L.) DC., se ha introducido a los trópicos de América y se ha encontrado recientemente en algunas áreas de la península.

Desmodium es un género con 275 especies distribuidas en los trópicos y subtrópicos de todo el mundo (Ohashi, 2005) y con una gran diversidad en México (cerca de 100 especies, Torres-Colín en preparación). A la fecha no existe un trabajo que incluya todas las especies mexicanas, por lo que la fuente más importante de información para el género han sido los estudios florísticos y algunas floras regionales (Hemsley, 1887; Standley, 1930; 1946; Cowan, 1983; Sousa y Cabrera, 1983; Breedlove, 1986; McVaugh, 1987; Ibarra y Sinaca, 1987; Téllez y Cabrera, 1987; Flores, 1992; Torres et al., 1997; Duran et al., 2000; Torres-Colín, 2005; Sosa et al., 1985; Torres-Colín y Delgado-Salinas, 2008).

Algunos de estos estudios incluyen especies de *Desmodium* presentes en la PY, y el número difiere de un autor a otro y hasta ahora se han reconocido a *D. adscendens* (Sw.) DC., *D. distortum* (Aubl.) J. F. Macbr., *D. frutescens* Schindl., *D. glabrum* (Mill.) DC.,

Recibido: 17 marzo 2010; aceptado: 14 marzo 2011

Clave para los géneros *Alysicarpus* y *Desmodium*

1. Hojas 1-folioladas, estípulas generalmente connadas; cáliz profundamente 5-dividido, glumáceo, estriado; flores generalmente 2 por nudo; lomentos subcilíndricos, comprimidos; artículos simétricos en el margen, se tornan negros al madurar..... *Alysicarpus*
1. Hojas generalmente 3-folioladas, estípulas libres o amplexicaules; cáliz 5-dividido, aparentando 2 labios subiguales, no estriados; flores 2-6 por nudo; lomentos aplanados o espiralados; artículos asimétricos en el margen, nunca se tornan negros al madurar. *Desmodium*

D. incanum DC., *D. molle* (Vahl) DC., *D. procumbens* (Mill.) Hitchc., *D. procumbens* (Mill.) Hitchc. var. *longipes* (Schindl) B. G. Schub., *D. procumbens* (Mill.) Hitchc. var. *procumbens*, *D. procumbens* (Mill.) Hitchc. var. *typicum*, *D. purpureum* (Mill.) Fawc. et Rendle, *D. scorpiurus* (Sw.) Desv. y *D. tortuosum* (Sw.) DC.

Considerando lo anterior y como parte de los estudios que se vienen realizando para la PY, decidimos revisar las especies de los géneros *Alysicarpus* y *Desmodium*, así como favorecer su reconocimiento con claves de identificación y descripciones morfológicas.

Materiales y métodos

Se revisaron 294 ejemplares de los herbarios CHAPA, CICY, CIQRO, ENCB, IEB, MEXU, UCAM y XAL. A partir de ellos se elaboraron descripciones morfológicas, citando sinonimia, se proporcionan claves para géneros y especies, algunos datos de hábitat, nombres comunes y usos, además de representar su distribución en mapas generados con el programa ArcView versión 3.2 y editados en Adobe Illustrator.

Se registran 2 géneros: *Alysicarpus* con 1 especie y *Desmodium* con 8 especies.

Descripciones

Alysicarpus Desv.

Alysicarpus Desv., J. Bot. Agric. 1: 120. 1813.

Hierbas anuales o perennes, suberectas o procumbentes. Tallos estriados, pubescencia con tricomas uncinados o glabrescentes. Hojas alternas, 1-folioladas (rara vez 3-folioladas); estípulas persistentes, acuminadas, libres o connadas, erectas, glabrescentes; peciolo sulcado adaxialmente; estipelas 2 en el foliolo terminal y una en cada lateral; folíolos linear-lanceolados, elípticos a ovados. Inflorescencias terminales, rara vez axilares, en pseudoracimos; brácteas primarias deciduas, estriadas, glabrescentes; bractéolas ausentes. Flores rosa o púrpura; cáliz profundamente 5-dividido, glumáceo, estriado, lóbulos desiguales, el superior connado, entero o ligeramente 2-dividido, lóbulo inferior con dientes libres o imbricados; corola con estandarte obovado a orbicular, unguiculado,

con 2 pequeños pliegues en la base; alas oblicuamente oblongas, pétalos de la quilla conniventes; androceo dia-delfo, estambre vexilar libre; gineceo con ovario sésil o cortamente estipitado, óvulos numerosos; estilo incurvado en el ápice, estigma generalmente capitado. Lomentos sésiles, subcilíndricos, indehiscentes, artículos 2-8, oblongos, margen simétrico, reticulados, puberulentos a glabrescentes; semillas 1 por artículo, suborbiculares a globosas.

Alysicarpus vaginalis (L.) DC., Prodr. 2:353. 1825. *Hedysarum vaginale* L., Sp. Pl. 2:746. 1753. Tipo: Sri Lanka (Ceilán), Herb. Hermann 1:27 No. 287 (lectotipo: BM, designado por Verdcourt, 1997).

Hierbas perennes, suberectas o postradas, 35-40 cm altura. Tallos estriados, escasamente uncinados a glabrescentes. Hojas 1-folioladas; estípulas persistentes, connadas, 1.5-2.0 mm largo, 0.3-0.8 mm ancho, lanceoladas, glabras en ambas superficies; peciolo estriado, 0.5-2.0 cm largo, glabro; estipelas 0.5-0.7 mm largo, ca. 0.2 mm ancho, subuladas, glabras en ambas superficies; peciólulo 1.0 mm largo, glabro; folíolos 0.5-5.5 cm largo, 0.4-0.7 cm ancho, oblongos, base subcordada, ápice agudo, mucronado, haz glabrescente, envés uncinado y con la vena media fuertemente impresa y estrigosa. Inflorescencias terminales, 5.0-10.0 cm de largo; eje de la inflorescencia glabro; brácteas primarias deciduas, 5.0-6.3 mm largo, ca. 1.3 mm ancho, subuladas, ciliadas; brácteas secundarias deciduas, 2.2-2.5 mm largo, 1.0-1.3 mm ancho, adaxialmente uncinadas, abaxialmente glabras; pedicelos ca. 1.5 mm largo, uncinados. Flores púrpura, 2 por nudo; cáliz ca. 4.3 mm largo, puberulento en ambas superficies, tubo 1.8-2.0 mm largo, dientes 1.8-2.6 mm largo, acuminados, ciliados; corola 5.0-6.0 mm largo, estandarte 5.0-5.5 mm largo, 3.0 mm ancho, obovado, alas 5.5 mm largo, 1.5 mm ancho, oblicuamente oblongas, quilla 5.8 mm largo, con los pétalos conniventes, 5.8 mm largo, ovario sésil, puberulento, 7 óvulos. Lomentos sésiles, subcilíndricos, comprimidos; artículos 6-7, 2.5-3.0 mm largo, 1.5-2.0 mm ancho, oblongos, margen entero, uncinados, indehiscentes, negros cuando maduros; semillas 1.5 mm largo, 1.3 mm ancho, suborbiculares.

Distribución y hábitat. *Alysicarpus vaginalis* es una especie nativa del Viejo Mundo e introducida a los trópicos

de América. En México se localiza en los estados de Chiapas, Tabasco y Veracruz, en vegetación secundaria. Por el momento no podemos concluir que esta especie sea escapada y naturalizada en la región, ya que en los últimos 3 años se ha localizado en los márgenes de varios campos deportivos de la ciudad de Mérida y alrededores, donde se utilizan pastos importados como cubiertas de terreno (Fig. 1).

Comentarios taxonómicos. Esta especie representa una novedad para la zona y sólo se ha mencionado para Belice y Guatemala, áreas geográficas no consideradas como parte de la PY en este trabajo (Standley et Steyermark, 1946). Es fácilmente reconocible por sus hojas 1-folioladas, flores con el cáliz glumáceo y frutos subcilíndricos, comprimidos, de color negro.

Material examinado. **Yucatán:** R. Duno 2045 (CICY).

***Desmodium* Desv.**

Desmodium Desv., J. Bot. Agric. 1: 122. 1813.

Meibomia Heist ex Fabr., Enum. 168. 1759.

Hierbas anuales o perennes, erectas, postradas o procumbentes. Tallos estriados o sulcados, con tricomas simples, uncinados y glandulosos o glabrescentes. Hojas alternas generalmente 3-folioladas (ocasionalmente 1-5 folioladas); estípulas persistentes o deciduas, libres o amplexicaules, erectas o retrorsas, pubescentes

o glabras; pecíolos estriados o sulcados adaxialmente, raquis generalmente corto, puberulento; estípulas 2 en el folíolo terminal y 1 en cada lateral; folíolos linear-lanceolados, ovados, elípticos, oblongos. Inflorescencias axilares y terminales, en pseudoracimos, panículas o fascículos; brácteas primarias persistentes o deciduas, estriadas, ciliadas, sosteniendo generalmente 2 o más flores; brácteas secundarias persistentes o deciduas, estriadas, ciliadas, sosteniendo 1 flor. Flores rosa, lila, púrpura u ocasionalmente blancas; cáliz 2-labiado, lóbulo superior 2-dividido, el inferior 3-dentado, 2 dientes laterales y 1 diente central; corola con estandarte ovado, obovado u oblongo, en ocasiones maculado, ligeramente unguiculado, alas generalmente oblongas, unguiculadas, unidas a la quilla en la base; quilla con pétalos parcialmente fusionados en la porción distal, unguiculados; androceo diadelfo, estambre vexilar libre o parcialmente fusionado en la base; gineceo con ovario sésil o estipitado, puberulento o glabro, óvulos 2 o más; estilo delgado, glabro; estigma terminal. Lomentos sésiles o estipitados, aplanados o espiralados, indehiscentes; artículos 1-8, orbiculares, oblongos, rómbicos, cuadrados, planos; revoluto-involuto en el margen, reticulados, uncinado-puberulentos a glabrescentes, ocasionalmente ciliados; semillas 1 por artículo, orbiculares, oblongas u rómbicas.

Clave para identificar las especies de *Desmodium*

1. Inflorescencias axilares en fascículos; flores 2-4 por nudo; hierbas postradas; folíolos obovados, de ca. 1.0 cm de largo.....*D. triflorum*
1. Inflorescencias axilares y terminales en pseudoracimos o panículas; flores 2-6 por nudo; hierbas erectas o procumbentes en ocasiones sufruticosas; folíolos ovados, angostamente ovados o elípticos, de más de 1.0 cm largo.
 2. Lomentos sésiles, un sólo artículo fértil.....*D. glabrum*
 2. Lomentos sésiles o cortamente estipitados, todos los artículos fértiles.
 3. Hierbas anuales, 2-5 flores por nudo.....*D. procumbens*
 3. Hierbas generalmente perennes, 2 flores por nudo.
 4. Lomentos sésiles con artículos oblongos, margen ligeramente sinuado.....*D. scorpiurus*
 4. Lomentos sésiles o estipitados con artículos elípticos u oblongos, margen desigual, el superior entero, ligeramente sinuado o crenado y el inferior crenado.
 5. Estípulas amplexicaules, ovadas, ca. 1.5 cm de largo.
 6. Pedicelos de 1.0 cm de largo; lomentos estipitados; artículos generalmente glabros.....*D. distortum*
 6. Pedicelos de ca. 2.0 cm de largo; lomentos sésiles; artículos puberulentos, mezclados con tricomas uncinados.....*D. tortuosum*
 5. Estípulas libres o unidas en el lado opuesto del tallo, lanceoladas, ovadas u ovado-lanceoladas, hasta 1.0 cm de largo.
 7. Flores blancas, pedicelos de 2.0 cm de largo; lomentos con 4-6 artículos.*D. affine*
 7. Flores lila, pedicelos de menos de 1.0 cm de largo; lomentos con 6-8 artículos.....*D. incanum*

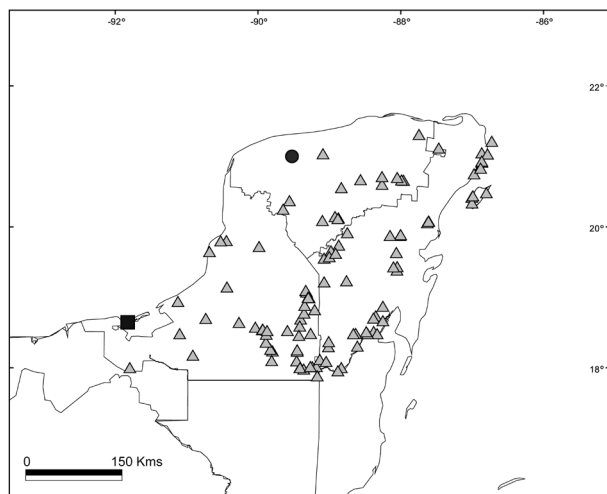


Figura 1. Distribución de *Alysicarpus vaginalis* (●); *Desmodium incanum* (▲) y *D. triflorum* (■).

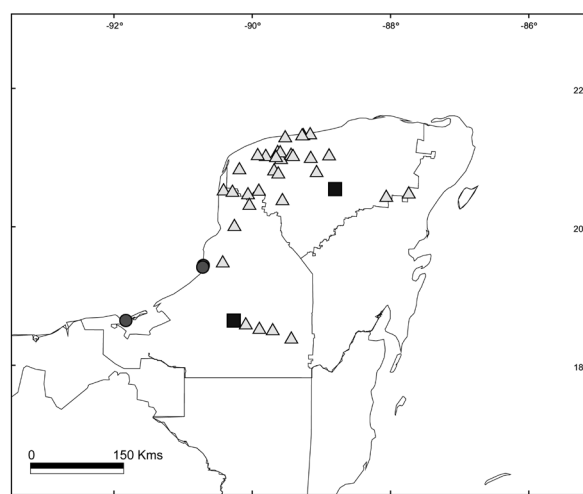


Figura 2. Distribución de *Desmodium affine* (■); *D. glabrum* (▲) y *D. scorpiurus* (●).

Desmodium affine Schldtl., Linnaea 12:312.1838. *Meibomia affinis* (Schldtl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 197. 1891. Tipo: México. Veracruz: prope Hacienda de La Laguna, Schiede s.n., aug 1829 (lectotipo: HAL).

Desmodium albiflorum Salzm. ex Benth., Fl. Bras. 15:99. 1859. *Meibomia albiflora* (Salzm. ex Benth.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 197. 1891. Tipo: Brasil. Bahia, prope Bahiam, Salzmann s.n., s.f. (isotipos: GH, US!).

Hierbas perennes, procumbentes, 1.5 m de altura. Tallos con abundantes raíces adventicias, estriados, pilosos y ligeramente uncinados. Hojas 3-folioladas; estípulas persistentes, libres, 8.0-10.0 mm largo, 1.8-3.0 mm ancho, lanceoladas, subcordadas en la base, adaxialmente glabrescentes, abaxialmente glabras, ciliadas; peciolo sulcado, 2.0-5.5 cm largo, pilosos y uncinados; estípulas 3.0-4.8 mm largo, ca. 0.4 mm ancho, subuladas, abaxialmente puberulentas y uncinadas, adaxialmente glabrescentes, ciliadas; peciólulos 1.5-2.0 mm largo, hirsutos; folíolo terminal 4.0-5.0 cm largo, 2.5-3.9 cm ancho, los laterales 3.0-4.0 cm largo, 1.5-3.0 cm ancho, ovados, base obtusa, ápice agudo, haz glabrescente, envés estrigoso y escasamente uncinado. Inflorescencias terminales, 10.0-18.0 cm largo; eje de la inflorescencia puberulento y uncinado; brácteas primarias deciduas, 2.0-3.0 mm largo, 0.5-1.0 mm ancho, subuladas, adaxialmente uncinadas, abaxialmente glabras, ciliadas; brácteas secundarias deciduas (no vistas); pedicelos 2.0 cm largo, uncinados. Flores blancas, 2 por nudo; cáliz 4.5 mm largo, adaxialmente hirtulo, abaxialmente glabro, lóbulo superior 2-dividido, 3.0 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 2.8-3.0 mm largo, diente central 3.5 mm largo; corola ca. 7.0 mm largo, estandarte 6.0 mm largo, 5.0 mm ancho, obovado, alas 6.5 mm largo, 2.3 mm ancho, oblongas, quilla ca. 6.0 mm largo; ovario estipitado,

pubescente, 6 óvulos. Lomentos aplanados, corto estipitados; artículos 4-6, 6.0-7.0 mm largo, ca. 3.0 mm ancho, oblongos, margen superior ligeramente sinuoso, margen inferior crenado, uncinados, indehiscentes; semillas 3.5 mm largo, 2.0 mm ancho, elípticas.

Distribución y hábitat. Escasa en Campeche y Yucatán (Fig. 2). En otros estados de México (Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz), Centroamérica, Antillas y Sudamérica. Habita en selva media subperennifolia y vegetación secundaria. En el poco material representado se observó floración de septiembre a abril y fructificación en octubre.

Comentarios taxonómicos. Históricamente, los ejemplares correspondientes a *D. affine* fueron determinados como *D. incanum* nombre que fue conservado por años; sin embargo, durante esta revisión encontramos algunos ejemplares de *D. affine* con caracteres típicos, como los peciolo más largos que las hojas, los folíolos ovados, las flores blancas largamente pediceladas y los lomentos con 6 artículos. Aunque esta especie sólo se había mencionado para el estado de Campeche por Gutiérrez-Báez, (2003) representa una novedad florística no destacada por dicho autor.

Material examinado. **Campeche:** E. Ucan 1681 (CICY, ENCB, MEXU, XAL); **Yucatán:** A. Vara 360, 544 (CHAPA).

Desmodium distortum (Aubl.) J.F. Macbr., Publ. Field Columbian Mus., Bot. Ser. 8:101. 1930. *Hedysarum distortum* Aubl., Hist. Pl. Guiane 2:774. 1775. *Meibomia distorta* (Aubl.) Schindl., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 22:281. 1924. Tipo: Guayana Francesa, Aublet s.n., s.f. (probable lectotipo: BM).

Desmodium hirsutum M. Martens et Galeotti, Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 10: 186. 1843. *Meibomia hirsuta* (M. Martens et Galeotti) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1:198. 1891. Tipo: México. Zacuapan et Mirador, *Galeotti* 3275, oct 1840 (isotipos: F!, G, K!).

Hierbas perennes, erectas, 0.5-2.0 m de altura. Tallos estriados, puberulentos y uncinados. Hojas 3-folioladas; estípulas persistentes, amplexicaules, 6.5-15.0 mm largo, 4.0-6.5 mm ancho, ovadas, largamente acuminadas, glabras en ambas superficies, largamente ciliadas; peciolo estriados, 2.0-11.0 cm largo, puberulentos y uncinados; estípulas 0.6-1.3 cm largo, 1.3 mm ancho, subuladas, puberulentas en ambas superficies, ciliadas; peciólulos 1.5-3.0 mm largo, hirsutos y escasamente uncinados; foliolo terminal 4.2-12.0 cm largo, 1.6-5.5 cm ancho, los laterales 3.0-7.0 cm largo, 1.6-3.5 cm ancho, ovados, ovado-lanceolados a elípticos, base obtusa, ápice agudo, haz glabrescente, envés escasamente uncinado en la vena media y secundarias. Inflorescencias axilares y terminales, en panículas, 10.0-37.0 cm largo; eje de la inflorescencia densamente uncinado, puberulentos y glanduloso; brácteas primarias deciduas, 3.0-6.0 mm largo, 0.5-0.6 mm ancho, lanceoladas, adaxialmente hirtulas, abaxialmente glabrescentes, ciliadas; brácteas secundarias deciduas, 2.0 mm largo, 0.2 mm ancho, subuladas, glabrescentes en ambas superficies, ciliadas; pedicelos 0.4-1.0 cm largo, puberulentos y uncinados. Flores de color lila, 2 por nudo; cáliz 3.8 mm largo, adaxialmente hirsútulo, abaxialmente glabro; lóbulo superior 2-dividido, 1.7 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 1.7 mm largo, diente central 2.0 mm largo; corola 6.3 mm largo, estandarte 6.0 mm largo, 3.5 mm ancho, obovado, alas 5.5-6.0 mm largo, 2.0-3.0 mm ancho, oblongas, quilla 6.5-6.7 mm largo; ovario estipitado, glabro, 7 óvulos. Lomentos aplanados, estipitados; artículos 2-7, 3.5-4.5 cm largo, 2.5-4.0 mm ancho, elípticos, margen crenado, glabros, indehiscentes; semillas 2.2-2.4 mm largo, 1.5 mm ancho, oblongas.

Distribución y hábitat. Se distribuye en Campeche y escasamente en Quintana Roo y Yucatán (Fig. 3). En otros estados de México (Chiapas, Chihuahua, Colima, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas), Centroamérica, Cuba y Sudamérica. Crece en selva baja caducifolia, selva media subperennifolia y vegetación secundaria. Florece y fructifica desde junio hasta marzo.

Comentarios taxonómicos. *Desmodium distortum* presenta afinidades con *D. tortuosum* y se les puede encontrar cohabitando en algunas regiones de la península. Se diferencia claramente de ésta última por sus flores que se desarrollan en pedicelos cortos de ca. 1.0 cm largo y por sus lomentos generalmente estipitados con artículos más pequeños y glabrescentes.

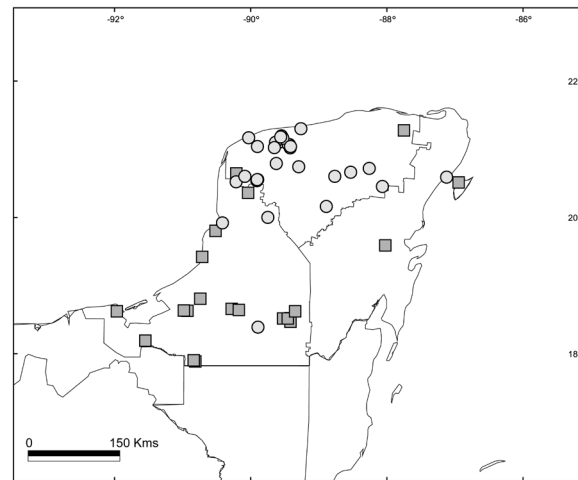


Figura 3. Distribución de *Desmodium distortum* (■) y *D. procumbens* (●).

Material examinado. Campeche: C. Chan 4598, 4950 (CICY, MEXU); C. Gutiérrez 5116 (CICY), 5997 (CICY, MEXU); D. Álvarez 6546 (MEXU); E. Cabrera 3132 (MEXU), 10928 (CICY, CIQRO, MEXU, MO), 12619 (IEB, MEXU), 12737, 14397 (MEXU), 15979 (MEXU, IEB); G. Bacab 165 (MEXU); J.S. Flores 9036 (MEXU, XAL), 9985 (CICY, MEXU, XAL); J. Palmillas 746 (MEXU); M. Sousa 12028, 12238 (MEXU); O. Vela 676 (MEXU); **Quintana Roo:** E. Cabrera 10510 (MEXU); O. Téllez 2401 (CIQRO, MEXU), 3707 (ENCB, MEXU); **Yucatán:** C. Chan 7056 (CICY, MEXU); E. Cabrera 15712 (MEXU).

Desmodium glabrum (Mill.) DC., Prod. 2:338. 1825. *Hedysarum glabrum* Mill., Gard. Dict. ed. 8. *Hedysarum* no. 12. 1768. *Meibomia glabra* (Mill.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1:198. 1891. Tipo: México. Campeche, *Houstoun s.n.*, s.f. (holotipo: BM!). *Hedysarum molle* Vahl, Symb. Bot. 2:83. 1791. *Desmodium molle* (Vahl) DC., Prodr. 2: 332. 1825. *Meibomia mollis* (Vahl) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1:198. 1891. Tipo: Estados Unidos. Islas Vírgenes: ex insula St. Croix, *Pflug s.n.*, 1820 (holotipo: C). *Desmodium campestre* Brandege, Univ. Calif. Publ. Bot. 6:53. 1914. Tipo: México. Oaxaca: Picacho-San Gerónimo, *Purpus* 6810, oct 1913 (holotipo: UC!; isotipos: GH, NY!, US!). Hierbas perennes, erectas, 2.0 m de altura. Tallos huecos, estriados, uncinados o glabrescentes. Hojas 3-folioladas; estípulas persistentes, libres, 6.5-8.5 mm largo, 1.0-1.8 mm ancho, lanceoladas a ovadas, largo atenuadas, adaxialmente hirtulas, abaxialmente glabras, ciliadas; peciolo estriados, 1.0-5.5 cm largo, uncinados; estípulas 1.5-5.0 mm largo, ca. 0.6 mm ancho, largamente atenuadas en el ápice, adaxialmente puberulentas y uncinadas,

abaxialmente glabras, ciliadas; peciólulos 2.0-3.0 mm largo, tomentosos; folíolo terminal 3.5-10.0 cm largo, 1.5-6.5 cm ancho, los laterales 2.7-8.0 cm largo, 1.0-4.5 cm ancho, trulados, ovados a lanceolados, base cuneada, ápice agudo, haz hirsuto, envés hirsútulo. Inflorescencias axilares y terminales, en panículas, 10.0-28.0 cm largo; eje de la inflorescencia uncinado; brácteas primarias persistentes, 1.7 mm largo, 0.4 mm ancho, subuladas, adaxialmente puberulentas y uncinadas, abaxialmente glabrescentes, ciliadas; brácteas secundarias persistentes 5.0 mm largo, 0.7 mm ancho, adaxialmente glabrescentes, abaxialmente glabras, ciliadas; pedicelos cortos 5.0-8.0 mm largo, uncinados, puberulentos y glandulosos. Flores blancas, 4-6 por nudo; cáliz 2.0 mm largo, adaxialmente hirsuto, abaxialmente glabrescente, lóbulo superior 2-dividido, 1.7 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 1.5-1.7 mm largo, diente central 1.7 mm largo; corola ca. 3.5 mm largo, estandarte 2.3 mm largo, 1.6 mm ancho, oblongo, alas 2.0 mm largo, 0.9 mm ancho, oblanceoladas, quilla 2.2-2.4 mm largo; ovario sésil, glabrescente, 3 óvulos. Lomentos aplanados, sésiles; artículos 3-4, 8.0-9.0 mm largo, 5.0-6.0 mm ancho, generalmente 3 artículos, espiralados, puberulentos y uncinados, ciliados (dos no se desarrollan), el terminal, fértil, oblongo con margen crenado y ciliado, glabrescente, indehisciente; semillas 1.0-2.0 mm largo, 1.4-1.6 mm ancho, oblongas.

Distribución y hábitat. En Campeche, Yucatán y escasa en Quintana Roo (Fig. 2). En otras entidades de México (Baja California Sur, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tamaulipas y Veracruz), Centroamérica, Antillas y Sudamérica. Se establece en dunas costeras, selva baja caducifolia, selva media subcaducifolia, selva media subperennifolia y vegetación secundaria. Florece de octubre a marzo y fructifica de agosto a abril.

Comentarios taxonómicos. *Desmodium glabrum* crece comúnmente en áreas perturbadas muy cercana a *D. procumbens*, en especial en orillas de caminos, y es fácilmente reconocible de las demás especies de la península por sus panículas que desarrollan frutos glabrescentes de un sólo artículo fértil.

Usos y nombres comunes. Existen algunos registros sobre su utilización como planta forrajera. Se le conoce localmente con los nombres de: *kintal*, *kiintaj*, o *xbul kaax* (maya).

Material examinado. **Campeche:** C. Chan 4285 (MEXU); D. Álvarez 7335, 7769 (MEXU); E. Cabrera 12805, 15214 (MEXU); E. Martínez 29528 (CICY, MEXU), 29979 (MEXU); I. Calzada 6698 (CICY, MEXU); P. Zamora 5898 (CICY, MEXU); R. Durán 1421 (CICY, MEXU, XAL); **Quintana Roo:** O. Téllez 1379 (MEXU); **Yucatán:** C. Vargas 197 (CICY, MEXU); E. Cabrera 9403, 13271 (MEXU); E. Estrada 116 (CICY, ENCB, MEXU); E.

Reyes 589, 879 (MEXU); F. Ku Yam 526, 894 (MEXU); G. Davidse 29442 (MEXU); I. Calzada 6504 (CICY, MEXU); J.S. Flores 9598, 10335 (CICY, MEXU); M.A. Magaña 511 (CICY, ENCB, MEXU); M. Narváez 167 (CICY, MEXU); M.A. Pérez 527, 637, 727, 789 (MEXU); O. Téllez 6444 (CICY, MEXU); P. Yam 21 (CICY, MEXU); R. Conway 508-79 (MEXU); R. Duno 1836 (CICY, MEXU); S. Darwin 2093 (MEXU).

***Desmodium incanum* DC.**, Prodr. 2:332. 1825. *Hedysarum incanum* Sw., Prodr. 107. 1788. *Meibomia incana* (DC.) Vail, Bull. Torrey Bot. Club 19:118. 1892. *Desmodium canum* Schinz et Tell., Mém. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel 5:371. 1914. *Meibomia cana* S.F. Blake, Bot. Gaz. 78:276. 1924. Tipo: Antillas, *Plumier*, Pl. Amer. t. 149, fig. 1. 1757 (probablemente en PY).

Hierbas perennes, erectas o procumbentes, 1.5 m de altura. Tallos estoloníferos, estriados, puberulentos y uncinados. Hojas 3-folioladas, en ocasiones las basales 1-folioladas; estípulas persistentes, unidas en el lado opuesto del tallo, 5.0-7.0 mm largo, 1.8-2.0 mm ancho, ovadas a lanceoladas, adaxialmente uncinadas y escasamente hirsutas, abaxialmente glabras, ciliadas; peciólulos sulcados, 1.0-3.0 cm largo, uncinados; estípulas 2.0-3.0 mm largo, 0.2-0.4 mm ancho, subuladas, adaxialmente puberulentas y uncinadas, abaxialmente glabras, ciliadas; peciólulos 2.0-2.5 mm largo, hispídeos; folíolo terminal 3.5-9.3 cm largo, 2-4.5 cm ancho, los laterales 2-6.5 cm largo, 1.5-2.5 cm ancho, ovados, ovado-lanceolados a elípticos, base corto atenuada, ápice obtuso, haz escasamente uncinado o glabrescente, envés densamente hirsútulo. Inflorescencias axilares y terminales, 9.0-24.0 cm largo; eje de la inflorescencia uncinado; brácteas primarias deciduas, 2.0 mm largo, 0.3 mm ancho, subuladas, adaxialmente uncinadas, abaxialmente glabras, ciliadas; brácteas secundarias deciduas, 1.0 mm largo, 0.7 mm ancho, subuladas, glabras en ambas superficies, ciliadas; pedicelos de ca. 5.0 mm de largo, uncinados. Flores de color lila, 2 por nudo; cáliz 2.5 mm largo, adaxialmente hirsútulo, abaxialmente glabro, lóbulo superior 2-dividido, 1.8 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 1.6-1.8 mm largo, diente central 1.6 mm largo; corola 6.0-7.0 mm largo, estandarte 5.0 mm largo, 3.2 mm ancho, obovado, alas 5.0 mm largo, 1.2-1.5 mm ancho, oblongas, quilla 5.0 mm largo; ovario sésil, con escasos tricomas uncinados, 8 óvulos. Lomentos aplanados, sésiles; artículos 6-8, 3.0-4.0 mm largo, 1.5-2.5 mm ancho, oblongos, margen superior ligeramente sinuado a recto, margen inferior profundamente crenado, densamente uncinados y puberulentos, indehiscientes; semillas 1.5 mm largo, 1.0 mm ancho, elípticas.

Distribución y hábitat. *Desmodium incanum* está ampliamente distribuida en toda la península (Fig. 1). Desde el S

de Estados Unidos, en otras entidades de México (Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz), Centroamérica, Antillas, Sudamérica y ha sido introducida al Viejo Mundo. Crece en dunas costeras, manglar, sabana, selva baja inundable, selva media subcaducifolia, selva media subperennifolia, selva alta perennifolia y vegetación secundaria. Florece y fructifica todo el año.

Comentarios taxonómicos. *Desmodium incanum* se caracteriza por su hábito sufruticoso, tallo estolonífero, hojas lanceoladas a ovadas, envés estrigoso y haz pálido, su lomento generalmente desarrolla 8 artículos.

Usos y nombres comunes. Se utiliza como forrajera y medicinal. Se le conoce con los nombres de: *b uul-bech*, *kabah*, *k' axá yuuh*, *tza-yun-tzay*, *xcaxayuc*, *x-komhá* (maya) y pega pega (español).

Material examinado. **Campeche:** *B. ECOMAT* 16 (CICY); *C. Chan* 741, 3908 (CICY); *C. Gutiérrez* 4336, 4969 (MEXU), 7161 (MEXU, UCAM); *C. Martín* 514 (MEXU); *C. Pavón* 177 (CICY, MEXU); *D. Álvarez* 15, 414, 517, 3588, 4488, 9678 (MEXU); *D. Mondragón* 34 (CICY, MEXU); *E. Cabrera* 1971, 4476, 11889, (MEXU), 12588 (IEB, MEXU); *E. Hernández* 232 (MEXU); *E. Lira* 151, 186, 253, 271, 437 (MEXU); *E. Madrid* 4, 30, 139, 581, 792, 810, 1031 (MEXU); *E. Martínez* 2702, 27913, 28072, 28697, 28786-A (MEXU), 29454 (CICY, MEXU), 29832, 31508a, 31835, 35044, 35062, 35264a (MEXU); *G. Bacab* 86 (CICY, MEXU); *J. Calónico* 21614, 22695, 23866 (MEXU); *J. Palmillas* 869 (MEXU); *J.S. Flores* 10295 (CICY, MEXU), 10316 (CICY); *M. Sousa* 12230 (MEXU); *O. Téllez* 6313 (ENCB, MEXU); *P. Alvaro* 179, 437 (MEXU); *P. Zamora* 4660, 5497 (CICY); **Quintana Roo:** *A. Pérez* 1590 (ENCB, MEXU), 1599 (MEXU); *C. Chan* 4335 (CICY); *D. Álvarez* 8073, 8385, 9430, 10379, 10475, 11095 (MEXU); *E. Cabrera* 252 (MEXU), 436 (ENCB, MEXU), 654, 881, 963, 1225, 1528, 1602, 6296, 8278, 9878, 11082, 11447, 13015, 16088, 16391 (MEXU); *E. Ucan* 1305 (CICY, MEXU, XAL), 3248 (CICY); *G. Carnevali* 4868 (CICY, MEXU); *J. Calónico* 22359, 22292, 22547 (MEXU); *J.J. Ortiz* 472 (MEXU, XAL); *J.L. Tapia* 1013 (CICY, MEXU); *J.S. Flores* 401, 9976, 10163 (CICY), 10511 (MEXU); *M. Sousa* 10918, 11220 (MEXU); *O. Téllez* 1727, 1820, 2086, 2168 (MEXU), 2656 (CICY, MEXU), 2749 (MEXU); *R. Durán* 801 (MEXU); *R. Sánchez* 147, 467, 483, 517, 546, 624, 639, 669, 1120, 1148, 1162, 1180 (MEXU); *R. Villanueva* 690 (MEXU); *S. Escalante* 14 (MEXU); **Yucatán:** *A. Maurilio* 23 (MEXU); *C.D. Johnson* 1752-80 (MEXU); *E. Reyes* 439, 701 (MEXU); *F. Ku Yam* 778, 873 (MEXU); *G. Remmers* 14 (CICY); *J.A. Aguilar* 177 (CICY, MEXU), 274 (MEXU); *M.A. Pérez* 582, 853 (MEXU); *M. Narváez* 379 (CICY, XAL); *O.G. Enríquez* 218 (MEXU); *R. Grether*

1335 (MEXU), 1338 (ENCB); *S. Escalante* 3565 (CICY); *W.C. Steere* 1460 (MEXU).

Desmodium procumbens (Mill.) Hitchc., Ann. Rep. Missouri Bot. Gard. 4:76. 1893. *Hedysarum procumbens* Mill., Gard. Dict., ed. 8. *Hedysarum* no. 10. 1768. *Meibomia procumbens* (Mill.) Britton, Sci. Surv. Porto Rico and Virgin Islands 5:404. 1924. Tipo: Jamaica: *Houstoun s.n.*, 1730 (holotipo: BM!). *Desmodium sylvaticum* Benth., Pl. Hartw. 116. 1843. *Meibomia procumbens* (Mill.) Schindl. var. *sylvatica* (Benth.) Schindl., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 20:151. 1924. Tipo: Ecuador. Guayas, Guayaquil, *Hartweg* 650, 1839 (holotipo: K; isotipos: GH, NY).

Hierbas anuales, procumbentes, 2.0 m de largo. Tallos ramificados, estriados, uncinados. Hojas 3-folioladas, ocasionalmente 1-foliolada; estipulas persistentes, libres, 3.0-7.0 mm de largo, 0.5 mm ancho, subuladas, glabras en ambas superficies, ciliadas; peciolas sulcadas, 1.0-4.5 cm largo, escasamente uncinados o glabrescentes; estipelas 0.8-3.5 mm largo, ca. 0.2 mm ancho, lineares, glabrescentes en ambas superficies, ciliadas; peciólulos 1.0-2.0 mm largo, hirsutos; folíolo terminal 2.0-5.5 cm largo, 0.8-2.2 cm ancho, los laterales 1.5-4.5 cm largo, 0.9-2.2 cm ancho, ovados, lanceolados o elípticos, base atenuada, ápice agudo, glabrescentes en ambas superficies. Inflorescencias axilares y terminales, 6.0-22 cm largo; eje de la inflorescencia puberulento y escasamente uncinado; brácteas primarias persistentes, 2.2 mm largo, 0.3 mm ancho, subuladas, glabrescentes en ambas superficies, ciliadas; brácteas secundarias persistentes, 1.0 mm largo, 0.2 mm ancho, lineares, puberulentas en ambas superficies, ciliadas; pedicelos 1.0 cm de largo, uncinados y pilosos. Flores blancas, 2 (-5) o más por nudo; cáliz 1.3 mm largo, adaxialmente estrigoso, abaxialmente glabro, lóbulo superior 2-dividido, 1.0 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 1.0 mm largo, diente central 1.0 mm largo; corola 3.0 mm largo, estandarte 2.3-2.5 mm largo, 2.0-2.1 mm ancho, ovado, alas 2.0 mm largo, 0.8 mm ancho, oblongas, quilla 2.7 mm largo; ovario sésil, pubescente, 6 óvulos. Lomentos espiralados, sésiles; artículos 3-5, 4.0-6.0 mm largo, 2.5-3.5 mm ancho, rómbicos, margen involuto y revoluto, uncinados, indehiscentes; semillas 1.5 mm largo, ca. 1.0 mm ancho, rómbicas.

Distribución y hábitat. En la zona de estudio, está escasamente representada en Campeche y Quintana Roo y más ampliamente distribuida en Yucatán (Fig. 3). Desde el SO de Estados Unidos, en otras entidades de México (Baja California Sur, Chiapas, Chihuahua, Colima, Distrito Federal, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Sonora, Veracruz y Zacatecas), Centroamérica, Antillas, Sudamérica e introducida en regiones tropicales

de Asia y África. Habita en la selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y vegetación secundaria. Florece entre agosto y diciembre y fructifica entre septiembre y diciembre.

Comentarios taxonómicos. En ocasiones, *Desmodium procumbens* puede confundirse con *D. tortuosum* en etapas jóvenes de desarrollo, pero sus estipulas subuladas, el desarrollo de hasta 5 flores por nudo y la persistencia de sus brácteas primarias y secundarias, la distinguen de esta última.

Nombre común. Localmente se le conoce con el nombre común de *k'iintaj* (maya).

Material examinado. **Campeche:** C. Gutiérrez 8014 (MEXU); E. Cabrera 9492 (MEXU); E. Martínez 28912-A (MEXU); I. Calzada 6708 (MEXU, XAL); **Quintana Roo:** E. Cabrera 506 (MEXU); **Yucatán:** E. Cabrera 9440, 9589, 9680, 9742 (MEXU); E. Estrada 352 (CICY, MEXU); E. Reyes 91, 293, 294, 481, 599, 790 (MEXU); E. Ucan 166 (CICY, MEXU); F. May 1302 (CICY, MEXU); F. Tun 362 (ENCB, MEXU); G.F. Gaumer 1118 (MO); L. M. Arias 608 (CHAPA, MEXU); M.A. Pérez 498, 508, 511, 719, 782, 788, 887 (MEXU); V. Rico-Gray 774 (MEXU).

***Desmodium scorpiurus* (Sw.) Desv., J. Bot. Agric. 1:122. 1813.**

Hedysarum scorpiurus Sw., Prod. 107. 1788. *Meibomia scorpiurus* (Sw.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 198. 1891. Tipo: Jamaica: Swartz s.n., s.f. (holotipo: S).

Nissoloides cilindrica M.E. Jones, Contr. W. Bot. 18:135. 1933. Tipo: México: Guadalajara, M.E. Jones 27223, 27 Nov 1930 (isotipos: GH, US!).

Hierbas perennes, postradas, 1.0 m de largo. Tallos estriados, puberulentos o escasamente uncinados. Hojas 3-folioladas; estipulas persistentes, connadas, 2.0-2.5 mm largo, 1.3-1.6 mm ancho, ovadas a ovado lanceoladas, auriculadas en su base, glabras en ambas superficies, ciliadas; peciolas sulcadas, 1.0-3.0 cm largo, pilosos; estipelas 1.0-1.7 mm largo, 0.4 mm ancho, lineares, adaxialmente uncinadas, abaxialmente glabras, ciliadas; peciólulos 1.0-1.5 mm largo, hirsutos; folíolo terminal 1.7-2.5 cm largo, 0.4-0.8 cm ancho, los laterales 1.3-2.0 cm largo, 0.3-0.7 cm ancho, elípticos a ovados, base atenuada, ápice agudo, haz adpreso-piloso, envés glabrescente. Inflorescencias axilares y terminales, 3.0-15.5 cm largo; eje de la inflorescencia puberulento y uncinado; brácteas primarias persistentes, 2.0 mm largo, 0.4 mm ancho, subuladas, glabrescentes en ambas superficies, ciliadas; brácteas secundarias persistentes, 1.1 mm largo, 0.2 mm ancho, subuladas, adaxialmente puberulentas y uncinadas, abaxialmente glabras, ciliadas; pedicelos 1.0 cm de largo, puberulentos y uncinados. Flores de color lila, 2 por nudo; cáliz 2.7 mm largo, adaxialmente hirsútulo, abaxialmente glabrescente,

lóbulo superior 2-dividido, 2.0 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 1.7-1.8 mm largo, diente central 1.7 mm largo; corola 4.0 mm largo, estandarte 5.0 mm largo, 5.5 mm ancho, subrotundo, alas 3.8-4.1 mm largo, 1.8 mm ancho, oblongas, quilla 5.0 mm largo; ovario sésil, glabrescente, 8 óvulos. Lomentos aplanados, lineares, sésiles; artículos 6-8, 4.5-5.1 mm largo, 1.5-1.7 mm ancho, oblongos, margen ligeramente sinuados, escasamente uncinados o glabrescentes, indehiscentes; semillas 2.0-3.2 mm largo, ca. 1.2 mm ancho, oblongas.

Distribución y hábitat. En la región, *Desmodium scorpiurus* es poco frecuente. Se le conoce únicamente de Campeche (Fig. 2), SE de Estados Unidos y más ampliamente distribuida en otras regiones de México (Baja California Sur, Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz), Centroamérica, Antillas, N de Sudamérica e introducida a los trópicos de Asia y África. Crece en dunas costeras, selva baja caducifolia, selva media subcaducifolia y vegetación secundaria. Florece entre junio y marzo y fructifica entre noviembre y marzo.

Comentarios taxonómicos. *Desmodium scorpiurus* es la única especie del género que desarrolla lomentos lineares.

Material examinado. **Campeche:** E. Cabrera 2325 (ENCB, MEXU), 10891, 14836 (MEXU).

***Desmodium tortuosum* (Sw.) DC., Prodr. 2:332. 1825.** *Hedysarum tortuosum* (Sw.) DC., Prodr. 107. 1788. *Meibomia tortuosa* (Sw.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 198. 1891. Tipo: Jamaica: sin localidad, Swartz s.n., s.f. (holotipo: BM!). *Hedysarum purpureum* Mill. Gard. Dict. ed. 8. *Hedysarum* no. 6. 1768. *Desmodium purpureum* (Mill.) Fawc. et Rendle, Fl. Jamaica 4: 36. 1920, non *D. purpureum* Hook. et Arn. 1832. Tipo: México. Veracruz, *Houstoun s.n.*, 1730. (holotipo: BM!). *Desmodium stipulaceum* DC., Prodr. 2:330. 1825. *Meibomia stipulacea* (DC.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1:198. 1891. "*Hedysarum stipulaceum* fl. mex. icon. ined."

Tipo: México. Sin localidad, Sessé y Mociño s.n., s.f. (lectotipo: F!, designado por McVaugh, 2000).

Hierbas perennes, erectas, 2.0 m de altura. Tallos estriados, hispídos y uncinados. Hojas 3-folioladas; estipulas persistentes, amplexicaules, 0.8-1.5 cm largo, 0.3-0.5 cm ancho, ovadas a ovado-lanceoladas, glabras en ambas superficies, ciliadas; peciolas estriados, 2.0-5.5 cm largo, hirsutos y uncinados; estipelas 4.5-8.5 mm largo, 0.5 mm ancho, subuladas, glabrescentes en ambas superficies, ciliadas; peciólulos ca. 4.0 mm largo, hispídos; folíolo terminal 4.0-11.0 cm largo, 2.0-4.0 cm ancho; los laterales 3.0-7.0 cm largo, 1.2-3.8 cm ancho, ovados, ovado-lanceolados a elípticos, base redondeada, ápice agudo a redondeado,

glabrescentes en ambas superficies. Inflorescencias axilares y terminales, en panículas 9.0-33.5 cm largo; eje de la inflorescencia uncinado y glanduloso; brácteas primarias deciduas, 4.8-5.2 mm largo, 0.7 mm ancho, ovado acuminadas, glabras en ambas superficies, ciliadas; brácteas secundarias deciduas, 2.2 mm largo, 0.3 mm ancho, subuladas, glabras en ambas superficies, ciliadas; pedicelos 1.7 cm de largo, uncinados y glandulosos. Flores de color lila, 2 por nudo; cáliz 3.0-3.5 mm largo, adaxialmente hirsuto, abaxialmente glabro, lóbulo superior 2-dividido, 2.3 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 1.8-2.0 mm largo, diente central 2.1 mm largo; corola 5.5 mm largo, estandarte ca. 3.8 mm largo, 1.8 mm ancho, obovado, alas 3.8 mm largo, 1.5 mm ancho, oblongas, quilla 5.0 mm largo; ovario cortamente estipitado, puberulento, 6 óvulos. Lomentos aplanados, sésiles; artículos 2-7, 4.3-6.0 mm largo, 3.0-4.0 mm ancho, elípticos, margen crenado, cuando inmaduros involutos y revolutos, esparcidamente uncinados, indehiscentes; semillas 2.6-2.8 mm largo, 1.5-2.0 mm ancho, elípticas.

Distribución y hábitat. Ampliamente distribuida en toda la península de Yucatán (Fig. 4), SO de Estados Unidos, otras entidades de México (Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas), Centroamérica, Antillas, Sudamérica e introducida a los trópicos de Asia y África. Crece en dunas costeras, selva baja caducifolia, selva media subcaducifolia, selva media subperennifolia y vegetación secundaria. Florece y fructifica de junio a abril. **Comentarios taxonómicos.** Morfológicamente, *Desmodium tortuosum* es muy similar a *D. distortum* en su forma de crecimiento y sus estipulas amplexicaules; sin embargo *D. tortuosum* desarrolla tricomas uncinados mezclados con tricomas hispídos en tallos y peciolo, lomentos sésiles, generalmente uncinados y puberulentos, que permiten diferenciarla.

Usos y nombres comunes. Es utilizada como planta forrajera. Localmente se conoce como *bul kax*, *bu' ul lk' ax*, *buultsimin-buulxiu*, *kintah*, *kiintaj*, *xkintalxiw*, *xk' intaj*, *oxkutzcab*, *xpacumpak* (maya).

Material examinado. **Campeche:** C. Chan 894, 931 (CICY, MEXU, XAL), 4721 (CICY, MEXU); C. Gutiérrez 5454 (MEXU); C.L. Lundell 960 (MEXU); Conway 533-79 (MEXU); C. Pavón 206, 227 (CICY, MEXU); D. Álvarez 2015 (MEXU); D. Álvarez 2051, 2357, 4468 (MEXU); E. Cabrera 2016, 2258, 12489, 14516, 14568, 15264 (MEXU); E. Lira 466, 616-A, 643 (MEXU); E. Martínez 3002, 29548, 29560-A, 29564, 29620, 29770 (MEXU); E. Ucan 1610 (CICY, MEXU, XAL), 1637 (CICY, XAL); G. Bacab 164 (CICY, MEXU); J. Caló-

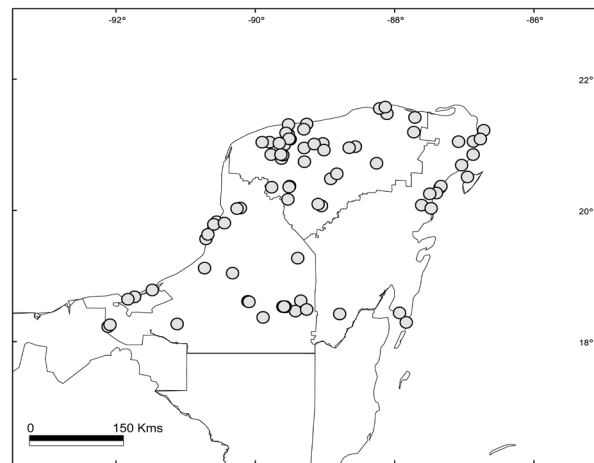


Figura 4. Distribución de *Desmodium tortuosum* (●).

nico 21716 (MEXU); J.S. Flores 10301 (CICY); O. Vela 721 (MEXU); P. Moreno 1137 (MEXU); P. Zamora 5907 (MEXU, UCAM); **Quintana Roo:** C. Chan 13 (MEXU); C.D. Johnson 426-78 (MEXU); E. Cabrera 210, 359 (CICY, MEXU), 470, 479, 558, 751, 921, 1462, 8295, 9761, 15464 (MEXU); E. Gutiérrez 172 (CICY, MEXU); E. Ucan 3626 (CICY); I. Calzada 7153 (CICY, XAL); M. Sousa 10874, 12444 (MEXU); P. Herrera 53 (MEXU); R. Durán 543 (MEXU); S. Torres 491 (CICY, MEXU); **Yucatán:** A. Puch 674, 1090 (CICY); C. Chan 6768 (CICY, MEXU); E. Cabrera 9455, 9997, 10074 (MEXU), 10443 (CICY, MEXU), 10656, 13272 (MEXU); E. Reyes 100, 109, 294a, 537, 601, 768, 791, 842 (MEXU); E. Ucan 176, 1829, 3577 (CICY, MEXU); G.F. Gaumer 1021 (MEXU); I. Calzada 6637 (CICY); J. Leal 85 (CICY, MEXU); J.S. Flores 9013 (CICY, MEXU, XAL); M.A. Pérez 164, 512, 631, 733, 886 (MEXU); M. Narváez 765 (CICY, MEXU, XAL); O.G. Enríquez 646, 816 (MEXU); O.L. Sanabria 55-258 (CICY); P. Simá 326, 2336 (CICY, MEXU); P. Yam 75 (CICY, MEXU); R. Duno 1837 (CICY, MEXU); R. Rivera 141, 229 (CICY, MEXU); S. Darwin 2092 (CICY, MEXU).

***Desmodium triflorum* (L.) DC., Prodr. 2:334. 1825. *Hedysarum triflorum* L., Sp. Pl. 749. 1753. *Meibomia triflora* (L.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1:97. 1891. Tipo: India. Ceilán, Herb. Hermann 1:21, No. 297 (lectotipo: BM, designado por Pedley, 1997).**

Hierbas perennes, postradas, 20-60 cm largo. Tallos ramificados, estriados, densamente pilosos. Hojas 3-folioladas, ocasionalmente 1-folioladas; estipulas persistentes, libres, 2.0-2.6 mm de largo, 1.0 mm ancho, lanceoladas, glabras en ambas superficies, ciliadas; peciolo sulcados, 3.0-5.0 mm largo, pilosos; estipelas ca. 1.0 mm largo, 0.1 mm ancho, lineares, ciliadas; peciólulos ca. 1.0 mm largo, densamente

pilosos; folíolo terminal 6.5-10.0 mm largo, 6.2-10.0 mm ancho, los laterales 5.8-9.0 mm de largo, 4.5-9.0 mm de ancho, obovados, base cuneada, ápice retuso, haz glabro, envés puberulento a lo largo de la vena principal y venas laterales. Inflorescencias axilares, en fascículos, 1.5-2.5 cm largo; eje de la inflorescencia piloso; brácteas primarias persistentes, 2.5-3.0 mm largo, 1.2-1.3 mm ancho, ovadas, glabrescentes en ambas superficies, ciliadas; brácteas secundarias deciduas (no vistas); pedicelos 8.0 mm de largo, densamente hirsutos. Flores rosa o lila, 2-4 por fascículo; cáliz 3.5 mm largo, adaxialmente hirsuto, abaxialmente glabro, lóbulo superior 2-dividido, 2.2 mm largo, lóbulo inferior con dientes laterales 2.0 mm largo, diente central 1.6 mm largo; corola 4.0-6.0 mm largo, estandarte 3.2 mm largo, 2.3 mm ancho, oblado, alas 2.8-3.0 mm largo, 1.0-1.3 mm ancho, espatuladas, quilla 3.0 mm largo; ovario sésil, puberulento, 5 óvulos. Lomentos aplanados, falcados, sésiles, artículos 3-5, 3.2-3.5 mm largo, 2.5-3 mm ancho, cuadrados, margen superior ligeramente sinuado, margen inferior crenado, glabrescentes, indehiscentes; semillas 2.0-2.1 mm largo, 1.5-1.6 mm ancho, orbiculares. *Distribución y hábitat.* Se conocen pocas recolecciones para la porción mexicana de la península de Yucatán (Fig. 1). Introducida en el SE de Estados Unidos, en otras entidades de México (Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz), Centroamérica, Antillas, Brasil, África, Asia y Australia. Habita en dunas costeras. Florece en noviembre.

Comentarios taxonómicos. *Desmodium triflorum* es la única especie del género que desarrolla hábito postrado, con los tallos muy ramificados, hojas pequeñas, obovadas o anchamente obovadas de ápice retuso e inflorescencias fasciculadas con 2-4 flores.

Material examinado. **Campeche:** *E. Cabrera 14835* (CIQRO, IEB, MEXU).

Especies excluidas

Desmodium adscendens (Sw.) DC. Citada en algunas listas florísticas de la península (Standley 1930; Sousa y Cabrera 1983; Sosa et al. 1985; Durán et al. 2000; Arellano-Rodríguez et al. 2003), donde se hace referencia al ejemplar de *G. F. Gaumer s. n.*, recolectado en 1858. Aunque Durán et al. (2000) la citan para el Herbario Nacional (MEXU), sólo se localizaron 2 ejemplares; uno en el Field Museum of Natural History (F) y el otro en el Herbarium, Royal Botanic Garden, Kew (K), ambos corresponden a *Desmodium tortuosum*.

Desmodium helleri Peyr. Citada en el listado florístico de Campeche (Gutiérrez-Báez, 2003); sin embargo, la recolección de *C. Gutiérrez 5046*, corresponde a *Desmodium incanum*.

Desmodium purpureum (Mill.) Fawc. et Rendle

Se menciona en trabajos como el de Standley (1930); Sosa et al. (1985); Gutiérrez-Báez (2003) y Arellano-Rodríguez et al. (2003). Standley (1930) mencionan la recolección de *G. F. Gaumer 1118*, que corresponde a *Desmodium procumbens*. El ejemplar *E. Ucan 1872* citado en Etnoflora Yucatanense (Sosa et al. 1985) corresponde a *Desmodium distortum* y el ejemplar *C. Lundell 960*, citado por Gutiérrez-Báez (2003) corresponde a *Desmodium tortuosum*. Lamentablemente, Arellano-Rodríguez et al. (2003) no incluye ejemplares de referencia en su listado.

Desmodium procumbens var. *transversum* (B.L. Rob. et Greenm.) B.G. Schub.

El ejemplar de *E. Ucan 1639*, citado en el listado florístico de Campeche por Gutiérrez-Báez (2003), corresponde a la variedad típica de *D. procumbens*.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios consultados. A la Dra. Lourdes Rico y al M. en C. Rafael Torres Colín, por la revisión del manuscrito. Al Dr. Alfonso Delgado Salinas, por sus valiosos comentarios y al Biól. Alfredo Wong León, por su apoyo técnico.

Literatura citada

- Arellano-Rodríguez, J. A., J. S. Flores-Guido, J. Tun-Garrido y M. M. Cruz-Bojórquez. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la península de Yucatán. *In* Etnoflora Yucatanense 20. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. 815 p.
- Barrera, A. 1962. La Península de Yucatán como provincia biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 23:71-105.
- Breedlove, D. E. 1986. Listados Florísticos de México IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 246 p.
- Cowan, C. P. 1983. Listados Florísticos de México I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 123 p.
- Durán, R., G. Campos, J. C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat y M. Juan-Qui. 2000. Listado Florístico de la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida. 259 p.
- Flores, J. S. 1992. Vegetación de las islas de la península de Yucatán. Florística y etnobotánica. *In* Etnoflora Yucatanense 4. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. 71 p.
- Gutiérrez-Báez, C. 2003. Listado florístico actualizado del estado de Campeche, México. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. México. 95 p.
- Hemslay, W. B. 1887. Cozumel Island. Enumeration of a small collection of plants made in 1885 by F. Gaumer. *Biologia-*

- Centrali Americana, Botany 4:96-100.
- Ibarra, G. y S. Sinaca. 1987. Listados Florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 51 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2000. XII Censo General de Población y Vivienda 2000. INEGI, Aguascalientes, Aguascalientes. 104 p.
- McVaugh, R. 1987. Leguminosae. In Flora Novo-Galiciana, W. R. Anderson (ed.). The University of Michigan Press, Ann Arbor. p. 448-496.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:207-252.
- Ohashi, H. 2005. Desmodieae. In Legumes of the world, G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder y M. Lock (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond. p. 433-446.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Sosa, V., J. S. Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J. J. Ortiz. 1985. Lista florística y sinonimia maya. In Etnoflora Yucatanense 1. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz. 225 p.
- Sousa, M. y E. F. Cabrera. 1983. Listados Florísticos de México. II. Flora de Quintana Roo. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 100 p.
- Standley, P. C. 1930. Flora of Yucatan. Field Museum of Natural History. Botanical series 3:157-492.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1946. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24:232-233.
- Téllez, O. y E. F. Cabrera. 1987. Listados Florísticos de México. VI. Flórula de la isla de Cozumel, Q. R., Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 34 p.
- Torres, C. R., L. Torres-Colín, P. Dávila y J. L. Villaseñor 1997. Listados Florísticos de México. XVI. Flora del distrito de Tehuantepec, Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 68 p.
- Torres-Colín, L. *Desmodium*. Vegetación terrestre, Cap. 4. L. A. Pérez, M. Sousa, A. Hanan, F. Chiang y P. Tenorio. 2005. In Biodiversidad del estado de Tabasco, J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM/CONABIO, México, D. F. p. 65-110.
- Torres-Colín, L. y A. Delgado-Salinas. 2008. Tribu Desmodieae. *Desmodium*. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Fascículo 59. 52 p.



Los géneros *Cajanus* y *Rhynchosia* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae, *Cajaninae*) en la península de Yucatán, México

The genera *Cajanus* and *Rhynchosia* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae, *Cajaninae*) in the Yucatán Peninsula, Mexico

Angélica Martínez-Bernal¹, Rodrigo Duno-de Stefano²✉ y Lilia Lorena-Can²

¹Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apartado postal 55-535, 09340 México, D. F., México.

²Herbario CICY, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Calle 43. Núm. 130. Col. Chuburná de Hidalgo, Apartado postal 87, Cordemex 97200 Mérida, Yucatán, México.

✉ roduno@cicy.mx

Resumen. Se presenta información general de los géneros *Cajanus* DC. y *Rhynchosia* Lour. (subfamilia Papilionoideae, tribu Phaseoleae, subtribu *Cajaninae*) en la península de Yucatán. En esta región, *Cajanus* incluye 1 especie introducida y *Rhynchosia* incluye 6 nativas. Se presentan claves para géneros y especies, información ecológica, fenológica, nombres comunes y usos de cada especie.

Palabras clave: Fabaceae, flora, Mesoamérica, Provincia Biótica Península de Yucatán.

Abstract. An overview of the genera *Cajanus* DC. and *Rhynchosia* Lour. (subfamily Papilionoideae, tribe Phaseoleae, subtribe *Cajaninae*) in the Yucatan Peninsula is presented. In this region, the genus *Cajanus* includes 1 introduced species whereas *Rhynchosia* includes 6 native species. A key to the genus and the species known for the area is included as well as information about the ecology, phenology, common names and uses of each species.

Kew words: Fabaceae, flora, Mesoamerica, Yucatán Peninsula Biotic Province.

Introducción

Cajanus DC. y *Rhynchosia* Lour. son los únicos géneros de la subtribu *Cajaninae*, subfamilia Papilionoideae, tribu Phaseoleae (Lewis et al., 2005) presentes en la península de Yucatán. La subtribu incluye 10 géneros y cerca de 495 especies y su distribución es fundamentalmente paleotropical (Lewis et al., 2005). Hasta la fecha, se cuenta con varios listados florísticos; parciales o completos, para la porción mexicana de la península de Yucatán (e. g. Standley, 1930; Sousa y Cabrera, 1983; Sosa et al., 1985; Durán et al., 2000; Gutiérrez-Báez, 2000; Arellano-Rodríguez et al., 2003). En estas obras, el uso de los nombres no presenta mayor complicación con la excepción de *R. pyramidalis* (Lam.) Urb., especie que menciona Arellano-Rodríguez et al. (2003), la cual no crece en la región (véase sección de Nombres y especies excluidos al final del presente artículo). Duno-de Stefano et al. (2006) aclaran la presencia en la región del género *Eriosema* (también de la subtribu *Cajaninae*); Sosa et al. (1985) y Durán et al. (2000) registraron *E. simplicifolium*

basándose en el ejemplar de *C. Chan* y *J. S. Flores* 555 (CICY) que corresponde a *Rhynchosia americana* (Mill.) Metz. Hasta la fecha, no se ha registrado ninguna especie de *Eriosema* en la región de la península de Yucatán que corresponde a México.

El objetivo de este trabajo es presentar información general sobre *Cajanus* y *Rhynchosia* en la porción mexicana de la península de Yucatán, así como una clave para su identificación y comentarios generales de la morfología, fenología, ecología, nombres comunes y usos para cada una de las especies.

Materiales y métodos

Se revisó el material botánico de los herbarios más importantes de la región (CICY, CQRO, UADY, UCAM), así como el de otros herbarios nacionales (MEXU, UAMIZ, XAL) y extranjeros (HUH, LINN, MO, NY y US).

Los límites geográficos de la Provincia Biótica Península de Yucatán coinciden con los propuestos por Estrada-Loera (1991) y Tapia et al. (2007); en otras palabras, incluyen los estados mexicanos de Yucatán, Campeche y Quintana Roo, los distritos de Belize, Coro-

Recibido: 18 agosto 2010; aceptado: 23 mayo 2011

Clave para los géneros de la subfamilia Papilionoideae, tribu Phaseoleae, subtribu *Cajaninae* en la península de Yucatán

1. Arbustos; hojas siempre 3-folioladas, folíolos laterales oblicuamente elípticos, marcadamente discoloros; flores con los lóbulos del cáliz desiguales, los lóbulos del cáliz más cortos que el tubo del cáliz; legumbres de 2 a 13 cm de largo, con 2-9 semillas; plantas cultivadas y ocasionalmente escapadas *Cajanus*

1. Hierbas trepadoras, rastreras, sufrútices o bejucos; hojas generalmente 3-folioladas y unifolioladas, folíolos generalmente ovados, rómbico-ovados hasta deltoides, ocasionalmente suborbiculares a reniformes; flores con los lóbulos del cáliz desiguales, en general los lóbulos del cáliz más largos, pero también se presentan más cortos y rara vez del mismo largo que el tubo del mismo; legumbres en general menos de 4 cm de largo, con 2 semillas; plantas nativas, en muchas ocasiones como malezas en campos de cultivo *Rhynchosia*

zal y Orange Walk en Belice y el departamento del Petén en Guatemala. Los apartados *Material examinado* incluyen algunos ejemplares seleccionados de estos distritos y del departamento, pero en los mapas sólo se representan los de colecciones mexicanas.

Descripción

El género *Cajanus*, nativo del Paleotrópico, presenta una especie ampliamente cultivada en el Neotrópico; ocasionalmente es una planta escapada, pero nunca naturalizada. En el caso de *Rhynchosia*, existe un tratamiento taxonómico para las especies del Nuevo Mundo que ha sido fundamental para el conocimiento de los taxa en la península de Yucatán (Gear, 1978); dicho tratamiento incluye 5 especies. Una sexta especie, *R. americana* (Mill.) Metz fue registrada por primera vez en el área por Gutiérrez-Báez et al. (2000). *Rhynchosia pyramidalis* (Lam.) Urb., mencionada en fechas recientes (Arellano-Rodríguez et al., 2003), es una especie de amplia distribución en el Neotrópico, crece en el departamento de El Cayo en Belice y en el departamento del Petén en Guatemala, lo que corresponde a la porción más meridional de la Provincia Biótica Península de Yucatán, pero no crece en la parte mexicana.

Cajanus DC., *Cat. Pl. Horti Monsp.* 85. 1813, *nom. cons.* *Cajan* Adans., *Fam. Pl.* 2: 326. 1763.

Cantharospermum Wight et Arn., *Prodr. Fl. Ind. Orient* 255-256. 1834.

Atylosia Wight et Arn., *Prodr. Fl. Ind. Orient.* 257-258. 1834.

Endomallus Gagnep., *Notul. Syst.* (Paris) 3:184-186. 1915.

Peekelia Harms, *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 7:26[370]. 1920.

Arbustos de hasta 4 m de alto, perennes o anuales. Tallos acostillados cuando jóvenes, teretes cuando maduros. Hojas alternas, pinnadas o a veces digitadamente 3-folioladas; folíolos ligeramente desiguales, discoloros, membranáceos, los laterales oblicuamente elípticos,

base cuneada, ápice agudo, densamente pubescentes en ambas caras, con glándulas vesiculares, especialmente en el envés; estípulas triangular-lanceoladas, caducas, estípelas presentes o ausentes. Inflorescencias racemosas, axilares o terminales, pedunculadas o casi sésiles; brácteas deciduas; bractéolas ausentes. Flores zigomorfas, 6-12 por raquis; brácteas pequeñas, caducas; cáliz campanulado, 5-lobado, lóbulos agudos o acuminados, el superior más largo, lóbulos más cortos que el tubo del cáliz; corola amarilla o el estandarte rojizo, estandarte ovado-orbicular, unguiculado, auriculado, hasta 3 cm de largo; alas oblicuamente obovadas; pétalos de la quilla auriculados, oblicuamente-redondeados, obtusos; estambres 10, diadelfos, el vexilar libre; ovario sésil, densamente pubescente y punteado-glandular; estilo delicado, glabro, curvado distalmente; estigma capitado. Legumbre linear-oblonga, 2-8(-13) cm de largo, 2-valvada con constricciones oblicuas entre las semillas, amarillo-verdosa con manchas pardas, densamente indumentada, puberulenta a glabra, a veces con pelos glandulares; semillas 2-9, reniformes a suborbiculares, el hilo oblongo, estrofioladas.

Cajanus es un género con 34 especies (Lewis et al., 2005), nativo del Paleotrópico, pero una especie ha sido ampliamente introducida en todo el Neotrópico y sur de los Estados Unidos de América como planta comestible y ocasionalmente se puede encontrar escapada.

Cajanus cajan (L.) Huth, *Helios* 11:133. 1893. – *Cytisus cajan* L., *Sp. Pl.* 2:739. 1753. Tipo: India, herb. Linnaeus (LINN 912:7).

Cajanus cajan (L.) Millsp., *Publ. Field Columbian Mus., Bot. Ser.* 2:53. 1900. *nom. illeg. superfl.* – *Cytisus cajan* L., *Sp. Pl.* 2:739. 1753. Tipo: China: Yunnan: Huangjiaping, Dali, 1700 m, *Handel-Mazzetti* 6425 (lectotipo: BM, designado por Stearn 1972; isolectotipo: LINN).

Arbustos de 1-4 m de alto, perennes o anuales; hojas 3-folioladas, discoloras; folíolos laterales oblicuamente elípticos, 3.6-12.0 cm de largo, 1.3-4.5 cm de ancho, el terminal ovado-elíptico, elíptico a angostamente elíptico, 4.5-13.0 cm de largo, 1.4-5.5 cm de ancho, ápice agudo a angostamente agudo, base atenuada; cara abaxial velu-

tina, con glándulas amarillas, cara adaxial velutina, con pocas glándulas amarillas; flores con el tubo del cáliz (3) 4-5 (-6) mm de largo, lóbulos más cortos que el tubo, desiguales; corola amarilla, con los pétalos de 14-20 mm de largo, el estandarte un poco más largo; legumbre linear-oblonga, 2-8 (-13) cm de largo, 0.4-1 (-1-7) cm de ancho, recta o falcada, comprimida, valvas generalmente pubescentes y con rayas moradas, 2-9 semillas, blancas, pardas, purpúreas o casi negras, 4-9 mm de largo, 3-8 mm de ancho, estrofioladas.

Material examinado. **México.** Campeche: ejido Narciso Mendoza, km 33 al S de Xpujil, 18° 13' 40" N, 89° 27' 12" O, 240 m snm, 12 octubre 1997 (fr.), *S. Ramírez 195* (CICY, MEXU, MO). Yucatán: ejido de Mucel de Pixoy, 20° 43' 30" N, 88° 21' 55" O, 6 diciembre 1981, *C. Chan 1069* (CICY). **Belice.** Belize District: between Belize river Bridge and Belize Saw Mill on Northern Highway, 20 junio 1973 (fr.), *J. D. Dwyer 11286* (NY).

Distribución y ecología. Ampliamente distribuida en la región como planta de cultivo. En México se cultiva en gran parte del país; crece fundamentalmente en vegetación secundaria y selva baja caducifolia perturbada. Para su permanencia, requiere ser introducida de manera continua. **Comentarios taxonómicos.** Especie cultivada por sus semillas comestibles. Se ha recolectado en flor de octubre a noviembre; en fruto, de octubre a diciembre. Localmente se conoce con los nombres de chicharo, chicharo de árbol, chicharo grande, lenteja, *kán xrentaja* y *tsi tsiba* (los 2 últimos en maya). Otros nombres muy frecuentes utilizados en los trópicos americanos son cinchoncho, guandú y gandul.

Rhynchosia Lour., *Fl. Cochinch.* 425, 460. 1790, *nom. cons.*

Dolicholus Medik., Vorles. *Churpfälz. Phys.-Ökon. Ges.* 2:354. 1787, *nom. rejic.*

Arcyphyllum Elliott, *J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 1:371. 1818.

Baukea Vatke, *Linnaea* 43:104. 1881.

Sufrútices, hierbas rastreras o trepadoras o bejucos. Tallos teretes a acostillados, puberulentos, vilosos, hispídeos, pubescentes a glabros. Hojas 1-3 folioladas, subsésiles a largamente pecioladas; estípulas persistentes o tempranamente caedizas; estípelas pequeñas, persistentes hasta tempranamente caedizas o ausentes; folíolos 3-palmados, cara abaxial puberulenta, densamente pubescente, vilosa, velutina, hispida a glabra, ocasionalmente con glándulas vesiculares, cara adaxial puberulenta, pubescente, vilosa a glabra. Inflorescencias racemosas, axilares, simples

o escasamente ramificadas, 1—muchas flores; brácteas pequeñas, persistentes o caedizas; bractéolas ausentes; cáliz campanulado, 5-dentado, los lóbulos más largos, iguales o más cortos que el tubo del cáliz, los 2 lóbulos superiores más o menos unidos, generalmente pubescentes y a veces glandulosos; corola amarilla, a veces con líneas pardas, púrpuras o rojas, estandarte obovado a orbicular, emarginado a apiculado, con 2 aurículas inflexas en la base, con una uña, externamente pubescente; alas estrechamente oblongas, con 1 aurícula, con 1 uña atenuada; quilla falcada, curvada en el ápice, con 1 uña; estambres 10, diadelfos; ovario sésil a subsésil, viloso; óvulos (1)2; estilo incurvado, filiforme, glabro; estigma pequeño. Legumbre con 2-semillas, comprimida o no, a veces falcada, variadamente constricta entre las semillas, puberulenta, pubescente, vilosa, hirsuta a glabrescente, ocasionalmente con vesículas glandulares, dehiscente; semillas subreniformes a suborbiculares, grises, pardas, negras, o rojas y negras, moteadas, lustrosas.

Rhynchosia es un género ampliamente distribuido en regiones cálidas y tropicales de todo el mundo, más abundante en América tropical y África y pocas especies se encuentran en América templada; incluye 230 especies (Lewis et al., 2005), 20 en México y 6 en la porción mexicana de la península de Yucatán (Gear, 1978).

Las especies de *Rhynchosia* del Nuevo Mundo han sido ubicadas en 2 secciones: *Copisma* (E. Mey.) Endl. y *Arcyphyllum* (Ellis) Torr. et Gray, conformadas por 6 series que parecen ser grupos homogéneos de especies relacionadas (Gear, 1978). Sin embargo, Fortunato (2000) asignó 8 especies neotropicales a la sección *Rhynchosia*, pero ninguna de estas especies está presente en la porción mexicana de la península de Yucatán. La sección *Copisma* incluye especies con tallos volubles, hojas trifolioladas y cáliz persistente hasta la fructificación, usualmente más corto que la corola, con lóbulos cortos y subulados, con legumbres y semillas diversas. Esta sección se divide en 4 series y en la península de Yucatán hay 3 especies: *Rhynchosia minima* (L.) DC. y *R. swartzii* (Vail) Urban en la serie 3 y *R. yucatanensis* Gear en la serie 4. Mientras que la sección *Arcyphyllum* incluye especies con tallos postrados o erectos, hojas unifolioladas o trifolioladas y el cáliz subfoliáceo a foliáceo, generalmente igual o más largo que la corola, con los lóbulos largos y lanceolados, las legumbres pequeñas, ovado-elípticas y las semillas suborbiculares. En el área de estudio esta sección está representada por 3 especies: *R. americana* (Mill.) Metz y *R. reticulata* (Sw.) DC. en la serie 5 y *R. longeracemosa* Mart. et Gal. en la serie 6.

Clave para las especies de *Rhynchosia*

1. Hojas unifolioladas, folíolos suborbiculares a reniformes *Rhynchosia americana*
1. Hojas 3-folioladas, folíolos nunca suborbiculares a reniformes.....2
2. Flores con los lóbulos del cáliz más largos que el tubo del cáliz.....3
2. Flores con los lóbulos del cáliz generalmente más cortos o del mismo largo que el tubo del cáliz4
3. Tallos vilosos con pelos amarillos-dorados o rojizos, sin formar líneas evidentes en los ángulos del tallo; pecíolos 1.2-5.5 cm de largo; inflorescencias 3.5-14 cm de largo, más largas que las hojas *Rhynchosia longeracemosa*
3. Tallos vilosos con pelos amarillos-dorados, formando líneas claras en los ángulos del tallo; pecíolos 1.0-3.5 cm de largo; inflorescencias 4.6-11.0 cm de largo, más cortas o iguales que el largo de las hojas *Rhynchosia reticulata*
4. Folíolos 2.0-7.0(-8.0) cm de largo, 1.7-5.5(-6.0) cm de ancho, rómbicos a deltoides, estípulas caedizas; inflorescencias 12.0-20.0 cm de largo; legumbre oblonga, 2.8-3.7 cm de largo, 0.6-0.8 cm de ancho *Rhynchosia yucatanensis*
4. Folíolos 0.9-6.5 cm de largo, 0.6-3.6 cm de ancho, ovados u ovado-rómbicos; estípulas persistentes; inflorescencias 4.0-15.0 cm de largo; legumbres oblongas de hasta 2.0 cm de largo o angostamente obovadas de 4.0 cm de largo5
5. Inflorescencias y cáliz con un solo tipo de pelo, simple y generalmente blanco; inflorescencias 4.0-15.0 cm de largo, generalmente más largas que las hojas; legumbre oblonga, ligeramente falcada, 1.5-2.0 cm de largo, 0.4-0.45 cm de ancho *Rhynchosia minima*
5. Inflorescencias y cáliz con 2 tipos de pelos, uno simple y generalmente blanco y otro más largo con la base ensanchada y amarillo; inflorescencias 6.0-7.0 cm de largo, más cortas que las hojas; legumbre angostamente obovada, 3.0-4.0 cm de largo, 0.7-0.8 cm de ancho *Rhynchosia swartzii*

Rhynchosia americana (Mill.) Metz, *Catholic Univ. Amer., Biol. Ser.* 16: 126-127. 1934. (Fig. 7).

Lathyrus americanus Mill., *Gard. Dict.* (ed. 8) *Lathyrus* n. 19. 1768. como: “*Americana*”.

Tipo: México. Veracruz: sin localidad exacta, W. Houstoun s.n., s.f. (holotipo: BM, no visto, NY-foto).

Hierbas rastreras o trepadoras; tallos teretes a ligeramente acostillados, pubescentes; pecíolos (1.0-)2.0-3.0 (-5.0) cm de largo; estípulas persistentes, 3.0-5.6 mm de largo; estípelas ausentes; hojas unifolioladas, único folíolo suborbicular a reniforme, 1.5-4.8 cm de largo, 1.5-4.1 cm de ancho, base cordada, ápice redondeado, cara abaxial puberulenta, más densa a lo largo del nervio principal y nervios secundarios, también vesículas glandulares, cara adaxial puberulenta; inflorescencias 2.0-3.0 cm de largo, más o menos iguales al largo de las hojas; cáliz 6.0-8.5 mm de largo, lóbulos más o menos iguales, más largos que el tubo del cáliz, viloso; corola amarilla frecuentemente con matices pardos, 6.0-10.0 mm de largo; legumbre ovada, 1.0-1.8 cm de largo, 0.5-0.7 cm de ancho, vilosa, base atenuada, ápice obtuso, rostro 10 mm de largo; semillas suborbiculares, comprimidas, pardas, negras o moteadas, 3.5-4.0 mm de largo, 3.0-3.8 mm de ancho.

Material examinado. **México.** Campeche: Puerto Rico-Atasta, 18° 37' N, 92° 01' O, 0m snm (fl., fr.), 28 mayo 1981, C. Chan y J. S. Flores 555 (CICY, MEXU, XAL); 5 km al E de Ciudad del Carmen, 18° 38' 30" N, 91° 45' 55" O, 10 m snm (fl.), 27 julio 1996, C. Gutiérrez B. 5271 (MEXU, UCAM, UADY).

Distribución y ecología. Conocida en 2 localidades del estado de Campeche (Ciudad del Carmen y Puerto Rico-Atasta) (Fig. 1). En México se ha registrado en Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Querétaro, Oaxaca, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz. También está registrada en los Estados Unidos de América (Texas) (Gear, 1978). Crece en manglar y selva mediana subcaducifolia perturbada.

Comentarios taxonómicos. Las 6 especies de *Rhynchosia* de la porción mexicana de la península de Yucatán reflejan claramente la existencia de 2 linajes morfológicos que corresponden a las secciones *Copisma* y *Arcyphyllum*. *Rhynchosia americana* es miembro de esta última sección junto con *R. reticulata* (serie 5) y *R. longeracemosa* (serie 6), pero se diferencia fácilmente de las anteriores por sus hojas unifolioladas suborbiculares o reniformes. Esta especie se conoce como planta forrajera (ganado bovino, caprino y equino). Su fenología en la península se conoce escasamente. Ha sido recolectada en flor y fruto en marzo, junio y julio.

Rhynchosia longeracemosa Mart. et Gal., *Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles* 10(8):21. 1843. (Figs. 8a, b).

Tipo: México. Veracruz: cordillera, H. Galeotti 3322, junio-octubre 1840 (holotipo: K; isotipos: G, K000082222, K-000502994!, LE, P).

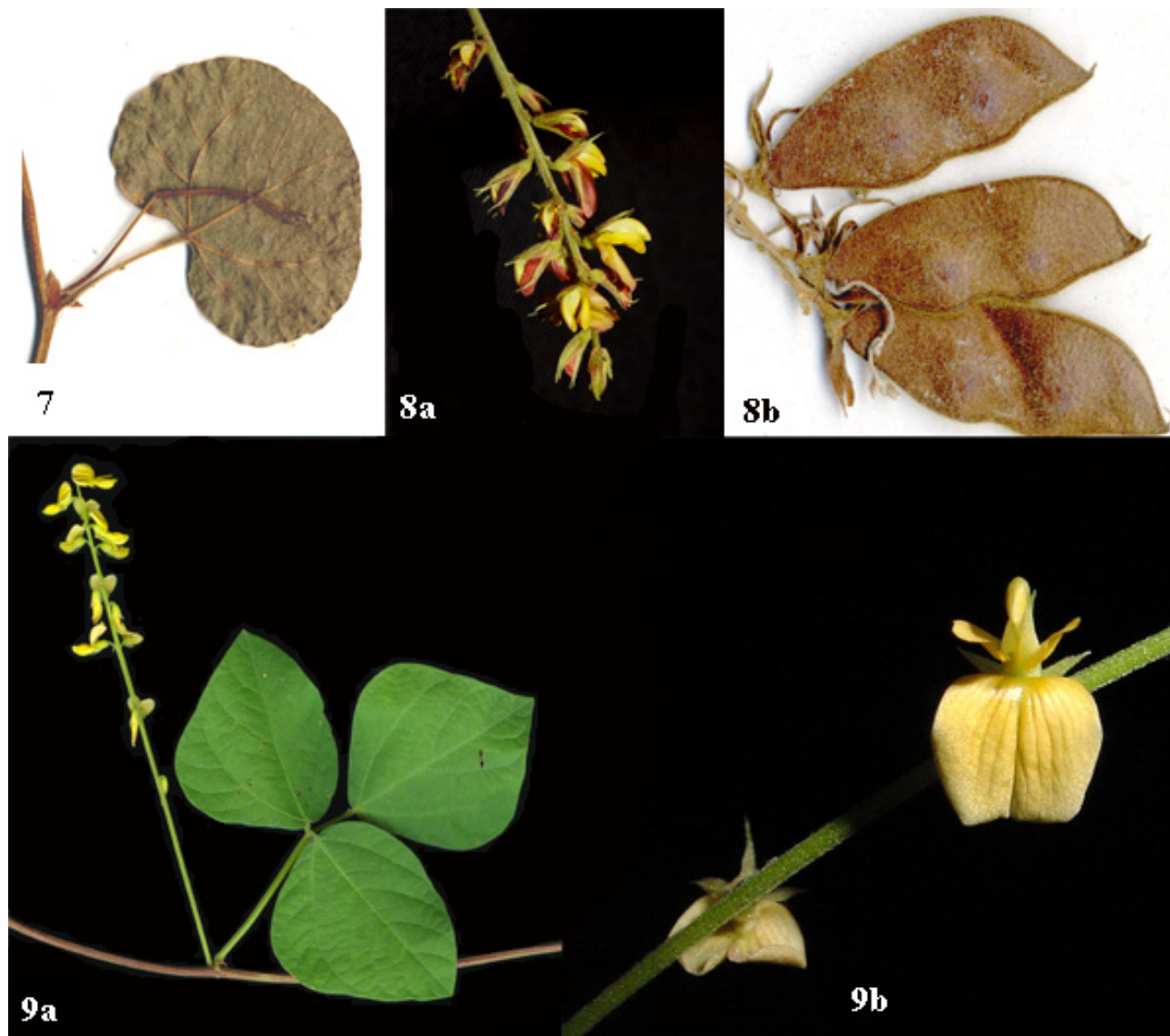
Hierbas trepadoras o bejucos; tallos acostillados, vilosos, con el tiempo se tornan puberulentos, con pelos amarillos-dorados o rojizos, sin formar líneas evidentes en los ángulos del tallo; pecíolos 1.2-5.5 cm de largo; estípulas tempranamente caedizas, 2.0-4.0 mm de largo; estípelas



Figuras 1-6. Mapas de distribución de las especies del género *Rhynchosia* en la península de Yucatán. 1, *Rhynchosia americana* (Mill.) Metz.; 2, *Rhynchosia longeracemosa* Mart. et Gal.; 3, *Rhynchosia minima* (L.) DC.; 4, *Rhynchosia reticulata* (Sw.) DC. var. *reticulata*; 5, *Rhynchosia swartzii* (Vail) Urban; 6, *Rhynchosia yucatanensis* Grear. El mapa de *Cajanus cajan* (L.) Millsp. no se incluye, ya que se trata de una especie introducida, no naturalizada en la región.

2-5 mm de largo; hojas 3-folioladas, folíolos ovados a deltoides-ovados o rómbico-ovados, 2.0-8.0 cm de largo, 1.0-6.1 cm de ancho, base ampliamente redondeada, ápice agudo o acuminado, cara abaxial puberulenta a velutina en especial en las venas, cara adaxial puberulenta; inflorescencias (1.0-)3.5-14.0 cm de largo, en general más largas que las hojas; cáliz 6.5-10.0 mm de largo, lóbulos más o menos iguales, más largos que el tubo del cáliz, viloso; corola amarilla con bandas rojas, 6.8-11.0 mm de largo; legumbre ovada-oblonga, 1.9-2.5 cm de largo, 0.65-0.85 cm de ancho, densamente hirsuta a glabra, con pelos rojizos y vesículas glandulares, base atenuada, ápice agudo, rostro 55-72 mm de largo; semillas suborbiculares, comprimidas, pardas, negras o moteadas, 4.0-6.0 mm de largo, 3.0-4.0 mm de ancho.

Material examinado. México. Campeche: carretera Sabancuy-Díaz Ordaz, 8 febrero 1982 (fl), *C. Chan 1177* (CICY, XAL); 5 km al S de Yohaltún, 20 febrero 1981 (fr.), *C. Chan 222* (CICY). Quintana Roo: camino a la laguna de Guerrero a Raudales, a 1 km de la laguna de Guerrero, 28 marzo 2006 (fl., fr.), *R. Duno de Stefano et al. 2071, 2076* (CICY), cerca de la zona arqueológica Chacchoben, camino al pueblo de Lázaro Cárdenas a Limones, 4 km al NE del primero, 8 diciembre 2010 (fl.), *R. Duno de Stefano & G. Carnevali 2450, 2453* (CICY); zona arqueológica de Cobá, 20° 29' 30" N, 89° 43' 55" O, 3 febrero 1980 (fr.), *O. Téllez y E. Cabrera 1369* (CICY, MEXU). Yucatán: en los alrededores de la zona arqueológica de Sayil por la carretera Uxmal-Oxkutzkab, 20° 10' 07" N, 89° 39' 07" O, 25 diciembre 1985 (fl, fr.), *E. Cabrera y H. de Cabrera 10344*



Figuras 7-9. Imágenes de algunas especies de *Rhynchosia* en la península de Yucatán. 7, *Rhynchosia americana* (Mill.) Metz (detalle de la hoja, C. Chan y J. S. Flores 555, CICY); 8a y 8b: *Rhynchosia longeracemosa* Mart. et Gal. 8a, detalle de la inflorescencia, R. Duno de Stefano & G. Carnevali 2450, CICY; 8b, detalle del fruto, C. Chan 222, CICY; 9a y 9b: *Rhynchosia minima* (L.) DC. 9a, detalle de hoja e inflorescencia, 9b, detalle de la flor.

(CICY, MEXU, CIQRO). **Belice.** Belize District: Old Northern Highway, mile marker 30° 17' 46" N, 88° 29' O, 29 marzo 1990 (fl., fr.), R. Arvigo et al. 396 (NY).

Distribución y ecología. Ampliamente distribuida en toda la península de Yucatán (Fig. 2). En México se ha registrado en Chiapas, Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz. También crece en Guatemala y Belice hasta Costa Rica. Crece principalmente en vegetación secundaria y perturbada de selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y selva mediana subperennifolia.

Comentarios taxonómicos. *Rhynchosia longeracemosa* está incluida en la serie 6 de la sección *Arcyphyllum* (Gear, 1978). Esta especie es muy parecida a *R. reticulata*; sin embargo, esta última se ubica en la serie 5, junto con *R. americana* (Gear, 1978). *Rhynchosia longeracemosa* se ha mencionado como planta forrajera (ganado bovino, caprino y equino). Hasta la fecha ha sido recolectada en flor y fruto desde noviembre hasta marzo. Se conoce como bicho, y en maya *ib cho*.

Rhynchosia minima (L.) DC., *Prodr.* 2: 385. 1825. *Dolichos minimus* L., *Sp. Pl.* 726. 1752. (Figs. 9a, b).

Tipo: Jamaica: St. Jago de la Vega, *Sloane s.n.*, s.f. (lectotipo: BM, seleccionado por Verdcourt, citado por Gear, 1978).

Hierbas rastreras, trepadoras o bejucos; tallos ligeramente acostillados, puberulentos, con pelos blancos-plateados; pecíolos 0.8-3.2 cm de largo; estípulas persistentes, más tarde caedizas, 2.7-3.8 mm de largo, estípelas 0.5-1.0 mm de largo; hojas 3-folioladas, folíolos ovado-rómbicos a ovados, (1.1-) 2.2-4.6 (-5.0) cm de largo, 1.0-3.6 cm de ancho, base cuneada, obtusa a redondeada, ápice agudo, cara abaxial puberulenta y con vesículas glandulares, cara adaxial puberulenta a glabra; inflorescencias 4.0-15.0 cm de largo, igual o excediendo el largo de las hojas; cáliz 2.0-4.0 mm de largo, lóbulos desiguales, más o menos del mismo largo que el tubo del cáliz, puberulento, pelos simples blancos; corola amarilla, 5.0-7.0 mm de largo; legumbre oblonga, ligeramente falcada, 1.5-2.0 cm de largo, 0.4-0.45 cm de ancho, densamente puberulenta a glabrescente y con vesículas glandulares, base atenuada, ápice agudo, rostro 5-10 mm de largo; semillas ovado-reniformes, grises, pardas, negras o moteadas, 3.0-4.0 mm de largo, 2.0-3.0 mm de ancho.

Material examinado. **México.** Campeche: en el Remate, a 14 km al O de Tuncasche, sobre el camino a Punta Arenas, 20° 32' 01" N, 90° 22' 04" O, 01 diciembre 1988 (fl., fr.), *E. Cabrera* y *H. de Cabrera 15334* (CICY, MEXU). Quintana Roo: Ejido Caobas, Sabanas de Jaguactal, un desvío de 9.5 km por carretera de terracería al oeste de la carretera hacia Tres Garantías, unos 21 km al sur de la carretera principal Xpujil-Chetumal, 18° 18' 00" N, 89° 07' 00" O, 30 abril 1999 (fl.), *G. Carnevali 5520* (CICY). Yucatán: sin localidad exacta, s.f. (fl.), *G. F. Gaumer 498* (US); sin localidad exacta, 1895 (fl.), *G. F. Gaumer 768* (US); Chichankanab, s.f. (fr.), *G. F. Gaumer 1366* (US); Chichankanab, s.f. (fl.), *G. F. Gaumer 1945* (US); Calotmul, s.f., (fl.), *G. F. Gaumer 1946* (US); Kancabdzonot, Febrero 1917 (fl., fr.), *G. F. Gaumer 23576* (US); sin localidad exacta, 1917-1921 (fl.), *G. F. Gaumer 24093* (US); 2 km W of Chemax, 20° 39' 35" N, 87° 57' 40" O, 8 marzo 1980 (fl., fr.), *C. D. Johnson 1751-80* (CICY, MEXU). **Guatemala.** Petén: El Paso, 27 abril 1932 (fl.), *C. L. Lundell 1569* (US); Parque Nacional Tikal, 12 julio 1969 (fl.), *R. T. Ortiz 191* (US); ident, 25 agosto 1969 (fl., fr.), *R. T. Ortiz 244* (US); 2 abril 1970 (fl., fr.), *R. T. Ortiz 876* (US). **Belice.** Belize District: Western Highway, 17° 28' 40" N, 88° 14' 48" O, 26 enero 1970 (fl.), *D. L. Spellman 1495* (MO). Orange Walk: San Antonio, 18° 07' N, 88° 40' O, 25 noviembre 1976 (fl.), *P. W. Leino 7628* (MO).

Distribución y ecología. Ampliamente distribuida en toda la península de Yucatán (Fig. 3). En México se ha registrado en Baja California Sur, Chiapas, Chihuahua,

Coahuila, Colima, Durango, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas. Es la especie de más amplia distribución desde Estados Unidos (Alabama, Florida, Georgia, Louisiana y Texas) hasta Argentina (Gear, 1978; Isley, 1990; Woods y Key, 2009). Crece virtualmente en todo tipo de vegetación, sobre todo en áreas perturbadas y es la especie más común en la península de Yucatán.

Comentarios taxonómicos. *Rhynchosia minima* presenta una gran variabilidad morfológica, sobre todo en el tamaño de la hoja y del indumento. Esta especie junto con *R. swartzii* y *R. yucatanensis* son miembros de *Rhynchosia* sección *Copisma*. En la clave que presentamos se resumen las diferencias más importantes de estas especies. *Rhynchosia minima* se cita como planta comestible y forrajera (ganado caprino, equino, vacuno y bovino). Ha sido recolectada en flor y fruto durante todo el año. Existe una larga lista de nombres comunes para esta planta, muchos simples variantes ortográficas: *bu'ul bach*, *buul bech*, *icho*, *i cho*, *ib ch'o*, *ib cho*, *bicho*, *ib-cho*, *lib ch'o*, *lib cho*, *mehenib-bech*, *x-ib cho* y *xixhilak* (maya) y frijolillo, ibes e ibes del ratón (español).

Rhynchosia reticulata (Sw.) DC. var. *reticulata*, *Prodr.* 2: 385. 1825. *Glycine reticulata* Sw., *Prodr.* 105. 1788.

Tipo: Jamaica: sin localidad exacta, *Swartz s.n.*, s.f. (lectotipo: S, seleccionado por Gear, 1978).

Hierbas trepadoras o bejucos; tallos acostillados, vilosos, con pelos amarillos-dorados, formando líneas o bandas en los ángulos del tallo; pecíolos 1.0-3.5, estípulas caedizas, 3.0-4.0 mm de largo; estípelas 1.0-1.5 mm de largo; hojas 3-folioladas, folíolos ovados, ovado-rómbicos u ovado-oblongos, 2.5-7.5 cm de largo, 1.1-3.7 cm de ancho, base redondeada, obtusa, subcordada o cuneada, ápice agudo, acuminado, cara abaxial densamente vilosa a velutina, principalmente en las venas, cara adaxial puberulenta o vilosa; inflorescencias 4.6-11.0 cm de largo, más cortas o iguales al largo de las hojas; cáliz 5.5-7.0 mm de largo, lóbulos más o menos iguales, más largos que el tubo del cáliz, densamente viloso; corola amarilla, 5.0-7.5 mm de largo; legumbre oblonga-obovada, 1.7-2.5 cm de largo, 0.6-0.8 mm de ancho, puberulenta a glabrescente, especialmente en las suturas, con vesículas glandulares, base atenuada, ápice agudo, rostro 55 mm de largo; semillas suborbiculares, comprimidas, negras-pardas o moteadas, 4.0-5.0 mm de largo, 3.0-5.0 mm de ancho.

Material examinado. **México.** Campeche: San Joaquín rumbo a Jonuta. Palizada, 18° 07' 00" N, 92° 07' 00" O, 19 febrero 1986 (fl.), *C. Chan 6152* (CICY). Quintana Roo: laguna de Chichankanab, carretera Presumida-Sto. Tomás, 19° 52' 36" N, 88° 46' 14" O, 25 marzo 1984 (fl.), *J. J.*

Ortiz 463 (CICY-2). Yucatán: Temax, 21° 09' 00" N, 89° 01' 12" O, 19 diciembre 1985 (fl.), *E. Cabrera* y *H. de Cabrera 10002* (MEXU), Kancabdzonot, marzo 1917 (fl.), *G. F. Gaumer 23605* (US); sin localidad exacta, 1917-1921 (fl.), *G. F. Gaumer 24122* (US); frente a la ex hacienda San Miguel, 20°43'02" N, 88°17'20" O, 25 marzo 1983 (fl., fr.), *E. Ucan 2318* (CICY).

Distribución y ecología. Ampliamente distribuida en toda la región (Fig.4). En México se ha registrado en Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí y Veracruz. Asimismo, en Nicaragua hasta Sudamérica y las Antillas (Gear, 1978). Una segunda variedad, *R. reticulata* var. *kuntzei* (Harms) Gear se distribuye en Centro América (El Salvador hasta Panamá) y Sur América (Colombia, Venezuela, Bolivia y Brasil) (Gear, 1978). Crece en selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia perturbada y vegetación secundaria.

Comentarios taxonómicos. *Rhynchosia reticulata* es miembro de la serie 5 de *Rhynchosia* sección *Arcyphyllum*, junto con *R. americana* (Gear, 1978). Sin embargo, el indumento y morfología del cáliz hacen que esta especie sea más afín morfológicamente a *R. longeracemosa*, ubicada en la serie 6 de la misma sección. Una segunda variedad, *R. reticulata* var. *kuntzei* (Harms) Gear, no registrada en México, se diferencia básicamente por sus estipulas persistentes, ovadas, foliáceas, con la base subcordada y hasta 8 mm de largo, mientras que la variedad típica tiene estipulas caedizas, lanceoladas, estrechamente ovadas con la base truncada y hasta 5 mm de largo (Gear, 1978). *Rhynchosia reticulata* ha sido recolectada en flor entre febrero y abril, luego en septiembre y diciembre y en fruto, entre febrero-abril y luego en diciembre. Esta especie se menciona como medicinal para heridas e hinchazones y como forrajera para ganado bovino y caprino. Se conoce con los nombres comunes *hulk'in*, *x-hulk'in* y *x-hulkin* (maya).

Rhynchosia swartzii (Vail) Urban, *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.*, 15:320. 1918. *Dolicholus swartzii* Vail, *Bull. Torrey Bot. Club* 26(3):108-111. 1899.

Tipo: Estados Unidos de América. Florida. Key West, *Blodgett s.n.*, s.f. (lectotipo: NY, seleccionado por Gear, 1978, isoelectotipos: GH, NY!).

Hierbas trepadoras, sufrutices o bejucos; tallos teretes, hispídeos, con tricomas blancos-plateados, con algunos pelos glandulosos; pecíolos 0.7-3.5 cm de largo; estipulas persistentes, 2-4 mm de largo; estipelas diminutas, no mayores de 1 mm de largo; hojas 3-folioladas; folíolos ovados u ovado-rómbicos, 0.9-6.5 cm de largo, 0.6-2.8 cm de ancho; ápice agudo o ligeramente acuminado, base obtusa, redondeada o subtruncada, caras abaxial y adaxial hispídeas; inflorescencias 6.0-7.0 cm de largo, generalmente no excediendo el largo de las hojas; cáliz 2.7-3.8 mm de largo, lóbulos más o menos iguales, más cortos que el tubo del cáliz, con 2 tipos

de pelos, uno es simple y generalmente blanco y el otro con la base ensanchada es amarillo; corola amarilla, 5.0-8.0 mm de largo; legumbre angostamente obovada, 3.0-4.0 cm de largo, 0.7-0.8 cm de ancho, hirsuta, con algunas vesículas glandulares, base atenuada, ápice agudo, rostro de 10-35 mm de largo; semillas reniformes, comprimidas, rojas, 4.0-6.0 mm de largo, 3.0-3.5 mm de ancho.

Material examinado. **México.** Campeche: a 1 km al N de poblado Narciso Mendoza, 18° 14' 48" N, 89° 27' 10" O, 169 m snm, 21 enero 1998 (fl., fr.), *D. Álvarez 623* (CICY, MEXU); 18° 41' 30" N, 89° 24' 13" O, 270 m snm, 30 abril 1998 (fl.), *E. M. Lira C. et al. 773* (MO); Tuxpeña, 18° 27' 00" N, 90° 04' 48" O, 28 enero 1932 (fl., fr.), *C. L. Lundell 1264* (GH, CICY-foto, US); 17° 49' 20" N, 089° 29' 06" O, 200 m snm, 17 febrero 1998 (fl., fr.), *E. Martínez S. et al. 30164* (MEXU, MO), 33 km al S de Xpujil; 18° 17' 20" N 89° 27' 55" O, 33 m snm, 12 octubre 1997 (fl., fr.), *S. Ramírez A. 189* (MO). Quintana Roo: a 52 km al oeste de Felipe Carrillo Puerto o a 11 km de San Luis o a las afueras de Polyuc, 6 febrero 1980 (fl.), *O. Téllez 1481* (CIQRO). **Belice.** Orange Walk District: 18° 00' N, 88° 42' O, 100 m snm, 19 marzo 1987 (fl.), *G. Davidse y A. E. Brant 32799* (MO).

Distribución y ecología. *Rhynchosia swartzii* se ha recolectado sólo en el sur del estado de Campeche, Quintana Roo y una recolección dudosa en Yucatán (Temax). En México sólo crece en la península de Yucatán (Fig. 5). Se conoce de los Estados Unidos de América (Florida), Belice, Bahamas y Cuba. Crece en selva baja caducifolia perturbada, selva baja inundable, selva mediana subcaducifolia y selva alta perennifolia.

Comentarios taxonómicos. *Rhynchosia swartzii* puede confundirse con *R. minima*, ya que las hojas y flores son muy parecidas. Ambas especies se ubican en la serie 3 de la sección *Copisma*. Sin embargo, *R. swartzii* se puede distinguir porque sus inflorescencias, pedicelos y el cáliz están cubiertos con 2 tipos de pelos: uno simple de color blanco y otro más largo, con la base ensanchada y de color amarillo. Sin duda un estudio micromorfológico de la superficie de hojas y flores revelaría claramente diferencias patentes en la morfología de los pelos que recubren estas estructuras. *Rhynchosia swartzii* se ha recolectado en flor entre enero y mayo, y luego en octubre; y en fruto, entre enero y mayo. Forrajera para ganado bovino y caprino. No se ha registrado ningún nombre común en el área de la península de Yucatán.

Rhynchosia yucatanensis Gear, *Mem. New York Bot. Gard.* 31(1):103-105, f. 27. 1978.

Tipo: México. Yucatán: sin localidad exacta, *G. F. Gaumer 24332*, 1917-1921 (holotipo: F; isotipo: US).

Hierbas trepadoras, sufrutices o bejucos; tallos teretes a acostillados, velutinos, con tricomas amarillo-dorados;

pecíolos 1.3-7.5 cm de largo; estípulas tempranamente caedizas, 4-6 mm de largo; estipelas 2.5-5.0 mm de largo; hojas 3-folioladas; folíolos rómbicos a deltoides, 2.0-7.0(-8.0) cm de largo, 1.7-5.5(-6.0) cm de ancho, base obtusa a subtruncada, ápice agudo a acuminado, cara abaxial puberulenta a glabra, con vesículas glandulares, cara adaxial puberulenta a glabra; inflorescencias 12.0-20.0 cm de largo; cáliz de 3.0-4.0 mm de largo, lóbulos desiguales, iguales o más cortos que el tubo del cáliz; corola amarilla, 5.0-7.0 mm de largo; legumbre oblonga, 2.8-3.7 cm de largo, 0.6-0.8 cm de ancho, densamente puberulenta, con vesículas glandulares, base atenuada, ápice agudo, rostro 7-12 mm de largo; semillas reniformes, negras, pardas, o moteadas, 4.5-5.0 mm de largo, 3.0-3.5 mm de ancho.

Material examinado. **México.** Campeche: 8 km al E de Constitución, camino a Conhuas, 18° 35' 21" N, 90° 03' 39" O, 128 m snm, 4 marzo 1998 (fr.), *E. Martínez S. 30194* (MEXU, MO). Quintana Roo: a 27 km al norte de Cobá, 87° 36' 00" N, 20° 41' 10" O, 12 marzo 1980 (fl. fr.), *O. Téllez 1845* (CICY, MEXU, MO, CIQRO). Yucatán: sin localidad exacta, 1917-1921, *G. G. Gaumer 24332* (F, no visto US).

Distribución y ecología. *Rhynchosia yucatanensis* se conoce de unas pocas localidades de Campeche, Quintana Roo, Yucatán, y también en Guatemala (Fig. 6). Crece en selva mediana subperennifolia perturbada. Sin embargo, se ha registrado en el estado de Chiapas (e.g. *E. Cabrera y H. de Cabrera 7909*, MO). El ejemplar chiapaneco presenta hojas y folíolos muy grandes. Se recomienda realizar otro tipo de estudios para saber si este material botánico pertenece a *R. yucatanensis*. Por lo anterior, esta especie aparentemente es endémica de la península de Yucatán.

Comentarios taxonómicos. Grear (1978) incluyó a esta especie en la serie 4 de la sección *Copisma*. El autor mencionó como especies relacionadas a *R. nipenses* Urban en la diagnosis y luego a *R. rojasii* Hassler en la discusión. La primera es una especie antillana (Cuba) con hojas bicolors muy distintivas y frutos y semillas muy pequeñas. La segunda es una especie sudamericana que crece en Paraguay, Brasil y Argentina con hojas muy grandes (e.g. folíolos 5-15 x 3-11 cm, Grear, 1978). Sin embargo, por su distribución geográfica y morfología posiblemente *Rhynchosia yucatanensis* se relaciona más con *R. minima*, ya que esta última especie se asigna a la serie 3 de la misma sección *Copisma*. *R. yucatanensis* se diferencia de *R. minima* porque es una planta más robusta, con pecíolos, estípulas, estipelas, hojas, frutos y semillas más grandes. Su fenología se conoce escasamente y sólo ha sido colectada en fruto, en mayo. Esta especie también se registra como planta forrajera.

Nombres y especies excluidos

Rhynchosia pyramidalis (Lam.) Urb. Esta especie fue registrada como *Rhynchosia pyramidata* (Lam.) Urb. por

Arellano-Rodríguez et al. (2003), evidentemente una mala transcripción del nombre correcto. También la mencionó Grear (1978) en la península de Yucatán (Maskall Pine Ridge, 19 febrero 1934, *Gentle 1128* (F, GH, MICH, MO, NY). Sin embargo, esa localidad corresponde al distrito de Belice en ese mismo país. En México esta especie crece en Oaxaca, Tabasco y Veracruz. También se conoce de Guatemala, Honduras y en las Antillas.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios MEXU, UADY y UCAM, quienes permitieron estudiar el material disponible. La visita a MEXU de Rodrigo Duno-de Stefano fue financiada por el CICY (Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.) en el marco del proyecto Sistemática de la familia Leguminosae en la Península de Yucatán (R-18). Los mapas de distribución se generaron con la ayuda del SIG de Biótica 4.3 (CONABIO). Al Dr. Fernando Chiang por sus valiosos comentarios.

Literatura citada

- Arellano-Rodríguez, J. A., J. S. Flores-Guido, J. Tun-Garrido y M. M. Cruz-Bojórquez. 2003. Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. In *Etnoflora Yucatanense* 20. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. 815 p.
- Duno-de Stefano, R., L. Rico-Arce, A. Martínez-Bernal y C. Gutiérrez-Báez. 2006. Notes on the Flora of the Yucatan Peninsula V: New records and miscellaneous notes for the family Leguminosae. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78:43-46.
- Durán, R., G. Campos, J. C. Trejo, P. Simá, F. May Pat y M. Juan Qui. 2000. Listado Florístico de la Península de Yucatán, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida. 259 p.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 18:687-697.
- Fortunato, R. H. 2000. Systematic relationships in *Rhynchosia* (Cajaninae – Phaseoleae-Papilionoideae – Leguminosae) from the neotropics. In *Advances in legume systematics*. Part 9, P. S. Herendeen y A. Bruneau (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. p. 339-354.
- Grear, J. W. 1978. A revision of the New World species of *Rhynchosia* (Leguminosae-Faboideae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 31:1-168.
- Gutiérrez-Báez, C. 2000. Listado florístico actualizado del estado de Campeche, México. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. 95 p.
- Isley, D. 1990. Vascular flora of the southeastern United States, vol. 3, part 2. Leguminosae (Fabaceae). The University of North Carolina Press, Chapel Hill. 258 p.

- Lewis, G., B. Schrire, B. Mackinder y M. Lock. 2005. Legumes of the world. The Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. 577 p.
- Standley, P. C. 1930. Flora of Yucatan. Field Museum of Natural History Publications. Botanical Series 3:157-492.
- Sosa, V., J. Salvador-Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J. J. Ortiz. 1985. Lista florística y sinonimia maya. In Etnoflora Yucatanense 1: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz. 225 p.
- Sousa, S. M. y E. F. Cabrera. 1983. Listados florísticos de México. II. Flora de Quintana Roo. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Tapia, J. L., G. Carnevali Fernández-Concha, R. Duno-de Stefano, I. M. Ramírez-Morillo, S. Hernández-Aguilar y L. Lorena Can-Itza. 2007. Notas sobre la Flora de la Península de Yucatán VII: *Boehmeria cylindrica* (Urticaceae), un nuevo registro para la región. Boletín de la Sociedad Botánica de México 81:141-143.
- Woods, M. y J. Key. 2009. The genus *Rhynchosia* (Fabaceae) in Alabama. Phytologia 91:3-17.



Especies nuevas y una lectotipificación en *Lonchocarpus* (Leguminosae) para Mesoamérica

New species and one lectotypification in *Lonchocarpus* (Leguminosae) from Mesoamerica

Mario Sousa S.

Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D.F., México.

✉ sousa@ibiologia.unam.mx

Resumen. Se describen e ilustran 7 especies nuevas de *Lonchocarpus* (Millettieae, Papilionoideae): *Lonchocarpus bracteolatus* endémica de Honduras, *L. hydrophilus* endémica de Guatemala, *L. nebularis* endémica de Panamá, *L. sericocarpus* endémica de Nicaragua, *L. barbatus* y *L. multifoliolatus*, ambas endémicas de la cuenca del golfo de México, y *L. congestiflorus* que se ubica en las montañas de Chiapas hasta Honduras. Estas especies pertenecen a la sect. *Densiflori* Benth., sect. *Obtusifolii* (Benth.) M. Sousa y sect. *Standleyi* M. Sousa. En *L. wendtii* M. Sousa se designa lectotipo, debido a que 2 recolectas fueron citadas para el tipo.

Palabras clave: Leguminosae, *Lonchocarpus*, México (Chiapas, Veracruz), Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá.

Abstract. Seven new species of *Lonchocarpus* (Millettieae, Papilionoideae) are described and illustrated: *L. bracteolatus*, endemic to Honduras; *L. hydrophilus*, endemic to Guatemala, *L. nebularis*, endemic to Panama, and *L. sericocarpus*, endemic to Nicaragua. Two are found in the Gulf of Mexico's basin: *L. barbatus* and *L. multifoliolatus*, and *L. congestiflorus* is found in the mountains from Chiapas to Honduras. These species belong to sect. *Densiflori* Benth., sect. *Obtusifolii* (Benth.) M. Sousa and sect. *Standleyi* M. Sousa. A lectotype is designated for *L. wendtii* M. Sousa, since 2 collections were cited as the type.

Key words: Leguminosae, *Lonchocarpus*, Mexico (Chiapas, Veracruz), Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panama.

Introducción

Para la elaboración del tratamiento del género *Lonchocarpus* Kunth (Millettieae, Papilionoideae) como contribución a *Flora Mesoamericana* se describen 7 especies nuevas, 3 de las cuales (*L. barbatus*, *L. bracteolatus* y *L. sericocarpus*) se ubican en la sect. *Standleyi* M. Sousa; otras 3 (*L. congestiflorus*, *L. hydrophilus* y *L. multifoliolatus*) en la sect. *Densiflori* Benth., y 1 (*L. nebularis*) en la sect. *Obtusifolii* (Benth.) M. Sousa. Así, sumándose a las ya descritas, se cuenta con un total de 89 especies para la *Flora*.

La sect. *Standleyi* fue caracterizada y tratada para Mesoamérica por Sousa (2009a) y con las nuevas adiciones ya se cuenta con 20 especies para la *Flora Mesoamericana*. En el caso de la sect. *Densiflori*, revisada por Sousa (2005), ahora se tienen 15 especies. Para la sect. *Obtusifolii*, también estudiada por Sousa (2009b), se suma un total de 13 especies.

Descripciones

Lonchocarpus barbatus M. Sousa, E. Martínez et Ramos, sp. nov.

Tipo: MÉXICO. Veracruz. A 1.2 km al O-SO de Cuetzala, Municipio Tlaltetela, 19°18'30" N, 96°42'34" O, altitud 360 m, 9 Ago. 2009, E. Martínez S., C.H. Ramos, G. Garrido y A. Garrido 41666 (holotipo: MEXU!; isotipos: BM!, MEXU!, MO!, NY!, XAL!). Fig. 1.

Folia epunctata, superne glabra, subtus fere glabra, basi foliolarum areis dense pilosis barbatis, prope conjunctionem pulvinulo. Nervi usque ad quartum ordinem subtus prominentes. Inflorescentiae 3.5-6 cm longae, erectae, pauciflorae. Flores 7-7.5 mm longi. Legumen chartaceum, serotino dehiscens per marginem vexillarem.

Árboles (4-)8-15 m de alto, caducifolios; corteza interior sin fluido resinoso al corte; ramas jóvenes moderadamente canescente seríceas, pronto glabras. Hojas con arreglo dístico en el tallo; estipulas ca. 1.2 mm de largo, ca. 1 mm de ancho, triangulares, pronto caducas; peciolo 1.9-3.5 cm de largo, con un canalículo adaxial; hojas 3-folioladas; folíolos (3.4-)4.5-7.5(-9) cm de largo, (1.7-)2.5-4.5(-5) cm de ancho, el apical más grande que los laterales, anchamente elípticos, anchamente lanceolados a

Recibido: 18 junio 2010; aceptado: 23 mayo 2011

ovados, subcoriáceos, epunteados, concoloros, brillantes, la base redondeada a ligeramente cuneada, en ocasiones levemente cordata, los márgenes sin ondulaciones, el ápice acuminado a obtuso, el haz glabro, el envés glabro excepto densamente piloso-barbado en la base cerca del punto de unión con el pulvínulo; nervaduras primaria, secundarias, terciarias y cuaternarias realizadas en el envés, las laterales 6-8 pares. Inflorescencias 3.5-6 cm de largo, simples, axilares, erectas, paucifloras, pedunculadas, los pedúnculos 1.2-1.5 cm de largo; floración tardía; pedúnculos florales 0.7-1.4 mm de largo, robustos; pedicelos 2-3.5 mm de largo; bractéolas 0.4-0.6 mm de largo, ovadas a lanceoladas, opuestas, en el 1/4 superior del pedicelo a su ápice, adpresas, caducas. Flores 7-7.5 mm de largo; cáliz ca. 2 mm de largo, ciatiforme, casi truncado, epunteado, esparcida a moderadamente canescente sericeo sobre un fondo casi negro; corola roja, punteada y con líneas translúcidas, esparcidamente canescente sericea; estandarte reflexo, la lámina 5.5-6 mm de ancho, suborbicular, cóncava, sericea en el centro y ápice adaxialmente, abaxialmente glabra; ovario 7-8-ovulado. Legumbre 3-3.2 cm de largo cuando 1 semilla, ca. 4.7 cm de largo cuando 2, ca. 6 cm de largo cuando 3, 1.4-1.6 cm de ancho, elíptica a oblonga, tardíamente dehiscente en el margen vexilar, cartácea, glabra, atenuada en la base, obtusa y rostrada en el ápice, lateralmente compresada, las valvas aplanadas, el margen vexilar ligeramente engrosado, hasta 1 mm de grueso, el margen carinal angostamente aquillado; semillas 1-3 por fruto, 8.9-10.4 de largo, 5.3-6.5 de ancho, 2.8-3 mm de grueso, reniformes, pardo-amarillentas a amarillo-verdosas. Plántulas con los cotiledones epigeos; eófilos opuestos, 1-foliolados, las primeras hojas alternas 1-folioladas.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. No encontrados.

Distribución, hábitat y fenología. Especie sólo conocida del estado de Veracruz en México. En las estribaciones orientales del Eje Volcánico Transversal y la planicie costera del golfo de México. En vegetaciones de selvas medianas subperennifolias a subcaducifolias y bajas subperennifolias a caducifolias. En suelos negros de origen calizo. En altitudes de 200 a 600 m. Florece de principios de julio a principios de agosto; fructifica a finales de octubre con frutos en el suelo en noviembre y junio.

Paratipos. MÉXICO: **Veracruz:** Jalcomulco, alrededores, Mpio. Jalcomulco, *J.M. Gándara y J. Dorantes* 97 (MEXU); a 1.2 km al O-SO de Cuetzala, Mpio. Tlaltetela, 19°18'30" N, 96°42'34" O, *E. Martínez S. et al.* 41873 (MEXU); Tejado de Gotera, a 1.5 km al SO de Cuetzala, Mpio. Tlaltetela, 19°17'59" N, 96°42'27" O,

C.H. Ramos 2790 (MEXU); camino Cuetzala-Cueva del Abono, Mpio. Tlaltetela, 19°18' N, 96°42' O, *L. Robles* 294 (MEXU, WIS); La Ceiba, Mpio. Puente Nacional, *F. Ventura A.* 17563 (ENCB, MEXU); Ejido Tuzamapan, Mpio. Coatepec, *A.P. Vovides* AV-580 (F, XAL).

Etimología. El epíteto hace referencia a la particular pelosidad barbada del envés de la base de sus folíolos.

Comentarios taxonómicos. Endémica del área fitogeográfica de Mesoamérica. Especie muy característica por sus nervaduras prominentes hasta el cuarto orden, sus hojas 3-folioladas, folíolos mayormente glabros excepto piloso-barbados en la base por el envés, formando un posible domacio.

Esta especie pertenece a la sect. *Standleyi* y se relaciona morfológicamente con *L. sinaloensis* (Gentry) F. J. Hermann, en particular por su fruto cartáceo y tardíamente dehiscente, pero difiere de él, ya que en *L. barbatus* la floración es tardía (vs. precoz); la hojas 3-folioladas (vs. 5-7-folioladas); las nervaduras foliolares del segundo al cuarto orden realizadas (vs. poco realizadas a inconspicuas), con pelosidad barbada en el envés de los folíolos (vs. sin pelosidad barbada); bractéolas 0.4-0.6 mm de largo (vs. 1.8-2 mm de largo); legumbre glabra (vs. canescente tomentulosa).

En la sect. *Standleyi* (Sousa, 2009a) no hay registros de especies con frutos dehiscentes, pero aquí por primera vez contamos con una especie cuya dehiscencia se presenta en su margen vexilar; carácter ya apuntado en el género *Lonchocarpus*, para la sect. *Willardia* (Rose) M. Sousa (Sousa, 1992), en la sect. *Eriophylli* Benth. (Sousa, 1992), y en la sect. *Punctati* Benth. (Sousa, 2009). Este carácter es poco común en la sect. *Standleyi* y se presenta tardíamente en los frutos maduros.

***Lonchocarpus bracteolatus* M. Sousa, sp. nov.**

Tipo: HONDURAS. Intibuca. Between El Pelón and Comaco on Cordillera Opalaca, road to Gracias, altitud 1800 m, Mar. 25, 1969. *A. Molina R. y A. R. Molina* 24458 (holotipo: MO!; isotipos: EAP!, F!, NY!). Fig. 2. Folia (7-)9-11-foliolata, foliolis translucido-lineolatis. Inflorescentiae pauciflorae, pedunculis floralibus (2-)5-13 mm longis, tenuibus, pedicellis 4-6 mm longis, bracteolis 1.7-2 mm longis, 1.1-1.2 mm latis, elliptico-oblongis, carinatis, patentibus, oppositis, ad calicis basem. Alabastra anguste ellipsoidalita. Flores 11-13 mm longi, calice dentato, dentibus triangularibus, epunctato, ungue vexilli 3.5-4 mm longo. Ovarium 8-9-ovulatum. Legumen ellipticum vel oblongum, indehiscens, coriaceum, glabrum, valvis inflatis, marginibus carinatis. Árboles 5-8 m de alto; corteza interior sin fluido resinoso al corte; ramas muy esparcidamente canescentes seríceas, pronto glabras; estípulas ca. 2 mm de largo, ca. 1.3 mm

de ancho, ovadas a triangulares, acuminadas, pronto caducas; peciolo 2-2.5 cm de largo, con un canalículo adaxial; hojas (7-)9-11-folioladas, los folíolos (3-)4-6.5 cm de largo, (1.2-)1.8-2.5(-2.7) cm de ancho, elípticos, cartáceos, pelúcido lineolados, discoloros, la base generalmente cuneada en ocasiones redondeada, los márgenes algo revolutos, el ápice acuminado en ocasiones retuso, emarginado, el haz glabro, papiloso en el envés; nervadura primaria impresa en el envés, las secundarias poco evidentes, nervaduras laterales 7-8 pares. Inflorescencias 4-8.5 cm de largo, simples, axilares, erectas, paucifloras, pedunculadas, los pedúnculos 1.5-3.5(-4) cm de largo; floración tardía; pedúnculos florales (2-)5-13 mm de largo, delgados; pedicelos 3-6 mm de largo; bractéolas 1.7-2 mm de largo, 1.1-1.2 mm de ancho, elíptico-oblongas, aquilladas, opuestas, en la base del cáliz, patentes, frecuentemente pronto caducas. Botones florales angostamente elipsoidales. Flores 11-13 mm de largo; cáliz 3-3.2 mm de largo, dentado, epunteado, moderadamente ferrugíneo a pardo-amarillento seríceo sobre un fondo amarillento, los dientes triangulares, el carinal ca.1.5 mm de largo; corola púrpura, epunteada, esparcidamente canescente sericea; estandarte algo reflexo, la lámina 11-13 mm de ancho, suborbicular, sericea en el ápice adaxial, glabra abaxialmente, sin aurículas, callosa en la base, base cuneada resolviéndose en la uña, la uña 3.5-4 mm de largo; ovario 8-9-ovulado. Legumbre 3-5 cm de largo cuando 1 semilla, 6.5-8 cm de largo cuando 2, 1.4-1.6 cm de ancho, elíptica a oblonga, indehiscente, aplanada, coriácea, glabra, estipitada en la base, atenuada a rostrada en el ápice, constricta entre las semillas sobre los márgenes, las valvas abombadas a la altura de las semillas, el margen vexilar y el carinal aquillados; semillas (sólo vistas inmaduras)1-2 por fruto.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. No encontrados.

Distribución, hábitat y fenología. Especie sólo conocida de Honduras. En la región montañosa central. En vegetación riparia, entre bosques y matorrales circundantes. En altitudes desde 440 a 1 700 m. Florece de finales de marzo a principios de julio; fructifica a principios de septiembre.

Paratipos. HONDURAS. **Ocotepeque:** Lompa river, between Sta. Anita and Sta. Fè, *A. Molina R. y A.R. Molina 31050* (EAP, F). **Olancho:** Santa María del Carbón, 30 km al NE de San Esteban, Mpio. San Esteban, 15°25'25" N, 86°34'45" O, *M. Sousa S. et al. 13368* (EAP, MEXU, MO).

Comentarios taxonómicos. Especie de la sect. *Standleyi*, muy característica por sus largos y delgados pedúnculos florales y pedicelos, botones florales angostamente elipsoidales, su cáliz dentado y bractéolas alargadas y patentes, sin aparente relación morfológica con las otras especies conocidas.

Lonchocarpus congestiflorus M. Sousa et J. Linares, sp. nov.

Tipo: GUATEMALA. Chiquimula. Olapa, altitud 1500 m, 2 Ago. 1999, *M. Véliz 7120* (holotipo: MEXU!; isotipos: BIGU!, BM!, MEXU!, MO!, NY!). Fig. 3.

Lonchocarpus purpureo Pittier similis a quo stipulis 5.5-6 mm longis, ligulatis (vs. 2.5-3.2 mm longis, triangulari-acutis); foliolis (1.5-)2-4 cm latis, ellipticis, oppositis (vs. (1.3-)1.5-2.5 cm latis, lanceolatis, nonnunquam alternis); inflorescentiis congestifloris (vs. moderate vel nonnunquam dense congestifloris); pedunculis floralibus 1-1.7 mm longis, robustis (vs. 2-3 mm longis, tenuibus); floribus 7.5-8.5 mm longis (vs. 6-7 mm longis); calice 2.2-3 mm longo, epunctato (vs. 1.5-2 mm longo, translucido linearipunctato); vexillo 6.5-8 mm lato (vs. ca. 6 mm lato); ovario 3(-4)-ovulato (vs. 4-5-ovulato); legumine 1.8-3 cm lato, elliptico vel nonnunquam oblongo (vs. 1.3-1.5 cm lato, anguste elliptico); ala marginis vexillaris fructus usque ad 3.5 mm lata (vs. usque ad 2 mm lata) differt.

Árboles (3.5-)5-18 m de alto, caducifolios, corteza interior sin fluido resinoso al corte; ramas sólidas, densamente pardo-amarillento a ferrugíneo velutino-tomentulosas, pronto glabrescentes. Hojas con arreglo helicoidal en el tallo; estipulas 5.5-6 mm de largo, liguladas, erectas, pronto caducas; peciolo 4-11 cm de largo, terete, levemente acostillado-sulcado; peciólulos 4-5 mm de largo; hojas (7-)9-13(-15)-folioladas, el foliolo apical sobre un raquis foliar, generalmente muy reducido, folíolos (3-)5-8(-11.5) cm de largo, (1.5-)2-4 cm de ancho, elípticos a oblongos, en ocasiones ovados, ligeramente obovados a lanceolados, opuestos, la base cuneada a obtusa, en ocasiones algo asimétrica, los márgenes aplanados, el ápice acuminado a apiculado, el haz glabrescente, el envés moderadamente canescente-tomentuloso a más densamente pardo-amarillento sobre la nervadura, opacos, muy tenuemente discoloros, cartáceos a coriáceos, epunteados, las nervaduras primaria, secundarias y en ocasiones terciarias algo realzadas en el envés, nervaduras laterales 7-12 pares. Inflorescencias 4.5-9.5 cm de largo, simples, axilares, péndulas, densifloras, corto pedunculadas; floración generalmente coetánea; pedúnculos florales 1-1.7 mm de largo, robustos; pedicelos 2.2-3.2(-4) mm de largo; bractéolas 1-1.3 mm de largo, linear-aleznadas, opuestas a subalternas, insertadas en el medio al tercio superior del pedicelo, patentes. Flores 7.5-8.5 mm de largo; cáliz 2.2-3 mm de largo, epunteado, densamente pardo-amarillento a marrón seríceo o tomentuloso, dientes carinales prominentes, el central ca. 1 mm de largo, triangular; corola purpúrea, estandarte reflexo, la lámina 6.5-8 mm de ancho, oblata, canescente a pardo-amarillento sericea adaxialmente, glabra abaxialmente; alas y quilla translúcido linear-punteadas; ovario 3(-4)-ovulado.

Legumbre 5-10(-14.5) cm de largo, 1.8-3 cm de ancho, elíptica a en ocasiones oblonga, indehiscente, cartácea, pardo-amarillenta, esparcidamente pardo-amarillento tomentulosa a glabrescente, atenuada en la base, generalmente obtusa y rostrada en el ápice, lateralmente compresada, recta, el margen vexilar angostamente alado a alado, el ala hasta 3.5 mm de ancho, el margen carinal angostamente aquillado; semillas 1-3 por fruto, 13-15 mm de largo, ca. 6 mm de ancho, ca. 4 mm de grueso, abultadas y arqueadas, color castaño oscuro. Plántulas con los cotiledones hipogeos; eófilos opuestos, 1-foliolados.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. Mataboy, Guatemala; chaperna, zopilote, Honduras.

Usos. Para cabos de hacha y como cercas vivas, Honduras. *Distribución, hábitat y fenología.* Especie conocida de Chiapas (México), Guatemala y Honduras. En áreas montañosas, fundamentalmente riparia entre vegetación circundante de pino-encino; pero también en bosques caducifolios con dominancia de *Liquidambar*, y en pinares de *Pinus caribaea* Morelet, encinares, bosques húmedos subtropicales y nebulosos. Sobre suelos café arcillosos profundos. La elevación en que vive es de 700-1 600 m. La floración generalmente se presenta de inicios de abril a finales de junio, con un registro de principios de octubre; la fructificación se inicia a finales de agosto, con frutos maduros en octubre-noviembre, encontrándose plántulas en abril.

Paratipos. MÉXICO: **Chiapas:** 3 miles N-W of Pinola along the Soyatitán Road, elev. 4 600 ft., *D.E. Breedlove* 7074 (DS, ENCB, MICH, US); alrededores del poblado El Bosque, Mpio. El Bosque, alt. 1070 m, *J.I. Calzada et al.* 3521 (IBUG, MEXU); km 2-8 al SO de Pantelho, sobre el camino de terracería a Chenalho, Mpio. Pantelho, alt. 1250 m, *Calzada et al.* 3583 (MEXU); near Simojovel, Mpio. Simojovel de Allende, *O.F. Clarke* 221 (DS, NY); 4 miles N of Jitotol, Mpio. Jitotol, elev. 5,000 ft., *E.W. Lathrop et R.F. Thorne* 7234 (DS); border of Río Hondo, ca. 3 mi. N of Jitotol, Mpio. Jitotol, elev. 5,100 ft., *R.F. Thorne et E. Lathrop* 40170 (DS); 6 mi. N of Jitotol, Mpio. Jitotol, 17°30' N, 92°40' W, elev. 5 100 ft., *Thorne et Lathrop* 41294 (DS). GUATEMALA: **Baja Verapaz:** km 133, carr. La Cumbre-Salamá, Mpio. San Jerónimo, alt. 1030 m, *P. Tenorio L. et al.* 14783 (MEXU). **Chimaltenango:** along road from Chimaltenango to San Martín Jilotepeque, alt. 1500-1900 m, *P.C. Standley* 57907 (A, MICH, NY), 57950 (NY). **Huehuetenango:** along Río Selegua, opposite San Sebastian H., *J.A. Steyermark* 50431 (A); along road between San Sebastian H. and San Rafael Pétzal, alt. 1700-2000 m, *Steyermark* 50535 (NY); a 35 km al NO de Huehuetenango, carr. Panamericana, alt. 1350 m, *O. Téllez V. et al.* 625 (MEXU); El Boquerón, carr. La Mesilla, a la

orilla del río Selegua, alt. ca. 900 m, *M. Véliz et al.* 7630 (MEXU). HONDURAS: **Francisco Morazán:** 3 km al E de la Universidad Nacional Autónoma de Honduras, alt. 1200 m, *M.E. Castañeda* 63 (MEXU); alrededores Colonia Kennedy, 8 km SE de Tegucigalpa, alt. 1000 m, *A. Ferrera B.* 194 (UNAH); a la orilla del río Las Canoas, al SE de Tegucigalpa, Mpio. Tegucigalpa, *J.L. Linares* 1878 (MEXU); río Las Canoas, ca. 6 km al E de Tegucigalpa, 14°1' N, 87°9' O, alt. 1020 m, *Linares y J. Araque* 4402 (MEXU); cerro del Hula a ca. 25 km al S de Tegucigalpa, Mpio. Ojojona, alt. 1600 m, *Linares* 6351 (MEXU); alrededor del caserío La Bodega, 3 km SE de la carr. del Sur a la altura del km 22, alt. 1500 m, *E. Sosa L.* 122 (MO); Cañadita, Rancho Quemado, cerro Hula, a 19 km al S de Tegucigalpa, alt. 1320 m, *M. Sousa et al.* 13344 (EAP, MEXU, MO). **Intibuca:** Yamaranguila, a 3 km de San Miguelito, río Toco, 14°20'42" N, 88°19'42" O, alt. 1280 m, *Sousa et al.* 13332 (MEXU). **La Paz:** a 500 m E de la escuela, Sta. Cruz de Marcalá, a 3 km SO de Marcalá, alt. 1300 m, *R. Keyser* 1353 (EAP). **Lempira:** road between San Juan and Santa Ana, atl. 1000 m, *A. Molina R.* 24632 (EAP, NY). **Ocatepeque:** alrededor de Belén Gualcho, alt. 1500 m, *A. Rubio* 82 (MEXU), *C. Nelson et al.* 3956 (EAP, MEXU). **Olancho:** El Zarzal, Valle Lepaguare, alt. 700 m, *A. Molina R.* 13406 (EAP, NY).

Etimología. El epíteto se refiere a la agrupación densa de sus flores en las inflorescencias.

Comentarios taxonómicos. Esta especie pertenece a la sect. *Densiflora*, cercana a *Lonchocarpus purpureus* Pittier, de la cual se contrasta ampliamente en la diagnosis, habiendo diferencias en los caracteres vegetativos, florales y de los frutos.

El material de Chiapas tiende a tener mayor número de folíolos por hoja, hasta 15, y son lanceolados.

Lonchocarpus hydrophilus M. Sousa et J. Morales, sp. nov.

Tipo : GUATEMALA. Huehuetenango. Nueva San José Frontera, near camino to Laguna Yoinajab, 16°03'58" N, 91°31'05" O, 25 may 2006, *J. Morales* 3819 (holotipo: USCG!; isotipo: MEXU!). Fig. 4.

Lonchocarpus latisiliquo M. Sousa similis, sed caulibus solidis et non myrmecophilis (vs. caulibus fistulosis, myrmecophilis); foliis 9-11-foliolatis (vs. 7-9 foliolatis); bracteolis 1-1.2 mm longis (vs. 0.3-0.5 mm longis); ungue vexilli ca. 2 mm longo, tenui (vs. ca. 1 mm longo, robusto); floribus 8-10 mm longis (vs. 6-7 mm longis); fructibus 2.7-2.8 cm latis (vs. 3.5-5.2 cm latis) differt.

Árboles ca. 5 m de alto; corteza interior con fluido resinoso al corte; ramas sólidas, densa a moderadamente pardo-amarillento velutinas, ramas de la estación anterior glabrescentes. Hojas con arreglo helicoidal en el tallo,

congestas en entrenudos cortos; estípulas 4-5 mm de largo, triangulares, caducas; pecíolo 9-12 cm de largo, terete; hojas 9-11-folioladas; folíolos (6-)13-16(-19) cm de largo, 2.7-4.5(-6) cm de ancho, elípticos, cartáceos a subcoriáceos, translúcidas en áreas internervias, la base cuneada, el ápice acuminado a caudado; el haz glabrescente a glabro, el envés esparcidamente pardo-amarillento velutino, más densamente sobre las nervaduras; nervaduras primaria y secundarias impresas en el envés, laterales 7-11 pares. Inflorescencias (3-)5.5-20 cm de largo, simples, axilares, erectas, flores espaciadas, floración coetánea, pedunculadas, los pedúnculos 3-8 cm de largo; pedúnculos florales (1-)2-6 mm de largo, delgados, bráctea subyacente persistente; pedicelos 2-3 mm de largo; bractéolas 1-1.2 mm de largo, lanceoladas a lineares, subopuestas a alternas, lejanas al cáliz, hasta el $\frac{3}{4}$ basal del pedicelo, patentes. Flores 8-10 mm de largo; cáliz 3-4.5 mm de largo, ciatiforme, dentado, epunteado, densamente pardo-amarillento seríceo, el diente carinal 0.5-0.8 mm de largo, triangular agudo; corola purpúrea, epunteada, la lámina del estandarte 6.5-7 mm de ancho, suborbicular, cóncava, densamente pardo-amarillento sericea adaxialmente, la uña ca. 2 mm de largo, delgada; ovario 3-ovulado. Legumbre ca. 8.5 cm de largo, ca. 2.8 cm de ancho, elíptica a oblonga, indehiscente, cartácea, glabrescente, largamente atenuada en la base, obtusa y rostrada en el ápice, lateralmente compresada, las valvas nervadas, el margen vexilar 3-nervado, ligeramente ensanchado, la nervadura central ca. 0.2 mm de ancho, el margen carinal angostamente aquillado; semillas 1-2 por fruto, ca. 18 x 8 x 3.5 mm, aplanadas, arqueadas, pardo-amarillentas.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. No encontrados.

Distribución, hábitat y fenología. Sólo conocida de 2 recolecciones de la misma planta en Huehuetenango, Guatemala, localidad muy próxima a la frontera con México, cerca de las lagunas de Monte Bello en Chiapas. En vegetación de selva mediana perennifolia inundable; sobre suelos de origen calizo. En altitudes alrededor de 441 m. Florece a finales de mayo, fructifica a principios de marzo.

Paratipo. GUATEMALA: **Huehuetenango:** Nueva San José Frontera, near camino to Laguna Yoinajab, 16°03'58" N, 91°31'05" O, 6 Mar. 2009, J. Morales 5067 (MEXU, USCG).

Etimología. El epíteto se refiere al hábitat acuático donde prospera esta especie.

Comentarios taxonómicos. *Lonchocarpus hydrophilus* pertenece a la sect. *Densiflori*, y es cercana a *L. latisiliquus* M. Sousa, especie de altitudes bajas de Costa Rica y Panamá con la que comparte el gran tamaño de sus hojas y la forma

y dimensión de sus folíolos, las hojas e inflorescencias congestas se producen coetáneamente en brotes nuevos, sobre tallos cortos con pelosidad densa a moderadamente pardo-amarillenta, posteriormente glabrescentes.

Lonchocarpus multifoliolatus M. Sousa, sp. nov.

Tipo: MÉXICO. Veracruz, Rancho California, 5 km al NE de Catemaco, camino a Dos Amates, 15 Nov. 1987, R. Cedillo T. 3878 (holotipo: MEXU!; isotipos: MEXU!, MO!, XAL!). Fig. 5.

Lonchocarpus luteomaculatus Pittier similis a quo statura usque ad 35 m alta (vs. usque ad 12 m alta); caducifoliis (vs. perennifoliis); stipulis usque ad 2 mm longis (vs. usque ad 1 mm longis); foliis 9-13(-15)-foliolatis (vs. (5-)7-9(-11)-foliolatis); foliolo apicali lateralibus aequanti vel leviter longiore (vs. generaliter lateralibus multo longiore); foliolis usque ad 4.3 cm latis (vs. usque ad 7 cm latis); ovario (5-)6-ovulato (vs. (2-)3-4(-5)-ovulato); legumine anguste elíptico vel elíptico, longe attenuato (vs. suborbiculari vel oblongo, basi rotundato); plantula eophyllis generaliter 3-foliolatis (vs. 1-foliolatis); dispersione fructus a vento (vs. aquis fluentibus) differt.

Árboles 3-35 m de alto, caducifolios; corteza interior sin fluido resinoso al corte; ramas sólidas, densamente pardo-amarillento tomentulosas, pronto glabrescentes. Hojas con arreglo helicoidal en el tallo; estípulas hasta 2 mm de largo, ligulares a triangulares agudas, pronto caducas; pecíolo 4-6.5 cm de largo, terete; hojas 9-13(-15)-folioladas; folíolos (3-)4.5-8(-9) cm de largo, (1.5-)2.2-3.8(-4.3) cm de ancho, lanceolados, angostamente elípticos a elípticos y obovados, los distales frecuentemente subalternos a alternos, el foliolo apical generalmente tan largo como los laterales, la base con frecuencia alargadamente cuneada a obtusa o redondeada, el ápice acuminado, cuspidado, opaco, el haz esparcidamente canescente a pardo-amarillento seríceo a glabro, el envés moderada a densamente, cartáceos a subcoriáceos, epunteados; nervaduras primaria y secundarias realzadas en el envés, las laterales 7-9 pares. Inflorescencias 7-15 cm de largo, simples, axilares, erectas, densifloras, pedunculadas, el pedúnculo 2-4.5 cm de largo, floración coetánea a tardía; pedúnculos florales 1.5-2.5 mm de largo, esbeltos; pedicelos 1.8-2 mm de largo; bractéolas 0.6-1 mm de largo, ovadas, ligulares, subopuestas, del 1/2 a cerca del ápice del pedicelo. Flores 9-10 mm de largo; cáliz 2-2.5 mm de largo, epunteado, pardo-amarillento sericeo, dentado, sólo presentes los dientes carinales; corola rojo-vino, guindarozizo, epunteada, pardo-amarillento sericea, el estandarte algo reflexo, la lámina 7-9 mm de ancho, suborbicular, densamente sericea adaxialmente; ovario (5-)6-ovulado. Legumbre 3-6.5 cm de largo cuando 1 semilla, 7-8.5 cm de largo cuando 2, 6-10.5(-12) cm de largo cuando 3 y 4,

(1.2-)1.5-2 cm de ancho, angostamente elíptica a elíptica, indehiscente, ligeramente estipitada, largamente atenuada en la base, rostrada y atenuada en el ápice, lateralmente compresas, las valvas en ocasiones abombadas a la altura de las semillas, cartácea a subcoriácea, moderada a esparcidamente pardo-amarillento sericea, el margen vexilar nervado, la nervación hasta 1 mm de ancho, el margen carinal angostamente aquillado; semillas 1-2(-5) por fruto, 8.5-9.5 mm de largo, 5.3-6.5 mm de ancho, 2.9-3.2 mm de grueso, reniformes, lisas, brillantes, color castaño oscuro a negrescentes. Plántulas con los cotiledones hipogeos; eófilos opuestos, generalmente 3-foliolados, rara vez 1-foliolados.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. Doncella, palo de gusano, rosa morada, Veracruz; habin morado, Oaxaca; chaperno, *kanamal* (en quetche), *yaxmajan*, Guatemala; chaperno, Honduras.

Usos. Cerca viva.

Distribución, hábitat y fenología. Especie propia de la vertiente del golfo de México en Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas, Belice, Guatemala y Honduras. Se encuentra en vegetación de selvas altas perennifolias primarias, así como en bosques caducifolios de transición a selvas altas perennifolias, bosques de *Pinus* y bosques caducifolios con dominancia de *Ulmus mexicana* (Liebm.) Planchon y *Quercus skinneri* Benth. fundamentalmente en la región volcánica de Los Tuxtlas, Veracruz; también es frecuente en selvas medianas subcaducifolias a subperennifolias asociadas con la dominancia de *Brosimum alicastrum* Sw. en Oaxaca, el sur de Veracruz, Belice, Guatemala y Honduras. Los suelos que habita son derivados de lava volcánica, arenosos y pedregosos, de color negro, también rojo lateríticos muy arcillosos, se presenta frecuentemente sobre cerros kársticos y en suelos de roca caliza como rendzinas negras. Su distribución altitudinal va de 50-350 m, y en la región de Los Tuxtlas se extiende de 400 a 900 m. La floración se presenta de mediados de abril a mediados de junio; la fructificación de principios de julio a principios de febrero, habiendo plántulas en el suelo a principios de marzo.

Paratipos. MÉXICO: **Veracruz:** camino a San Martín, 18°23' N, 95°09' O, alt. 700 m, *J.I. Calzada* 839 (ENCB, MEXU); Catemaco, 8 km al S Rancho Cintepec, Mpio. Catemaco, 18°23' N, 95°05' O, alt. 500 m, *Calzada* 1092 (ENCB, MEXU); poblado Laguna Escondida, a 5 km de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Mpio. San Andrés Tuxtla, 18°35' N, 95°05' O, alt. 300 m, *Calzada* 1429 (MEXU); poblado de Sontecomapan a orillas de la carretera que va a Catemaco, 18°31' N, 95°01' O, *Calzada* 1817 (ENCB, MEXU, NY); 3 km al S de Sontecomapan, carr. a Catemaco, Mpio. San Andrés Tuxtla, *A. Campos V. y Y. Ramírez-Amezcu* 6000 (MEXU); NE de Catemaco,

sobre la carr. a Sontecomapan, 18°29' N, 95°04'10" O, alt. 465 m, *Campos V.* 6366 (MEXU); El Chininal, camino a San Martín, San Andrés Tuxtla, *R. Cedillo T.* 234 (BR, ENCB, MEXU, MO); Fracc. Totoncapán, 3-4 km al N de Catemaco, *Cedillo* 2502, 3472 (MEXU); Arroyo Ágrio, Mpio. Catemaco, *Cedillo* 3376 (MEXU); Rancho California, km. 5 de la carr. Catemaco a Montepio al NE de Catemaco, Mpio. Catemaco, *Cedillo* 3845, 3846 (MEXU); 3 km al SE de Sontecomapan, camino a Dos Amates, Mpio. Catemaco, *Cedillo* 3851 (MEXU); 5 km NW of Pajapan, on SE slope of Cerro San Martín Pajapan, Mpio. Pajapan, 18°27'20" N, 96°43' W, alt. 750-900 m, *M. Nee et J.I. Calzada* 22733 (K, MEXU, MO); Tapalapa, alt. 320 m, *M. Sousa* 2525 (MEXU); al S del Baxín, San Martín Tuxtla, alt. 780 m, *Sousa* 2966 (ENCB, MEXU); Amapixa, Baxín, volcán San Martín Tuxtla, alt. 800 m, *Sousa* 3429 (ENCB, US, WIS); al pie del Cintepec, Los Tuxtlas, alt. 600 m, *Sousa* 4076 (ENCB, MEXU, NY); Cintepec, Mpio. Catemaco, alt. 400 m, *Sousa et al.* 4277 (ENCB, MEXU, US); 1 km desv. Coyame-Sontecomapan, al N de la laguna de Catemaco, Mpio. Catemaco, alt. 350 m, *Sousa e I. Calzada* 13017 (MEXU); Ocotal Chico, a 30 km al NE de Chinameca, *O. Téllez V. et al.* 4736 (MEXU); Hermanos Cedillo-La Escuadra, por el río Soloxuchil; Mpio. Hidalgotitlán, alt. 152 m, *Brigada Vázquez* 950 (ENCB, MEXU). **Oaxaca:** Distr. Tuxtepec: La Joya del Obispo, Mpio. Santa María Jacatepec, *C.H. Ramos y E. Martínez S.* 451 (MEXU); Chiltepec, Mpio. Chiltepec, alt. 100 m, *M. Sousa et al.* 4405a (MEXU); Curva del Diablo, a 4 km al S-SE de Temazcal, en el camino al Vertedero, alt. 50 m, *Sousa et al.* 13093 (MEXU); isla Santa Isabel, Temazcal, Mpio. Soyaltepec, alt. 100 m, *Sousa et al.* 13411 (MEXU); idem, *P. Tenorio L.* 19215 (MEXU). **Tabasco:** a 0.34 km al E de Chapingo, Universidad Autónoma de Chapingo, Mpio. Teapa, 17°31'31" N, 92°55'33" O, *J. Calónico S. et al.* 21352 (MEXU). **Chiapas:** El Caracol en Reserva La Pera, a 16 km de Berriozábal, tramo de terracería Berriozábal-Joaquín Miguel Gutiérrez, Mpio. Berriozábal, *A.T. Ramos B.* 152 (MEXU). **Belice:** **El Cayo:** Chiquibol, San Pastor, 16°43' N, 88°59' O, alt. 550 m, *A.K. Monro* 952 (BM, MEXU). **Toledo:** San Pedro Columbia, alt. 50-100 ft, *G.R. Proctor* 3677 (IJ). **GUATEMALA:** **Alta Verapaz:** a 1 km al N de la finca Mercados, Telemán, Panzós, alt. 32 m, *E. Martínez S. et al.* 22856 (MEXU, MO). **El Petén:** Dolores, bordering the village on W, *E. Contreras* 2197 (LL, MEXU); La Cumbre, km 138 on Cárdenas Road, *Contreras* 6232, 6885, 6945, 8844 (LL, MEXU, MO); San Luis-La Cumbre, km 122, *Contreras* 20365 (LL, MEXU, MO); La Cumbre, a 19 km al SO de San Luis, alt. 300 m, *M. Sousa* 4212 (ENCB, MEXU); Sajul, a 30 km al SE de San Luis, alt. 300 m, *Sousa* 4213

(ENCB, MEXU). HONDURAS: **Copán**: edge of Copán river, near bridge of Copán Ruinas, alt. 600 m, *A. Molina R.* y *A. R. Molina* 30631 (EAP, MO), 30759 (F, MO), 30779 (EAP, MO).

Etimología. El epíteto se refiere a sus numerosos folíolos por hoja.

Comentarios taxonómicos. Esta especie forma parte de la sect. *Densiflori*, cercana a *Lonchocarpus luteomaculatus* Pittier, esta última de Veracruz a Colombia, *L. multifoliolatus* se trata de una especie que llega hasta los 35 m de alto (vs. 12 m de alto); son árboles caducifolios (vs. perennifolios); hojas 9-13 (-15)-folioladas (vs. (5-) 7-9 (-11)-folioladas); legumbre angostamente elíptica a elíptica, largamente atenuada (vs. suborbicular a oblonga, redondeada en la base); plántulas con los eófilos generalmente 3-foliolados (vs. eófilos 1-foliolados); dispersión del fruto por el viento (vs. por corrientes de agua).

Lonchocarpus nebularis M. Sousa, sp. nov.

Tipo: PANAMÁ. Summit of Cerro Jefe, Panama [9°15' N, 79° 30' O], altitud ca. 1200 m, 2 Apr. 1969, *J.D. Dwyer*, *L.H. Durkee* y *J.R. Catillón* 5046 (holotipo: MO!; isotipos: COL!, DUKE!). Fig. 6.

Lonchocarpus silvicola M. Sousa similis a quo petiolo 3.6-4.1 cm longo (vs. 2-3 cm longo); foliis 5-7 foliolatis (vs. 9-11 foliolatis); foliolis (6-)7-8.5 cm longis (vs. 2.5-3.6 cm longis), 2.2-3.9 cm latis (vs. 1.2-2.7 cm latis); apice foliolorum longe acuminato vel caudato (vs. attenuato vel breviter acuminato); foliolis nervis lateralibus 13-15 paribus (vs. 9-11 paribus); floribus 7.5-8.5 mm longis (vs. 9-10 mm longis); habitat in nebulisylvis (vs. pluvisylvis) differt.

Árboles 4-5 m de alto; corteza sin fluido resinoso al corte; ramas jóvenes moderadamente ferrugíneo seríceas, pronto glabras. Hojas con arreglo helicoidal en el tallo; estípulas 0.8-2 mm de largo, triangulares agudas, pronto caducas; pecíolo 3.6-4.1 cm de largo, terete, acostillado; hojas 5-7-folioladas; folíolos (6-)7-8.5 cm de largo, 2.2-3.9 cm de ancho, el apical casi tan largo como los laterales o ligeramente más largo que ellos, elíptico-lanceolados, subcoriáceos a coriáceos, translúcidos en áreas intervénulas discoloros especialmente en los folíolos coriáceos, la base obtusa a ligeramente cuneada, los márgenes ligeramente revolutos, el ápice largamente acuminado a caudado, el haz glabro, el envés esparcidamente ferrugíneo seríceo, más densamente sobre las nervaduras y papiloso; nervadura primaria impresa en el envés, las secundarias menos evidentes, nervaduras laterales 9-15 pares. Inflorescencias 5-9.5 cm de largo, simples, axilares, erectas o paniculáceas, paucifloras, pedunculadas, los pedúnculos 2.5-3.2 cm de largo; floración coetánea a tardía; pedúnculos florales 1.2-2.4 mm de largo, delgados; pedicelos 2-2.5 mm de largo;

bractéolas 0.4-0.7 mm de largo, lanceoladas, opuestas en el ápice del pedicelo, adpresas a algo patentes, caducas. Botones florales elipsoidales. Flores 7.5-8.5 mm de largo; cáliz ca. 3 mm de largo, ligeramente dentado, epunteado, densa a moderadamente cobrizo a pardo-amarillento seríceo; corola de color desconocido, epunteada, moderadamente pardo-amarillenta a cobrizo seríceo; estandarte cóncavo algo reflexo, la lámina 6.5-7 mm de ancho, orbicular a suboblarga, moderadamente cobrizo seríceo adaxialmente, glabra abaxialmente, con aurículas y callos en la base, la uña ca. 1.5 mm de largo; ovario 3-4-ovulado. Legumbre desconocida.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. No encontrados.

Distribución, hábitat y fenología. Especie sólo conocida del cerro Azul y cima del cerro Jefe, en Panamá; en vegetación muy húmeda mesófila primaria y secundaria; habita en altitudes entre 800 y 1 250 m; la floración se presenta de principios de marzo a principios de abril, se desconoce la fructificación.

Paratipo. PANAMÁ: **Panamá**: 11 km N of Cerro Azul, *S. Mori* y *J. Kallunki* 4934 (MEXU, MO).

Comentarios taxonómicos. Esta especie pertenece a la sect. *Obtusifolii* y al complejo de *L. hedyosmus* Miq., incluyendo a *L. margaritensis* Pittier, *L. lasiotropis* F.J. Hermann y *L. silvicola* M. Sousa cuyos folíolos tienen los ápices acuminados.

Lonchocarpus sericocarpus M. Sousa, sp. nov.

Tipo: NICARAGUA. Zelaya. cerro La Calera, 4 km N of Siuna, 7 Jun. 1978, *D. Neill* 4305 (holotipo: MEXU!; isotipo: MO!). Fig. 7.

Lonchocarpus semideserti M. Sousa similis a quo foliis 5-foliolatis (vs. 3-foliolatis); foliolis ellipticis (vs. late ovatis vel late ellipticis); calice dense fusco-flavido seríceo (vs. moderate seríceo); corolla epunctata (vs. translucido-lineari-punctata); vexillo 7-8 mm lato (vs. ca. 6 mm lato); legumine margo vexillari complanato sine costa aliformi (vs. costa aliformi) differt.

Arbustos a árboles de hasta 10 m de alto, caducifolios; corteza interior sin fluido resinoso al corte; ramas jóvenes moderadamente canescente tomentulosas a seríceas, pronto esparcidamente a glabrescentes. Hojas con arreglo dístico en el tallo; estípulas 0.9-1.1 mm de largo, 0.7-0.8 mm de ancho, ovadas, pronto caducas; pecíolo 3-4.2 cm de largo, terete, algo acostillado; hojas 5-folioladas; folíolos (3.5-)5.5-9(-12) cm de largo, (2-)2.4-3.3(-4) cm de ancho, elípticos, cartáceos, epunteados, bicoloros, no brillantes, la base cuneada, el ápice acuminado, en ocasiones caudado, el haz glabrescente a glabro, el envés moderadamente canescente a plateado seríceo, papiloso, nervaduras primaria y secundarias impresas en el envés, las laterales

5-6 pares. Inflorescencias 3.5-7 cm de largo, simples, erectas, flores espaciadas, pedunculadas, los pedúnculos 0.6-1.5(-2.5) cm de largo; floración tardía; pedúnculos florales (1-)2-3 mm de largo, delgados; pedicelos 1.5-3.5 mm de largo; bractéolas 1-1.2 mm de largo, lanceolado-oblongas, opuestas a subopuestas, lejanas al cáliz, insertadas del 1/2 al 1/5 superior de los pedicelos, patentes. Flores ca. 8 mm de largo; cáliz 3-3.5 mm de largo, levemente dentado, epunteado, densamente pardo-amarillento sericeo; corola rojiza-púrpura, epunteada, casi glabra, la lámina del estandarte 7-8 mm de ancho, oblonga, cóncava, algo canescente sericea en el ápice adaxialmente; ovario 5-7-ovulado. Legumbre 4.5-5.5 cm de largo cuando 1 semilla, 6.3-6.7 cm de largo cuando 2 a 3, ca. 1.8 cm de ancho, elíptica a oblonga, indehiscente, aplanada, subcoriácea, moderadamente canescente sericea, la base largamente atenuado estipitada, obtusa, el ápice rostrado, lateralmente compresada, constricta entre las semillas, el margen vexilar ligeramente engrosado, ca. 0.5 mm de grueso, aplanado, el margen carinal angostamente aquillado; semillas (inmaduras) 1-3 por fruto.

Resumen taxonómico

Nombres vulgares. No encontrados.

Distribución, hábitat y fenología. Especie endémica al norte de Nicaragua. En selvas húmedas, en vegetación riparia en bancos de gran pendiente; sobre afloramientos calizos; en altitudes de 100 a 660 m. La floración, con botones pequeños a finales de abril, con flores abiertas a principios de junio; fructificación a mediados de septiembre con frutos aún inmaduros; a finales de diciembre con frutos casi maduros.

Paratipos. NICARAGUA: **Boaco:** 4 km of Santa Lucía on gravel road to Boaco, 12°30' N, 85°44' O. *M. Nee et al.* 27986 (MEXU, MO). **Nueva Segovia:** El Jícaro, Quebrada de Tranguera, 13°43' N, 86°05' O, *P.P. Moreno* 13398 (MO). **Zelaya:** over Río Yaoya on road between El Empalme and Siuna, 13°41' N, 84°41' O, *W.D. Stevens* 8452 (MEXU, MO).

Comentarios taxonómicos. Esta especie pertenece a la sect. *Standleyi*, cercana a *Lonchocarpus semideserti* M. Sousa, especie endémica de Honduras, con la cual comparte tamaño y disposición de sus bractéolas, corola casi glabra, estandarte forma y base; la legumbre constricta entre las semillas, así como el margen vexilar ligeramente grueso, las diferencias se apuntan en la diagnosis.

Lectotipificación

Lonchocarpus wendtii M. Sousa, Acta Bot. Mex. 94: 53-55. 2011. Tipo: México, Veracruz, 1 km al E de La Laguna, 17°16'30" N, 94°30'15"O, 24 febrero 1981

(frutos el 21 abril 1981) *T. Wendt, A. Villalobos C. e I. Navarrete* 2923 (lectotipo, aquí designado [el material con ramas, hojas, inflorescencias y flores, excluyendo los frutos]: MEXU!; duplicados: ENCB!, F!, IBUG!, INEGI!, NY!, XAL!).

Dado que se citan 2 recolecciones para el tipo de *Lonchocarpus wendtii* (la del "24 febrero 1981", y la de "frutos el 21 abril 1981") se hace necesario lectotipificar escogiendo una de ellas; ambas recolecciones forman parte del mismo ejemplar de herbario MEXU-300226.

Agradecimientos

A Esteban Martínez Salas, Clara Hilda Ramos A., José Ledis Linares y Julio Morales quienes contribuyeron a esclarecer ciertas especies, de las cuales son coautores en este trabajo; a Omar González Zorzano y Fernando Chiang C. por la traducción al latín de las diagnosis; a Gloria Andrade de Sousa por su apoyo en la organización del texto y obtención de información; a Alejandra Zaldívar por incorporar las descripciones para la *Flora Mesoamericana*; a Ramiro Cruz Durán por sus precisas y bellas ilustraciones botánicas; a K.N. Gandhi, quien apuntó el problema nomenclatural en *Lonchocarpus wendtii*. Por facilitar en visitas o por préstamos el material de estudio, a los curadores de los siguientes herbarios: A, BIGU, BM, BR, COL, DS, DUKE, EAP, ENCB, F, IBUG, IJ, K, LL, MEXU, MICH, MO, NY, UNAH, US, USCG, WIS, XAL.

Literatura citada

- Sousa, M. 1992. *Willardia*, una nueva sección del género *Lonchocarpus* (Leguminosae). Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica 63:147-154.
- Sousa, M. 2005. Especies nuevas de *Lonchocarpus* (Millettieae: Leguminosae) para Costa Rica y Panamá; lectotipificación de la sect. *Densiflori* Benth. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:119-127.
- Sousa, M. 2009. La Sect. *Punctati* del Género *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae) para Mesoamérica. Novon 19:239-255.
- Sousa, M. 2009a. *Standleyi* una nueva sección del género *Lonchocarpus* (Leguminosae), nuevas especies y subespecie para Mesoamérica y Sudamérica. Acta Botanica Mexicana 86:39-69.
- Sousa, M. 2009b. La sect. *Obtusifolii* del Género *Lonchocarpus* (Leguminosae, Papilionoideae: Millettieae) para Mesoamérica. Novon 19:520-533.

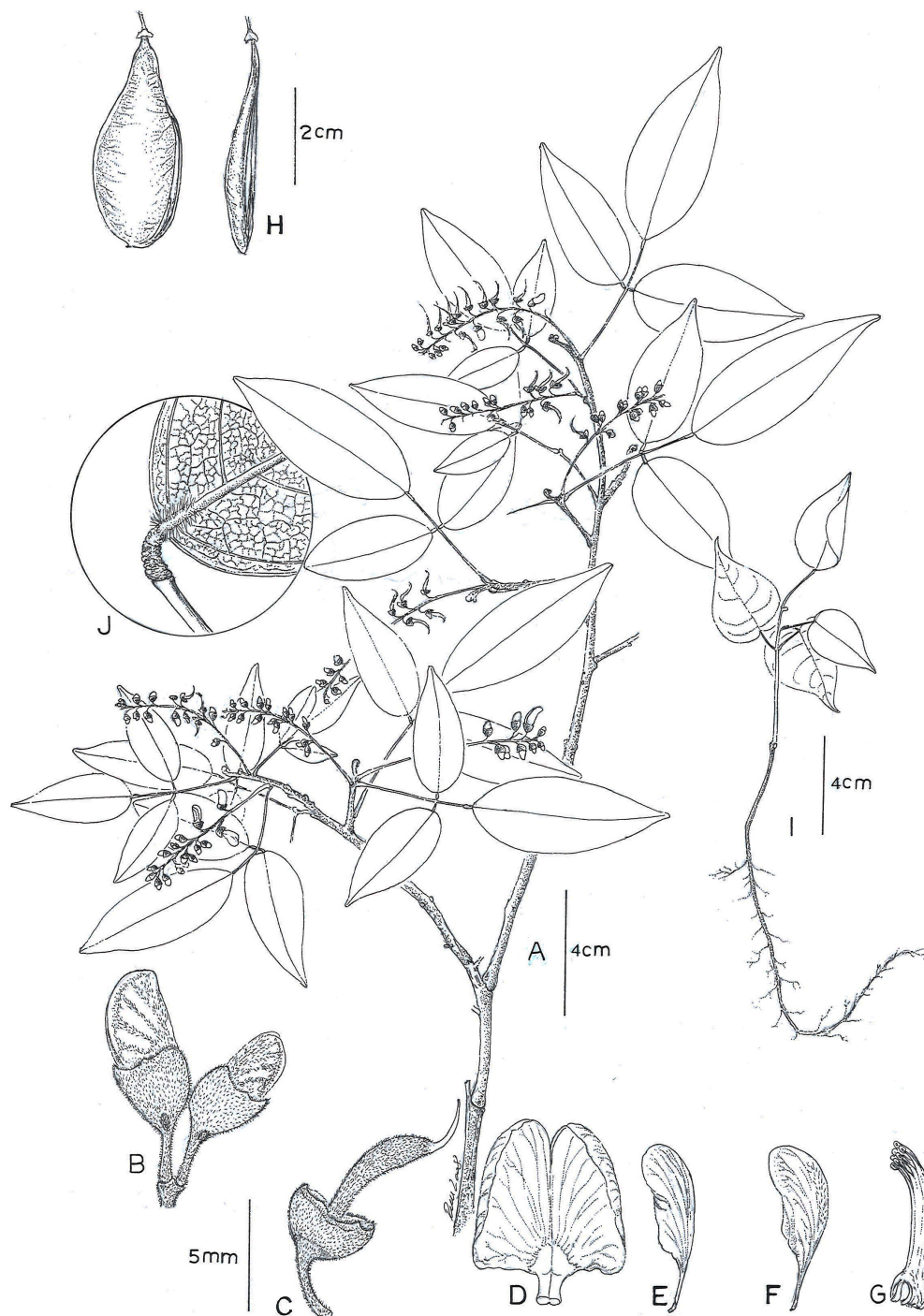


Figura 1. *Lonchocarpus barbatus* M. Sousa, E. Martínez et Ramos. A, rama con hojas, inflorescencias y flores; B, unidad 2-floral, mostrando pedúnculo floral, pedicelos, bractéolas y cálices; C, gineceo; D, estandarte, cara abaxial; E, ala; F, pétalo de la quilla; G, tubo estaminal; H, legumbres, una mostrando la valva y la otra el margen vexilar; I, plántula, mostrando las cicatrices de los cotiledones, los eófilos y las primeras hojas alternas; J, base foliolar, mostrando pulvínulo, pelosidad barbada y nervaduras prominentes hasta el 4° grado. La rama con hojas e inflorescencias, y partes florales fueron tomadas de *F. Ventura A. 17563* (MEXU), los frutos y plántulas de *C.H. Ramos 2790* (MEXU) y el peciolo y la base foliolar de *L. Robles 294* (MEXU).



Figura 2. *Lonchocarpus bracteolatus* M. Sousa. A, rama con hojas, inflorescencias y flores; B, unidad 3-floral, mostrando pedúnculo floral, pedicelos, bractéolas, botones florales y cálices; C, cáliz y pedicelo, mostrando cicatrices dejadas por las bractéolas y lóbulos del cáliz; D, estandarte cara abaxial, mostrando los callos basales y la uña; E, ala; F, pétalo de la quilla; G, gineceo; H, tubo estaminal; I, rama mostrando hojas e infrutescencias con frutos; J, semilla; K, yema vegetativa, mostrando estípula. La rama con hojas e inflorescencias, las partes florales y la yema vegetativa fueron tomadas de los isotipos: A. *Molina R. 24458* (EAP, NY), la rama con hojas, infrutescencias, frutos y semilla de *Molina R. 31050* (EAP).

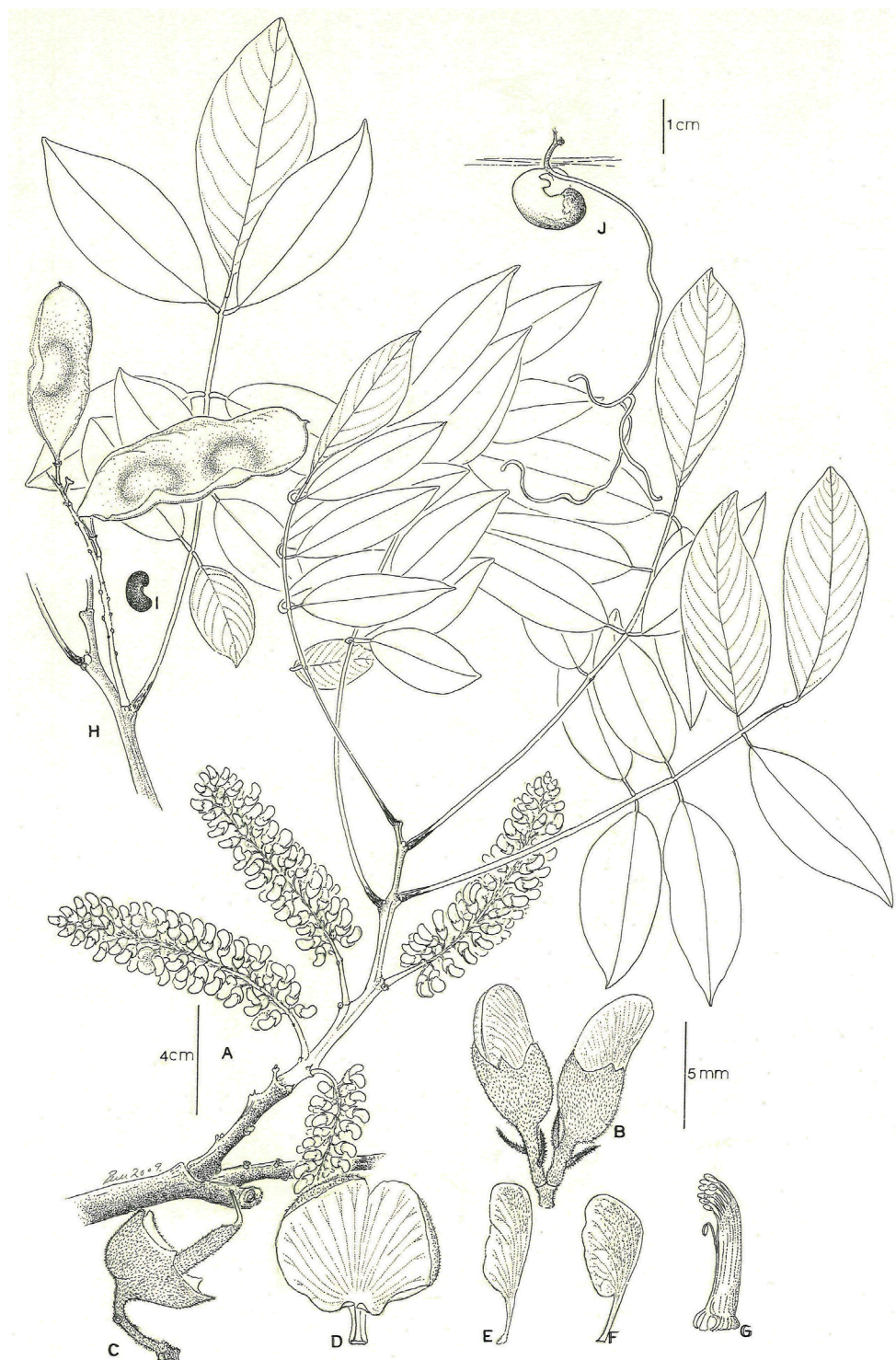


Figura 3. *Lonchocarpus congestiflorus* M. Sousa et J. Linares. A, rama con hojas, inflorescencias y flores; B, unidad 2-floral, mostrando pedúnculo floral, pedicelos, bractéolas y botones florales; C, cáliz mostrando los dientes y gineceo; D, estandarte, cara abaxial y uña; E, ala; F, pétalo de la quilla; G, tubo estaminal; H, rama con hoja e infrutescencia; I, semilla; J, plántula hipogea. La rama con hojas, inflorescencias y partes florales fueron tomadas del holotipo: *M. Véliz* 7120 (MEXU); la rama con hoja e infrutescencia y la semilla, de *Standley* 57950 (NY); la plántula, de *Téllez* 625 (MEXU).



Figura 4. *Lonchocarpus hydrophilus* M. Sousa et J. Morales. A, rama con hojas, inflorescencias y flores; B, unidad 2-floral, mostrando pedúnculo floral y su bráctea subyacente, pedicelos, bractéolas, cálices y gineceo; C, estandarte, cara abaxial y uña; D, ala; E, pétalos de la quilla; F, gineceo; G, tubo estaminal; H, yema vegetativa, mostrando una estípula; I, legumbre cara valvar; J, semilla; K, legumbre margen vexilar mostrando la nervación. La rama con hojas e inflorescencias y partes florales fueron tomados del isotipo: J. Morales 3819 (MEXU); el fruto y su margen, de Morales 5067 (MEXU).

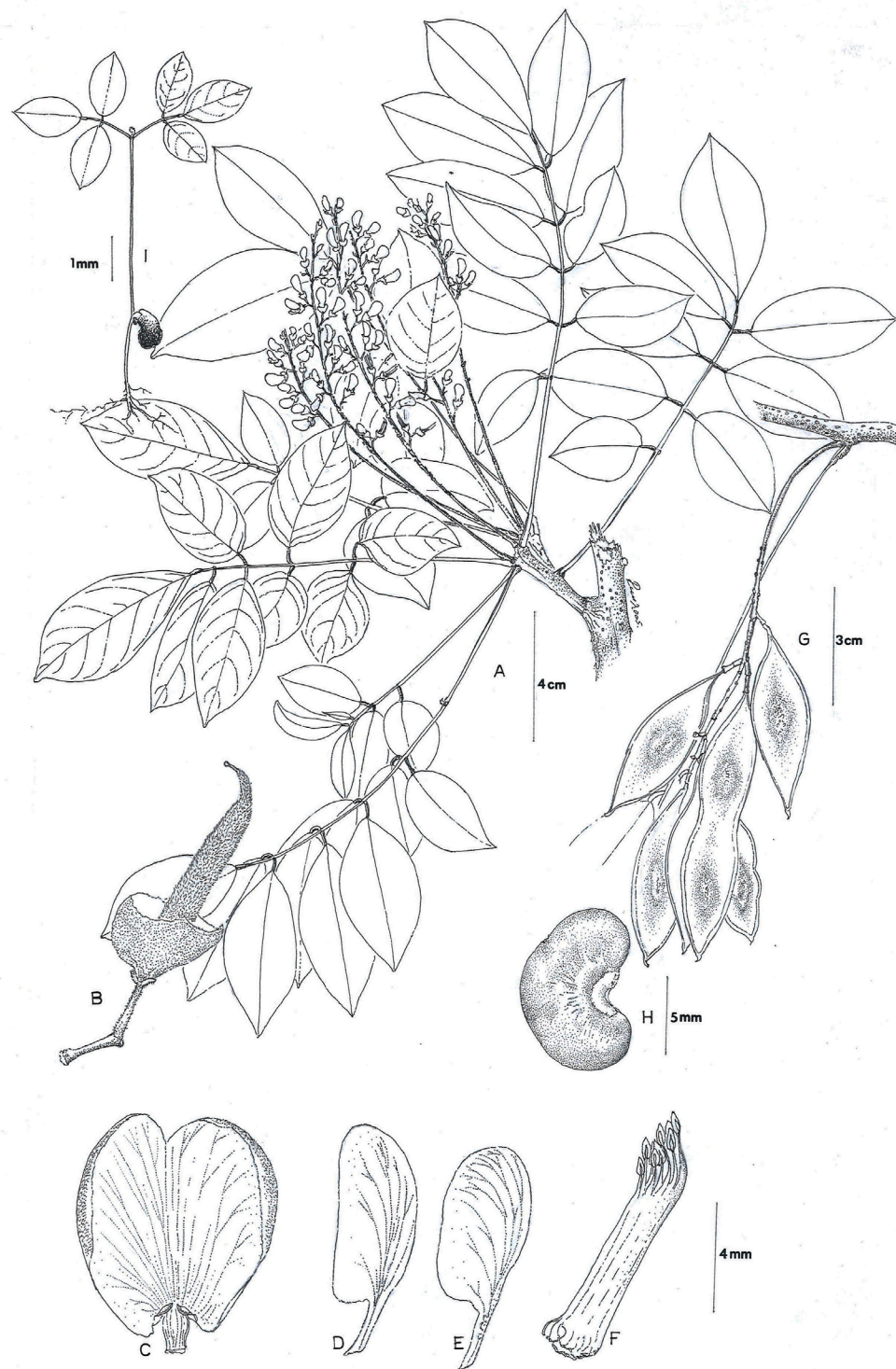


Figura 5. *Lonchocarpus multifoliolatus* M. Sousa. A, rama con hojas, inflorescencias y flores; B, unidad 2-floral en la que ya se perdió una flor, mostrando pedúnculo floral, pedicelo, bractéolas, cáliz y gineceo; C, estandarte, cara abaxial y uña; D, ala; E, pétalo de la quilla; F, tubo estaminal; G, infrutescencia y frutos; H, semilla; I, plántula, mostrando germinación hipogea, eófilos 3-foliolados. La rama con hojas, inflorescencias y partes florales fueron tomados de *R. Cedillo 234* (MEXU); la infrutescencia y la semilla, de *J.I. Calzada 1092* (MEXU), y la plántula del holotipo: *Cedillo 3878* (MEXU).

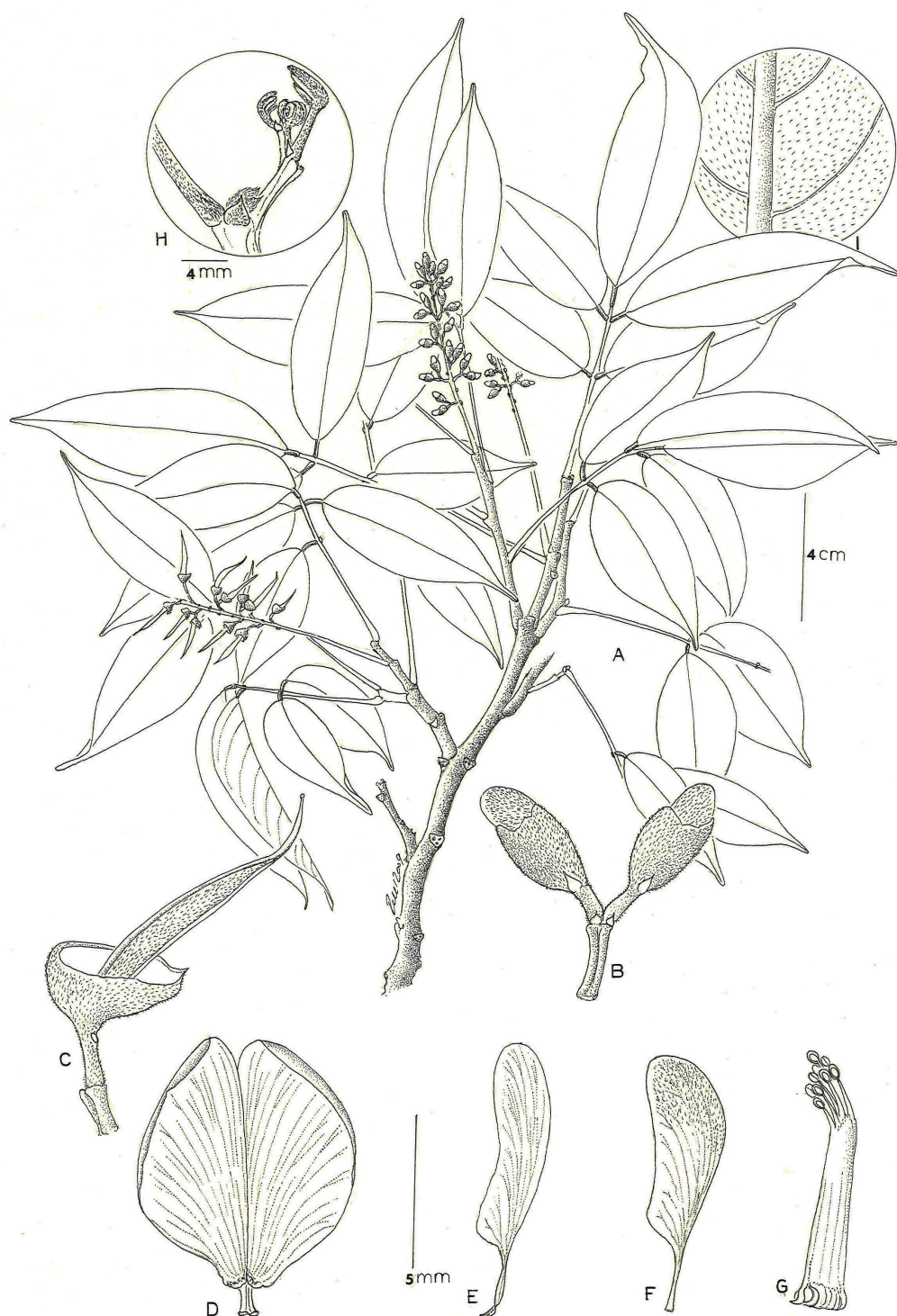


Figura 6. *Lonchocarpus nebularis* M. Sousa. A, rama con hojas e inflorescencias; B, unidad 2-floral, mostrando pedúnculo floral, pedicelos con brácteas subyacentes, bractéolas, botones florales y cálices; C, gineceo con cáliz persistente y pedicelo con cicatriz de una bracteóla; D, estandarte, cara abaxial y uña; E, ala; F, pétalo de la quilla; G, tubo estaminal; H, yema vegetativa mostrando estípula; I, nervación y pelosidad foliolar. La rama con hojas e inflorescencias, nervación foliar y partes florales fueron tomados del holotipo: *Dwyer et al.* 5046 (MO); los botones florales y la yema vegetativa, de *Mori y Kallunki* 4934 (MO).



Figura 7. *Lonchocarpus sericocarpus* M. Sousa. A, rama con hojas, inflorescencias y flores; B, unidad 2-floral, mostrando pedúnculo floral, pedicelos, bractéolas y botones florales; C, gineceo, con el cáliz remanente; D, estandarte, cara abaxial; E, ala; F, pétalo de la quilla; G, tubo estaminal; H, rama con hojas e infrutescencias; I, yema vegetativa, mostrando una estípula. La rama con hojas, inflorescencias, partes florales y la yema vegetativa fueron tomados del holotipo: *D. Neill 4305* (MEXU); la rama con hojas e infrutescencias, de *M. Nee 27986* (MO).



The taxonomic status of the Mexican oak *Quercus undata* (Fagaceae, *Quercus*, Section *Quercus*)

El estatus taxonómico del encino mexicano *Quercus undata* (Fagaceae, *Quercus*, Sección *Quercus*)

Jeffrey R. Bacon¹✉, Patricia Dolores Dávila-Aranda², Richard Spellenberg³ and M. Socorro González-Elizondo⁴

¹Instituto de Silvicultura e Industria de la Madera, Universidad Juárez del Estado de Durango, Boulevard del Guadiana #501, Ciudad Universitaria, 34160 Durango, Durango, México.

²Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida de los Barrios No 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlal-nepantla, Estado de México, México.

³Department of Biology, MSC 3AF, New Mexico State University, Las Cruces, NM 88003-8001, USA.

⁴CIIIDIR IPN Unidad Durango, Sigma 119, Fracc. 20 de Noviembre II, 34220 Durango, Durango, México.

✉ durangojeff@gmail.com

Abstract. *Quercus undata* Trel. (Fagaceae, *Quercus*, Section *Quercus*) has a complex taxonomic and nomenclatural history. Intensive sampling of oaks at the type locality of *Q. undata* Trel. in Durango, Mexico and evaluation of herbarium specimens and plants in the field indicate that *Q. undata* represents variation in *Quercus chihuahuensis* Trel. in white oak communities where introgressive hybridization among *Q. chihuahuensis*, *Q. grisea* Liebm., and a third white oak, *Q. arizonica* Sarg. made species identification difficult. Endlich's type specimen of *Q. undata*, as designated by Trelease, was apparently destroyed in bombing raids on Berlin during World War II, and we propose herein as lectotype the Trelease illustration of the type. An epitype is also designated in support of the lectotype, given that some features cannot be critically observed on the illustration. The long peduncles of the specimen illustrated by Trelease indicate a close relation to *Q. chihuahuensis*.

Key words: Sierra Madre Occidental, Mexico, epitype, lectotype, introgressive hybridization.

Resumen. *Quercus undata* Trel. (Fagaceae, *Quercus*, Sección *Quercus*) tiene una compleja historia taxonómica y de nomenclatura. Un muestreo intensivo de los encinos en la localidad tipo de *Q. undata* en Durango, México y análisis de ejemplares en herbario y en el campo indican que *Q. undata* representa variación en *Q. chihuahuensis* Trel. en los sitios donde la hibridación introgresiva entre *Q. chihuahuensis*, *Q. grisea* Liebm., y un tercer encino blanco, *Q. arizonica* Sarg., dificultan la identificación de especies. El ejemplar tipo designado por Trelease aparentemente fue destruido en el bombardeo de Berlín durante la Segunda Guerra Mundial, por lo que se propone como lectotipo a la ilustración del tipo en la obra de Trelease. Se designa también un epitipo dado que algunos rasgos no pueden ser críticamente observados en la ilustración. Los largos pedúnculos del espécimen ilustrado por Trelease indican la relación cercana a *Q. chihuahuensis*.

Palabras clave: sierra Madre Occidental, México, epitipo, lectotipo, hibridación introgresiva.

Introduction

The genus *Quercus* in Mexico includes about 161 species (Valencia Avalos, 2004), and past estimates have placed more than 253 scientific names in the Mexican portion of the genus (Trelease, 1924). White oaks (Fagaceae, Section *Quercus*) in the Mexican flora remain taxonomically perplexing, due to poor morphological differentiation among many species, abundant hybridization, inadequate documentation of subgeneric

epithets, and poor representation of fertile structures in herbaria. Herbarium specimens of Mexican white oaks are commonly misidentified. Therefore revision and adequate typification of taxa in this group are important to understanding and clarifying the species.

Trelease (1924) described *Quercus undata* Trel. based on 3 herbarium specimens collected on the low elevation slopes of the interior of the Sierra Madre Occidental, in Durango, Mexico (Fig. 1). He considered *Q. undata* a close relative of *Q. chihuahuensis* Trel., a small tree from northern Mexico, common at low elevations in the Sierra Madre Occidental, having classified them in the same group (series): *Chihuahuenses* Trel. Martínez (1957) considered

Recibido: 14 junio 2010; aceptado: 15 abril 2011

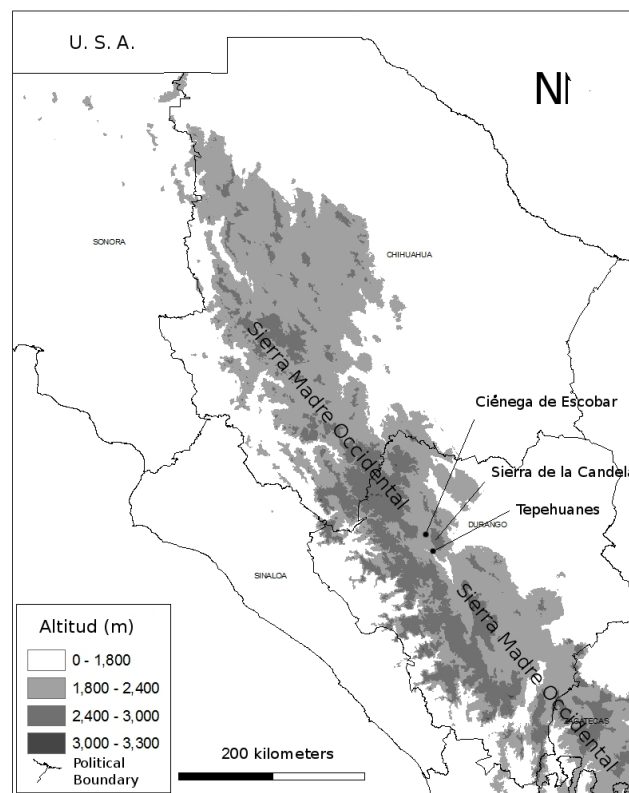


Figure 1. The Sierra Madre Occidental of Mexico, with locations of Tepehuanes and Ciénega de Escobar, Durango, Mexico.

Q. undata to be a synonym of *Q. chihuahuensis*. Later, McVaugh (1974) suggested that *Q. undata* was probably a name that has been applied to hybrids between *Q. grisea* Liebm. and *Q. chihuahuensis*. Despite the placement of *Q. undata* into synonymy by Martínez and McVaugh's implication that the taxon probably represents a hybrid, the taxon has since been reported in species lists of different floristic and taxonomic revisions (González-Elizondo et al., 1991 and Valencia-Avalos, 2004) and appears as a name accepted for the species in the *Royal Botanic Garden's Kew World Checklist of Seed Plants* (Govaerts and Frodin, 1998) and sources citing this reference. In regional herbaria with numerous good collections there are few specimens identified as *Quercus undata*.

Fruits visible in the published photograph of the type specimen (*Endlich 1*) in Trelease (1924: 235) have peduncles that are much longer than those of the other cited specimens (*Palmer 408* and *828*). The latter were described as "[p]ossibly to be referred here also . . .," suggesting that Trelease may have been unsure of the range of morphological variation and character states defining this taxon; his brief description of the taxon, based on vegetative structures, lacks characters that clearly distinguish it from other taxa of low elevation white oaks

(Fagaceae, *Quercus*, Section *Quercus*) in the region: *Q. arizonica* Sarg., *Q. chihuahuensis*, and *Q. grisea*.

The type specimen of *Q. undata*, as designated by Trelease (1924): Mexico, Durango, Municipio Tepehuanes, Sierra de la Candela, 2500 m, 27 Aug 1903, *Endlich 1* (B), was apparently destroyed in bombing raids on Berlin during World War II. In this paper we select the illustration of the type of *Q. undata* as a lectotype and designate an epitype to support it. This work aims to clarify the taxonomic nature of *Q. undata* as a means of rectifying the following:

1. the absence of an extant type,
2. uncertain and unclear description of the taxon: citation, in the original description (Trelease, 1924) and, subsequently by Camus (1938 – 1939) of specimens with fruits clearly belonging to 2 distinct morphological species,
3. disagreements among taxonomists about the taxonomic nature of *Q. undata* (Trelease, 1924; Martínez, 1957; McVaugh, 1974; Valencia-Avalos, 2004),
4. literature citations that use the name incorrectly (Govaerts and Frodin, 1998), and
5. taxonomic confusion among the species of white oaks in the region.

Materials and methods

Examination of herbarium specimens: specimens of *Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, *Q. grisea*, *Q. undata*, and the other white oaks from the Sierra Madre Occidental region were examined at herbaria containing ample collections from the region: CIIDIR, F, IZTA, MEXU, NMC, P, and others. Remaining specimens cited in Trelease's description (*Palmer 408* and *828*) and deposited at A were also examined.

Field sites: principal and secondary routes of the Sierra Madre Occidental were extensively searched, including transects described by Spellenberg (2001) and Spellenberg et al. (1998). The Sierra de la Candela area, where Endlich reported have collected the type specimen, was intensively searched and systematically surveyed throughout its altitudinal range, combinations of slope directions, and various vegetation types. Samples of all white oak species encountered were collected, pressed, dried, and identified in each of the habitat types where they occurred.

The area of the type locality was determined (see "The Type Locality," below) to be in the zone where the 3 species of white oaks, *Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, and *Q. grisea* were abundant and sympatric (15.4 km north of Tepehuanes, en route to Ciénega de Escobar, and centered on 25°03'38"N, 105°20'57"W). A 1 000 m × 30 m belt transect crossing a gradient from low to high elevation

was sampled there, collecting material from all white oak individuals encountered.

Samples of foliage of each tree sampled were collected 2 m above ground level, on the south side of each tree. From each sample, morphological characters from the abaxial surface of 7 leaves and their trichomes were evaluated as shown in Fig. 2, and veins reaching the leaf margin and exceeding 0.5 mm in diameter were counted. Mean values of leaf and trichome variables were calculated for each variable and used for multivariate analyses.

Plants from the site and other sites where each species was found in allopatry were evaluated based on vegetative characters (Fig. 2), with both principal coordinates analysis and principal components analysis, to evaluate morphological variation in *Q. undata* and related taxa. Data from all variables had relatively normal distributions and similar variance among taxa, making data transformation unnecessary.

Results

Review of herbarium and field specimens of white oaks from much of the Sierra Madre Occidental revealed that those identified as *Quercus undata* appeared to fall within the variation observed in *Q. chihuahuensis* in hybrid swarms from this region. Trelease's plate of the type (pl.

135) illustrates a specimen with densely pubescent leaves and long peduncles, characteristics of *Q. chihuahuensis*, that distinguish it from *Q. arizonica*, based on both characters, and *Q. grisea* based on the latter. *Quercus chihuahuensis* is the only low-elevation white oak with long (1.5- 3.0 [- 6.0] cm) peduncles and tomentose leaves in the Sierra de la Candela region.

According to the label data reported by Trelease (1924), Endlich collected the type specimen in the Sierra de la Candela at 2 500 m above sea level. *Quercus arizonica*, *Q. chihuahuensis*, and *Q. grisea* are common near this elevation in the Sierra de la Candela.

Communities of low elevation white oak species discussed here, with morphological variation like that described in hybrid swarms of other species pairs (Bacon and Spellenberg, 1996; Howard et al., 1997; Scareli-Santos et al., 2007; Albarran-Lara et al., 2010; and documents cited in those papers) were present on the slopes of the Sierra de la Candela and much of the interior slopes of the Sierra Madre Occidental wherever these white oak species were found in sympatry.

Descriptive statistics (Table 1) show little differentiation among vegetative characters of the taxa. Likewise, analysis of vegetative morphology from specimens at the type locality and sites where parental species were allopatric, using both principal components analysis (Fig. 3 and Table 2) and principal coordinates analysis (not shown, due to similarity in graphed point distributions) shows strongly overlapping, poorly defined groups when the first 2 components are graphed.

Taxonomic comments. The long, dense pubescence on leaf laminae and the long peduncles depicted in plate 135 (Trelease, 1924), suggest that the plate shows a specimen of *Q. chihuahuensis*. Lack of a scale on the photos and uncertainty as to whether the plate depicts one long

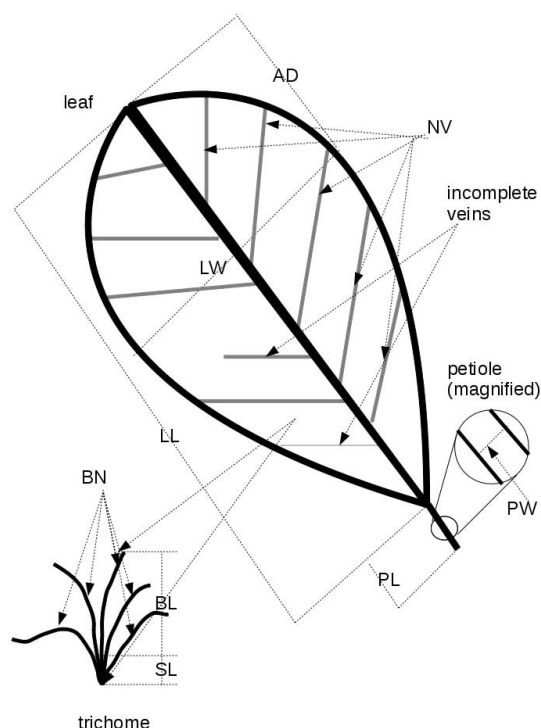


Figure 2. Variables measured on leaf blades and trichomes.

Table 1. Factor Loadings for principal components analysis based on a correlation matrix show that variables are weakly correlated among poorly delineated taxa evaluated in this study

Character	Factor Loadings	
	1	2
Mean leaf width	0.46752	-0.02932
Mean petiole diameter	0.37100	-0.02308
Apical distance	0.42487	-0.15407
Mean lamina length	0.46642	-0.17806
Mean petiole length	0.21573	-0.35396
Mean trichome branch length	0.17219	0.54998
Mean No. trichome branches	-0.26212	-0.22647
Mean trichome stipe length	0.27472	0.56200
Mean vein number	0.15923	-0.38506

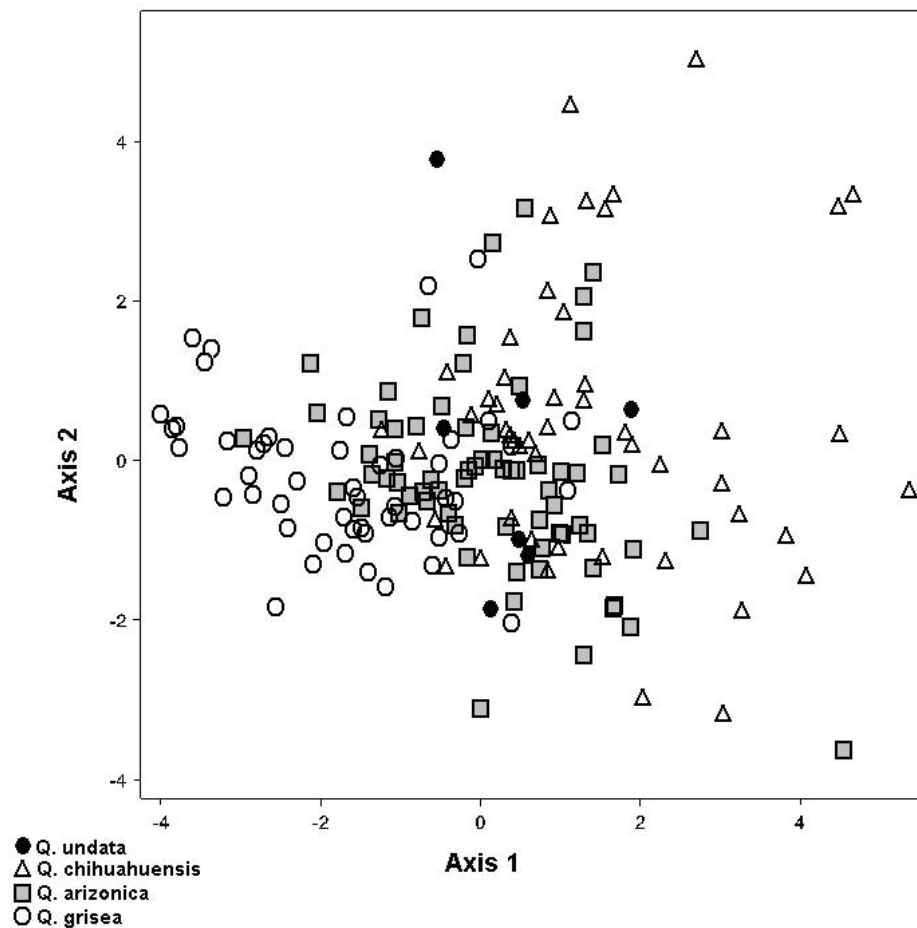


Figure 3. Principal Components Analysis.

peduncle partially covered by a leaf or 2 peduncles prevents precise determination of the peduncle length on the type. However, Trelease reported that the leaves of *Q. undata* vary from 5 to 7 cm in length, and the longest peduncle in the image measures 0.87 to 1.1 times (6 to 8 cm) the length of the longest leaf visible in the same photo. Hence the peduncle length of *Q. undata* is well beyond the maximum length of *Q. grisea* (0 to 30 mm) or *Q. arizonica* peduncles (0 to 15 mm) (Nixon and Muller, 1997).

Type locality: surveillance of the Sierra de la Candela at the altitudes near 2 500 m above sea level, where Trelease (1924) reported that Endlich collected the type specimen of *Q. undata*, revealed that *Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, and *Q. grisea* were the only common low elevation white oaks that fitted the type description. Endlich likely traveled from Tepehuanes, the largest, and most well-connected old village in the range. Two travel routes lead upward into oak habitat from Tepehuanes. One route, following a ridge that leads up and over the Sierra de la Candela, to Boleras has only *Q. arizonica*

populations and a single sapling of *Q. grisea*. That sapling was growing in a highly disturbed stream area at the lowest portion of the ridge, very much below any other white oaks, at a site long used nowadays as a garbage dump. The oak sapling may have been established as a result of recent dumping activities.

The second route, leading from Tepehuanes to Ciénega de Escobar, has been a major travel route for more than a century. This route climbs steadily through elevations where one may find several other oak species. The type specimen, according to Trelease's list of Endlich's cited specimens (page 235), was the first of a series collected in the Sierra de la Candela, beginning on 27 August of 1903 (Endlich 1). Following in the series were *Q. eduardii* Trel. (Endlich 2a), *Q. striatula* Trel., *Q. depressipes* Trel. (both from the mixed collection Endlich 3), *Q. eduardii* (Endlich 4), *Q. fulva* Liebm. (Endlich 5), and *Q. jonesii* Trel. (Endlich 6) (Trelease, 1924: 235). Climbing up along the highway from Tepehuanes to Ciénega de Escobar, one finds the same species sequence observed in Endlich's

Table 2. Descriptive statistics for characters used for principal components analysis and principal coordinates analysis

<i>Leaf Width (mm)</i>			<i>Petiole Length (mm)</i>		
<i>Taxon</i>	<i>Mean</i>	<i>S</i>	<i>Taxon</i>	<i>Mean</i>	<i>S</i>
a	21.5	4.370	a	3.91	1.131
c	25.6	6.2	c	4.23	1.39
g	17.5	5.35	g	3.58	1.016
u	21.2	1.9	u	3.75	0.986
<i>Peciole Diameter (mm)</i>			<i>Trichome Branch Length (mm*)</i>		
a	0.91	0.225	a	2.24	0.9745
c	1.25	0.326	c	2.42	1.2699
g	0.81	0.186	g	1.84	0.7441
u	0.91	0.121	u	2.83	1.6549
<i>Apical Distance (mm)</i>			<i>Branches per Trichome</i>		
a	26.5	6.64	a	5.8	1.16
c	28.1	6.16	c	5.1	1.08
g	21.9	5.69	g	6.8	0.95
u	30.2	5.36	u	6.3	1.17
<i>Lamina Length (mm)</i>			<i>Trichome Stipe Length (mm*)</i>		
a	53	9.1	a	0.3	0.1706
c	52.2	10.04	c	0.48	0.248
g	39.3	10.48	g	0.23	0.0911
u	54.7	7.62	u	0.32	0.1562

sequential collections from 27 August 1903, hence the type locality is on this route.

Role of introgression: communities of the 3 white oak species found on the lower slopes of the Sierra de la Candela, as in other parts of the Sierra Madre Occidental, were characterized by plants with morphological variation similar to that described in hybrid swarms from the region (Bacon and Spellenberg, 1996; Howard et al. 1997; and documents cited in both papers). Sympatry occurred over extensive areas, suggesting that introgressive hybridization is probably very common in this region.

Trelease's (1924) inclusion of specimens of *Q. chihuahuensis* and *Q. grisea*, with very distinctive fruits, in his description of *Q. undata* may seem surprising. However, the leaves of the low elevation white oaks in this region (*Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, and *Q. grisea*) look similar, and the species identification is difficult at many sites where introgressive hybridization has played a role in populations of white oaks. Principal components analysis and principal coordinates analysis, as well as descriptive statistics measured on vegetative characters, confirmed that morphology of vegetative characters overlaps and that taxa are distinguished with difficulty based upon vegetative characters. Also evident is the fact that plants identified as

Q. undata, based on foliage, do not group closely with any of the 3 taxa observed or with each other. As such, any of the hybrid combinations, hybrids subsequently crossing among themselves, selfing, or backcrossing to the parental types, could generate individuals with leaves fitting the description of Trelease's *Q. undata*. Fruits were not evaluated because they were not available the year plants were sampled, nor for two years thereafter, but results from these analyses coincide with observations that these white oak species are very difficult to distinguish based on the vegetative characters that Trelease used to describe *Q. undata*, which could explain the inclusion of 2 distinct taxa within the leaf variation that Trelease considered to encompass *Q. undata*.

Typification of Quercus undata: the name of *Q. undata* was published (Trelease, 1924) with (1), a type specimen (*Endlich 1*) deposited at the Botanic Garden and Botanic Museum-Berlin Dahlem, of the Free University of Berlin (B); (2), a brief descriptive text, and (3), a plate with 2 photographs documenting it (Trelease, 1924, page 235 + pl. 135, *Endlich 1*). Manfred Baessler at B, reported that the specimen does not exist in the collections (pers. comm., 1999). That herbarium lost many type specimens during a fire in a bombing raid on the night of

March 1-2 in 1943 (Hiepkko, 1987), and the type specimen of *Q. undata* (Endlich 1) most likely destroyed in that event. Other herbaria that might be expected to have an Endlich duplicate (including A, CIIDIR, F, ECON, FH, GH, MEXU, NEBC, and US) reported no duplicates of the collection. Remaining specimens cited in Trelease's description (Palmer 408 and 828) deposited at Arnold Arboretum (A) at Harvard University were available for examination (see Appendix A for a list of "Selected Specimens Examined" including herbaria consulted), but they do not correspond to *Q. undata* (see discussion below).

Given that Endlich's specimen was apparently destroyed in bombing raids on Berlin during World War II and no duplicates are known to exist we propose here as a lectotype the Trelease illustration of the type depicted in plate 135 of Trelease's treatment (1924).

Selection of Quercus undata epitype: because some features cannot be critically identified from the lectotype (plate 135 in Trelease (1924) for purposes of the precise application of the name *Quercus undata*, an epitype is designated here in support of the lectotype (see McNeill et al., 2006, Article 9.7): Mexico, Durango, Municipality Tepehuanes, along the highway from Tepehuanes to Ciénega de Escobar, 25°26'55"N, 105°47'27"W, 2 020 m, 19 Oct 2006, Bacon et Bustamante-Longoria 2006-XI-19-2 (CIIDIR).

This specimen is from a site at, or very near, the type locality of *Q. undata* in the Sierra de la Candela, Durango. It was collected from the lower edge of a hybrid swarm containing all 3 of the low elevation white oak species mentioned by Trelease (1924). Its morphology resembles that of *Q. chihuahuensis*, but varies in the nuances that Trelease noted when examining the Endlich specimen and, similarly, Palmer's *Q. grisea* specimens. It also has abundant vegetative and fertile material. Duplicates of the same collection, although not representing epitypes (McNeill et al., 2006, Article 9.19) will be distributed to other herbaria.

Originally, we considered that 1 of the other 2 specimens (Palmer 408 and 828) listed by Trelease (1924) in his description of *Q. undata*, and in Camus (1938 – 1939), could serve as a suitable type. However, neither of those specimens belongs to the same taxon. Both have very short peduncles and thick, leathery stellate-pubescent leaves with interlocking hairs typical of that described for *Q. grisea* (Nixon and Muller, 1997). The lectotype depicts variation of *Q. chihuahuensis* derived from genetic introgression, corresponding to the morphological characters described by Trelease for the published name *Q. undata*. Such variation and the presence of alleles introgressed from other species is common in white oaks

(Bacon and Spellenberg, 1996; Howard et al., 1997; and documents cited in both papers).

The identity of Quercus undata: *Quercus undata* grows in hybrid swarms. Although we strongly considered the use of a hybrid name, *Q. × undata*, Trelease's type specimen is not intermediate between any species pair among the low elevation white oaks from this region. The presence of crisped leaf margins mentioned by Trelease and evident in the lectotype, is very common on leaves of trees at many sites where introgressive hybridization occurs between any 2 oak species. However, we cannot consider it a sure sign of hybridization. In addition, the specimen shown in Plate 135 (the lectotype) has much stronger affinity to *Q. chihuahuensis* than *Q. grisea* (or *Q. arizonica*) and, genetically, it probably coheres much more strongly to *Q. chihuahuensis*. We suggest that the name *Q. undata* applies to a population *Q. chihuahuensis* influenced by past hybridization.

Description of Q. undata: to clarify the nature of *Q. undata* we present, based on Trelease's (1924) original description, a modified and expanded description:

Small trees or shrubs, evergreen, to 4 m tall. Bark gray to brown, fissured, becoming brittle with age. Twigs round, occasionally laterally striated, often fluted in immature twigs, 3 (-4) mm in diam., densely tawny-yellow tomentose and variably hoary in mature. Buds brown or beige, densely hoary to glabrous, round to broadly obovate. Petioles 2 - 6 cm long, 1 mm in diam., tomentose with stellate trichomes. Leaf lamina base obtuse, rounded, or cordate; the lamina elliptical, entire or shallowly toothed apically, margins crisped, revolute or weakly revolute, horny to densely tomentose, (2.5-) 3 - 6 (-7) cm long, 1 - 4 cm wide, thick and leathery, abaxial surface glaucous green gray to blue green, densely to moderately tomentose, with variable stellate trichomes, occasionally weakly rugose, the midrib yellow tomentose, secondary veins 10 - 12 on each side, visible to slightly obscured, impressed, adaxial surface green to green gray, densely to moderately tomentose, with variable stellate trichomes, the midrib and secondary veins readily visible, raised and reticulate, colored like the lamina epidermis to yellowish; apex acute to broadly acute, rarely obtuse or rounded, generally mucronate. Fruits poorly known, the peduncles 6 - 8 (-10) cm long, with 2 - 3 elliptical acorns, ca. 1 cm in diam. Catkins (according to Trelease [1924]) 30 mm long, fleecy, rather loosely flowered, anthers glabrous and rounded, long-exserted.

Distribution and ecology of Q. undata: distributed on low elevation slopes (2 000 - 2 800 m) of the interior Sierra Madre Occidental, in Durango and Chihuahua, in low oak woodlands, where *Q. arizonica*, *Q. chihuahuensis*, and *Q. grisea* form hybrid swarms. Occasionally associated with

the black oaks *Q. konzattii* Trel., *Q. eduardi*, or *Q. emoryi* Torr. *Taxonomic summary*. Specimens indicated as hybrids are more or less intermediate between the 2 putative parental species.

Quercus undata Trel. Mem. Natl. Acad. Sci. 20: 86. 1924. Lectotype, here designated: plate 135 in Trelease (1924), depicting Mexico, Durango, Municipio Tepehuanes, Sierra de la Candela, 2 500 m, 27 Aug 1903, *Endlich 1* (B); epitype, here designated: along the highway from Tepehuanes to Ciénega de Escobar, 25°26'55"N, 105°47'27"W, 2 020 m, 19 Oct 2006, *Bacon et Bustamante-Longoria 2006-XI-19-2* (MEXU, CIIDIR).

Collections that seem to represent Q. undata: Mexico. Chihuahua. W of Cuauhtemoc, 2 000 m, 10 Feb 1985, *Spellenberg et al. 7965-B* (DAV, INIF, MEXU, NMC); Durango, Municipio Tepehuanes, N of Tepehuanes, along the highway to Ciénega de Escobar, 25°03'38"N, 105°20'57"W, 2 259 m, 16 Aug 1996, *Bacon et al. 3079* (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Durango, S of Ferreria, 7 Jul 1992, *Spellenberg and Bacon 11114-A, C, D and E* (CAS, CIIDIR, MEXU, NMC); Presa Santiago Bayacora, 23°54'N, 104°42'W, 15 Dec 1992, *González and González 5374* (CIIDIR); Municipio Durango, collection date unknown, *Rosales 2* (CIIDIR); *Rosales 3* (CIIDIR); Municipio Suchil, Cerro Blanco, Reserva La Michilia, 2 600 m, 23 Jul 1990, *González and Spellenberg 4652* (CIIDIR).

Other taxa: *Quercus arizonica* Sarg., U.S.A., Texas, Hidalgo Co., Peloncillo Mts., 17 Sep 1998, *Spellenberg 9734* (NMC, BH, NY, TEX, UNM, CIIDIR); Arizona, Cochise Co., Chiricahua Mts., Cave Creek Canyon, 17 Sep 1988, *Spellenberg 9731* (NMC, BH, CIIDIR); Mt. Huachuca, 23 March 1894, *C. S. Sargent s/n* (A! accession numbers, 00034034 and 00034033, the holotype). Mexico, Sonora, Municipio Los Alamos, Sierra de los Alamos, 18 Aug 1991, *Schwabe 36-B* (CIIDIR); Chihuahua, Municipio I. Zaragoza, SW of Buenaventura, Sierra Catarina, 29°46'N, 107°38'W, 1 975 m, 16 Nov 1986, *Spellenberg and Zimmerman 8957* (NMC, CIIDIR); Municipio Madera, La Tinaja, Ejido El Largo, 1 840 m, 29 Aug 1990, *Bravo-Bolaños 1340* (CIIDIR); Madera, 29°11'41.3"N, 108°14'55.0"W, 2200 m, 5 Aug 1998, *Bacon et al. 5333* (CIIDIR). Municipio Saucillo, 28°24'10.2"N, 107°35'40.2"W, 2 390 m, 3 Aug 1998, *Bacon et al. 5281* (BH, CIIDIR, NMC, F, IBUG, MEXU, IEB). Municipio Ocampo, Pinos Altos, W of Basaseachic, 28°17'54"N, 108°17'02"W, 1 700 – 2 000 m, 9-12 Oct 1977, *Tejero-Díaz and Muñoz-Viveros 3962* (CIIDIR); Municipio Maguarichi, between Creel and San Rafael, 27°37'10.1"N, 107°49'06.8"W, 2 320 m,

6 Aug 1998, *Bacon et al. 5362* (BH, CIIDIR, NMC); Municipio Guerrero, WSW of La Junta, 2 290 m, 21 Sep. 1991, *Spellenberg et al. 10893* (NMC, CAS, MEXU, BH, IBUG, CIIDIR). Durango. Municipio Tepehuanes, N of Tepehuanes, along the highway to Ciénega de Escobar, 25°03'38"N, 105°20'57"W, 2 259 m, 16 Aug 1996, *Bacon et al. 3076* (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Santiago Papasquiaro, along the highway from Santiago Papasquiaro to Altares, 2 140 m, 30 Sep 1990, *Benítez-P. and Famos-M. 2497* (CIIDIR); Municipio Nuevo Ideal, SSE of Los Molinos, 24°44'36"N, 105°0'29"W, 2 200 m, 15 Nov 1998, *M. González and Torres 3007* (CIIDIR); Municipio Canatlan, Sierra del Epazote, La Cieneguita, 24°34'47"N, 104°57'58"W, 2 370 m, *M. González et al. 3367* (CIIDIR).

Quercus arizonica Sarg. × *grisea* Liebm., Mexico. Chihuahua. Municipio Chihuahua, S of Arco Iris, 106°18'W, 29°17'N, 6 Oct 1986, *Spellenberg et al. 8896* (NMC, MEXU, NY, CIIDIR, IBUG, IEB, UC, BYU, BRIT, TEX, MT, RSA); Durango. Municipio Tepehuanes, N of Tepehuanes, along the highway to Ciénega de Escobar, 25°03'38"N, 105°20'57"W, 2 259 m, 16 Aug 1996, *Bacon et al. 3076* (CIIDIR, MEXU, NMC).

Quercus chihuahuensis Trel., Mexico, Chihuahua, Municipio Chihuahua, N of Chihuahua, 5 500 ft., 12 Jul 1986, *Spellenberg and Zimmerman 8566* (CIIDIR); Municipio Cuauhtemoc, E of Cuauhtemoc, 28°22'40.4"N, 106°39'48.1"W, 1 950 m, 3 Aug 1998, *Bacon et al. 5276* (BH, CIIDIR, MEXU, NMC); Chihuahua, October 1885, *C. G. Pringle 2401* (F!, the syntype); Municipio Matamoros, S. of Villa Matamoros, 5 300 ft., 14 Jul 1986, *Spellenberg and Zimmerman 8,565* (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Balleza, W of Chihuahua, 1 525 m, 3 Aug 1991, *Spellenberg et al. 10,846* (CIIDIR, NMC); Durango, Municipio Ocampo, S of Las Nieves, 1 650 m, *Spellenberg et al. 10,848* (CIIDIR, MEXU, NMC, NY); Municipio Tepehuanes, N of Tepehuanes, along the highway to Ciénega de Escobar, 25°03'38"N, 105°20'57"W, 2 259 m, 16 Aug 1996, *Bacon et al. 3078* (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Santiago Papasquiaro, between Santiago Papasquiaro and Topia, 1 770 m, 1 Jul 1992, *Spellenberg and Bacon 11,097* (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Tepehuanes, Rancho El Purgatorio, 1 580 m, 20 Oct 1990, *González 2524* (CIIDIR); Municipio Villa Hidalgo, Casa Blanca, 1 700 m, 27 Jun 1992, *Spellenberg and Bacon 11,006* (CAS, CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Rodeo, Boquilla de Gerardo, 21 Feb. 1987, *Spellenberg et al. 9032* (CAS, CIIDIR, INIF, MEXU, NMC, NY); Municipio Nuevo Ideal, Guatimape, 24°55'49"N, 104°46'4"W, 2 140 m, 18 Sep 2001, *González et al. 6369* (CIIDIR);

Municipio Canatlan, W. of Santa Teresa de los Pinos, 24°34'30"N, 104°54'9"W, 2 054 m, 25 Jan 2000, *M. González et al.* 3358 (CIIDIR); Municipio Durango, Cd. Durango, 23°59.208'N, 104°44.897'W, 2 070 m, 28 Oct 1996, *Bacon et al.* 3226 (BRIT, CIIDIR, F, BH, IBUG, MOBOT, IEB, TEX, NMC); SW of Ferreria, 23°56'N, 104°42'W, 1 920 m, 6 Jan 1993, *Spellenberg and Bacon* 11691 (CIIDIR, NMC).

Quercus chihuahuensis Trel. × *grisea* Liebm., Mexico. Durango. Municipio Tepehuanes, N of Tepehuanes, along the highway to Ciénega de Escobar, 25°03'38"N, 105°20'57"W, 2 259 m, 16 Aug 1996, *Bacon et al.* 3078 (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Durango, Presa Santiago Bayacora, 23°54'N, 104°42'W, 15 Dec 1992, *González and González* 5377 (CIIDIR).

Quercus grisea Liebm., U.S.A., New Mexico. San Miguel Co., Montezuma, 7 200 ft., 18 Oct 1995, *Tucker* 2937-19 (CIIDIR); Texas, Jeff Davis Co., S. of Fort Davis, 103°49.14'W, 30°31.65'N, 1 420 m, 31 Aug 1997, *Spellenberg and Zucker* 12450 (NMC, CIIDIR); western Texas, May – October 1849, *C. Wright* 665, GH! accession numbers 00034059, 00034060, the type); Mexico. Chihuahua, Municipio Manuel Benavides, Sierra Azul, 29°00'06"N, 103°56'47"W, 1 200 m, 18 Aug 2000, *Carrera s/n* (CIIDIR); Municipio Madera, Highway 16, 28°22'52.2"N, 107°47'17.1"W, 2 200 m, 3 Aug 1998, *Bacon et al.* 5288 (BH, CIIDIR, NMC, MEXU, IBUG, F, BRIT); Madera – Las Varas, 2 240 m, 5 Aug 1998, *Bacon et al.* 5310 (CIIDIR, NMC, MEXU); Municipio Chihuahua, N of Chihuahua, 1 570 m, 27 Sep 1997, *Yen and Estrada* 8820 (CIIDIR); Municipio Guadalupe y Calvo, América, 25°15'N, 105°0'W, 1 890 m, 27 Jun 1992, *Bacon and Spellenberg* 1214 (CIIDIR); Coahuila, Sierra Madera del Carmen, Rancho el Secadero, Cañon Polano, 102°20'W, 29°00'N, 2 100-2 800 m, 20 Aug 1994, *Carranza et al.* 111 (CIIDIR); Municipio General Cepeda, Sierra de la Concordia, Ejido La Casital, Santa Victoria, 25°13'45", 101°25'50"W, 2 345 m, 5 Oct 1998, *Carranza and Zamora-M.* C-3218 (CIIDIR); Durango, Municipio Durango, City of Durango, 17 May 1940, *Palmer* 828 (A); Las Nieves, 21 Feb. 1 1987, *Spellenberg et al.* 9033 (NMC, CIIDIR, CAS, MEXU); Municipio Hidalgo, W of La Zarca, 1 920 m, 27 Jun 1992, *Spellenberg and Bacon* 11,004 (NMC, CIIDIR, MEXU, CAS); Municipio Santiago Papasquiaro, Santiago Papasquiaro, Apr and Aug 1986, *Palmer* 408 (US); Municipio Tepehuanes, N of Tepehuanes, along the highway to Ciénega de Escobar, 25°03'38"N, 105°20'57"W, 2 259 m, 16 Aug 1996, *Bacon et al.* 3077 (CIIDIR, MEXU, NMC); Municipio Nuevo Ideal, Poblado America, 1 890 m, 27 Jun 1992, *Spellenberg*

et Bacon 11,009 (NMC, CIIDIR); Municipio Cantatlan, San Diego de Alcala, 24°28'10"N, 105°9'58"W, 2 110 m, 27 Jan 2000, *González et al.* 3415 (CIIDIR); Municipio Panuco de Coronado, Ejido F. J. Mina, NW of Francisco I. Madero, 2 150 m, 7 Oct 1989, *González et al.* 4198 (CIIDIR); Municipio Durango, S. of Puerta de la Cantera, Cerro Chicuiquitillo, 24°54'N, 104°35'W, *Bacon and Spellenberg* 1289 (CIIDIR, NMC); Municipio Nombre de Dios, San Jose de la Parrilla, 23° N, 104° W, *Sanchez* 1595 (CIIDIR); Municipio Suchil, SW of Vicente Guerrero, 23°30'N, 104°10'W, 1 860 m, 6 Jul 1992, *Bacon et al.* 1316 (CIIDIR, NMC, F, MO); Arroyo El Aleman, between El Aleman and La Quebrada, 23°18'49"N, 104°10'45"W, 2 250 m, 26 Jun 1999, *González et al.* 6173 (CIIDIR); Zacatecas, Municipio Sombrerete, Parque Nacional Sierra de Organos, 23°46'45"N, 103°47'26"W, 2 300 m, 22 Sep 2001, *Enriquez et al.* s/n (CIIDIR).

Acknowledgments

Research associated with this study was conducted as a requirement for the principal author's doctorate degree in the Universidad Nacional de Mexico (UNAM), Mexico, D.F. and was funded by grants to Jeffrey R. Bacon by FOSIVILLA 9506187 and 9506187, FMCN D-0-97/011, and the ISIMA trust fund. Socorro Mora, Jorge L. Bretado-Velazquez, Esteban Perez-Canales, and Raul Solis-Moreno (ISIMA-UJED) provided administrative help, as did Hiram Medrano-Roldan and Francisco Zaldivar of COCYTED and Adelaida Garcia Ocampo (UBIPRO-UNAM, Itztacala). Araceli Arias-Bailon, Aliric D. Bacon-Arias, Sunny L. Bacon-Arias, Nora Gutierrez, Luc Descroix (IRD), Guadalupe Rodriguez-Carrillo (Facultad de Ciencias Forestales-UJED), and B. Elena Bustamante-Longoria (Escuela de Ciencias Quimicas, UJED) provided critical field help for this study. Laura Rentaria (FCF-UJED) and Abel Garcia-Arevalos helped with the collection of pilot study data. We thank Dr. Fernando Chiang (UNAM), Dr. Daniel Janzen (St. Mary's College), and Dan H. Nicolson for comments on the manuscript.

Literature cited

- Albarran-Lara, A. L., L. Mendoza-Cuenca, S. Valencia-Avalos, A. González-Rodríguez and Ken Oyama. 2010. Fluctuating asymmetry increases with hybridization and introgression between *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an altitudinal gradient in Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 171:310-322.
- Bacon, J. R. and R. Spellenberg. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks: *Quercus conzattii* and *Quercus eduardii* (Fagaceae: Quercus: Section *Lobatae*).

- (Fagaceae: *Quercus*: section *Lobatae*). Sida 17:17-41.
- Camus, A. 1938-1939. Les Chênes: Monographie du genre *Quercus*. Tome II: Genre *Quercus* Sous-genre *Euquercus* (Sections *Lepidobalanus* et *Macrobalanus*). Encyclopedie Economique de Sylviculture VII. Paul Lechevalier, Editeur, Paris, France.
- González-Elizondo, M., S. González-Elizondo and Y. Herrera-Arrieta. 1991. Listados Florísticos de México. IX. Flora de Durango. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 167 p.
- Govaerts, R. and D. G. Frodin. 1998. World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae, and Ticodendraceae). Royal Botanical Gardens, Kew. 456 p.
- Hiepko, P. 1987. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history. Englera 7:219-252.
- Howard, D. J., R. W. Preszler, J. Williams, S. Fenchel and W. J. Boecklen. 1997. How Discrete are Oak Species? Insights from a Hybrid Zone Between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. Evolution 51:747-755.
- Martínez, M. 1957. Los encinos de México IX. Anales Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Botánica. 28:200-221.
- McNeil, J., F. R. Barrie, H. M. Burdett, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, K. Marhold, D. H. Nicolson, J. Prado, P. C. Silva, J. E. Skog, J. H. Wiersema and N. J. Turland (eds.). 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code). Regnum Vegetabile 146:1-568.
- McVaugh, R. 1974. Fagaceae. Flora Novo-Galiciana. Contributions of the University of Michigan Herbarium 12:1-93.
- Nixon, K. and C. H. Muller. 1997. *Quercus*, Section *Quercus*. In Flora of North America North of Mexico, vol. 3., North America Editorial Committee (ed.). Oxford University Press, New York. p. 471-506.
- Scareli-Santos, C., M. L. Herrera-Arroyo, M. L. Sánchez-Mondragón, A. González-Rodríguez, J. Bacon and K. Oyama. 2007. Comparative analysis of micromorphological characters in two distantly related Mexican oaks, *Quercus konzattii* and *Q. eduardii* (Fagaceae), and their hybrids. Brittonia 59:37-48.
- Spellenberg, R. 2001. The oaks of La Frontera and adjacent regions. In Changing Plant Life of La Frontera, Ch. 12, G. L. Webster and C. J. Bahre (eds.). University of New Mexico Press, Albuquerque. p. 176-186.
- Spellenberg, R., J. R. Bacon and M. S. González-Elizondo. 1998. Los Encinos (Fagaceae: *Quercus*) de un Transecto sobre la Sierra Madre Occidental. Boletín del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara 5:357-387.
- Trelease, W. 1924. The American oaks. Memoirs of the National Academy of Sciences 20:1-255.
- Valencia-Avalos, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75:33-53.



Endohelminth parasites of the freshwater fish *Zoogoneticus purhepechus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from two springs in the Lower Lerma River, Mexico

Endohelmintos parásitos del pez dulceacuícola *Zoogoneticus purhepechus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) en dos manantiales de la cuenca del río Lerma bajo, México

Andrés Martínez-Aquino^{1,3}, David Iván Hernández-Mena^{1,3}, Rodolfo Pérez-Rodríguez^{1,3}, Rogelio Aguilar-Aguilar² and Gerardo Pérez-Ponce de León¹✉

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 México, D.F., Mexico.

²Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-399, 04510 México, D.F., Mexico.

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

✉ppdleon@ibiologia.unam.mx

Abstract. In order to establish the helminthological record of the viviparous fish species *Zoogoneticus purhepechus*, 72 individuals were collected from 2 localities, La Luz spring (n= 45) and Los Negritos spring (n= 27), both in the lower Lerma River, in Michoacán state, Mexico. Twelve helminth taxa were recovered, 5 adults (the digeneans *Margotrema bravoae* and *Phyllodistomum* sp., the cestode *Bothriocephalus acheilognathi*, the nematode *Rhabdochona lichtenfelsi* and the acanthocephalan *Pomphorhynchus* cf. *bulbocolli*), and 7 larvae (the metacercariae of *Clinostomum complanatum*, the cysticercoid of Cyclophyllidea, the nematodes *Rhabdochona* sp., *Eustrongylides* sp., *Contracaecum* sp. and *Spiroxys* sp., and the cysthacanth of *Polymorphus brevis*). Of these, *R. lichtenfelsi* was the most prevalent and abundant species at La Luz spring with 15.6% and 0.33 individuals per analyzed host. The remaining species were relatively more rare and infrequent. The helminth parasite community of *Z. purhepechus* at Los Negritos spring was remarkably poor and abundance was very low. The omnivorous feeding habits, the position of the host species in the food web, and the environmental characteristics of each locality are suggested as the main factors determining the helminth parasite communities in this freshwater fish.

Key words: Goodeidae, *Zoogoneticus purhepechus*, helminth parasites, community structure, Mexico.

Resumen. Se examinaron 72 individuos del pez vivíparo *Zoogoneticus purhepechus* para establecer el registro helmintológico de la especie. Los huéspedes se recolectaron de los manantiales La Luz (n= 45) y Los Negritos (n= 27), ubicados en la porción baja del río Lerma, en el estado de Michoacán, México. El registro helmintológico consta de 12 especies, incluyendo como adultos los digéneos *Margotrema bravoae* y *Phyllodistomum* sp., el céstodo *Bothriocephalus acheilognathi*, el nemátodo *Rhabdochona lichtenfelsi*, y el acantocéfalo *Pomphorhynchus* cf. *bulbocolli*. Además, como estadios larvarios, se encontraron las metacercarias de *Clinostomum complanatum*, el cisticercoide de Cyclophyllidea, los nemátodos *Rhabdochona* sp., *Contracaecum* sp., *Eustrongylides* sp. y *Spiroxys* sp., y el cistacanto de *Polymorphus brevis*. De éstas, *R. lichtenfelsi* fue la especie más frecuente y abundante en el manantial La Luz, en tanto que las restantes fueron relativamente más raras. La comunidad de helmintos de *Z. purhepechus* en el manantial Los Negritos fue pobre y poco abundante. Se sugiere que los principales factores que determinan la estructura de la comunidad de helmintos son los hábitos alimentarios omnívoros de los huéspedes, la posición que éstos ocupan en la red trófica y las características ambientales de cada localidad.

Palabras clave: Goodeidae, *Zoogoneticus purhepechus*, helmintos parásitos, estructura de la comunidad, México.

Introduction

The genus *Zoogoneticus* Meek (Cyprinodontiformes: Goodeidae) includes 3 species of livebearing freshwater

fishes, *Z. quitzeoensis* Bean, *Z. tequila* Webb and Miller, and the recently described *Z. purhepechus* Domínguez-Domínguez, Pérez-Rodríguez and Doadrio. These fish species are restricted to particular river drainages in central Mexico (Domínguez-Domínguez et al., 2008) and are considered as endangered or critically endangered (De la Vega-Salazar et al., 2003; Domínguez-Domínguez

Recibido: 18 agosto 2010; aceptado: 31 mayo 2011

et al., 2005, 2008). The helminth fauna of livebearing freshwater fishes of the family Goodeidae has been well documented and the depauperate nature of helminth parasite communities in these fishes has been suggested (Astudillo-Ramos and Soto-Galera, 1997; Rojas et al., 1997; Pérez-Ponce de León et al., 2000; Martínez-Aquino et al., 2004, 2007, 2009; Sánchez-Nava et al., 2004; Martínez-Aquino, 2005; Mejía-Madrid et al., 2005; Romero-Tejeda et al., 2008). However, the only species of *Zoogoneticus* that has been studied to a certain extent is *Z. quitzeoensis* and no records of the helminth parasite fauna of the other 2 congeneric species had been established. The main objective of this work is to record the helminth parasite fauna of *Z. purhepechus* collected in 2 sites (Los Negritos and La Luz springs) located in the lower Lerma River Basin, and to describe the helminth community structure and the processes that determine such structure.

Materials and methods

On July 2009, 72 adult specimens of *Z. purhepechus* were collected using nets in 2 localities, La Luz spring ($n=45$) ($19^{\circ} 56' 10.4''$ N, $102^{\circ} 17' 57.8''$ W; 1 616 m) and Los

Negritos spring ($n=27$) ($20^{\circ} 03' 23.1''$ N, $102^{\circ} 36' 38.3''$ W; 1 539 m), in Michoacán state, central Mexico. Hosts were taken alive to the laboratory, pithed and examined individually for intestinal helminths. Other organs (eyes, gall bladder, liver, spleen, swim and urinary bladders) as well as body cavity and musculature, were examined under a stereomicroscope in separate Petri dishes with 0.65% saline. Digeneans, nematodes and cestodes were fixed with 4% (steaming) formalin. Acanthocephalans were maintained at 4°C for 24 hrs. in distilled water, and then fixed in 100% ethanol. Platyhelminths and acanthocephalans were stained with Meyer's paracarmine. Nematodes were cleared with glycerin for light microscopy and stored in 70% ethanol. Voucher specimens were deposited in the Colección Nacional de Helminths (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City (Table 1); when accession number is not provided, specimens were collected for DNA work or scanning electron microscopy. Use of prevalence (% infected) and abundance (mean number of parasites of a single species in the sample) follows Bush et al. (1997). The non-parametric species richness estimators Chao 1 and Chao 2, were calculated following Colwell and Coddington (1995) and Escalante (2003), and were

Table 1. Endohelminth parasites of *Zoogoneticus purhepechus* in 2 springs of the Lower Lerma River, Mexico. CNHE= Accession number; HI= Number of infected hosts; %= Prevalence; Ab= Abundance; SD= Standard deviation; MI= Mean intensity

Helminth (Infection site* / CNHE)	La Luz spring ($n=45$) HI / % / Ab \pm SD / MI \pm SD	Los Negritos spring ($n=27$) HI / % / Ab \pm SD / MI \pm SD
Adult Digenea		
<i>Margotrema bravoae</i> (I)	1 / 2.2 / 0.02 \pm 0.15 / 1	
<i>Phyllodistomum</i> sp. (Ub / 7791)	1 / 2.2 / 0.02 \pm 0.15 / 1	
Larval Digenea		
<i>Clinostomum complanatum</i> (Bc, M / 7792)	5 / 11.1 / 0.13 \pm 0.4 / 1.2 \pm 0.45	
Adult Cestoda		
<i>Bothriocephalus acheilognathi</i> (I, 7793)		2 / 7.4 / 0.07 \pm 0.27 / 1
Larval Cestoda		
Cyclophyllidea gen. sp. (Gb)		1 / 3.7 / 0.04 \pm 0.19 / 1
Adult Nematoda		
<i>Rhabdochona lichtenfelsi</i> (I, 7794)	7 / 15.6 / 0.33 \pm 0.98 / 2.14 \pm 1.57	
Larval Nematoda		
<i>Rhabdochona</i> sp. (I, 7108)		1 / 3.7 / 0.04 \pm 0.19 / 1
<i>Contracaecum</i> sp. (L, 7105)		1 / 3.7 / 0.07 \pm 0.38 / 2
<i>Eustrongylides</i> sp. (L, 7106)		1 / 3.7 / 0.04 \pm 0.19 / 1
<i>Spiroxys</i> sp. (M)	4 / 8.9 / 0.13 \pm 0.5 / 1.5 \pm 1	1 / 3.7 / 0.11 \pm 0.58 / 3
Adult Acanthocephala		
<i>Pomphorhynchus</i> cf. <i>bulbocolli</i> (I, 7795)	6 / 13.3 / 0.13 \pm 0.34 / 1	
Larval Acanthocephala		
<i>Polymorphus brevis</i> (M, 7796)		1 / 3.7 / 0.04 \pm 0.19 / 1

*Infection site: Bc= Body cavity; Gb= Gall bladder; Ub= Urinary bladder; I= Intestine; L= Liver; M= Mesentery

used to estimate the number of missing species for each component community. Infracommunities include all the helminth species in an individual host, and were described by using the mean number of parasite species per host, the mean number of individual helminths, and the mean value of the Brillouin diversity index. The numerical dominance at the infracommunity level was determined using the Berger-Parker dominance index (Southwood, 1978). Infracommunities were compared qualitatively within the locality using Jaccard similarity index and quantitatively using the Morisita-Horn index, as calculated in Magurran (1988).

Results

Twelve helminth taxa were recovered from the 2 sampled localities. The helminthological record comprises 3 digenean species: *Margotrema bravoae* Lamothe-Argumedo, 1970, *Phyllodistomum* sp., and the metacercariae of *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1819); 2 cestodes: the cysticeroid of Cyclophyllidea gen. sp., and *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934; 2 acanthocephalans: the cystacanth of *Polymorphus brevis* (Van Cleave, 1916) and *Pomphorhynchus* cf. *bulbocolli* Van Cleave, 1919; the adult nematode *Rhabdochona lichtenfelsi* Sánchez-Álvarez, García-Prieto and Pérez-Ponce de León, 1998, and larval forms of *Contracaecum* sp., *Spiroxys* sp., *Eustrongylides* sp., and *Rhabdochona* sp. *La Luz spring*. Thirty-four individual helminths were collected from 45 hosts from La Luz spring. These helminths represent 6 species: *M. bravoae*, *Phyllodistomum* sp. (adult), *C. complanatum* (metacercariae), *R. lichtenfelsi* (adult), *Spiroxys* sp. (larvae), and *P. cf. bulbocolli* (adult). Infection site, number of infected fish, prevalence, abundance, and mean intensity for each helminth taxa are shown in Table 1. The adult nematode *R. lichtenfelsi* was the most abundant helminth species, accounting for about 42.8% of the worms collected in this locality; this nematode reached a prevalence value of 15.6% and abundance of 0.33 worms per analyzed host. The remaining species were rare, infrequent, and reached very low abundance values (Table 1). Of the 45 analyzed individual hosts, 19 were infected with at least 1 species of helminth in La Luz spring. Only 5 of the 45 hosts harbored 2 or more helminth species. The total number of individuals of all species per host varied from 1 to 7, with a mean intensity of 0.82 ± 1.41 . The non-parametric species richness estimators (Chao1 and Chao 2) reached a value of 6. The helminth infracommunities were species-poor. Mean number of species per host was 0.6 ± 0.8 . The Brillouin index for all infracommunities varied from 0

to 0.599, with a mean diversity value of 0.099 ± 0.21 , while the Berger-Parker dominance index values varied from 0.33 to 1, with a mean of 0.91 ± 0.2 . The helminth infracommunities displayed a low level of similarity. The corresponding Jaccard index varied from 0 to 1 (mean of 0.18 ± 0.4) and the Morisita-Horn index varied from 0 to 1 (mean of 0.2 ± 0.37).

Los Negritos spring. Only 11 individual helminths were collected from Los Negritos spring. The 7 species recovered were *B. acheilognathi* (adult), 1 specimen of Cyclophyllidea (cysticeroid), the larval nematodes *Rhabdochona* sp., *Contracaecum* sp., *Eustrongylides* sp., and *Spiroxys* sp., and *Polymorphus brevis* (cystacanth). Infection site, number of infected fish, prevalence, abundance, mean intensity for each helminth species are shown in Table 1. Only *B. acheilognathi* was found in 2 hosts, while the remaining species were even more rare and infrequent (Table 1). The total number of individual helminths of all species per host varied from 1 to 7, with a mean number of 0.4 ± 1.4 individuals per host. The value obtained from the non-parametric species richness estimators (Chao 1= 11 and Chao 2= 25), shows that apparently several missing species remaining to be found at the component of community level. The helminth infracommunities were also species-poor; 2 infracommunities had just 1 species and 1 had a maximum of 4. Mean number of species per host was 0.29 ± 0.87 . The Brillouin index for all infracommunities varied from 0 to 0.86, with a mean diversity value of 0.3 ± 0.41 , while the Berger-Parker dominance index values varied from 0.43 to 1, with a mean of 0.73 ± 0.31 . The helminth infracommunities show a low level of similarity. The corresponding Jaccard index varied from 0 to 0.5 (mean of 0.08 ± 0.2) and the Morisita-Horn index varied from 0 to 0.67 (mean of 0.11 ± 0.27).

The comparison between the helminth parasite fauna of both study sites, exhibits a very low similarity. Table 1 shows that only 1 taxon (*Spiroxys* sp.) is shared between component communities, resulting in a Jaccard value of 0.17, and a Morisita-Horn value of 0.23. However, it is possible that the larval stage of *Rhabdochona* found in Los Negritos might be conspecific with *R. lichtenfelsi*; although, we were unable to identify this larval stage up to species.

Discussion

Most of the helminth species found in this study have been previously recorded in diverse freshwater fish species in central and northern Mexico (Mejía-Madrid et al., 2005; Pérez-Ponce de León et al., 2007, 2009, 2010; Martínez-Aquino and Aguilar-Aguilar, 2008; Romero-Tejeda et al., 2008). Two of these species, the digenean *M. bravoae* and the nematode *R. lichtenfelsi*, are commonly found

in goodeid fishes, and have been considered as a part of the core parasite fauna for this fish family (Mejía-Madrid et al., 2005; Pérez-Ponce de León and Choudhury, 2005; Martínez-Aquino et al., 2009).

Other helminth species recorded herein as adults were *Phyllodistomum* sp., *P. cf. bulbocolli*, and *B. acheilognathi*. The finding of *Phyllodistomum* sp. in this study represents a new host record for fishes of the family Goodeidae. To date, 6 species of *Phyllodistomum* have been recorded as a parasite of marine and freshwater fishes in Mexico (Pérez-Ponce de León et al., 2007). In this work, we collected 1 single specimen of this digenean, which hinders the accurate taxonomic determination. Considering the host associations of species of *Phyllodistomum* in freshwater fishes of North America (Hoffman, 1999), we may speculate that this represents an undescribed species. Further analysis of this worm and those collected from other goodeids in central Mexico (Martínez-Aquino, unpublished data) will allow the proper taxonomic identification of this digenean by using both, morphological and molecular data.

The acanthocephalan *P. cf. bulbocolli* is a parasite of freshwater fishes frequently recorded in North America (Hoffmann, 1999), and it was recently found in Mexico as a parasite of the catostomid *Catostomus nebuliferus* Garman and the cyprinid *Gila conspersa* Garman (Pérez-Ponce de León et al., 2009, 2010). The presence of this acanthocephalan in *Z. purhepechus* from La Luz spring represents the third published record for this species in Mexico, and the first record in freshwater fishes of the family Goodeidae. The cestode *B. acheilognathi* is an introduced species, which currently is widely distributed in freshwater fishes of Mexico (Rojas-Sánchez and García-Prieto, 2008), including several species of goodeids (Peresbarbosa-Rojas et al., 1994; Pérez-Ponce de León et al., 2000; Sánchez-Nava et al., 2004; Romero-Tejeda et al., 2008; Pérez-Ponce de León et al., 2009).

The remaining 7 helminth species found in *Z. purhepechus* in both localities were larval stages frequently recorded in the freshwater fish helminth fauna of Mexico and North America. These species were *C. complanatum*, the cysticercoid of Cyclophyllidea, *Contracaecum* sp., *Eustrongylides* sp. and *P. brevis*, all of them maturing in piscivorous birds, and the nematode *Spiroxys* sp., which reaches the maturity mainly in freshwater turtles. One single immature specimen of *Rhabdochona* sp. was found in Los Negritos spring. This nematode most likely belongs to the species *R. lichtenfelsi*, however, absence of reproductive structures prevent its accurate taxonomic determination.

The data we present here suggest that the helminth parasite species composition, and the helminth

infracommunity structure in *Z. purhepechus* is consistent with the pattern that shows a depauperate parasite fauna in goodeid fishes inhabiting freshwaters in the Nearctic part of Mexico such as *Alloophorus robustus* Bean, *Goodea atripinnis* Jordan, *Allotoca diazi* Meek, *Chapalichthys encaustus* Jordan and Snyder, *Characodon audax* Smith and Miller, *Skiffia lermiae* Meek, *Girardinychthys multiradiatus* Meek, *Xenotoca variata* Bean, *Xenotaenia resolanae* Turner, and *Z. quitzeoensis* Bean (Astudillo-Ramos and Soto-Galera, 1997; Rojas et al., 1997; Pérez-Ponce de León et al., 2000; Martínez-Aquino et al., 2004, 2007, 2009; Sánchez-Nava et al., 2004; Martínez-Aquino, 2005; Romero-Tejeda et al., 2008). The factors that determine the helminth community structure herein described are concordant with those described in the aforementioned studies (the feeding habits, omnivorous in this case, and the position in the food web of this species of host), i.e., 11 of the 12 helminth species infect their host when it feeds upon some species of crustacean or insect. Likewise, 7 of the 12 helminth species are larval forms that complete their life cycle when the fish is consumed by a definitive host, either a fish-eating bird or a reptile.

On the basis of the values obtained through the species richness estimators used in this study (Chao 1 and Chao 2), it seems that we sampled all the helminth fauna in La Luz spring, since the observed and estimated richness value was very similar; however, values obtained for the same richness estimators in Los Negritos spring indicate that various helminth species apparently remain to be found. This result was surprising, since following the idea of Pérez-Ponce de León and Choudhury (2010) that the inventory of the freshwater fish helminth fauna in Mexico is nearing completion, and not many additional species are expected to be found, and particularly in goodeids, since this is a group of hosts that has been extensively studied for helminths in the last years. Thus, this apparently high number of species remaining to be found at Los Negritos spring, could be the result of an artifact derived from very low abundance and mean intensity values for each helminth taxa. Both nonparametric estimators Chao 1 and Chao2 are sensitive to the presence of rare species (Escalante, 2003), and that is probably the reason of the apparently high number of missing species in that particular locality.

The comparison between the 2 study sites showed that both helminth assemblages had very low numbers of individuals and consequently, remarkable low prevalence and abundance values. However, the helminth community of *Z. purhepechus* at La Luz spring included at least 2 of the species considered specialists for the fish family Goodeidae, the digenean *M. bravoae* and the nematode *R.*

lichtenfelsi (Pérez-Ponce de León and Choudhury 2005). Likewise, the helminth assemblage of Los Negritos spring is comparatively species-poor, specialist species are lacking, and is conformed only by larval stages and the introduced tapeworm *B. acheilognathi*. This pattern results in very low levels of similarity between the component communities. It is noteworthy the absence of digeneans in Los Negritos spring in conjunction with extremely low abundance values for the helminth species found in that locality. On the other hand, in La Luz, helminth species composition includes at least 3 species of digeneans, even though no tapeworms were found, and abundance values of the helminth parasite fauna are slightly higher than in Los Negritos. We may speculate that this is the result of different environmental conditions of the sampling sites, e.g., primary productivity and associated physicochemical parameters (personal observation), and it is possible that the absence of digeneans in Los Negritos could be the result of the lack of molluscs that are the first intermediate host in their life cycle, however this needs to be determined with the proper sampling in the locality.

Of the 3 recognized species of *Zoogoneticus*, the helminth parasite fauna has been studied for 2 of them, *Z. quitzeoensis*, and now, *Z. purhepechus*. We compared the helminth parasite fauna of *Z. purhepechus* and its putative sister species, *Z. quitzeoensis* (see Domínguez-Domínguez et al., 2008), and some differences were found. The endohelminth fauna of both *Zoogoneticus* species comprises 16 taxa, including 7 digeneans (4 adults and 3 metacercariae), 2 cestodes (1 adult and 1 cysticeroid), 5 nematodes (1 adult and 4 larvae), and 2 acanthocephalans (1 adult and 1 larvae) (see Martínez-Aquino, 2005; Mejía-Madrid et al., 2005; Romero-Tejeda et al., 2008). Only 3 of the 16 taxa (*M. bravoae*, *B. acheilognathi*, and *R. lichtenfelsi*) are shared between both species. Considering that they are sister species, and even though they do not occur in sympatry, the differences in helminth parasite fauna are a sampling artifact due to the fact that these species have not been studied along their entire distributional range, in the Lower and Middle Lerma River, respectively. We predict that the result of a detailed survey work in other localities along the distribution range for both species, will allow us to find the species that have not yet been documented, increasing as a result the levels of similarity among the parasite fauna.

Acknowledgments

We thank Lorena Garrido-Olvera for corroborating the identification of the nematodes. AMA and RPR were

supported by a Research Doctoral Fellowships from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Mexico. D.I.H.M. thanks CONACyT for scholarship to accomplish his MSc degree. The study was funded by grants from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, No. 83043), and the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM IN 202111) to G.P.P.L.

Literature cited

- Astudillo-Ramos, L. and E. Soto-Galera. 1997. Estudio helmintológico de *Chirostoma humboldtianum* y *Girardinichthys multiradiatus* capturados en el Lerma. *Zoología Informa* 35:53-59.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz and A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 65:667-669.
- Colwell, R. K. and J. A. Coddington. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. In *Biodiversity: measurement and estimation*, D. L. Hawksworth, (ed.). Chapman and Hall, London. p. 101-118.
- De la Vega-Salazar, M. Y., E. Ávila-Luna and C. Macías-García. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation* 12:2043-2056.
- Domínguez-Domínguez, O., N. Mercado-Silva, J. Lyons and H. J. Grier. 2005. The viviparous goodeid fishes. In *Viviparous fishes*, M. C. Uribe and H. J. Grier (eds.). New Life Publications, Homestead, Florida. p. 525-569.
- Domínguez-Domínguez, O., R. Pérez-Rodríguez and I. Doadrio. 2008. Morphological and genetic comparative analyses of populations of *Zoogoneticus quitzeoensis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Central Mexico, with description of a new species. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:373-383.
- Escalante, T. 2003. ¿Cuántas especies hay?: los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos* 52:53-56.
- Hoffman, G. L. 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*. 2nd edition. Cornell University Press, California. 539 p.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London. 179 p.
- Martínez-Aquino, A. 2005. *Biogeografía de helmintos parásitos de peces de la familia Goodeidae (Pisces: Cyprinodontiformes) del centro de México*. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 129 p.
- Martínez-Aquino, A. and R. Aguilar-Aguilar. 2008. Helminth parasites of the pupfish *Cyprinodon meeki* (Pisces: Cyprinodontiformes), an endemic freshwater fish from North-Central Mexico. *Helminthologia* 45:48-51.

- Martínez-Aquino, A., R. Aguilar-Aguilar, R. Pérez-Rodríguez and G. Pérez-Ponce de León. 2009. Helminth parasites of *Xenotaenia resolanae* (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) from the Cuzalapa hydrological system, Jalisco, Mexico. *Journal of Parasitology* 95:1221-1223.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza and C. Mendoza-Palmero. 2007. Helminth parasite communities of *Characodon audax* and *C. lateralis* (Pisces: Goodeidae), endemic freshwater fishes from Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 52:125-130.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza and M. P. Ortega-Olivares. 2004. Helminth parasites of *Chapalichthys encaustus* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from Lake Chapala, Jalisco, Mexico. *Journal of Parasitology* 90:889-890.
- Mejía-Madrid, H., O. Domínguez-Domínguez and G. Pérez-Ponce de León. 2005. Adult endohelminth parasites of Goodeinae (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Mexico with biogeographical considerations. *Comparative Parasitology* 72:200-211.
- Peresbarbosa-Rojas, E., G. Pérez-Ponce de León and L. García-Prieto. 1994. Helminths parasites of tres especies de peces (Goodeidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 65:201-204.
- Pérez-Ponce de León, G. and A. Choudhury. 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32:645-659.
- Pérez-Ponce de León, G. and A. Choudhury. 2010. Parasite inventories and DNA-based taxonomy: Lessons from helminths of freshwater fishes in a megadiverse country. *Journal of Parasitology* 96:236-244.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, V. León-Règagnon and A. Choudhury. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, Mexico. *Journal of Fish Biology* 57:303-325.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto and B. Mendoza-Garfias. 2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. *Zootaxa* 1534:1-247.
- Pérez-Ponce de León, G., R. Rosas-Valdez, R. Aguilar-Aguilar, B. Mendoza-Garfias, C. Mendoza-Palmero, L. García-Prieto, A. Rojas-Sánchez, R. Briosio-Aguilar, R. Pérez-Rodríguez and O. Domínguez-Domínguez. 2010. Helminth parasites of freshwater fishes, Nazas River basin, northern Mexico. *CheckList* 6:26-35.
- Pérez-Ponce de León, G., R. Rosas-Valdez, B. Mendoza-Garfias, R. Aguilar-Aguilar, J. Falcón-Ordaz, L. Garrido-Olvera and R. Pérez-Rodríguez. 2009. Survey of endohelminth parasites of freshwater fishes in the upper Mezquital River basin, Durango state, Mexico. *Zootaxa* 2164:1-20.
- Rojas, E., G. Pérez-Ponce de León and L. García-Prieto. 1997. Helminth community structure of some freshwater fishes from Patzcuaro, Michoacan, Mexico. *Tropical Ecology* 38:129-131.
- Rojas-Sánchez, A. and L. García-Prieto. 2008. Distribución actual del céstodo *Bothriocephalus acheilognathi* en México. *Memorias XXV Simposio sobre Fauna Silvestre, Facultad de Medicina y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, México*. p. 89-93.
- Romero-Tejeda, M. L., L. García-Prieto, L. Garrido-Olvera and G. Pérez-Ponce de León. 2008. Estimation of the endohelminth parasite species richness in freshwater fishes from La Mintzita reservoir, Michoacán, Mexico. *Journal of Parasitology* 94:288-292.
- Sánchez-Nava, P., G. Salgado-Maldonado, E. Soto-Galera and B. Jaimes-Cruz. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) in the upper Lerma River sub-basin, Mexico. *Parasitology Research* 93:396-402.
- Southwood, T. R. 1978. *Ecological methods*, 2nd ed. Chapman & Hall, London. 524 p.



Las familias Olividae y Olivellidae de la Colección Malacológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México

The families Olividae and Olivellidae at the Malacological Collection of the Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, Mexico

Ricardo Pliego-Cárdenas¹✉ y Aurora González-Pedraza²

¹ Planta Experimental de Producción Acuicola, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, Apartado postal 55-535, México, D. F., México.

² Laboratorio de Ecología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Prol. Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Casco de Santo Tomas 11340 México, D.F., México.

✉ rip_rojo@hotmail.com

Resumen. Se presenta una evaluación de las conchas de los caracoles de las familias Olividae y Olivellidae de la colección malacológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México. Se revisaron 205 lotes y 1173 ejemplares. Olividae está representada por los géneros *Oliva* Bruguière, 1789 y *Agaronia* Gray, 1839 con 8 y 4 especies respectivamente, y Olivellidae por *Olivella* Swainson, 1831 y *Jaspidella* Olsson, 1956 con 15 y 2 especies, respectivamente. Se consideran nuevos registros de *Agaronia griseoalba* (von Martens, 1897) para el Pacífico mexicano. Un registro de *A. nica* López, Montoya y López, 1988 sugiere una ampliación de su distribución geográfica.

Palabras clave: neogastropodos, nuevo registro, ámbito de distribución.

Abstract. We present an evaluation of the shells from sea snails of the families Olividae and Olivellidae deposited at the mollusk collection of the Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México. Two hundred and five lots and 1173 specimens were analyzed. The family Olividae is represented by the genera *Oliva* Bruguière, 1789 and *Agaronia* Gray, 1839, with 8 and 4 species, respectively; whereas the family Olivellidae is represented by *Olivella* Swainson, 1831 and *Jaspidella* Olsson, 1956, with 15 and 2 species, respectively. New records of *Agaronia griseoalba* (von Martens, 1897) from the Mexican Pacific are considered. A record of *A. nica* López, Montoya y López, 1988 suggests an extension of its geographical range.

Key words: neogastropods, new record, distribution range.

Introducción

Los miembros de las familias Olividae y Olivellidae (Oliviformes) son moluscos neogasterópodos que habitan principalmente en aguas tropicales y subtropicales del mundo. La apariencia de sus conchas, pulidas y lisas con aspecto de porcelana, ha ocasionado que sean muy apreciadas por coleccionistas. Debido a su gran variación intraespecífica, la taxonomía de la familia Olividae es de las más complejas. El taxón ha sido dividido en 4 subfamilias, Olivinae, Agaroninae, Olivellinae y Ancillinae (Olsson, 1956; Burch y Burch, 1967); sin embargo, Kantor (1991), con base en un estudio filogenético, elevó Olivellinae a familia y la colocó, junto con Olividae, dentro de la superfamilia Olivoidea.

Se han hecho varias revisiones regionales y mundiales de los géneros de cada una de las familias. Para la familia Olividae, destacan las monografías de *Oliva* realizadas por Zeigler y Porreca (1969), Petuch y Sargent (1986), Tursch y Greifeneder (2001), y la revisión de *Agaronia* de la provincia panámica hecha por López et al. (1988) en la cual se describen 2 especies nuevas. Para la familia Olivellidae sobresalen 3 trabajos: el de Olsson (1956), donde nombró a *Jaspidella* como nuevo género, la clave de Burch y Burch (1963) para la identificación de olivelas de la costa este del Pacífico, y las descripciones de Burch y Campbell (1963) para 3 especies endémicas del golfo de California. En un trabajo más completo, Sterba (2004) incluye las 2 familias; este autor consideró la familia Olivellidae como subfamilia de Olividae y registró 317 especies válidas de oliviformes (86 olivelidos y 231 olividos).

En lo que respecta a México, el número de especies de oliviformes registradas ha sido variable. Sin embargo, las revisiones más recientes señalan que en el golfo de México

Recibido: 08 febrero 2010; aceptado: 07 abril 2011

existen 17 especies de olivelidos y 5 de olividos (Rosenberg et al., 2009), mientras que en el Caribe mexicano se han registrado 9 y 3 especies respectivamente (Miloslavich et al., 2010). Para el Pacífico mexicano, Sterba (2004) anota 29 especies de oliviformes, 18 de olivelidos y 11 de olividos, 10 de los cuales son endémicos del Pacífico (González, 1993).

El presente trabajo tuvo como objetivo la actualización curatorial y taxonómica, y la divulgación del material biológico albergado en la colección malacológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional, específicamente de las familias Olividae y Olivellidae, así como contribuir al conocimiento de la biodiversidad de moluscos en México.

Materiales y métodos

La colección malacológica de la ENCB alberga más de 6 000 registros de moluscos del golfo de México, Caribe y Pacífico mexicano y está dividida en 2 secciones: la húmeda, constituida por ejemplares (organismo y concha) preservados en alcohol al 70%, y la seca, integrada únicamente por las conchas. Para este estudio se revisaron y se reidentificaron 1 173 ejemplares de oliviformes de esa colección, repartidos en 205 lotes. Sólo se utilizó la concha de los organismos para su identificación y ésta se efectuó de acuerdo con las descripciones y claves realizadas por Olsson (1956), Burch y Burch (1963), Burch y Campbell (1963), Morris (1966, 1973), Zeigler y Porreca (1969), Keen (1971), Abbott (1974), McLean (1978), López et al. (1988) y Sterba (2004).

El ámbito de distribución de cada especie se revisó en los trabajos de Olsson (1956), Zeigler y Porreca (1969), Skoglund (2002) y Sterba (2004). El arreglo sistemático de las categorías supragenéricas se basó en la clasificación de Bouchet y Rocroi (2005); para las categorías inferiores (género, subgénero y especie) se siguieron los trabajos de Olsson (1956), Petuch y Sargent (1986) y Sterba (2004), y se utilizó la terminología anatómica de la concha propuesta por Sterba (2004).

Resultados

La colección malacológica de la ENCB alberga 1 subfamilia, 2 géneros y 12 especies de la familia Olividae (Fig. 1) y 2 géneros y 17 especies de la familia Olivellidae (Fig. 2), 8 de las cuales pertenecen a la provincia caribeña (desde cabo Rojo [21°N], México, cabo Romano [25°N] y cabo Cañaveral [28°N], Estados Unidos, hasta la parte norte del delta del río Orinoco, Venezuela [Briggs, 1995; Boschi, 2000]); y 21 especies a la provincia panámica

(desde bahía Magdalena [25°N], México hasta Perú [6°S]; [Skoglund, 2002]).

Los olividos están representados por los géneros *Oliva* Bruguière, 1789 y *Agaronia* Gray, 1839 con 8 y 4 especies respectivamente; mientras que los olivelidos por *Olivella* Swainson, 1831 y *Jaspidella* Olsson, 1956 con 15 y 2 especies respectivamente. A excepción de *Olivella columellaris* (Sowerby, 1825), que únicamente se encuentra en Sudamérica, todas las demás especies de la colección se encuentran en costas mexicanas. La lista de especies de la familia Olividae y Olivellidae de la colección se muestra en el Cuadro 1.

La mayoría de los ejemplares fueron recolectados en México. Sin embargo, algunos provienen de otros países, como Cuba, Ecuador, Nicaragua y Venezuela, y se adquirieron por donación o directamente por personal de la ENCB.

Discusión

La importancia de las colecciones científicas radica en que sus acervos representan parte de la biodiversidad que existe en la naturaleza. Los especímenes colectados y depositados en las colecciones y la respectiva información asociada contienen los datos básicos indispensables para conocer la diversidad biológica en una región determinada (Botello et al., 2007). Asimismo, el material biológico sirve de referencia para investigaciones científicas y para la enseñanza (Naranjo-García, 2003). Antes del presente trabajo, la colección malacológica de la ENCB tenía 11 especies identificadas de olividos y 10 de olivelidos. Con la revisión realizada, el número de especies se incrementó a 12 olividos y 17 olivelidos. Además, se encontraron nuevos registros para México y se amplió el ámbito de distribución de una especie.

La familia Olividae está representada en la colección por *Oliva*, con 3 subgéneros (*Porphyria*, *Strephona* y *Strephonella*), y por *Agaronia*. *Oliva* se caracteriza por su forma cilíndrica y por ser el de mayor tamaño de la familia —*O. porphyria* (Linnaeus, 1758) llega a medir 130 mm (Sterba, 2004)—, y por poseer una abertura larga y angosta. *Agaronia* se distingue por la abertura más amplia en la parte anterior de la concha, la banda fasciolar ancha y la presencia de un surco en la zona final de la columela. El tipo de espira, que puede ser cónica o mamilada, es un carácter útil para distinguir las especies de *Agaronia* (López et al., 1988).

Agaronia griseoalba (von Martens, 1897) es el único registro nuevo para el Pacífico mexicano de la familia Olividae. Se le tenía por endémica de Nicaragua (Keen, 1971), pero López et al. (1988) extendieron su distribución hacia el norte hasta Guatemala, y hacia el sur hasta Ecuador. Sin embargo, los registros de Oaxaca, Chiapas,

Cuadro 1. Lista de especies de la familia Olividae y Olivellidae alojadas en la colección de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México

<i>Especie</i>	<i>Núm. de ejemplares</i>	<i>Núm. de lotes</i>	<i>Procedencia</i>	
			<i>Provincia caribeña</i>	<i>Provincia panámica</i>
Superfamilia Olivoidea				
Familia Olividae				
Subfamilia Olivinae				
<i>O. (Porphyria) porphyria</i> (Linnaeus, 1758)	7	4		X
<i>Oliva (Strephona) incrassata</i> (Ligthfoot in Solander, 1786)	23	12		X
<i>O. (S.) julieta</i> Duclos, 1840	1	1		X
<i>O. (S.) polpasta</i> Duclos, 1833	7	4		X
<i>O. (S.) reticularis</i> Lamarck, 1811	42	6	X	
<i>O. (S.) sayana</i> Ravenel, 1834	46	20	X	
<i>O. (S.) spicata</i> (Röding, 1798)	42	24		X
<i>O. (Strephonella) undatella</i> Lamarck, 1811	17	3		X
<i>Agaronia (Agaronia) griseoalba</i> (von Martens, 1897)	10	10		X
<i>A. (A.) nica</i> López, Montoya y López 1988	19	12		X
<i>A. (A.) propatula</i> (Conrad, 1849)	16	4		X
<i>A. (A.) testacea</i> (Lamarck, 1811)	16	12		X
Familia Olivellidae				
<i>Olivella (Olivella) dama</i> (Mawe in Wood, 1828)	55	14		X
<i>O. (O.) fletcherae</i> Berry, 1958	12	2		X
<i>O. (O.) floralia</i> (Duclos, 1835)	105	4	X	
<i>O. (O.) gracilis</i> (Broderip y Sowerby, 1829)	15	7		X
<i>O. (O.) dealbata</i> (Reeve, 1850)	197	4	X	
<i>O. (O.) nivea</i> (Gmelin, 1791)	53	10	X	
<i>O. (O.) steveni</i> Burch y Campbell, 1963	2	2		X
<i>O. (O.) tergina</i> (Duclos, 1835)	19	8		X
<i>O. (Callianax) biplicata</i> (G. B. Sowerby I, 1825)	3	1		X
<i>O. (Dactylidella) anazora</i> (Duclos, 1835)	2	2		X
<i>O. (Lamprodoma) volutella</i> (Lamarck, 1811)	27	7		X
<i>O. (Niteoliva) minuta</i> (Link, 1807)	287	11	X	
<i>O. (Pachyoliva.) columellaris</i> (G. B. Sowerby I, 1825)	5	1		X
<i>O. (P.) semistriata</i> (Gray, 1839)	73	6		X
<i>O. zonalis</i> (Lamarck, 1811)	10	1		X
<i>Jaspidella blanesi</i> (Ford, 1898)	33	6	X	
<i>J. jaspidea</i> (Gmelin, 1791)	29	7	X	
TOTAL	1173	205		

Guerrero y Sonora en la colección indican que puede encontrarse a lo largo de la costa oeste mexicana. También, el registro de *A. nica* López, Montoya y López, 1988 proveniente de Mazatlán, Sinaloa sugiere un ámbito de distribución mayor que el referido por López et al. (1988) y Sterba (2004) (Sayulita, Nayarit, México a Costa Rica). En el Cuadro 2 se muestran los datos de recolección de los nuevos registros.

La familia Olivellidae está representada por *Olivella*, con 6 subgéneros (*Olivella*, *Callianax*, *Dactylidella*,

Lamprodoma, *Niteoliva* y *Pachyoliva*), y *Jaspidella*. La principal característica de *Olivella* es su callo columelar prominente que puede ser recto o cóncavo, mientras que el de *Jaspidella* es más delgado y poco notorio, y sólo posee 1 o 2 pliegues al final de la columela. Cabe destacar que este género se encuentra únicamente en la costa del Atlántico.

Sin duda la taxonomía de Olividae es de las más problemáticas; la variación que existe en las especies es muy alta, lo que ha ocasionado numerosos sinónimos y desacuerdos entre los investigadores, especialmente

Cuadro 2. Distribución geográfica y datos de recolección de los nuevos registros de Oliviformes de la colección malacológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, Mexico

Especie	Núm. de catálogo	Núm. de ejemplares	Datos de recolección	Distribución geográfica
<i>Agaronia griseoalba</i>	2342 A	1	Bahía de Guaymas, Sonora. Mayo de 1946.	Guatemala a Ecuador (López et al., 1988)
<i>A. griseoalba</i>	2854 N	1	Acapulco, Guerrero. 12 de julio de 1962.	
<i>A. griseoalba</i>	2858 B	1	Puerto San Benito, Chiapas. 27 de mayo de 1961.	
<i>A. griseoalba</i>	3301 T	1	Copala, Guerrero. 24 de octubre de 1967.	
<i>A. griseoalba</i>	3844 A	1	Playa San Benito, Tapachula, Chiapas. 27 de mayo de 1959.	
<i>A. griseoalba</i>	4122 J	1	Puerto Ángel, Oaxaca. Abril de 1974.	
<i>A. griseoalba</i>	5025 H	1	Chipehua, Oaxaca. 6 de diciembre de 1979.	
<i>A. griseoalba</i>	5746 A	1	Playa Encantada, Carretera a Barra Vieja, Acapulco, Guerrero. Febrero de 1985.	
<i>A. griseoalba</i>	7700 Q	1	La Gloria, Arriaga, Chiapas. 14 de junio de 1990.	
<i>A. nica</i>	3862 F	1	Mazatlán, Sinaloa. 28 de marzo de 1970.	Sayulita, Nayarit, México a Puntarenas, Costa Rica (López et al., 1988)

para el género *Oliva* cuyos miembros exhiben una gran diversidad de patrones de coloración. Tursch y Greifeneder (2001) consideraron que los subgéneros de *Oliva* no están bien definidos. En cambio, dentro de Olivellidae, se considera que el callo columelar de *Olivella* es un buen carácter para la separación entre subgéneros (Olsson, 1956; Burch y Burch, 1963), pero aún se requiere una revisión taxonómica mayor en este nivel (Absalão y Pimenta, 2003).

Agradecimientos

A Fabiola M. Morales Mejía, por su amable disposición para revisar el manuscrito y proporcionar valiosos comentarios, y a los revisores anónimos por sus sugerencias y comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito.

Literatura citada

Abbott, R. T. 1974. American seashells: the marine mollusca of the Atlantic and Pacific coast of North America, segunda edición. Van Nostrand Reinhold, New York. 663 p.

Absalão, R. S. y A. D. Pimenta. 2003. A new subgenus and three new species of Brazilian deep water *Olivella* Swainson, 1831 (Mollusca, Gastropoda, Olivellidae) collected by RV

Marion Dufresne in 1987. *Zoosystema* 25:177-185.

Boschi, E. E. 2000. Species of decapods crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 13:7-136.

Botello, F., G. Monroy, P. Illoldi-Rangel, I. Trujillo-Bolio y V. Sánchez-Cordero. 2007. Sistematización de imágenes obtenidas por fototrampeo: una propuesta de ficha. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:207-210.

Briggs, J. C. 1995. *Global biogeography*. Elsevier Science, Amsterdam. 454 p.

Bouchet, P. y J. P. Rocroi. 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. *Malacologia* 47:1-397.

Burch, J. Q. y R. I. Burch. 1963. Genus *Olivella* in eastern Pacific. *Nautilus* 77:1-8.

Burch, J. Q. y R. I. Burch. 1967. The family Olividae. *Pacific Science* 21:503-522.

Burch, J. Q. y G. B. Campbell. 1963. Four new *Olivella* from Gulf of California. *Nautilus* 76:120-126

González, N. E. 1993. Moluscos endémicos del Pacífico mexicano. In *Biodiversidad marina y costera de México*, S. I. Salazar y N. E. González (eds.). CONABIO/ CIQRO, México, D. F. p. 328-357.

Kantor, Y. I. 1991. On the morphology and relationships of some oliviform gastropods. *Ruthenica* 1:17-52.

- Keen, A. M. 1971. Sea shells of tropical west of America. Marine mollusks from Baja California to Peru, segunda edición. Stanford University Press. California. 1064 p.
- López, A., M. Montoya y J. López. 1988. A review of the genus *Agaronia* (Olividae) in the Panamic Province and the description of two new species from Nicaragua. *The Veliger* 30:295-304.
- McLean, J. H. 1978. Marine shells of southern California. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 24:104 p.
- Miloslavich, P., J. M. Díaz, E. Klein, J. J. Alvarado, C. Díaz, J. Gobin, E. Escobar-Briones, J. J. Cruz-Motta, E. Weil, J. Cortés, A. C. Bastidas, R. Robertson, F. Zapata, A. Martín, J. Castillo, A. Kasandjian y M. Ortiz. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PLoS ONE* 5:e11916.
- Morris, P. A. 1966. A field guide to Pacific coast shells, including shells of Hawaii and the Gulf of California, segunda edición. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts. 297 p.
- Morris, P. A. 1973. A field guide to shells of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies, tercera edición. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts. 330 p.
- Naranjo-García, E. 2003. La Colección Nacional de Moluscos, Instituto de Biología, UNAM. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico Biológicas* 6:37-44.
- Olsson, A. A. 1956. Studies on the genus *Olivella*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 108:155-225.
- Petuch, E. J. y D. M. Sargent. 1986. Atlas of the living olive shells of the world. Coastal Education and Research Foundation. Charlottesville, Virginia. 253 p.
- Rosenberg, G., F. Moretzsohn y E. F. García. 2009. Gastropoda (Mollusca) of the Gulf of Mexico. *In* Gulf of Mexico, Origin, waters, and biota, vol. 1, Biodiversity, D. L. Felder y D. A. Camp (eds.). Texas A&M University Press. p. 579-699.
- Skoglund, C. 2002. Panamic province molluscan literature: additions and changes from 1971 through 2001. III Gastropoda. *The Festivus Supplement* 33: i + 286.
- Sterba, G. H. W. 2004. Olividae a collectors guide. *Conchbooks, Gent*. 172 p.
- Tursch, B. y D. Greifeneder. 2001. Oliva shells. The genus *Oliva* and the species problem. *L'Informatore* Piceno, Ancona / Bosque BMT Costa Rica. 570 p.
- Zeigler, R. F. y H. C. Porreca. 1969. Olive shells of the world. *Zeigler & Porreca*, New York. 96 p.

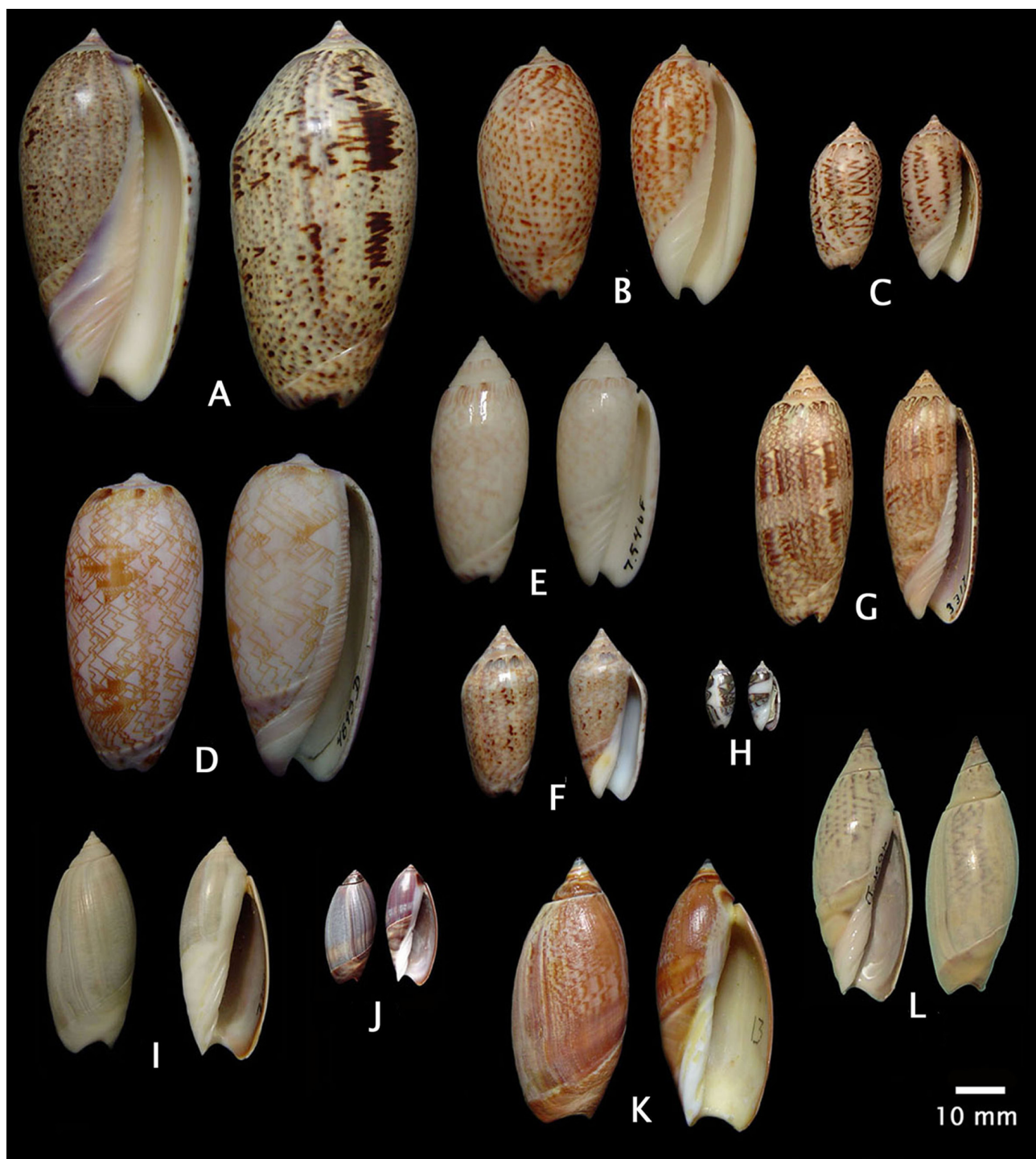


Figura 1. Especies de *Oliva* Bruguière, 1789 y de *Agaronia* Gray, 1839 alojadas en la colección malacológica de la ENCB. A, *Oliva incrassata* (Lightfoot in Solander, 1786); B, *O. julieta* Duclos, 1840; C, *O. polypasta* Duclos, 1833; D, *O. porphyria* (Linnaeus, 1758); E, *O. reticularis* Lamarck, 1811; F, *O. spicata* (Röding, 1798); G, *O. sayana* Ravenel, 1834; H, *O. undatella* Lamarck 1811; I, *Agaronia griseoalba* (von Martens, 1897); J, *A. nica* López, Montoya y López, 1988; K, *A. propatula* (Conrad, 1849); L, *A. testacea* (Lamarck, 1811).

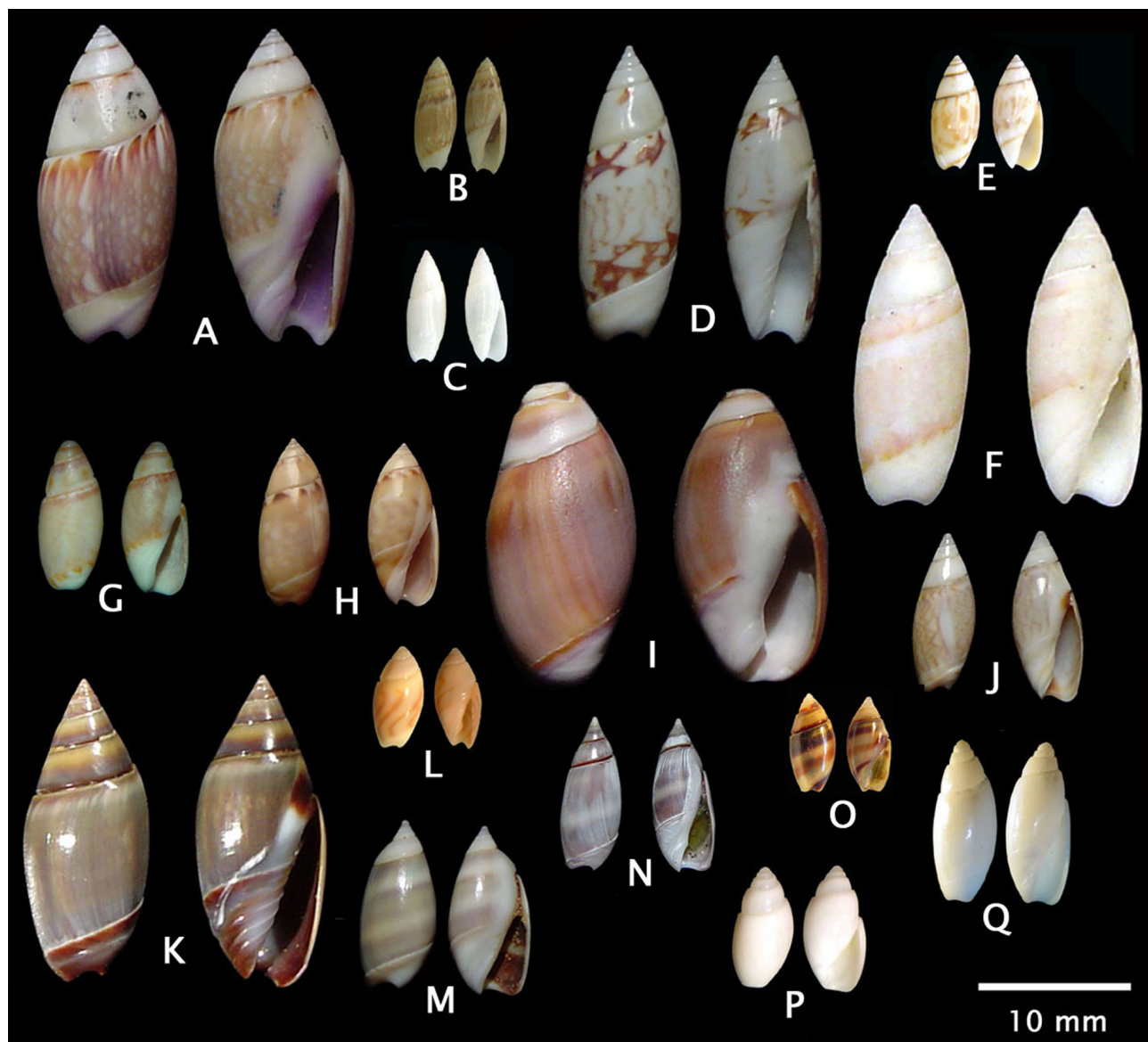


Figura 2. Especies de *Olivella* Swainson, 1831 y *Jaspideella* Olsson, 1956 alojadas en la colección malacológica de la ENCB. A, *Olivella dama* (Mawe in Wood, 1828); B, *O. fletcheriae* Berry, 1958; C, *O. floralia* (Duclos, 1835); D, *O. gracilis* (Broderip y Sowerby, 1829); E, *O. dealbata* (Reeve, 1850); F, *O. nivea* (Gmelin, 1791); G, *O. steveni* (Burch y Campbell, 1963); H, *O. tergina* (Duclos, 1835); I, *O. biplicata* (G. B. Sowerby I, 1825); J, *O. anazora* (Duclos, 1835); K, *O. volutella* (Lamarck, 1811); L, *O. minuta* (Link, 1807); M, *O. columellaris* (G. B. Sowerby I, 1825); N, *O. semistriata* (Gray, 1839); O, *O. zonalis* (Lamarck, 1811); P, *Jaspideella blanesi* (Ford, 1898); Q, *J. jaspidea* (Gmelin, 1791).



Registros nuevos de parásitos epicarideos (Crustacea: Isopoda) en México y suroeste del golfo de México

New records of epicaridean parasites (Crustacea: Isopoda) from Mexico, and southwestern Gulf of Mexico

Ramiro Román-Contreras[✉] y Mario Martínez-Mayén

Laboratorio de Carcinoparasitología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México D. F., México.

✉ rokon@cmarl.unam.mx

Resumen. *Anathelges hyptius* (Thompson, 1902), *Parabopyrella mortenseni* (Nierstrasz y Brender á Brandis, 1929) y *Metaphrixus carolii* Nierstrasz y Brender á Brandis, 1931, son nuevos registros para México. *Bopyrione synalphe* Bourdon et Markham, 1980, *Bopyrinella thorii* (Richardson, 1904), *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879), y *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904 se registraron por primera vez en la laguna de Términos, Campeche. Con la adición de estos registros y otras especies aún no descritas, se estima que el número de epicarideos para el Atlántico mexicano es ahora aproximadamente de 23 especies y de 42 para el país. *Alpheus viridari* (Armstrong, 1949) y *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 son nuevos hospederos para *P. mortenseni* y *B. synalphe*, respectivamente.

Palabras clave: crustáceos parásitos, epicarideos, SO golfo de México.

Abstract. *Anathelges hyptius* (Thompson, 1902), *Parabopyrella mortenseni* (Nierstrasz et Brender á Brandis, 1929) and *Metaphrixus carolii* Nierstrasz et Brender á Brandis, 1931, are new records for Mexico. *Bopyrione synalphe* Bourdon and Markham, 1980, *Bopyrinella thorii* (Richardson, 1904), *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879), and *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904, are reported for the first time in Laguna de Terminos, Campeche. With the addition of new registered to a former list the number up approximately to 23 species in the Mexican Atlantic, and 42 species for Mexico. *Alpheus viridari* (Armstrong, 1949) and *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 are recorded as new hosts for *Parabopyrella mortenseni* and *Bopyrione synalphe*, respectively.

Key words: crustacean parasites, epicarideans, SW Gulf of Mexico.

Introducción

Los crustáceos decápodos están entre los grupos más conspicuos de organismos que habitan ambientes semi-terrestres y prácticamente todos los ambientes acuáticos, como ríos, riachuelos, charcas, cuevas, áreas estuarinas y hábitats marinos, tanto someros como profundos. Álvarez et al. (1996) calcularon que el 89% de los decápodos son predominantemente marinos, 10% han invadido el medio dulceacuícola y sólo el 1% habita en el medio terrestre. Las especies de decápodos y otros crustáceos a menudo actúan como hospederos de parásitos como los isópodos bopíridos. La mayor diversidad de este grupo de parásitos se encuentra en el Atlántico noroccidental y el Indo-Pacífico (Markham, 1986, 1988), mientras que la del Pacífico mexicano y el golfo de México es baja (Markham, 1986;

Román-Contreras, 2004, 2008). De las casi 595 especies de epicarideos registrados en el mundo (An, 2009; Boyko y Williams, 2009), sólo 19 (3.24%) son de las costas occidentales y 20 (3.41%) del este de México (Román-Contreras, 2008).

Un listado de crustáceos decápodos recolectados en la laguna de Términos, que incluye cangrejos braquiuros y camarones carideos como hospederos potenciales para isópodos parásitos, fue publicado por Román-Contreras (1988), mientras que los registros de los isópodos epicarideos permanecen hasta hoy inéditos.

En el presente trabajo se dan a conocer nuevos registros de isópodos bopíridos para México, y se citan por primera vez otras especies para el suroeste del golfo de México. *Alpheus viridari* (Armstrong, 1949) y *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 se registran como nuevos hospederos para *Parabopyrella mortenseni* y *Bopyrione synalphe*, respectivamente, por lo que el presente estudio coadyuva tanto al conocimiento de la biodiversidad de epi-

Recibido: 03 noviembre 2010; aceptado: 04 mayo 2011

carideos en México, como a la biogeografía de las especies involucradas.

Materiales y métodos

La laguna de Términos, Campeche tiene cerca de 1 800 km² de extensión y una profundidad media de 3.5 m; está ubicada al suroeste del golfo de México (18° 40' N, 91° 80' O) con el cual se comunica por 2 entradas localizadas en los extremos de la isla del Carmen, que es una barrera arenosa que separa la laguna del golfo de México.

Casi en su totalidad, la laguna está bordeada por extensos bosques de mangles asociados con pantanos en los límites de las mareas, tales como mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle negro (*Avicennia germinans*) y mangle blanco (*Laguncularia racemosa*). Las praderas de pastos marinos crecen a lo largo del borde interno de la isla del Carmen, y a las orillas del este y suroeste de la laguna, lo cual refleja patrones en la circulación, transparencia y salinidad de las masas de agua (Day et al., 1996). En Yáñez-Arancibia y Day (1982, 1988), están documentadas descripciones más detalladas de las diferentes áreas de la laguna de Términos.

Se realizaron muestreos intensivos de crustáceos decápodos entre febrero 1981 y 1983 en Estero Pargo en ciclos de 24 horas y periodicidad bimestral (Román-Contreras, 1986) y colectas mensuales entre 1985 y 1986 en Boca Chica, desembocadura del río Palizada (Román-Contreras y Campos-Lince, 1993); entre 1997 y 1999 se realizaron muestreos para estudios poblacionales de *Hippolyte zostericola* (Smith, 1873) parasitados por *Bopyrina abbreviata* (Richardson, 1904), (véase Román-Contreras y Romero-Rodríguez, 2005), y entre 2009 y 2010 se recolectó material adicional para estudios biológicos de la misma especie de parásito en el margen interno de la isla del Carmen. Durante la mayoría de esas fechas se realizaron recolectas adicionales en toda la laguna de Términos (Román-Contreras, 1988), para las cuales se emplearon redes de patín (Pullen et al., 1968) y redes manuales en los ríos adyacentes a la laguna, o ambos tipos de red, lo que dependió del ambiente muestreado.

De las diferentes recolectas se obtuvieron los organismos tratados en el presente trabajo, que incluye una sinonimia parcial de las especies de epicarideos recolectados, las medidas de longitud total (LT) de los parásitos hembra, longitud del cefalotórax (LC) de los carideos y longitud del escudo (LE) en ermitaños, y se indica el sexo de los hospederos. Las medidas de los parásitos hembra y de los hospederos van entre paréntesis.

Los ejemplares están depositados en la Colección de Epicarideos (CML-EPIC##) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Resultados

La determinación taxonómica del material recolectado de epicarideos en la laguna de Términos dio como resultado la presencia de 7 especies no registradas antes para al suroeste del golfo de México; 3 son nuevos registros para México y 4 extienden su ámbito geográfico hacia esa región del golfo. También se registran *Alpheus viridari* (Armstrong, 1949) y *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 como nuevos hospederos para *Parabopyrella mortenseni* y *Bopyrione synalpheei*, respectivamente.

Las especies de Epicaridea registradas pertenecen a 3 subfamilias: Athelginae (1 especie), Hemiarthrinae (1 especie) y Bopyrinae (5 especies).

Orden Isopoda Latreille, 1817

Suborden Epicaridea Latreille, 1831

Superfamilia Bopyroidea Rafinesque, 1815

Familia Bopyridae Rafinesque, 1815

Subfamilia Athelginae, Codreanu y Codreanu, 1956

Género *Anathelges* Bonnier, 1900

Anathelges hyptius (Thompson, 1902)

Stegophryxus hyptius Thompson, 1902: 53-56, pls. 9-10.—Richardson, 1904: 59.—Richardson, 1905: 532-35, 537.—Reinhard, 1949: 17-18, 20-21, 27, 29-30.—Bourdon, 1968: 133.—Schultz, 1969: 322, fig. 513.—Adkison y Heard, 1978: 408.—García-Gómez, 1983: 22.—Markham, 1974: 33, 35, 38, 40, figs. 1-3.—Markham, 1978: 102, 111, 114-116, tabla 1.—Markham, 1988: 45-46, 57, tabla 1.—Markham, 2003: 73-74.—McDermott, 1998: 1042-1045.—McDermott, 2001: 629, 634-635.—Boyko y Williams, 2003: 796, 798-800, figs. 2-3.

Material examinado: 1 macho y 1 hembra (4.2 mm) (CML-EPIC4803), 3 de octubre 2007, infestando una hembra de *Pagurus longicarpus* Say, 1817 (1.9 mm LE).

Distribución. Massachusetts, Rhode Island; New Jersey; Carolina del Norte; Georgia; Mississippi; isla Sanibel, Florida; Curaçao (Thompson, 1902; Richardson, 1904; Adkison y Heard, 1978; Markham, 1978; García-Gómez, 1983; Markham, 1988; McDermott, 1998; Boyko y Williams, 2003).

Habitat local. Praderas de pastos marinos (*Thalassia testudinum*), 0.35-0.60 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. Thompson (1902) y Markham (1974) publicaron descripciones morfológicas y esquemas de la hembra y del macho de *S. hyptius*; mientras que Boyko y Williams (2003) redefinieron el género *Anathelges* y separaron las especies de *Stegophryxus* y *Anathelges*, ubicando *S. hyptius* en el género *Anathelges* junto con otras especies. Con base en la descripción de esos autores, los parásitos recolectados concuerdan con *Anathelges hyptius*. El ejemplar hembra se asemeja a las figuras de Boyko y

Williams (2003: 2A, B), donde los primeros pares de oostegitos se dirigen hacia adelante, pero difiere en que dichos oostegitos no forman un embudo cerrado, según lo descrito y representado por Thompson (1902). Richardson (1905) remarcó los urópodos de las hembras de *S. hyptius* (ahora *A. hyptius*) como pequeños, de forma oval, y presentó las figuras de Thompson (1902). Considerando que Markham (1974) y Boyko y Williams (2003) describieron los urópodos de *A. hyptius* como grandes y alargados, el ejemplar hembra de este estudio concuerda con las figuras presentadas por dichos autores (2003: 2A, B) para esa especie.

El macho de *A. hyptius* en parte se asemeja a las descripciones de Thompson (1902), Markham (1974) y de Boyko y Williams (2003) para esta especie, en las que se indica que la cabeza está fusionada al pereón en la parte media y el pleón no está segmentado y es más estrecho que el séptimo pereómero, y termina en una extremidad redondeada.

El ejemplar macho estudiado tiene el pleón grande y en forma de bulbo, aunque la superficie no es rugosa ni ondulada, lo cual difiere de las figuras de Thompson (1902) y de Boyko y Williams (2003). Por otra parte, Thompson (1902), Richardson (1905) y Markham (1974) mencionaron la presencia de ojos grandes y visibles en los machos de *A. hyptius*, lo que concuerda con los organismos observados en este trabajo. *Anathelges hyptius* se registra por primera vez para los mares mexicanos.

Subfamilia Hemiarthrinae Markham, 1972

Género *Metaphrixus* Nierstrasz y Brender á Brandis, 1931

Metaphrixus carolii Nierstrasz y Brender á Brandis, 1931: 206-207, figs. 100-102. —Bourdon, 1967: 174.—Bruce, 1972: 450.—Rouse, 1970: 135.—Strömberg, 1971: 2, 7.—Markham, 1972: 42, 47-48, 54.—Markham, 1985: 108, 113-115, fig. 54.—Markham, 1988: 54-55, 57, tabla 1.—Markham, 1990: 64-65.—Camp et al., 1998: 134.

Material examinado: 5 machos y 9 hembras (1.5-2.3 mm) (CML-EPIC4820-4824, 4826-4829), 28 de mayo 1985 que infestaban 9 machos de *Hippolyte pleuracanthus* (Stimpson, 1871) (1.8-2.4 mm de LC).

Distribución. Florida suroriental; Christianstead, St. Croix, islas Virgen; Bahamas; bahía de Cinto, departamento Magdalena, Colombia (Nierstrasz y Brender á Brandis, 1931; Markham, 1972; Markham, 1985; Markham, 1988; Rouse, 1970; Strömberg, 1971).

Habitat local. Praderas de *T. testudinum*, 0.30-0.50 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. Hembras y machos de *Metaphrixus carolii* son semejantes a los que describen Nierstrasz y Brender á Brandis (1931) y de Markham (1985), salvo que en algunas hembras los pleópodos son subtriangulares y otros tienen laminillas laterales agranda-

das, y el pleotelson es semejante al de la figura 54H de Markham (1985). En los machos, el pleón es triangular y marcadamente más estrecho; los pleómeros están fusionados en una pieza única relativamente pequeña y terminan en una punta redondeada pero no se observan setas sobre los bordes. Los machos de *M. carolii* también tienen ojos visibles como en la descripción de Markham (1985). *Metaphrixus carolii* se registra por primera vez para México.

Subfamilia Bopyrinae Rafinesque, 1815, Codreanu, 1967

Género *Parabopyrella* Markham, 1985

Parabopyrella mortenseni (Nierstrasz y Brender á Brandis, 1929)

Bopyrella mortenseni Nierstrasz y Brender á Brandis, 1929: 30-31, figs. 34-37.—Chopra, 1930: 137-138.—Shiino, 1933: 282.—Bourdon, 1980: 187 (clave), 218-221, 224-225.

“Branchial bopyrids” Chace, 1972: 73; infestando *Alpheus viridari*.

Parabopyrella mortenseni (Markham, 1985): 73-78, figs. 32-35.—Kensley y Schotte, 1989: 112 (tabla 2).

Material examinado: 1 macho y 1 hembra (6.13 mm) (CML-EPIC4805) 8 de agosto 1981; 1 macho y 1 hembra (3.88 mm) (CML-EPIC4806), 10 de febrero 1982; 1 macho y 1 hembra (6.27 mm) (CML-EPIC4807) noviembre 1982, infestando 1 hembra ovígera y 2 machos de *A. viridari* (7.5, 7.67 y 5.0 mm de LC, respectivamente).

Distribución. Islas Marco, condado Monroe y bahía Biscayne, Florida; mar Caribe, incluyendo St. Thomas y Current Hole, islas Vírgenes; bahía de Turiamo, Aragua, Venezuela; Brasil (RJ, SP) (Nierstrasz y Brandis á Brandis, 1929; Bourdon, 1980; Markham, 1985; Kensley y Schotte, 1989).

Habitat local. Praderas de pastos marinos de *T. testudinum*, 0.40-0.60 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. Los ejemplares hembra de *P. mortenseni* tienen la cabeza fusionada medialmente al primer pereómero, la lámina frontal es estrecha, los maxilípedos son triangulares con márgenes irregulares, y el palpo es setoso, prominente y articulado. Los pereómeros 1-4 tienen bolsas ováricas dorsolaterales y placas coxales estrechas; el marsupio no está cerrado por los oostegitos; el primer oostegito se produce en un punto posterolateral curvado algo estrecho; el pleón está formado por 6 pleómeros distintos, con bordes aserrados o subcuadrados, siempre con muescas laterales profundas, y los urópodos están ausentes.

Las principales diferencias en las hembras son el palpo del maxilípedo con sólo 5-6 setas distribuidas alrededor de la superficie, no agrupados en un solo lado; el espolón amplio, redondeado; el borde interno del primer oostegito liso; el sexto segmento del pleón de forma subtriangular,

siempre más largo que ancho, y el borde distal curvo y con hendiduras laterales profundas.

El ejemplar macho tiene la cabeza fusionada al primer pereómero pero está indicada por hendiduras laterales, los pereómeros están profundamente separados por muescas anterolaterales; los tubérculos medioventrales ausentes; pleón en forma de abanico fusionado en una sola pieza pero indicando segmentación ventral; el primer pleómero es más ancho que el séptimo pereómero y los urópodos están ausentes.

El macho se diferencia de las figuras de Markham (1985: 33A, B), en las que el pleón es casi redondo dorsalmente y sus bordes son lisos. También difiere de las figuras de Nierstrasz y Brender á Brandis (1929: 36-37) donde el primer pleómero es más estrecho que el séptimo pereómero y en ocasiones sus bordes son aserrados.

La mayoría de los caracteres morfológicos observados en machos y hembras de *P. mortenseni* concuerdan con las características originales publicadas por Nierstrasz y Brender á Brandis (1929) y Markham (1985), por lo que se asignan a dicha especie.

Parabopyrella mortenseni se registra por primera vez para México, y *A. viridari*, por primera vez, como hospedero de la especie.

Género *Bopyrione* Bourdon y Markham, 1980

Bopyrione synalphe Bourdon y Markham, 1980: 221-229, figs. 1-3.—Markham, 1985: 59-62, 129-130, 132, figs. 25-26, tablas 2-3.—Markham, 1988: 57, tabla 1.—Markham y Donath-Hernández, 1990: 243.—Markham et al., 1990: 416.

Material examinado: 1 macho y 1 hembra juveniles (1.8 mm LC) (CML-EPIC4802), enero 1983 (ambos deshidratados), infestando 1 macho de *S. apioceros* (3.2 mm LC)

Distribución. Setenta kilómetros al occidente de Egmont Key, Virginia Key; Miami, bahía de Biscayne, Card Sound, Florida; Buccoo reef y punta Pigeon; Trinidad y Tobago; St. Michielsbaai, Curaçao; frente a Enriquillo, República Dominicana; suroeste de Jamaica; sur de la bahía de Puerto Príncipe, Haití; bahía de la Ascensión, Q. Roo, México (Bourdon y Markham, 1980; Markham, 1985; Markham y Donath-Hernández, 1990; Markham et al., 1990).

Hábitat local. Praderas de *T. testudinum*, 0.50-0.70 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. La hembra examinada presenta: 1) cabeza semi-triangular con muescas marginales que separan la cabeza del pereión; 2) lámina frontal y ojos ausentes; 3) los pereómeros están separados; 4) oostegitos casi cerrando el marsupio; 5) pleón ligeramente redondeado, sin segmentación, y 6) placas laterales y uropódos ausentes.

En el macho se observó: 1) cabeza subovoide y más ancha que larga, extendiéndose profundamente en el

pereón; 2) pereómeros casi iguales en longitud; 3) pereiópodos pequeños; 4) pleón de 4 pleómeros marcados levemente por los márgenes laterales, y 5) ojos, pleópodos y urópodos ausentes.

Todos los caracteres concuerdan con la descripción original de *B. synalphe*, según Bourdon y Markham (1980) redescrita por Markham (1985), por lo que los organismos son asignados a dicha especie.

Bopyrione synalphe se registra por primera vez en el suroeste del golfo de México, y *Synalpheus apioceros* es un hospedero nuevo para la especie.

Género *Bopyrinella* Nierstrasz y Brender á Brandis, 1925

Bopyrinella thorii (Richardson, 1904)

Bopyrina thorii Richardson, 1904: 74, fig. 63.—Richardson, 1905: 566, fig. 627.—Chopra, 1923: 523.—Schultz, 1969: 335, fig. 539.—Markham, 1972: 39.

Bopyrina thoris (sic) Nierstrasz y Brender á Brandis, 1925: 7.

Bopyrinella antillensis Nierstrasz y Brender á Brandis, 1925: 6-7, figs. 22-25.—Markham, 1985: 81.

Bopyrinella thorii (Richardson, 1904): Markham, 1985: 82-85, figs. 38-39.—Markham y Donath-Hernández, 1990: 243.—Markham, et al., 1990: 416.—Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2008: 1201-1210.

Material examinado: 1 hembra inmadura (2.4mm) (CML-EPIC4801), 29 de septiembre de 1999, infestando 1 hembra de *Thor floridanus* Kingsley, 1878 (1.75 mm LC).

Distribución. Sureste de Florida; Bahamas; bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México; Curaçao; St. Thomas, islas Virgen; Venezuela (Nierstrasz y Brender á Brandis, 1925; Markham, 1985; Markham y Donath-Hernández, 1990; Markham et al., 1990; Romero-Rodríguez y Román-Contreras, 2008).

Hábitat local. Praderas de *T. testudinum*, 0.40-0.60 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. La única hembra disponible tiene cuerpo asimétrico, notablemente dirigido hacia un lado; cabeza grande con lámina frontal redondeada; los ángulos anterolaterales producidos en pequeños procesos y también ojos pequeños. Pereómeros distintamente separados; placas coxales amplias en los primeros 4 segmentos; proyecciones tergaes en el lado más largo del cuerpo. Abdomen de 6 segmentos fundidos en el centro pero indicados por muescas laterales profundas en ambos lados; las muescas separan las placas laterales de los pleómeros y disminuyen de tamaño hacia atrás; el segmento terminal es redondo, con pleópodos muy pequeños y urópodos ausentes. El marsupio es un área abierta y amplia, formada por los oostegitos; el primero tiene el lóbulo distal amplio y redondeado, con el borde interno liso. No hay trazas de pigmentación en el cuerpo.

El ejemplar hembra es similar a las descripciones e ilustraciones originales de *B. thorii* de Richardson (1904: figs. 63a, b), de Nierstrasz y Brender á Brandis, 1925: 22-24) y a los dibujos de Markham (1985: fig. 38).

Al compararla con las descripciones de Nierstrasz y Brender á Brandis (1925) y la descripción de Markham (1985), la hembra examinada tiene: 1) muescas profundas entre los primeros pleómeros en el lado más largo, y 2) placas laterales anchas en los pleómeros 1-4 que disminuyen de tamaño hacia atrás.

Las diferencias entre la descripción de Richardson (1904, 1905) y los organismos examinados en este trabajo son: 1) la hembra carece de pigmentación, y 2) los pleómeros se indican mejor en el lado más largo. Las características más constantes de *B. thorii*, de acuerdo con Markham (1985) son la forma general del cuerpo, la cabeza extendida hacia un lado y el pleómero final ampliamente redondeado.

Bopyrinella thorii es una especie relativamente abundante en bahía de la Ascensión, costa este de la península del Yucatán, donde Chace (1972) la registró, infestando a *T. floridanus*. Algunos aspectos de la reproducción y de la fecundidad de *B. thorii* han sido publicados por Romero-Rodríguez y Román-Contreras (2008), pero su presencia es rara en la laguna de Términos, donde después de varios años de trabajo de campo sólo se recolectó 1 hembra que infestaba a *T. floridanus*, y fue éste el primer registro de *B. thorii* para el suroeste del golfo de México.

Género *Probopyrus* Giard y Bonnier, 1888

Probopyrus pandalicola (Packard, 1879)

Bopyrus pandalicola Packard, 1879: 308-310, fig. 262.

Bopyrus palaemoneticola Packard, 1881: 308-309, fig. 262.—Gissler, 1882: 6-9.—Bonnier, 1900: 342-345.—Richardson, 1901: 577-578.—Richardson, 1904: 66-67, figs. 41-43.

Probopyrus palaemoneticola (Packard, 1881): Giard y Bonnier, 1888: 2-3.—Richardson 1904: 66-67.

Probopyrus pandalicola (Packard, 1879): Richardson, 1905: 553-555.—Morris, 1948: 1-19.—Schultz, 1969: 330, figs. 529-530.—Lemos de Castro, 1974: 209.—Markham, 1985: 26-35.—Markham, 1988: 38.—Anderson, 1975: 201.—Anderson, 1990: 285-289.—Beck, 1979: 431-445.—Beck, 1980a: 135-152.—Beck, 1980b: 1-13.—Beck, 1980c: 265-269.—Dale y Anderson, 1982: 392-407.—Román-Contreras, 2004: 153-161.

Material examinado: 2 machos y 2 hembras (2.8-2.9 mm) (CML-EPIC4830-31), marzo de 1982; 1 macho y 1 hembra (2.5 mm) (CML-EPIC4833), 16 de mayo de 1984; 1 macho y 1 hembra (2.8 mm) (CML-EPIC4834), 2 de agosto de 1984; 1 hembra (2.3 mm) (CML-EPIC4835), 14 de marzo de 1986; 1 macho y 1 hembra (2.2 mm) (CML-

EPIC4836), 26 de junio de 1986; 2 machos y 2 hembras (2.3, 2.1 mm) (CML-EPIC4837-38), junio de 1982, que infestaban a 3 machos y 5 hembras de *Palaemonetes (P.) vulgaris* (Say, 1818) (3.0-3.6 mm y 3.2-4.2 mm LC, respectivamente).

Distribución. Atlantic City, New Jersey; Providence este, Rhode Island; Brooklyn, N. Y.; Acushnet river, Massachusetts; condado Wakulla, Florida; bahía de la Ascensión, Quintana Roo; laguna Conchillal, Tamaulipas; Tabasco, México; cerca de Cali, Colombia; Sao Paulo, Brasil (Gissler, 1882; Richardson, 1904; Richardson, 1905; Morris, 1948; Markham, 1985; Markham, 1988; Markham y Donath-Hernández, 1990; y Rodríguez-Almaraz et al., 2000).

Habitat local. Gramíneas sumergidas y ripícolas, detrito vegetal y substrato de fango-arena, 0.20-0.60 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. Actualmente existe controversia referente a la posición sistemática de algunas de las especies del género *Probopyrus* (véase Dale y Anderson, 1982), debido a la gran semejanza morfológica entre algunas de las especies. En su tratamiento de *Probopyrus* spp., Richardson (1905) incluyó *P. pandalicola* y *P. bithynis* Richardson, 1904; Markham (1985) propuso una sinonimia tentativa de 10 especies nominales para el Atlántico occidental, incluyendo también ambas especies. Sin embargo, Dale y Anderson (1982) hicieron observaciones de las fases larvales de *P. pandalicola*, *P. floridensis* y *P. bithynis* y corroboraron la validez de estas especies.

Las hembras juveniles de *P. pandalicola* del presente trabajo, que infestan a *P. (P.) vulgaris*, concuerdan con la redescritción de *P. pandalicola* de Richardson (1905) y en parte con la de Markham (1985) en los siguientes aspectos: 1) parches de pigmento negro en las bolsas ováricas de los segmentos 2-4 en ambos lados; 2) parches negros en todos los oostegitos; 3) segmento distal del primer oostegito largo; 4) cabeza profundamente inmersa en el pereón; 5) lámina frontal pequeña, casi recta; 6) ojos ausentes; y 7) pleómeros distintos.

Las diferencias con la descripción de Richardson (1905) son: 1) el segmento terminal del pleón que en algunas hembras de *P. pandalicola* es más o menos bilobado, mientras que en otras el borde es curvo, y 2) algunas de las hembras examinadas tienen ojos, no así los organismos de Richardson (1905).

A diferencia de Richardson (1905) para el mismo carácter, los machos examinados tienen todos los segmentos del pereón distintos; los primeros 4 segmentos del pleón están bien definidos en ambos lados y se observan fusionados dorsalmente en la parte central. Los 2 últimos segmentos forman una sola pieza fusionada y el segmento terminal tiene forma de botón. Un par de pequeños pleó-

podos está presente en cada pleómero, según lo descrito por Richardson (1905); y en algunos de los ejemplares del presente trabajo se advirtió la presencia de ojos.

Probopyrus pandalicola se registró para la laguna de Términos, infestando a *Palaemonetes* (*P.*) *pugio* Holthuis, 1949 (CML-EPIC4844-45) y a *Palaemonetes* (*P.*) *intermedius* Holthuis, 1949 (CML-EPIC4839-41).

Probopyrus bithynis Richardson, 1904

Probopyrus bithynis Richardson, 1904: 68-70, figs. 46-49.—Richardson, 1905: 557-559, figs. 606-609, 611.

Probopyrus bithynis var. *gigas* Nierstrasz y Brender á Brandis, 1929: 20-21.

Probopyrus bithynis: Pearse, 1911: 109.—Pearse, 1915: 550.—Van Name, 1936: 485-489.—Schultz, 1969: 331, figs. 534 a-c.—Rioja, 1948: 169-174.—Truesdale y Merrelliod, 1977: 216-219.—Dale y Anderson, 1982: 392-407.—Verdi, 1991: 335-339.—Román-Contreras y Bourdon, 2001: 920-922 (tablas 1 y 2).

Material examinado: 1 macho y 1 hembra juveniles (1.7 mm) (CML-EPIC4948), 12 de marzo de 1986; 4 machos y 10 hembras juveniles (1.4-1.8 mm) (CML-EPIC4949-58), 13 de marzo de 1986, infestando 4 machos y 7 hembras juveniles de *M. olfersii* (2.55-2.66 y 2.35-3.33 mm de LC, respectivamente).

Distribución. Cuenca del río de Atchafalaya, cerca de New Orleans, Louisiana; Escatawpa, condado Jackson, Mississippi; río Tuxtepec, municipio de Acayucan, Veracruz; Cuatotolapan, cerca de San Andrés Tuxtla y río Papaloapan, Veracruz; río de Tamuín, San Luis Potosí, México. Cerca de Guaos, Cienfuegos, provincia de Santa Clara [Cuba]; Playa Astilleros, Departamento de Colonia, Uruguay; La Rosa, Santa Martha, Colombia (Richardson, 1904; Richardson, 1905; Pearse, 1911; Pearse, 1915; Rathbun, 1912; Rioja, 1948; Truesdale y Merrelliod, 1977; Dale y Anderson, 1982; Román-Contreras, 2004; Román-Contreras y Bourdon, 2001).

Hábitat local. Praderas de *Ruppia maritima*, y raíces de gramíneas en substrato arenoso, 0.20-0.45 m de profundidad.

Comentarios taxonómicos. Las hembras examinadas de *P. bithynis* tienen los caracteres siguientes: 1) el margen anterior de la cabeza ligeramente curva; 2) los ángulos anterolaterales de la cabeza producidos en procesos agudos y prominentes y 3) urópodos ausentes.

En contraste con el ejemplar tipo de Richardson (1904), las hembras tienen: 1) ojos visibles; 2) pigmentación escasa en los oostegitos y 3) el último segmento del pleón con una muesca central profunda en forma de V en vez de un borde emarginado.

Los machos tienen: 1) el cuerpo casi 2 veces tan largo como ancho; 2) el primer pleómero más ancho que el séptimo pereómero; 3) el abdomen aproximadamente una y

media veces más ancho que largo; 4) la segmentación del pleón indicada abdominal y lateralmente, pero está fusionado en la superficie dorsal y 5) presencia de ojos.

Las diferencias en los machos examinados son: 1) algunos especímenes tienen pequeñas marcas de la pigmentación dorsal, 2) el último segmento del pleón tiene forma de bulbo alargado y 3) los pleópodos tienen forma de botella.

Los ejemplares examinados son semejantes a la descripción de Richardson (1904), pero mientras que en las recolectas no estén disponibles machos y hembras adultas los ejemplares analizados se confieren a *P. bithynis*.

Probopyrus cf. *bithynis* se registra por primera vez para la laguna de Términos, suroeste del golfo de México.

Con la adición de *A. hyptius*, *M. carolii* y *P. mortenseni* a la lista de epicarídeos en aguas mexicanas, el número de especies aumenta a 23 para el Atlántico y a 43 para México, respecto a los registros previos (Román-Contreras, 2008); esta diversidad podría aumentar en un futuro mediante la descripción de nuevas especies o hallazgos de otras especies aún no registradas para México.

Discusión

Los isópodos epicarídeos presentes en ambas costas de México han sido poco estudiados (Román-Contreras, 2008). Sin embargo, existen regiones biogeográficas como el Indo Pacífico tropical y subtropical, y el Atlántico americano, donde este grupo de organismos presenta su mayor riqueza específica (Markham 1986, 1992).

An (2009) y Boyko y Williams (2009) inferen que existen cerca de 595 especies de bopíridos que parasitan decápodos en el mundo; mientras que Markham (1986, 1992) mencionó que para el Pacífico este, la diversidad de especies de epicarídeos es muy baja comparada con otras regiones del mundo, lo cual probablemente se debe a la insuficiencia de muestreos realizado para este grupo de crustáceos.

Si bien se reconoce que los isópodos epicarídeos han recibido poca atención en México, también la tesis de Markham (1986, 1992) parece acertada, pues para el país Román-Contreras (2008) reportó para el periodo entre 1897 y 2005 sólo 19 especies para las costas de Pacífico y 20 para el Atlántico. No obstante, estas cifras parecen subestimadas pues a la fecha se calcula que esos números pueden elevarse para las costas mexicanas al incluir otras especies que aún permanecen inéditas.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo brindado para la realización del

proyecto PCECBNA-021923 (ICMyL-UNAM-CONACYT 1985/1986) realizado en la laguna de Términos, Campeche; a J. A. Reda-Deara, técnico académico de la Estación El Carmen (ICMyL-UNAM), por su valioso apoyo en los trabajos de campo y laboratorio; asimismo, a los árbitros y editores, quienes hicieron invaluable comentarios y sugerencias para mejorar la primera versión del manuscrito final.

Literatura citada

- Adkison, D. L. y R. W. Heard. 1978. Description of a new genus and species of Pseudioninae (Isopoda: Bopyridae) parasite of the hermit crab *Pagurus annulipes* (Stimpson) from North Carolina. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 91:408-417.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos y E. Lira. 1996. Decapoda. In Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. E. Llorente B., A. García Aldrete y E. González Soriano (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad/ Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p.103-109.
- An, J. 2009. A review of bopyrid isopods infesting crabs from China. *Integrative and Comparative Biology* 49:95-105.
- Anderson, G. 1975. Metabolic response of the caridean shrimp *Palaemonetes pugio* to infection by the adult epibranchial isopod parasite *Probopyrus pandalicola*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 52A:201-207.
- Anderson, G. 1990. Postinfection mortality of *Palaemonetes* spp. (Decapoda: Palaemonidae) following experimental exposure to the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* (Packard) (Isopoda: Epicaridea). *Journal of Crustacean Biology* 10:284-292.
- Beck, J. T. 1979. Population interactions between a parasite castrator, *Probopyrus pandalicola* (Isopoda: Bopyridae), and one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus* (Decapoda: Caridea). *Parasitology* 79:431-449.
- Beck, J. T. 1980a. Life history relationships between the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* and one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *The American Midland Naturalist* 104:135-150.
- Beck, J. T. 1980b. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola*, on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *The Biological Bulletin* 158:1-15.
- Beck, J. T. 1980c. Larval and adult habitats of a branchial bopyrid *Probopyrus pandalicola* on one of its freshwater shrimp hosts *Palaemonetes paludosus*. *Crustaceana* 38:265-270.
- Bonnier, J. 1900. Contribution à l'étude des épicarides les Bopyridae. *Travaux de la station zoologique de Wimereux* 8:1-475.
- Bourdon, R. 1967. Sur deux nouveaux épicarides (Isopoda) parasites de crustacés décapodes. *Zoologische Mededelingen* 42:167-174.
- Bourdon, R. 1968. Les Bopyridae des mers Européennes. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, nouvelle serie* 50:79-411.
- Bourdon, R. 1980. Les espèces du genre *Bopyrella* J. Bonnier (Crustacea, Isopoda, Bopyridae). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Paris 4^e sér.* 2:185-236.
- Bourdon, R. y J. C. Markham. 1980. A new genus and species of bopyrid isopod infesting alpheid shrimps of the genus *Synalpheus* in the western Atlantic Ocean. *Zoologische Mededelingen* 55:221-230.
- Boyko, C. B. y J. D. Williams. 2003. A revision of *Anathelges* and *Stegophryxus* (Isopoda: Bopyridae: Athelginae) with descriptions of two new genera and one new species. *Journal of Crustacean Biology* 23:795-813.
- Boyko, C. B. y J. D. Williams. 2009. Crustacean parasites as phylogenetic indicators in decapod evolution. In *Decapod crustacean phylogenetics*, J. W. Martin, K. A. Crandall y D. L. Felder (eds.). CRC. Boca Raton, Florida. p. 197-220.
- Bruce, A. J. 1972. *Orophryxus shiinoi* gen. nov. sp. nov., an unusual phryxid (Crustacea, Isopoda, Bopyridae) parasitic upon a pontoniid shrimp from Zanzibar. *Parasitology* 64:445-450.
- Camp, D. K., W. G. Lyons y T. H. Perkins. 1998. Checklist of selected shallow-water marine invertebrates of Florida. Florida Marine Research Institute Technical Report TR-3. 1-209 p.
- Chace, F. A. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 98:1-179.
- Chopra, B. 1923. Bopyrid isopods parasitic on Indian Decapoda Macrura. *Records of the Indian Museum* 25:411-550.
- Chopra, B. 1930. Further notes on bopyrid isopods parasitic on Indian Decapoda Macrura. *Records of the Indian Museum* 32:113-147.
- Dale, W. E. y G. Anderson. 1982. Comparison of morphologies of *Probopyrus bithynis*, *P. floridensis* and *P. pandalicola* larvae reared in culture (Isopoda, Epicaridea). *Journal of Crustacean Biology* 2:392-409.
- Day, J. W., C. Coronado-Molina, F. R. Vera-Herrera, R. Twilley, V. H. Rivera-Monroy, H. Álvarez-Guillén, R. Day y W. Conner. 1996. A seven year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany* 55:39-60.
- García-Gómez, J. 1983. Revision of *Iridopagurus* (Crustacea: Decapoda: Paguridae) with the descriptions of new species from American waters. *Bulletin of Marine Science* 33:10-54.
- Giard, A. y J. Bonnier. 1888. Sur deux nouveaux genres d'Épicarides (*Probopyrus* et *Palaegyge*). *Comptes rendus*

- des séances de l'Académie des Sciences Paris:1-3.
- Gissler, C. F. 1882. A singular parasitic isopod crustacean and some of its developmental stages. *American Naturalist* 16:6-12.
- Kensley, B. y M. Schotte. 1989. Guide to the marine isopod crustaceans of the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 308 p.
- Lemos-de Castro, A. 1974. Crustáceos isópodos epicarideos do Brasil. IX. Gênero *Probopyrus* Giard et Bonnier. *Revista Brasileira de Biologia* 34:209-218.
- Markham, J. C. 1972. Two new genera of western Atlantic abdominally parasitizing Bopyridae (Isopoda, Epicaridea), with a proposed new name for their subfamily. *Crustaceana Suppl.* 3:39-56.
- Markham, J. C. 1974. Parasitic bopyrid isopod of the amphipod American genus *Stegophryxus* Thompson with the description of a new species from California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 73:33-41.
- Markham, J. C. 1978. Bopyrid isopods parasitizing hermit crabs in the northwestern Atlantic Ocean. *Bulletin of Marine Science* 28:102-117.
- Markham, J. C. 1985. A review of the bopyrid isopods infesting caridean shrimps in the northwestern Atlantic Ocean, with special reference to those collected during the Hourglass Cruises in the Gulf of Mexico. *Memoirs of the Hourglass Cruises* 7:1-156.
- Markham, J. C. 1986. Evolution and zoogeography of the Isopoda Bopyridae, parasites of Crustacea Decapoda. In *Crustacean biogeography*. Crustacean Issues 4, R. H. Gore y K. L. Heck (eds.). Balkema, Leiden. p. 143-164.
- Markham, J. C. 1988. Descriptions and revisions of some species of Isopoda Bopyridae of the northwestern Atlantic Ocean. *Zoologische Verhandelingen* 246:3-63.
- Markham, J. C. 1990. Crustacea Isopoda: new records of Bopyridae from New Caledonian waters. In *Resultats des Campagnes Musorstom*, vol. 6, A. Crosnier (ed.). *Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle (A)* 145:55-59.
- Markham, J. C. 1992. The Isopoda Bopyridae of the eastern Pacific. Missing or just hiding? *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 17:1-4.
- Markham, J. C. 2003. A worldwide list of hermit crabs and their relatives (Anomura: Paguroidea) reported as hosts of Isopoda Bopyridae. *Memoirs of Museum Victoria* 60:71-77.
- Markham, J. C. y F. E. Donath-Hernández. 1990. Crustacea of Sian Ka'an, including orders Nectiopoda, Stomatopoda, Thermosbaena, Mysidacea, Cumacea, Tanaidacea, Isopoda and Decapoda. In *Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*, D. Navarro y J. G. Robinson (eds.). vol. 1. Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), Chetumal / Program of studies in Tropical Conservation, University of Florida, Gainesville. p. 239-256.
- Markham, J. C., F. E. Donath-Hernández, J. L. Villalobos-Hiriart y A. Cantú Díaz-Barriga. 1990. Notes on the shallow-water marine crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 61:405-446.
- McDermott, J. J. 1998. Prevalence of two epicaridean isopods (Bopyridae and Entoniscidae) associated with the hermit crab *Pagurus longicarpus* Say, 1817 (Anomura) from the New Jersey coast (U.S.A.). *The Journal of Parasitology* 84:1042-1045.
- McDermott, J. J. 2001. Symbionts of the hermit crab *Pagurus longicarpus* Say, 1817 (Decapoda: Anomura): new observations from New Jersey waters and a review of all known relationships. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114:624-639.
- Morris, J. A. 1948. Studies on the host-parasite relationship of *Probopyrus pandalicola* (Packard). *The Catholic University of America, Biological Studies* 8:1-20.
- Nierstrasz, H. F. y G. A. Brender à Brandis. 1925. Epicaridea. *Bijdragen tot de Kennis der fauna van Curaçao. Resultaten eener van Dr. C. J. van der Horst in 1920. Bijdragen tot de Dierkunde* 24:1-8.
- Nierstrasz, H. F. y G. A. Brender à Brandis. 1929. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. Epicaridea I. *Videnskabelige Meddelelser* 87:1-44.
- Nierstrasz, H. F. y G. A. Brender à Brandis. 1931. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-1916. Epicaridea II. *Videnskabelige Meddelelser* 91:147-226.
- Pearse, A. S. 1911. Report on the Crustacea collected by the University of Michigan-Walker Expedition in the State of Vera Cruz, Mexico. *The Michigan Academy of Science* 13th Report:108-113.
- Pearse, A. S. 1915. An account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. *Proceedings of the United States National Museum* 49:531-556.
- Pullen, E. J., C. R. Mock y R. D. Ringo. 1968. A net for sampling the intertidal zone of an estuary. *Limnology and Oceanography* 13:200-202.
- Rathbun, M. J. 1912. Some Cuban Crustacea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 54:451-460.
- Reinhard, E. G. 1949. Experiments on the determination and differentiation of sex in the bopyrid *Stegophryxus hyptius* Thompson. *The Biological Bulletin* 96:17-31.
- Richardson, H. 1901. Key to the isopods of the Atlantic coast of North America with descriptions of new and little known species. *Proceedings of the United States National Museum* 23:575-579.
- Richardson, H. 1904. Contribution to the natural history of the Isopoda. *Proceedings of the United States National Museum* 27:1-113.
- Richardson, H. 1905. A monograph on the isopods of North America. *Bulletin of the United States National Museum*

- 54:1-727.
- Rioja, E. 1948. Estudios Carcinológicos XIX. Un nuevo crustáceo isópodo, parásito de la familia de los Bopiridos del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 19:169-174.
- Rodríguez-Almaraz, G. A., A. Leija-Tristán y R. Mendoza. 2000. Records of caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) from the coasts of the Mexican Pacific Ocean, Gulf of Mexico and Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 67:857-867.
- Román-Contreras, R. 1986. Comportamiento nictimeral de crustáceos decápodos en la Boca del Estero Pargo, laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 13:149-158.
- Román-Contreras, R. 1988. Características ecológicas de los crustáceos decápodos de la Laguna de Términos. *In* *Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos*, A. Yáñez-Arancibia y J. W. Day, Jr. (eds.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM y Coastal Ecology Institute (LSU). Editorial Universitaria, México, D. F. p. 305-322.
- Román-Contreras, R. 2004. The genus *Probopyrus* Giard & Bonnier, 1888 (Crustacea: Isopoda: Bopyridae) in the eastern Pacific with seven new records for Mexico. *In* *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico este 3* [Contributions to the study of east Pacific crustaceans 3], M. E. Hendrickx (ed.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, D. F. p. 153-168.
- Román-Contreras, R. 2008. Estudios y registros de isópodos epicarideos de México: 1897-2005. *In* *Crustáceos de México: Estado actual de su conocimiento*, F. Álvarez y G. A. Rodríguez-Almaraz (eds.). Dirección de Publicaciones, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León. p. 81-114.
- Román-Contreras, R. y L. S. Campos-Lince. 1993. Aspectos reproductivos y aproximación a un modelo de crecimiento para una población de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) en el río Palizada, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 20:55-65.
- Román-Contreras, R. y R. Bourdon. 2001. *Probopyrus insularis*, a new species (Isopoda: Bopyridae), a parasite of *Macrobrachium faustinum* (Saussure de, 1857) (Decapoda: Palaemonidae), with criteria to differentiate species of *Probopyrus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114:918-928.
- Román-Contreras, R. y J. Romero-Rodríguez. 2005. Incidence of infestation by *Bopyrina abbreviata* Richardson, 1904, (Isopoda: Bopyridae) on *Hippolyte zostericola* (Smith, 1873) (Decapoda: Hippolytidae) in Laguna de Términos, Gulf of Mexico. *Nauplius* 13:83-88.
- Romero-Rodríguez, J. y R. Román-Contreras. 2008. Aspects of the reproduction of *Bopyrinella thorii* (Richardson, 1904) (Isopoda: Bopyridae), a branchial parasite of *Thor floridanus* Kingsley, 1878 (Decapoda: Hippolytidae) in Bahía de la Ascensión, Mexican Caribbean. *Crustaceana* 81:1201-1210.
- Rouse, W. L. 1970. Littoral Crustacea from southwest Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences* 32:127-152.
- Shiino, S. M. 1933. Bopyrids from Tanabe Bay. *Memoirs of the College of Science Imperial University, series B*, 8:249-300.
- Schultz, G. A. 1969. The marine isopod crustaceans. VM. C. Brown, Dubuque, Iowa. 359 p.
- Strömberg, J. O. 1971. Contribution to the embryology of bopyrid isopods with special reference to *Bopyroides*, *Hemiarthrus* and *Pseudione* (Isopoda, Epicaridea). *Sarsia* 47:1-46.
- Thompson, M. T. 1902. A new isopod parasitic on the hermit crab. *Bulletin of the United States Fish Commission* 21:53-57.
- Truesdale, F. M. y W. J. Mermilliod. 1977. Some observations on the host-parasite relationship of *Macrobrachium ohione* (Smith) (Decapoda, Palaemonidae) and *Probopyrus bithynis* Richardson (Isopoda, Bopyridae). *Crustaceana* 32:216-220.
- Van Name, W. G. 1936. The American land and freshwater isopod crustacean. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 71:485-489.
- Verdi, A. C. 1991. Presencia de *Probopyrus bithynis* Richardson, 1904 en el Uruguay (Isopoda, Epicaridea, Bopyridae). *Revista Brasileira de Biología* 51:335-339.
- Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day. 1982. Ecological characterization of Términos Lagoon, a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of Mexico. *In* *Coastal Lagoons*. H. Postma y P. Laserre (eds.). *Proceedings International Symposium on Coastal Lagoons, Oceanologica Acta, Spec. vol.* SCOR/IABO/ UNESCO, Bordeaux. p. 431-440.
- Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr. (eds.). 1988. *Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del golfo de México: la región de la laguna de Términos*. UNAM, México, D. F./ OEA, Washington, D.C. 518 p.



Distributional data and taxonomic notes on the flea *Strepsylla* (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neopsyllinae: Phalacropsyllini)

Datos de distribución y notas taxonómicas de las especies de *Strepsylla* (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neopsyllinae: Phalacropsyllini)

Roxana Acosta

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

✉ roxana_a2003@yahoo.com.mx

Abstract. *Strepsylla* Traub, 1950 is considered a New World flea genus, parasitizing, in most cases, species of Muridae, particularly peromyscines. Thirteen species of *Strepsylla* are addressed with respect to their taxonomic characters, host preferences and geographic distribution. A detailed list of material is included.

Key words: parasites, New world fleas, peromyscines, taxonomic characters.

Resumen. *Strepsylla* Traub, 1950 es considerado un género de pulgas del nuevo mundo, que en la mayoría de los casos parasitan muridos, particularmente peromysinos. Se comentan algunos de los caracteres taxonómicos, preferencia de huéspedes, distribución geográfica y el material examinado de las 13 especies del género.

Palabras clave: parásitos, pulgas del nuevo mundo, peromysinos, caracteres taxonómicos.

Introduction

Strepsylla Traub, 1950 belongs to the tribe Phalacropsyllini Wagner, 1939, which contains 6 genera and 60 species, the majority of which are distributed in the New World, except for 4 Palearctic species of *Catallagia* (Hopkins and Rothschild, 1962; Adams and Lewis, 1995). *Strepsylla* has the southernmost distribution in the Americas (Acosta, 2010). *Strepsylla* was described from the state of Michoacán (Traub, 1950). Species assigned to this genus are distributed from northern Mexico to Panama. *Strepsylla* is considered 1 of 2 genera endemic to the Caribbean subregion, related to the New World scheme of biogeographical subdivision in Medvedev (1996, 2000). The 13 species are all primarily parasites of peromyscine and microtine rodents, but they occur occasionally on other rodents (Acosta, 2010).

My objectives are to provide new taxonomic and distributional information, and elucidate the hosts of the species of the *Strepsylla*.

Materials and methods

Data were obtained from the literature and specimens from different collections. I examined 205 slide mounted

specimens, including the primary types of 5 species. Specimens were examined with an Olympus vanox-T microscope (Olympus Corporation, Tokyo, Japan). Specimens were obtained on loan from the following institutions: AMNH, American Museum of Natural History, New York, New York; BMNH, Department of Entomology, The Natural History Museum, London, U.K.; CMNH, The Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania; IBUNAM, Laboratorio de Acarología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., Mexico; BYU Collection, Monte L. Bean Life Science Museum (MLBLSM), Brigham Young University, Provo, Utah; RPE, Personal Collection of Ralph Eckerlin, Northern Virginia Community College (NVCC), Annandale, Virginia; MZFC-S, Colección de Siphonaptera, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, D.F., Mexico; and USNM, Department of Entomology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Results

Strepsylla dalmati Traub and Barrera, 1955

Strepsylla dalmati Traub and Barrera, 1955: 541.

Distribution. Guatemala, Costa Rica, Honduras, and Panama.

Recibido: 10 diciembre 2010; aceptado: 12 enero 2011

Hosts. Muridae: *Peromyscus aztecus* (Saussure, 1860), *P. mexicanus* (Saussure, 1860), *P. nudiceps* (J. Allen, 1891) = *P. mexicanus*, *Peromyscus* sp., *Reithrodontomys mexicanus* (Saussure, 1860), *Scotinomys teguina* Alston, 1877, and *S. xerampelinus* Bangs, 1902; and Sciuridae: *Sciurus granatensis* Humboldt, 1811.

Comments. The widely separated distribution records for this species support the need for additional collecting and suggest that the southernmost range of the genus remains yet to be discovered. The host preference is peromyscine rodents. It shares with other species the flap of the sternite IX with spiniform bristle not curly (Fig. 1) as *S. davisae*, *S. machadoi*, and *S. schmidtii*. In the specimens of *S. dalmati* examined from Costa Rica, Honduras and Panama, the last segment of the metatarsus has 5 pairs of plantar setae with the proximal pair displaced mesad, as in the other species of the genus. This character was diagnostic in the original description of the specimens from Guatemala (Traub and Barrera, 1955). It is possible that the absence of the character is only on the holotype, which was the only specimen of the species not reviewed. Specimens from Costa Rica have 2 setae near the apex of the movable process that are slightly longer than in the holotype (compare figures from original publication) and the movable process is somewhat wider; plus they have 3 long setae in sternite VIII instead of 2. I consider these differences within the range of geographic variation, because the majority of the remaining characters of the species are consistent.

Material examined. **Costa Rica.** San José. 10 km S Empalme, 2560 m, 1–2/I/1993, 1 male, 7 females ex *P. mexicanus*, R. P. Eckerlin (RPE); 14 km S Empalme, 2499 m, 29/III/1987, 1 male, 1 female ex *P. mexicanus*, R. P. Eckerlin (RPE); idem 31/XII/1992, 1 female ex *Scotinomys* sp., R. P. Eckerlin (RPE); 14 km SE Empalme, 2499 m, 23, 29/III/1986, 3 males, 2 females ex *S. xerampelinus* and *P. nudipes* = *P. mexicanus*, R. P. Eckerlin (RPE); 14 km S Empalme, 2499 m, 29/III/1987, 1 male, 1 female ex *P. mexicanus*, R. P. Eckerlin (RPE); Cerro de la Muerte, 3352 m, 4/I/1999, 1 male ex *P. mexicanus*, R. P. Eckerlin (RPE); 4 km S, 2 km E, Ojo de Agua, 21/V/1986, 1 male ex *P. mexicanus*, R. P. Eckerlin (RPE). **Honduras.** Depto. Lempira. Parque Nacional Celaque, Naranjo, 2560 m, 4, 6, 8, 11/II/1998, 6 males, 4 females ex *P. aztecus*, *P. mexicanus*, *R. mexicanus*, and *Scotinomys teguina*, R. P. Eckerlin (RPE); Don Tomas, 2083 m, 4–5, 7/II/1998, 2 males, 1 female ex *P. aztecus*, and *S. teguina*, R. P. Eckerlin (RPE); Depto. Francisco Morazan, Parque Nacional La Tigra, 1900–2100 m, 1–5/I/1995, 3 males, 4 females ex *Peromyscus*, ex *P. aztecus*, R. P. Eckerlin (RPE). **Panama.** Chiriquí. Bambito - Cerro Punta, camino Boquete, 1828–2346 m, 8–9, 14/III/1962, 2 males, 3 females ex *P. nudipes* = *P. mexicanus*, Keenan and Tipton

(MWH); idem 7150 m, 12/III/1962, 1 male ex *P. nudiceps* = *P. mexicanus*, Keenan and Tipton (MWH); Prov. Cerro Punta, Abore Marinz Dairy, 25/IV/1960, 1 female ex *Sciurus granatensis*, Keenan and Tipton (BMNH).

Strepsylla davisae Traub and Johnson, 1952

Strepsylla davisae Traub and Johnson, 1952: 4.

Distribution. Mexico (Durango).

Host. Muridae: *Peromyscus* sp.

Comments. Distal arm of sternite IX (Fig. 2) as in *S. fautini* more or less same width, apically with 2 slender setae. Neither the host preference nor the distribution can be accurately inferred with the existing data.

Material examined. **Mexico.** Durango: 11.2 km NE Revolucioneros, 2438 m, 29/VII/1965, 2 males ex *Peromyscus* sp., J. J. O'Keefe and R. Kronmeyer (CMNH, USNM); 12.8 km S El Salto, 9/VIII/1965, 1 female ex *Peromyscus* sp. (USNM).

Strepsylla fautini Traub, 1950

Strepsylla fautini Traub, 1950: 80; Traub and Johnson 1952: 4.

Distribution. Mexico (Michoacán).

Host. Muridae: *Peromyscus hylocetes* Merriam, 1898.

Comments. Male distinguishable from other species by the double spiral of the twisted spiniform on distal arm of sternite IX (Fig. 3). Distal arm of sternite IX not unlike that of *S. davisae* or *S. longicauda*, but straighter; apex of the flap longer than distal arm. Crochet with 1 arm as in *S. machadoi*, but slender at the apex and wider at the base (Fig. 4). Inmovable process square as in *S. ixtilanensis* and *S. mina*. Female unknown. Neither the host preference nor distribution can be accurately inferred with the existing data.

Material examined. **Mexico.** Michoacán: Mount Tancitaro, 2377 m from *P. hylocetes*. Holotype male, Field Museum of Natural History (Chicago) (FMNH). The paratype male collected from same locality as the holotype, coll. by R. Traub.

Strepsylla ixtilanensis Acosta, 2010

Strepsylla ixtilanensis Acosta, 2010: 294.

Distribution. Mexico (Oaxaca).

Host. Muridae: *Peromyscus difficilis*.

Comments. Separable from all known *Strepsylla* species in that the dorsal margin of male fixed process is somewhat sinuate instead of convex or almost straight (Fig. 5) as in *S. queretana* and *S. taluna*. Movable process as wide as that of *S. dalmati*, *S. taluna*, and *S. queretana*. This species is similar to *S. davisae*, by the spinulose flap and the spiniform of the distal arm of the sternite IX (Fig. 6), and the setae of the fixed and movable processes. The hyperdevelopment of

lateral lobes is unique from other species. Known only from males (Acosta, 2010). Neither the host preference nor the distribution can be accurately inferred with the existing data. **Material examined.** **Mexico.** Oaxaca: Ixtlán, 8.75 km SE de Santa María Yavesía, 19°10.2'N, 96°22.5'W, fir forest, 2990 m. Holotype male 06073 MZFC-S, 24/IV/2002, G. Ambriz. Paratypes (3 males) 06072, 06074 and 06075 MZFC-S, coll. by G. Ambriz, the locality and host for these specimens are the same as the holotype.

***Strepsylla longicauda* Acosta, 2010**

Strepsylla longicauda Acosta, 2010: 292.

Distribution. Mexico (Durango and Nuevo León).

Host. Muridae: *Peromyscus* sp.

Comments. Separable from all known *Strepsylla* species in that the dorsal margin of male fixed process (Fig. 7) is straight instead of somewhat sinuate as *S. queretana* and *S. ixtlanensis* and in that there is a dense patch of many thin short setae. The number of long setae on movable process less than in *S. mina* and *S. machadoi*. The missing information of the type host species supports the need for additional collecting to determine host preferences (Acosta, 2010).

Material examined. **Mexico.** Nuevo León: Cerro Potosí. Holotype male, coll. V. J. Tipton, 1964 (MWH). Paratypes. Cerro Potosí, 1 male ex unknown, V. J. Tipton, 1964 (MWH). Durango: 804 m SE Buenos Aires, 2651 m, 3/VIII/1965, 1 male, 1 female ex *Peromyscus* sp., J. J. O'Keefe, E. Fisher, and R. Kronmeyer (CMNH).

***Strepsylla machadoi* Barrera and Traub, 1963**

Strepsylla machadoi Barrera and Traub, 1963: 191.

Distribution. Mexico (Guerrero).

Hosts. Muridae: *Oryzomys alfaroi* (J. A. Allen, 1891), *Megadontomys thomasi* (Merriam, 1898), *Peromyscus boylii levipes* Merriam, 1898 = *P. levipes* Merriam, 1898, *P. megalops* (Merriam, 1898), *P. osgoodomys banderanus* (J. A. Allen, 1897) = *Osgoodomys banderanus* (J. A. Allen, 1897), and *Peromyscus* sp.

Comments. Although dissimilar to most species in the genus, *S. machadoi* resembles *S. villai* and *S. longicauda* more than the other species. *S. machadoi* has marginal setae on flap of distal arm of sternum IX (Fig. 8); in all other species, the dorsal margin of fixed process is nearly straight or only slightly concave; there is no posterior hump, and there is a small sinus on the posterior margin of the sternite VIII. Further, in *S. machadoi* sternite VIII is definitely higher than wide, whereas in *S. villai*, it is wider than high; in fact in none of the other species is this segment significantly longer than broad. Crochet is different from other species of the genus (Fig. 9). Specimens have been collected in the Mexican state

of Guerrero, so I assume a restricted geographical distribution in Guerrero. Specimens were collected from 4 species of rodents; most of the records were taken from genus *Peromyscus* and 1 on the species *P. megalops*. The type series was collected in Mexico; Guerrero Puerto Chico, Omiltemi from *Peromyscus* sp. and Chichihualco, Camotla, ex *Osgoodomys banderanus*.

Material examined. **Mexico.** Guerrero: Chichihualco, Puerto Chico, Camotla 16/V/1960, male holotype, 1 female paratype ex *P. osgoodomys banderanus* = *Osgoodomys banderanus*, C. Machado and A. Barrera (MZFC-S); 1.6 km SW of Omiltemi, 2212 m, 3–6, 17/IV/1963, 9 males, 2 females ex *Peromyscus*, A. D. Stock and A. Shaw (MZFC-S, CMNH, USNM); Toro Muerto, San Miguel Totolapan, 1/IV/1983, 1 male ex *Peromyscus*, J. Juárez G. (MZFC-S); km 14 carr. Puerto del Gallo - El Paraíso, 26/XI/1983, 1 male, 2 females ex *M. thomasi*, J. Juárez G. (MZFC-S); Agua Fria, 22 km SW de Yextla, 2600 m, 11/IV/1963, 1 male, 10 females ex *Peromyscus*, T. Álvarez (BMHN, MZFC-S); Chilpancingo, Omiltemi, Cañada de agua fría, 6/VIII/1985, 1 male, 4 females ex *M. thomasi*, J. Juárez G. (MZFC-S); Los Retrocesos, 3/IX/1983, 1 male ex *O. alfaroi*, J. Juárez G. (MZFC-S); Tlacotepec, Puerto del Gallo, 1/IX/1983, 1 male ex *P. megalops*, J. Juárez G. (MZFC-S); 29/III/1983, 1 female ex *M. thomasi*, J. Juárez G. (MZFC-S); 30/VII/1983, 1 female ex *P. boylii levipes* = *P. levipes*, J. Juárez G. (MZFC-S); 7/VIII/1983, 1 female ex unknown, J. Juárez G. (MZFC-S); 30/VIII/1983, 3 females ex *P. megalops*, J. Juárez G. (MZFC-S); 4/XII/1984, 1 female ex *Peromyscus*, J. Juárez G. (MZFC-S); Tlacotepec, El Iris, 7 km W de Puerto del Gallo, 3/VII/1983, 1 male ex *P. megalops*, J. Juárez G. (MZFC-S); 31/VII/1983, 1 female ex *P. megalops*, J. Juárez G. (MZFC-S); idem 25/XI/1983, 1 female ex *Peromyscus*, J. Juárez G. (MZFC-S); Leonardo Bravo, Carrizal de Bravo (17°35'20.1"N 99°50'21.1"W), 2687 m, 16/IV/2003, 2 females ex *Peromyscus*, H. Olguín and A. Garza (MZFC-S); Chilpancingo, 4 km N de Omiltemi, 10/IV/1983, 2 females ex undetermined *Peromyscus* sp., *P. megalops*, JJG (MZFC-S); km 18, carr. Puerto del Gallo - El Paraíso, La Golondrina, 7/VIII/1983, 1 female ex *Peromyscus*, J. Juárez G. (MZFC-S); Tlacotepec, El Iris, 2/IX/1983, 1 female ex *M. thomasi*, J. Juárez G. (MZFC-S); 25/XI/1983, 2 females ex *Peromyscus*, and *M. thomasi*, J. Juárez G. (MZFC-S); 5/XII/1984, 1 female ex *P. megalops*, J. Juárez G. (MZFC-S); La Golondrina, 28/X/1983, 2 females ex *P. megalops*, J. Juárez G. (MZFC-S); Nueva Delhi, 23/VII/1984, 1 female ex *Peromyscus*, J. Juárez G. (MZFC-S).

***Strepsylla mina* Traub, 1950**

Strepsylla mina Traub, 1950: 77.

Distribution. Mexico (Distrito Federal, Estado de México, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos and Querétaro).

Hosts. Muridae: *Microtus mexicanus* (Saussure, 1861), *M. mexicanus phaeus*, *Microtus* sp., *Neotomodon alstoni* Merriam, 1898, *P. boylii levipes* = *P. levipes*, *P. difficilis* (J. A. Allen, 1891), *P. hylocetes*, *P. maniculatus*, *P. melanotis* (J. A. Allen and Champan, 1897), *Peromyscus*, and *Reithrodontomys* nest.

Comments. Very long setae on posterior margin of movable process (Fig. 10) as in *S. machadoi* and *S. longicauda*. Crochet similar to *S. villai* and *S. tezontli*. Characters of female terminal segments follow: dorsal antesensilial setae present, somewhat smaller than ventral one; single spermatheca with bulga slightly longer than wide, hilla about one and a half times as long as bulga, broadening towards apex, apex not much narrower than bulga, dorsal wall of hilla entering into bulga for about one third the length of the latter. The host preferences are mainly for 2 sympatric species of mice (*P. maniculatus* and *P. melanotis*), parasitized by this flea in 6 of the 7 states where this flea has been found. The altitudinal range is more than 2600 m. The type series included 4 male and 12 female paratypes collected from the same locality as the holotype, Mount Tancitaro, Michoacán on *M. mexicanus phaeus*, *P. melanotis* and *N. alstoni*.

Material examined. **Mexico.** Distrito Federal: La Venta, 22/XII/1951, 1 female ex *P. truei*, I. Bassols and A. Barrera (MZFC-S); 2 km NE Ajusco, 2/XI/1966, 1 male, 2 females ex *Peromyscus*, A. Ocaña (MZFC-S); Cuajimalpa, Cabeza del Toro, P. Nal. Desierto de los Leones, 3514 m (19°17'27"N 99°17'58"W), 8/II/2004, 1 male, 1 female ex *P. maniculatus*, H. Olguín (MZFC-S); Cuajimalpa 1 km del paraje Cruz Blanca sobre brecha corta fuego, Parque. Nal. Desierto de los Leones, 3020 m (19°18'13.1"N 99°19'34.1"W), 28/II/2004, 1 male ex *P. difficilis*, H. Olguín (MZFC-S); Parres, 3100 m, 26/VI/1965, 2 males, 4 females ex *Peromyscus* and *N. alstoni*, E. Martín (MZFC-S); *idem* 3000 m, 25/I/1965, 2 males, 6 females ex *Peromyscus*, E. Martín (MZFC-S); Contreras, 3300 m, 1/XI/1966, 1 male, 2 females ex *Peromyscus*, T. Álvarez (MZFC-S); La Venta, 2850 m, 29/III/1952, 1 male ex *P. hylocetes*, I. Bassols and A. Barrera (MZFC-S). Estado de México: Lagunas de Zempoala, nr. Ojotongo, 2743 - 2788 m, 20, 24/III/1963, 2 males, 1 female ex *Peromyscus* and *P. maniculatus*, R. Traub, A. D. Stock, and J. H. Shaw (CMNH); Lagunas de Zempoala nr. Morelos, 2788 m, 18/III/1963, 1 male, 1 female ex *Peromyscus*, R. Traub (CMNH); Lagunas de Zempoala, La Cachucha, 2865 m, 24/III/1963, 1 male ex *P. maniculatus*, J. H. Shaw (CMNH). Hidalgo: El Chico, 13/VI/1952, 2 females ex *P. maniculatus*, R. MacGregor and A. Barrera (MZFC-S). Popocatepetl, 3100 m, 9/X/1950, 1 female ex *N. alstoni*,

A. Barrera (MZFC-S); *idem* 28/X/1950, 2 females ex *P. melanotis*, A. Barrera and G. W. Wharton (MZFC-S); *idem* 11/VI/1952, 1 female ex *P. hylocetes*, A. Barrera and R. MacGregor (MZFC-S, USNM); Popocatepetl, 5.5 km S San Pedro Nexapa, 2800 m, 31/V/1964, 1 female ex *Peromyscus*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); Popocatepetl, 5 km E, San Pedro Nexapa, 2700 m, 30/V/1964, 6 males, 3 females ex *P. maniculatus*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); Popocatepetl, San Pedro Nexapa, 19/IV/1964, 1 male, 2 females ex nest of *Reithrodontomys*, A. Barrera (MZFC-S); *idem* 2800 m, 31/V/1964, 1 male, 2 females ex *P. difficilis*, A. Barrera (MZFC-S); *idem* 2700 m, 30/V/1964, 1 male, 2 females ex *P. maniculatus*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S). Jalisco: Nevado de Colima, 3322 m, 20/VII/1965, ex *Microtus*, ex *M. mexicanus*, 3 females (MZFC-S, USNM); *idem* 3352 m, 1 male, 2 females ex *Microtus* (CMNH); *idem* 2255 m, 8/VII/1965, 1 female ex *Peromyscus* (USNM); Nevado de Colima, La Joya, 3352 m, 4, 18, 21-22, 28-29/VI/1965, 5 males, 5 females ex *Microtus* and *P. melanotis*, R. Traub (MWH, CMNH, USNM); 2, 5/VII/1965, 1 male, 3 females ex *Microtus* (USNM); 3291 m, 22/VI/1965, 1 female ex *Peromyscus* (USNM); Nevado de Colima nr la Joya, 3352 m, 19, 21, 24, 27/VI/1965, 1 male, 4 females ex *Peromyscus*, *P. melanotis*, and *P. hylocetes* (USNM); Nevado de Colima, 6.4 km W La Joya, 2895 m, 25/VI/1965, 2 females ex *P. melanotis*, R. Traub and E. M. Fisher (CMNH, USNM); *idem* 3352 m, 25-26/VI/1965, 1 male, 2 females ex *Microtus* (USNM). Michoacán: Tancitaro, Mt Tancitaro, 3200-3505 m, 26/VII/1941, 1 female ex *M. mexicanus phaeus*, R. Traub (BMNH), 2 males paratypes (USNM); *idem* 3352 m, 19, 22/VII/1941, 1 male ex *P. melanotis*, R. Traub (BMNH), 2 females paratypes (USNM). Morelos: km 42 carretera a Cuernavaca, 1 female ex unknown, A. Barrera (MZFC-S); 6.4-9.6 km N of Tres Marías, or Tres Cumbres, 1 male ex unknown, A. Barrera (CMNH). Querétaro: 1 km S de Pinal de Amoles, 2650 m, 6/VIII/1982, 1 female ex *P. boylii levipes* = *P. levipes*, JCM (MZFC-S).

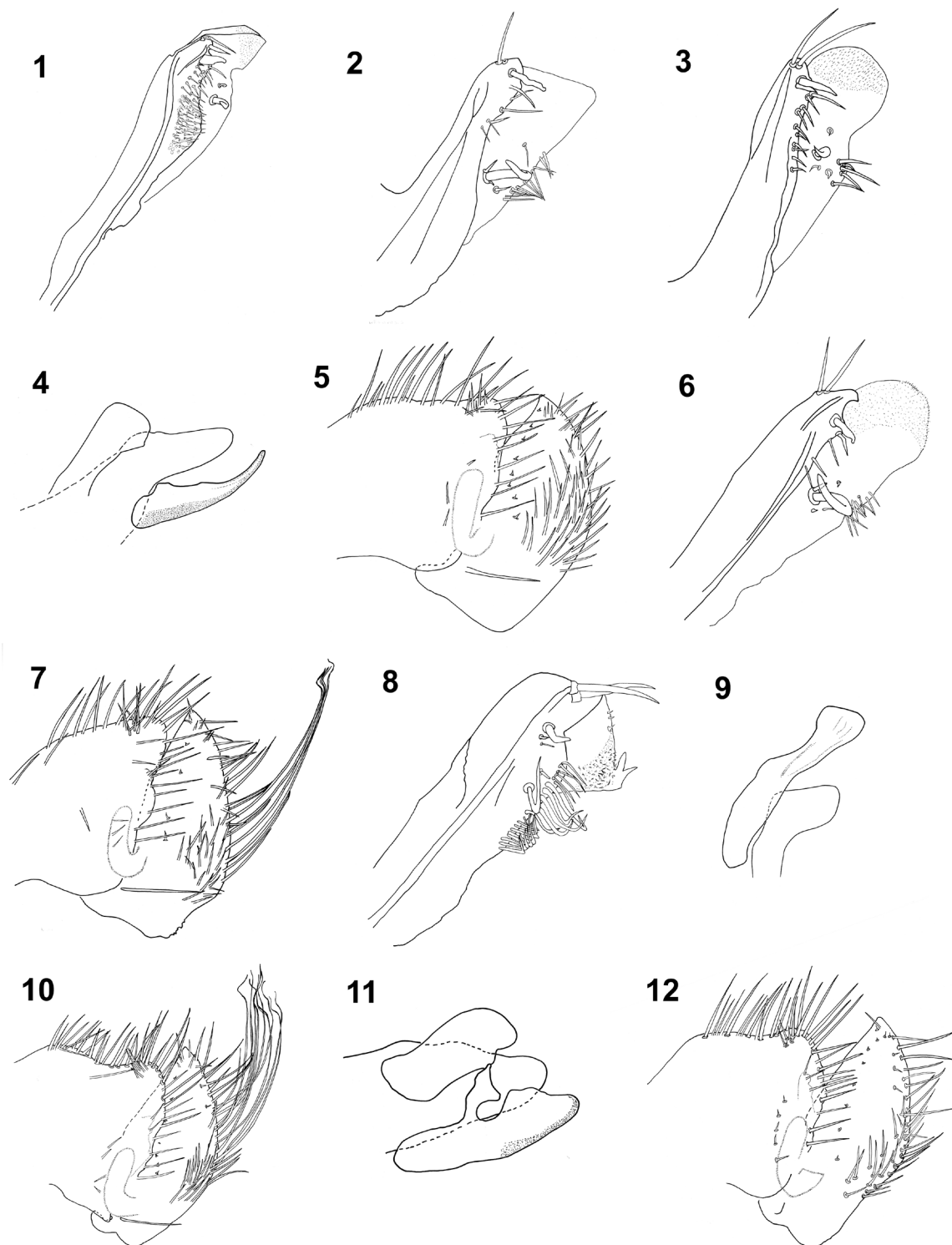
***Strepsylla queretana* Acosta, 2010**

Strepsylla queretana Acosta, 2010: 296.

Distribution. Mexico (Querétaro).

Host. Muridae: *Peromyscus difficilis*.

Comments. Base of lateral lobes wide, similar to *S. fautini*, toward apex narrow and rounded; dorsal lobes wide with a slightly deep cleft near the apex, similar to *S. dalmati*, and *S. taluna*. Crochet (Fig. 11) similar to *S. ixtlanensis*. Movable process with a few slender setae in dorsal margin (Fig. 12) as *S. taluna*. Neither the host preference nor the distribution can be accurately inferred with the existing data. Females unknown.



Figures 1-12. Male genitalia, disal arm of ninth sternite: (1), *Strepsylla dalmati*; (2), *S. davisae*; (3), *S. fautini*. Crochet, dorsal and lateral lobes: (4), *S. fautini*. Movable and fixed process (5). Distal arm of ninth sternite: (6), *S. ixtilanensis*. Movable and fixed process: (7), *S. longicauda*. Distal arm of ninth sternite: (8). Crochets, dorsal and lateral lobes: (9), *S. machadoi*. Movable and fixed process: (10), *S. mina*. Crochet, dorsal and lateral lobes: (11). Movable and fixed process: (12), *S. queretana*.

Material examined. **Mexico.** Querétaro: Maguey Verde, 2290 m. Holotype male (03646 MZFC-S), 24/II/1983, E. Romo, ex *P. difficilis*.

Strepsylla schmidtii Traub and Barrera, 1955

Strepsylla schmidtii Traub and Barrera, 1955: 544.

Distribution. Mexico (Chiapas).

Host. Muridae: *Peromyscus beatae* Thomas, 1903.

Comments. Compared with *S. dalmati*, the crochet lacks a caudally directed upper lobe (Fig. 13) and the distal arm of sternite IX is ventrally straight and weakly sclerotized (Fig. 14). In the original publication, *S. schmidtii* was separated from *S. dalmati* by the presence of 5 pairs of plantar setae, although the proximal pair is smaller than the others and displaced ventrally in the last segment of the metatarsus. Although typical, this character is not actually consistent in all the material examined. Neither the host preference nor distribution can be accurately inferred with existing data, so this species is in need of additional collecting.

Material examined. **Mexico.** Chiapas: Tzontehuitz, 2910 m, 10/VII/1965, 1 male ex *P. beatae*, D. L. Kilgore, Jr. (USNM); 17 km MW of Teopisca, 1981 m, 31/VII/1953, 1 male ex *P. beatae*, Furman and Price (CMNH).

Strepsylla taluna Traub and Johnson, 1952

Strepsylla taluna Traub and Johnson, 1952: 547.

Distribution. Mexico (Distrito Federal, Estado de México, Morelos, and Tlaxcala).

Hosts. Muridae: *Neotomodon alstoni*, *N. alstoni alstoni*, *Neotomodon* sp., *Peromyscus hylocetes*, *P. maniculatus labecula* = *P. maniculatus*, and *Peromyscus* sp.; and Leporidae: *Romerolagus diazi* (Ferrari-Pérez in Diaz, 1898).

Comments. This species is similar to *S. fautini* and *S. davisae* because marginal setae on digitoid are relatively small (Fig. 15); distinctive in that lateral lobes of aedeagus are very broad and subtruncate apically and nearly equal in breadth. Male separable from *S. mina*, *S. machadoi* and *S. longicauda* by the absence of very long setae on posterior margin of movable process, distal arm of sternite IX (Fig. 16) more sickle-shaped and the poorly sclerotized ventral flange smaller than the other species except *S. villai*, ending distally far short of the apex of the arm; the large, twisted spiniform forming one spiral. Sternite IX with 2 antesensilial setae as *S. villai* and *S. fautini*. This flea was found on the endemic volcano mouse *Neotomodon alstoni* in 3 of the 4 states where it was collected and from another 4 species of rodents: however, the data support the need for additional collecting. This species has been previously collected in central Mexico. The record from Distrito Federal: km 43 on Cuernavaca highway, ex R.

diazi is an accidental association, because *Strepsylla* does not parasitize lagomorphs.

Material examined. **Mexico.** Distrito Federal: El Zarco, 3000 m, 12/X/1951, 1 male ex *P. hylocetes*, A. Barrera (MZFC-S); La Venta, 2850 m, 21/IX/1951, 2 males ex *P. maniculatus labecula* = *P. maniculatus*, A. Barrera (MZFC-S); 22/XI/1951, 1 male ex *P. maniculatus labecula* = *P. maniculatus*, A. Barrera (CMNH); 29/XII/1951, 1 female ex *Peromyscus*, A. Barrera (MZFC-S); Parres, 3100 m, 25/I/1965, 1 male ex *N. alstoni*, E. Martín (MZFC-S); idem 2900 m, 10/VI/1965, 1 male ex *Neotomodon*, T. Álvarez (MZFC-S). Estado de México: 8 km W Río Frio, 3100 m, 17/I/1965, 5 males ex *N. alstoni alstoni*, T. Álvarez and A. Barrera (MZFC-S); Lagunas de Zempoala nr. Ojotongo, 2743 m, 23/III/1963, 2 males ex *Neotomodon*, R. Traub (MZFC-S, BMNH). Morelos: 1 km NE de Lagunas de Zempoala, 28/III/1954, 2 females ex *P. maniculatus labecula* = *P. maniculatus*, A. Barrera (MZFC-S); Lag. Zempoala, nr. Ojo de Agua, 2286 m, 25/III/1963, 1 male, 1 female ex *Neotomodon*, R. Traub (USNM). Tlaxcala: Altamira, La Malinche, caseta n. 5 (19°21.34'N 98°06.62'W), 3040 m, 03/V/2003, 1 male ex *Peromyscus*, Jesús A. Fernández (MZFC-S).

Strepsylla tezontli Acosta, 2010

Strepsylla tezontli Acosta, 2010: 287.

Distribution. Mexico (Estado de Mexico).

Hosts. Muridae: *Microtus mexicanus*, *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus melanotis*, and *Peromyscus* sp.

Comments. Fixed process of clasper with a marked concavity in dorsal margin (Fig. 17) as in *S. mina*. In *S. tezontli* the sinus is more prominent, sternite IX (Fig. 18) similar to *S. villai*, but the apex is more slender, slightly hooked and caudad. Crochet (Fig. 19) similar to *S. villai*, but the ventral arm is not as slender as *S. villai* and in *S. mina* is wider. Neither the host preference nor the distribution can be accurately inferred with the existing data (Acosta, 2010).

Material examined. **Mexico.** Popocatepetl: Tlamacas, 3850 m. Holotype male (0732 mZFC-S), 19/X/1963, Coll. A. Barrera; Paratypes: Iztaccíhuatl, Vertiente oriental, 3700 m, 23/I/1966, 1 female ex *M. mexicanus*, A. Barrera (MZFC-S); 3600 m, 1 male ex *P. melanotis*, A. Barrera and R. Muñiz (MZFC-S); Popocatepetl: Cerro Tlamacas, 3850 m, 19–20/X/1963, 2 males, 3 females ex *P. melanotis*, A. Barrera (MZFC-S); 1 km NE, Mirador del Poeta, 3900 m, 19/VII/1964, 2 males, 3 females ex *Peromyscus*, A. Barrera (MZFC-S); Popocatepetl, 3250 m, 23/XI/1963, 1 male ex *N. alstoni*, A. Barrera (MZFC-S); Popocatepetl: Cerro Tlamacas, 3900 m, 16/V/1964, 1 male, 5 females, ex *N. alstoni*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); idem 5/VII/1964, 1 female ex *N. alstoni*, A. Barrera and

T. Álvarez (MZFC-S); Otlaltepec, 2975 m, 1 male ex *Peromyscus*, A. Barrera (MZFC-S); Nexpayantla, 4000 m, 18/IX/1963, 2 females ex *Peromyscus*, A. Barrera and R. Muñiz (MZFC-S); 1 km NE, Mirador del Poeta, 3900 m, 19/VII/1964, 1 male ex *Peromyscus* (MZFC-S); Paso de Cortez, 3625 m, 9/I/1965, 1 male ex *N. alstoni*, T. Álvarez and A. Barrera (MZFC-S); Paraje Providencial, 3250 m, 22/XI/1963, 1 male ex *Peromyscus*, A. Barrera (MZFC-S); Paraje Zumpango, 3100 m, 19/VII/1964, 1 male ex *P. melanotis*, A. Barrera (MZFC-S); Iztaccihuatl, Vertiente oriental, 3700 m, 23/I/1966, 1 male ex *P. melanotis*, A. Barrera (MZFC-S); idem 3600 m, 4 males, 1 female ex, *M. mexicanus* A. Barrera (MZFC-S); Río Frío, 3100 m, 29/XI/1966, 1 male, 1 female ex *Peromyscus*, A. Barrera (MZFC-S).

***Strepsylla vargasi* Acosta, 2010**

Strepsylla vargasi Acosta, 2010: 294.

Distribution. Mexico (Nuevo León and Zacatecas).

Hosts. Muridae: *Peromyscus* sp. and *Sigmodon* sp.

Comments. Separable from all known *Strepsylla* species except *S. taluna* and *S. davisae* in that the movable process is more slender (Fig. 20), with a scattered row of setae in the dorsal margin as *S. taluna*, fixed process similar to *S. taluna*. Neither the host preference nor the distribution can be accurately inferred with the existing data (Acosta, 2010).

Material examined. **Mexico.** Nuevo León: 7.4 km S, 0.2 km W San Josecito, 2670 m (Holotype) 3 males, 1 female ECMV2200, ECMV 2215 13/VI/1991, coll. M. Vargas (IBUNAM), ex *Peromyscus*; 5.2 km N, 0.2 km W San Josecito, 1600 m, 14/XI/1990, 1 female ex *Peromyscus*, M. Vargas, ECMV 2261 (IBUNAM). Zacatecas. 4.3 km N, 5.4 km E San Juan Capistrano, 1250 m, 21/XII/1987, 1 male ex *Peromyscus*, M. Vargas, ECMV 542 (IBUNAM). Nuevo León. 15/VI/1991, M. Vargas, ECMV 2614, 1 male ex *Sigmodon*, 3 females ex *Peromyscus*, M. Vargas. ECMV 2620, ECMV 2624, ECMV 2631 (IBUNAM).

***Strepsylla villai* Traub and Barrera, 1955**

Strepsylla villai Traub and Barrera, 1955: 546.

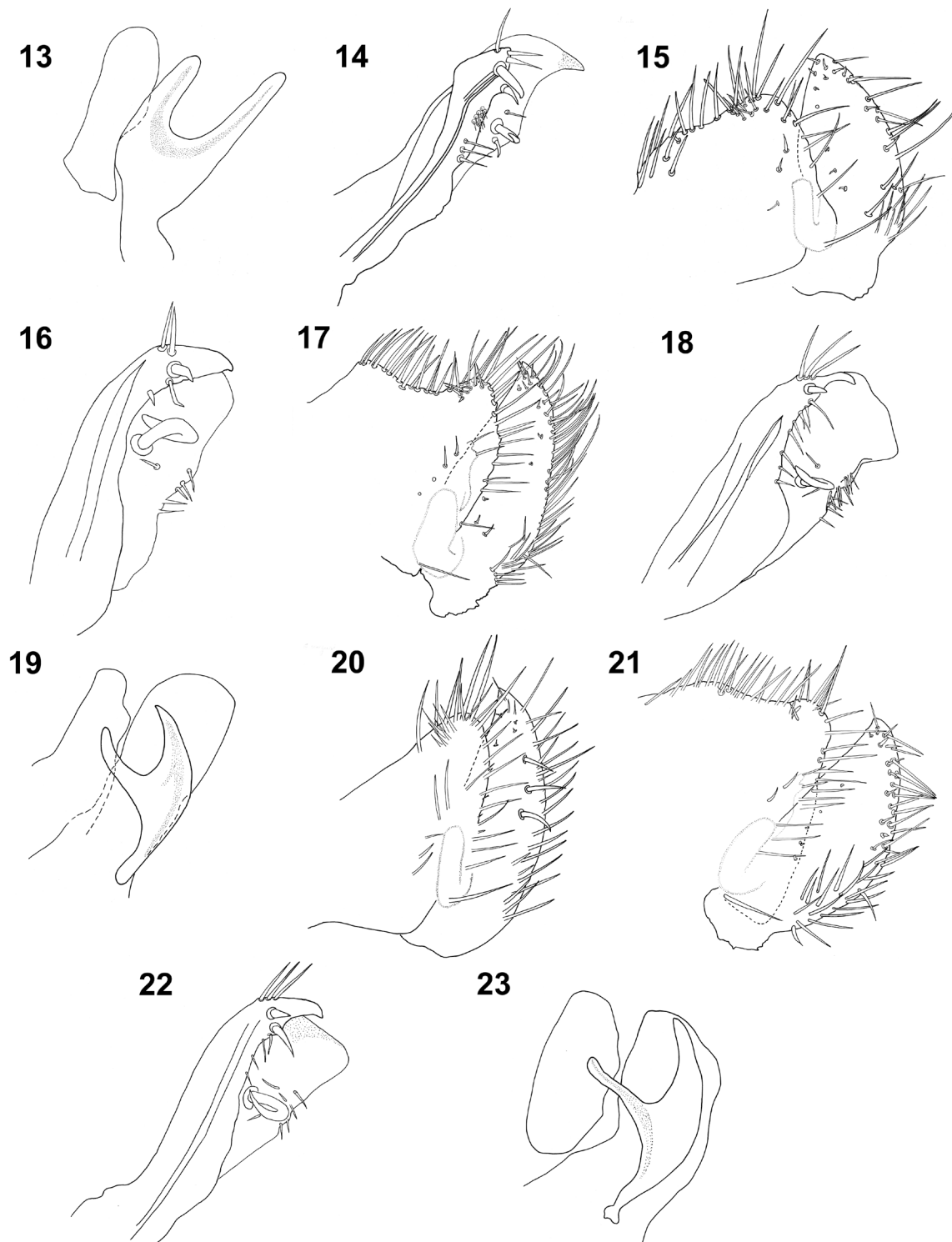
Distribution. Mexico: Distrito Federal, Estado de México, Puebla, Querétaro, Tlaxcala, and Veracruz.

Hosts. Muridae: *Neotomodon alstoni*, *N. alstoni alstoni*, *Neotomodon* sp., *Peromyscus difficilis amplius*, *P. maniculatus*, *P. melanotis*, *P. pectoralis* (Osgood, 1904), *P. truei* (Shufeldt, 1885), *Peromyscus* sp., *Reithrodontomys chrysopsis* Merriam, 1900, and *Reithrodontomys* sp.

Comments. Distinguishable from *S. mina* by the small size of all the setae on the movable process (Fig. 21). Base of the sternite IX straight as *S. mina*, *S. taluna*, and *S. fautini*. Sternite VIII with a shallow subventral sinus in

the posterior margin; distal arm of sternite IX (Fig. 22) similar as in *S. taluna*, but with more numerous setae, the feebly sclerotized flange larger. Apical crochet somewhat inverted C-shaped (Fig. 23), it is similar to *S. tezontli*. The main host is the volcano mouse *Neotomodon alstoni*, where it was found in 3 of the 6 states with records for this species, and secondly, mice of the genus *Peromyscus* with 5 species out of the 8 total species known as hosts. However, additional collecting is necessary, because 3 of the states have few records, and in some cases just 1 as in Veracruz and Puebla.

Material examined. **Mexico.** Distrito Federal: Pedregal de San Angel, 9/V/1964, 1 female ex *P. truei*, C. E. Aviña (MZFC-S); Cuajimalpa, Cabeza del Toro, Parque Nal. Desierto de los Leones, 3514 m (19°17'27"N 99°17'58"W), 8/II/2004, 1 female ex *Reithrodontomys*, H. Olguín (MZFC-S); 2 km SW Parres, 2900 m, 10/VI/1965, 2 females ex *Neotomodon*, T. Álvarez (MZFC-S); 23/VII/1965, 1 female ex *Neotomodon*, E. Martín (MZFC-S); Popocatepetl, Diego de Ordaz, 3250 m, 24/XI/1963, 2 females ex *P. maniculatus*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); Popocatepetl, Mirador del Poeta, 3900 m, 5/VII/1964, 2 females ex *P. melanotis*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); Popocatepetl, Paraje Providencial, 3250 m 23, 24/XI/1963, 2 females ex *P. melanotis*, *P. maniculatus*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); Popocatepetl, Pie del Ventorrillo, 4200 m, 19/VII/1964, 1 female ex *Peromyscus*, A. Barrera (MZFC-S); Popocatepetl, Tlamacas, 3850 m, 30/X/1963, 2 females ex *P. melanotis*, unspecified host, A. Barrera and R. Muñiz (MZFC-S); Popocatepetl, Zumpango, 3100 m, 19/VIII/1964, 1 female ex unspecified host, A. Barrera (MZFC-S). Estado de México: Río Frío, 3100 m, 28/XII/1966, 2 males ex *N. alstoni alstoni*, A. Barrera (MZFC-S); 8 km W Río Frío, 3100 m, 17/I/1965, 5 females ex *N. alstoni*, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S). Puebla: 1 km SW San Pedro Atlixco, 2200 m, 22/II/1964, 1 male, 1 female ex unspecified host, A. Barrera and T. Álvarez (MZFC-S); Atzitzintla, Sta. Cruz Cuyachapa, Ejido de Maguey Cenizo, 2570 m (18°53'16"N 97°20'23"W), 1 female ex *Peromyscus*, Jesús A. Fernández (MZFC). Querétaro: Tolimán, El Derramadero, 9/V/1996, 1 male ex *P. pectoralis*, R. Acosta (MZFC-S). Tlaxcala: Holotype: male, 10 km E of Calpulalpan, 23/VIII/1952, ex *P. difficilis amplius*, B. Villa (USNM); 10 km NE Calpulalpan, 3100 m, 26/VI/1965, 1 male, 1 female ex *Neotomodon*, E. Arrington (MZFC-S); Tlaxco, 2/IV/1959, 1 male ex *Peromyscus*, T. Álvarez (MZFC-S); Huamantla, La Malinche, caseta n. 4, 15/VI/2003, 1 female ex *R. chrysopsis*, Jesús A. Fernández (MZFC-S); 3/V/2003, 1 male ex *N. alstoni*, Jesús A. Fernández (MZFC-S); Sanctorem, por el camino Rural a Benito Juárez, La Joya, 2755 m (19°31'53"N



Figures 13-23. Male genitalia. Crochet, dorsal and lateral lobes: (13). Distal arm of ninth sternite: (14), *Strepsylla schmidtii*. Movable and fixed process: (15). Distal arm of ninth sternite: (16) *S. taluna*. Movable and fixed process: (17). Distal arm of ninth sternite: (18). Crochets, dorsal and lateral lobes: (19), *S. tezontli*. Movable and fixed process: (20), *S. vargasi*; (21), *S. villai*. Distal arm of ninth sternite: (22). Crochet, dorsal and lateral lobes: (23) *S. villai*.

98°26'03"W), 20/II/2004, 1 female ex *Peromyscus*, Jesús A. Fernández and R. Acosta (MZFC-S). Veracruz: Cofre de Perote, 3000 m, 2/V/1968, 2 females ex *Reithrodontomys*, E. Martín (MZFC-S).

Acknowledgments

To Juan J. Morrone, for comments on the manuscript. To the curators who loaned the specimens and type material studied herein: Nancy Adams (deceased) and David G. Furth, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; James H. Boone, Field Museum of Natural History, Chicago; Prof. Ralph P. Eckerlin, Northern Virginia Community College, Annandale, Virginia; John E. Rawlins, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh; Michael W. Hastriter, Brigham Young University, Provo, Utah; Theresa Howard, The Natural History Museum, London; Juan J. Morrone, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, D.F.; and Margarita Vargas.

Jesús A. Fernández for hand carrying material from the USA. Funding for this study was provided by CONACyT (grant 200243) and Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) IN205408; Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP-UNAM) and the Museo de Zoología for provision of working space, equipment, supplies, and general support required for this work.

Literature cited

- Acosta, R. 2010. Five new Mexican species of the flea genus *Strepsylla* Traub, 1950 (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neopsyllinae: Phalacropsyllini) with a phylogenetic analysis. *Journal of Parasitology* 96:285-298.
- Adams, N. E. and R. Lewis. 1995. An annotated catalog of primary types of Siphonaptera in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. *Smithsonian Contributions to Zoology* 560:1-86.
- Barrera, A. and R. Traub. 1963. Notas sobre sifonápteros X.- Descripción de *Strepsylla machadoi* nov. sp. (Siph. Hystrichops., Neops.). *Ciencia (Mex)* 22:191-196.
- Hopkins, G. H. and M. Rothschild. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History) III. Hystrichopsyllidae (Acedestiinae, Anomiopsyllinae, Hystrichopsyllinae, Neopsyllinae, Rhadinopsyllinae and Stenoponiinae). *British Museum (N.H.)*. 560 p.
- Medvedev, S. G. 1996. Geographical distribution of families of fleas (Siphonaptera). *Entomological Review* 76:978-992.
- Medvedev, S. G. 2000. Fauna and Host-Parasite associations of fleas (Siphonaptera) in different zoogeographical regions of the World: II. *Entomological Review* 80:640-655.
- Traub, R. 1950. Siphonaptera of Central America and Mexico: A morphological study of the aedeagus with descriptions of new genera and species. *Fieldiana, Zoology* 1:1-127.
- Traub, R. and A. Barrera. 1955. Three new fleas of the genus *Strepsylla* Traub (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). *Fieldiana, Zoology* 37:541-550.
- Traub, R. and P. T. Johnson. 1952. Four new species of fleas from Mexico (Siphonaptera). *American Museum Novitates* 1598:1-28.



Especie nueva de alacrán del género *Centruroides* (Scorpiones: Buthidae) de la costa del estado de Jalisco, México

A new scorpion species of the genus *Centruroides* (Scorpiones: Buthidae) from the coast of the state of Jalisco, Mexico

Javier Ponce-Saavedra¹✉ y Óscar F. Francke²

¹Laboratorio de Entomología Biól. Sócrates Cisneros Paz, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio B-4, 2º piso, Ciudad Universitaria 58060 Morelia, Michoacán, México.

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D.F., México. ✉javierpon@gmail.com

Resumen. Se describe *Centruroides chamela* sp. nov. de Chamela en el estado de Jalisco, México. Se compara con *C. elegans* (Thorell), especie con la que es simpátrida. También se compara con las especies morfológica y geográficamente más cercanas: *C. mascota* Ponce-Saavedra y Francke, *C. hirsutipalpus* Ponce-Saavedra y Francke y *C. tecomanus* Hoffmann. Además, con *C. meisei* Hoffmann, que habita en las costas de Guerrero, porque este taxón se había considerado como subespecie de *C. elegans*. En la comparación se incluyen *C. infamatus* (C.L. Koch) y *C. ornatus* (Pocock), por ser especies “rayadas” registradas para el estado de Jalisco.

Palabras clave: Buthidae, *Centruroides*, nueva especie, sistemática, Jalisco, México.

Abstract. *Centruroides chamela* sp. nov. from Chamela, Jalisco, Mexico is described. The new species is compared primarily with *C. elegans* Thorell, because both species are sympatric. It is also compared with *C. mascota* Ponce-Saavedra et Francke, *C. hirsutipalpus* Ponce-Saavedra et Francke and *C. tecomanus* Hoffmann which are morphologically and geographically nearest to the new species. *Centruroides meisei* Hoffmann, which inhabits the coast of Guerrero is compared because this species was previously classified as a subspecies of *C. elegans*. Finally, *C. infamatus* (C.L. Koch) and *C. ornatus* (Pocock) are included in the comparisons because they are also present in the state of Jalisco, and belong to the “striped” section of the genus.

Key words: Buthidae, *Centruroides*, new species, systematics, Jalisco, Mexico.

Introducción

En la actualidad, *Centruroides* Marx, 1890 contiene 66 especies y 10 subespecies, todas del Nuevo Mundo, de las cuales se han registrado 37 especies para México (De Armas et al., 2003; Ponce-Saavedra y Moreno, 2005; Rein, 2010; Francke, datos no publicados). En estos datos ya se incluyen 2 especies que han sido elevadas a la categoría específica en los últimos años (De Armas y Martín-Frías, 2008; Ponce-Saavedra et al., 2009) y 1 descrita recientemente (Ponce-Saavedra y Francke, 2011). Pocock (1902) es el primer autor que separa los alacranes “rayados” del género *Centruroides* de los que presentan coloración uniforme. Los separa en 3 especies, una de las cuales es *C. elegans* (Thorell, 1876), que con sus 4 líneas bien distintas sobre el carapacho se diferencia con facilidad de *C. vittatus* (Say, 1821) y *C. ornatus* (Pocock, 1902), espe-

cies con el carapacho sin líneas definidas y obscurecido en su mayor parte por pigmento negro. Esta separación fue posteriormente retomada por Hoffmann (1932), para formar 2 grupos reconocibles de alacranes “rayados”: A) con 4 líneas definidas y B) sin líneas definidas y la mayor parte del carapacho con pigmento negro. Posteriormente, González-Santillán (2001) propone una agrupación más fina para todas las especies del género, que en la mayoría de los casos toma algunas especies como referente para nominarlos y que permite reconocer 4 grupos de especies: (a) grupo “rayados”, que incluye las especies con 2 bandas longitudinales oscuras flanqueando una banda amarilla mesal que les da la apariencia “rayada” y con 4 líneas bien definidas en el carapacho o con pigmento oscuro sin líneas definidas; (b) grupo “bertholdii”, que son especies con 8 hileras o series de granulaciones en el borde interno de los dedos de los pedipalpos y sin “rayas” dorsalmente; (c) grupo “gracilis”, que incluye especies con 9 hileras de granulaciones en el borde interno de los dedos de los pedipalpos y sin “rayas” dorsalmente, y (d) grupo “tho-

Recibido: 10 febrero 2011; aceptado: 06 mayo 2011

relli”, con especies de tamaño pequeño con pigmentación en forma de manchas sin llegar a constituir bandas y con hábitos arborícolas. Las especies mexicanas del grupo de los “rayados” son de taxonomía difícil debido a su similitud morfológica, lo que hace muy complicado diferenciarlas, situación ya mencionada por Kraepelin (1899, en Hoffmann, 1932) y el propio Hoffmann (1932), y evidenciada por la aseveración de que las especies “rayadas” pueden distinguirse mejor con criterios geográficos más que morfológicos.

Para el estado de Jalisco se han registrado 14 especies de alacranes (Cuadro 1), de las cuales se tiene la certeza que 6 pertenecen a *Centruroides*: *C. bertholdii* (Thorell, 1876) del grupo de los “no rayados” *sensu* Hoffmann (1932) y *C. elegans*, *C. infamatus*, *C. ornatus*, *C. tecomanus* Hoffman, 1932 y *C. mascota* Ponce-Saavedra y Francke, 2010, dentro del grupo de los “rayados” (Hoffmann, 1931, 1932; Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sisom, 2000; González-Santillán, 2001; González Santillán, 2004; Ponce-Saavedra y Moreno, 2005; Ponce-Saavedra y Francke, 2009, 2011; Quijano-Ravell et al., 2010). En el área de Chamela, Jalisco, dentro de la Estación Biológica de la UNAM, Williams (1986) registró 2 familias de alacranes: Buthidae representada por *C. elegans* y Vaejovidae con 3 especies. Beutelspacher (1999) informó sobre la presencia de algunos alacranes en bromelias; posteriormente, González-Santillán (2004) los reconoció como una especie nueva de *Centruroides*, de la cual menciona un patrón de coloración idéntico al de *C. elegans*, con diferencias importantes en el número de dientes pectíneos y la proporción largo/ancho del segmento caudal V, por lo que la

identifica como un taxón afin a *C. elegans*. González-Santillán (2004) mencionó también haber encontrado algunos ejemplares en plantas epífitas del género *Tillandsia* y otros en el suelo.

El objetivo principal de esta contribución es describir una nueva especie del género *Centruroides* para México.

Materiales y métodos

Se revisaron 17 ejemplares adultos (9 machos y 8 hembras) provenientes de la Estación de Biología Chamela de la UNAM. La Estación está localizada en la costa suroeste del estado de Jalisco, México, en el municipio de La Huerta, en las coordenadas 19° 30' N y 105° 03' O (Fig. 1). El clima es del tipo cálido subhúmedo con temperatura media anual de 24.6°C y 788 mm de precipitación promedio anual, concentrada en los meses de julio a octubre, por lo que su fórmula climática sería Aw_0i (García-Oliva et al., 2002). La vegetación dominante es de bosque tropical caducifolio, que es la de mayor representación en la vertiente del Pacífico de México, desde el sur de Sonora hasta Chiapas (Rzedowski, 1978). La región de Chamela en Jalisco es una de las zonas con este tipo de vegetación mejor estudiada en América (González-Soriano et al., 2004) y su diversidad biológica es relativamente bien conocida.

Los alacranes fueron recolectados durante el día, por rodamiento de piedras y búsqueda en hendiduras y objetos en el suelo. También se hicieron recolecciones nocturnas utilizando lámparas con luz U.V. Se tienen ejemplares recolectados de plantas epífitas bromeliáceas (*Tillandsia*

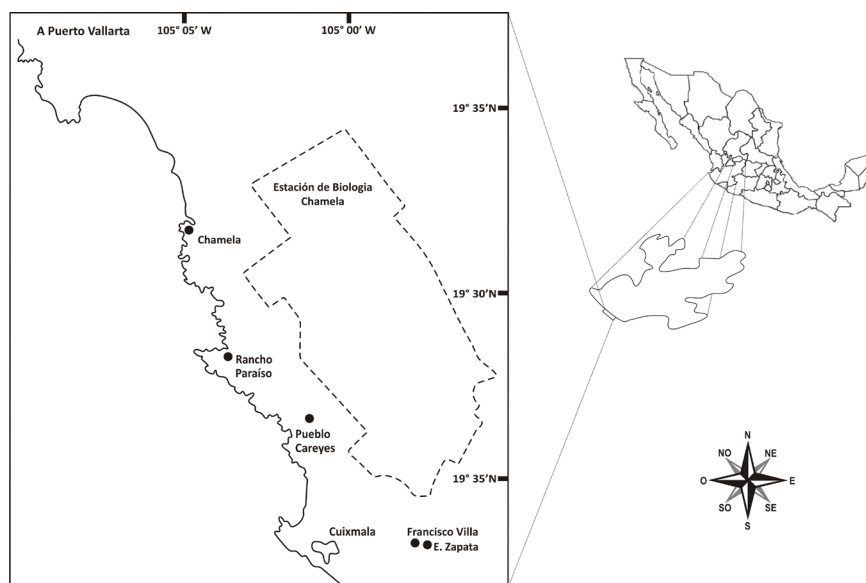


Figura 1. Ubicación de la localidad tipo.

Cuadro 1. Especies de alacranes registradas para Jalisco, México

Familia	Especie	Subespecie	Fuente
Buthidae	<i>Centruroides bertholdii</i> (Thorell)		Hoffmann, 1932; Hoffmann, 1938; Díaz-Nájera, 1975; Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001; Ponce-Saavedra y Moreno, 2005.
	<i>C. elegans</i> (Thorell)	<i>C. elegans elegans</i> (Thorell)	Hoffmann, 1932; Hoffmann, 1938; Díaz-Nájera, 1975; Williams, 1986; Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001; González-Santillán, 2004; Ponce-Saavedra y Moreno, 2005.
	<i>C. infamatus</i> (C. L. Koch)		González-Santillán, 2001.
	<i>C. ornatus</i> Pocock		Hoffmann, 1932; Hoffmann, 1938; Díaz-Nájera, 1975; Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001; Ponce-Saavedra y Moreno, 2005.
	<i>C. pallidiceps</i> Pocock		Beutelspacher, 2000. (Dudoso?)
	<i>C. tecomanus</i> Hoffmann		Beutelspacher, 2000. (Dudoso?)
	<i>C. mascota</i> Ponce-Saavedra y Francke		Ponce-Saavedra y Francke, 2011
	<i>Vaejovis chamelaensis</i> Williams		Williams, 1986; Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001; González-Santillán, 2004.
	<i>V. intermedius</i> Borelli		Beutelspacher, 2000.
	<i>V. intrepidus</i> Thorell	<i>V. intrepidus atrox</i> Hoffmann	Beutelspacher, 2000; González-Santillán, 2001.
Vaejovidae		<i>V. intrepidus cristimanus</i> Pocock	Williams, 1986; Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001; González-Santillán, 2004.
		<i>V. intrepidus intrepidus</i> Thorell	Beutelspacher, 2000; González-Santillán, 2001.
	<i>V. monticola</i> Sissom		Sissom, 1989; Fet et al., 2000; Beutelspacher, 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001.
	<i>V. nigrescens</i> Pocock		Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001.
	<i>V. punctatus</i> Karsch	<i>V. punctatus spadix</i> Hoffmann	Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001.
	<i>Diplocentrus gertschi</i> Sissom y Walker		Beutelspacher, 2000; Fet et al., 2000; Lourenço y Sissom, 2000; González-Santillán, 2001.

fasciculata Sw. y *T. makoyana* Baker) en diferentes fechas (véase lista de materiales tipo). Los ejemplares se sacrificaron por choque térmico y se conservaron en alcohol etílico al 75%. Para la comparación directa con *C. elegans*, se utilizaron 6 ejemplares adultos (2 machos y 4 hembras) procedentes de la misma área. Se midieron las mismas características en ambas especies y se hizo la observación morfológica pertinente. Todos los ejemplares se revisaron con un microscopio estereoscópico Stemi DV4, se midieron con un Vernier Mitutoyo con 0.01 mm de precisión

y se hizo el conteo de los dientes pectinales para obtener la variación morfológica y morfométrica de la especie. Se describieron siguiendo la nomenclatura y mediciones de Stahnke (1970), excepto en las carenas metasomales para las que se siguió a Francke (1977) y la terminología tricobotrial para la cual se utilizó la propuesta por Vachon (1974, 1975). Para las comparaciones estadísticas se utilizó la prueba de T de Student, aplicada con el programa JMP v6.0 de SAS Institute y los resultados se dan en términos de media y desviación estándar.

El material estudiado quedó depositado en las siguientes colecciones: Colección Nacional de Arácnidos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNAN), American Museum of Natural History, Nueva York, (AMNH), Instituto Nacional de Referencia Epidemiológica, México, D. F. (INDRE) y la colección de alacranes de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia (CAFBUM).

***Centruroides chamela* sp. nov.**

Centruroides sp. aff. *elegans*: González-Santillán 2004:29.

Resumen taxonómico

Material tipo. MÉXICO: Jalisco: Chamela-Cuixmala, municipio de La Huerta.

Holotipo macho (CNAN-T0689). Recolectado sobre el suelo. Estación de Biología (IBUNAM) Chamela-Cuixmala, municipio de La Huerta, Jalisco, México. 19° 29.875' N; 105° 02.608' O, 97 m snm, 31-VIII-2007, O. Francke, A. Valdez, H. Montaña, A. Ballesteros y C. Santibáñez. **Paratipos:** 2 machos de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN-S01506), recolectados en bromelias, Estación Biológica de Chamela, Jalisco, 2-IV-1989, E. Ramírez; 2 hembras de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN-S01506), recolectadas en bromelias, Estación Biológica de Chamela, Jalisco, 2-IV-1989, E. Ramírez; 2 machos adultos y 2 hembras, recolectadas en bromeliáceas (AMNH), Estación Biológica de Chamela, Jalisco, 2-IV-1989, E. Ramírez; 2 machos adultos (INDRE), recolectados en bromeliáceas. Estación Biológica de Chamela, Jalisco, 2-IV-1989, E. Ramírez. 1 hembra (INDRE) recolectada en bromelia. Estación Biológica de Chamela, Jalisco, 2-IV-1989, E. Ramírez. 1 hembra (INDRE), 1 macho y 1 hembra (FBUMSNH) recolectados sobre el suelo con lámpara UV en la misma localidad del holotipo en la misma fecha y por mismos recolectores. 1 macho (FBUMSNH) recolectado con lámpara UV, Estación Biológica de Chamela, Jalisco, camino a Chachalacas, sin fecha ni colector. 19° 29.620' N; 105° 02.749' O.

Etimología. El nombre específico se refiere a la localidad tipo. Se utiliza como un sustantivo en aposición.

Distribución. Actualmente sólo se conoce para la localidad tipo.

Descripción del holotipo (macho adulto). Tamaño pequeño a mediano. Quela del pedipalpo de apariencia relativamente alargada con dedo fijo casi de la misma longitud de mano y dedo móvil 1.29 veces más largo (Cuadro 2). Con 8 hileras imbricadas de dientes medios (incluyendo la pequeña hilera distal de 4 dienteillos en el dedo móvil y 5 en el fijo); externamente, dedo móvil con 3 dientes accesorios basales pequeños y el resto alternando dientes grandes

con una serie de 2 dientes medianos y 2 pequeños hasta formar 7 series de dientes accesorios. Conteo de dientes pectíneos de 18-18 y la placa base de los peines el doble de ancho que el largo. Longitud corporal 1.5 veces la longitud del metasoma. Para todas las medidas, véase Cuadro 2.

Coloración. Color base amarillo, un poco más oscuro dorsalmente. Con manchas sobre tergitos del mesosoma, las cuales forman 2 bandas oscuras separadas por una área mesal sin pigmento, ligeramente más angosta que las bandas oscuras. Carapacho con 4 líneas longitudinales bien definidas, las 2 centrales sobre las carenas medias anteriores pasando a los lados del surco medio anterior hasta las carenas oculares y continuando en la zona de las carenas marginales anteriores, más delgadas en la mitad posterior del carapacho y prolongándose hasta antes del surco marginal posterior, sin alcanzar el borde posterior del carapacho. Líneas externas, con pigmentación muy débil al inicio, en el área de los ojos laterales, haciéndose evidentes casi a la altura de los ojos medios y pasando por las carenas oculares laterales y las laterales posteriores, donde son de color más intenso, hasta llegar al surco marginal posterior. Área de los ojos laterales pigmentada, alrededor de los ojos medios, muy intensa. Superficie entre las líneas sin pigmento, sólo se observa ligeramente sombreada. Bandas oscuras recorren longitudinalmente el mesosoma con pigmento, tanto en el pretergito como en el postergito, excepto en postergitos I y II en los que la mancha basal no está bien definida. Bandas formadas por una mancha muy oscura en pretergito, que continúa con pigmentación de apariencia reticulada hasta unirse con otra mancha muy oscura en el postergito cuya forma es claramente más delgada que la del pretergito. Mancha del pretergito rectangular, muy delgada en pretergitos I y II y gradualmente más gruesa en tergitos posteriores. Mancha posterior tenue en tergitos I y II y de forma ligeramente redondeada, más oscura, gruesa y uniforme en tergitos III-VI (Fig. 2d). Bordes laterales con pigmento bien definido en la mitad anterior de placas I y II, pero a partir de la placa III la intensidad del pigmento disminuye hasta que en las placas V, VI y VII el borde es completamente claro. Tergito VII sólo bien pigmentado en pretergito; mientras que en el postergito la mancha es pequeña, triangular y con pigmentación menos intensa que se une a las carenas laterales dando la apariencia de 2 líneas que se adelgazan hacia el borde posterior, pero que en el extremo vuelven a engrosarse ligeramente (Fig. 2d). Metasoma de coloración similar al resto del cuerpo, con la superficie dorsal sin pigmento, mientras que las zonas laterales y ventrales presentan pigmentación ligera sobre las carenas. En telson, vesícula en su mayoría amarilla y el aguijón más oscuro. Pedipalpos de coloración uniforme, igual al resto del cuerpo, sólo con tenues manchas de pigmento sobre la cara dorsal del fémur, patela y mano. Patas

Cuadro 2. Medidas tomadas al material tipo de *Centruroides chamela* sp. nov.

Medidas tomadas/machos	Paratipos macho (medidas en mm)								
	Holotipo	PM1	PM2	PM3	PM4	PM5	PM6	PM7	PM8
Carapacho (Largo/Ancho posterior/ Ancho anterior)	4.29/4.11/3.28	4.22/4.19/3.30	4.06/4.04/3.33	3.94/3.94/3.10	3.71/3.40/2.79	4.37/4.09/3.23	4.06/3.91/3.05	4.17/4.06/3.2	3.78/3.68/2.87
Long. del mesosoma incluyendo SMVII	11.40	12.09	13.03	10.72	10.67	11.89	10.64	12.90	10.95
Conteo pectinal	18-18	18-18	18-19	19-19	18-19	20-20	17-17	18-19	19-20
Segmento caudal I (Largo/Ancho)	3.86/2.16	3.96/2.13	3.86/2.08	3.61/2.01	3.51/1.91	3.81/2.06	3.86/2.08	4.04/2.16	3.40/2.03
Segmento caudal II (Largo/Ancho)	4.85/2.03	4.90/2.06	4.52/1.98	4.39/1.91	4.19/2.08	5.08/2.11	4.65/2.01	4.95/2.13	4.11/1.91
Segmento Caudal III (Largo/Ancho)	5.21/2.01	5.54/2.08	5.12/2.03	4.88/2.01	4.67/1.91	5.64/2.16	5.16/2.06	5.59/2.13	4.62/1.85
Segmento caudal IV (Largo/Ancho)	5.72/2.16	5.89/2.13	5.83/2.01	5.11/2.01	4.98/1.83	5.97/2.21	5.44/2.11	5.82/2.18	4.72/1.78
Segmento caudal V (Largo/Ancho)	6.38/2.16	6.12/2.11	5.87/2.08	5.46/2.01	5.33/1.83	5.98/2.26	5.69/2.11	6.10/2.18	4.93/1.78
Vesícula (Largo/Ancho/Alto)	3.05/1.57/1.70	3.10/1.70/1.63	3.07/1.65/1.65	2.82/1.60/1.55	2.82/1.45/1.45	3.25/1.68/1.78	3.02/1.60/1.60	3.12/1.70/1.70	2.69/1.40/1.42
Aguijón	1.65	1.47	1.35	1.35	1.57	1.70	1.50	1.60	1.27
Long. metasoma incluyendo vesícula	29.07	29.51	28.27	26.27	25.50	29.73	27.82	29.62	24.47
Fémur (Largo/Ancho)	4.37/1.22	4.50/1.19	4.14/1.12	4.17/1.24	3.81/1.14	4.45/1.30	4.29/1.22	4.32/1.22	4.01/1.07
Patela (Largo/Ancho)	5.05/1.98	5.16/1.91	4.70/1.91	4.65/1.75	4.37/1.65	5.08/1.85	4.70/1.75	4.85/1.78	4.24/1.50
Mano (Largo/Ancho/Alto)	4.34/2.01/1.88	4.09/2.08/1.98	3.96/2.03/1.88	3.73/1.91/2.16	3.78/2.01/1.68	4.27/2.08/1.88	4.24/1.96/1.83	4.11/1.93/1.91	3.63/1.75/1.60
Dedo fijo	4.06	3.96	4.01	3.96	3.78	4.19	3.88	4.26	3.38
Dedo móvil	5.23	5.00	4.83	4.85	4.24	5.26	4.75	5.23	4.81
Base de los peines (Largo/Ancho)	0.53/0.94	0.74/0.99	0.76/0.99	0.60/0.94	0.56/0.80	0.66/0.94	0.48/0.79	0.48/0.98	0.51/0.79
Proporción L/A de la base de los peines	0.56	0.75	0.77	0.64	0.70	0.70	0.61	0.49	0.65
Proporción L corporal/L metasoma	1.54	1.55	1.60	1.56	1.56	1.55	1.53	1.58	1.60
Longitud corporal	44.77	45.82	45.36	40.93	39.88	45.99	42.53	46.69	39.20
Promedio: 43.99 ± 2.55mm									
Medidas tomadas/hembras	ph1	ph2	ph3	ph4	ph5	ph6	ph7	ph8	
Carapacho (Largo/Ancho posterior/ Ancho anterior)	4.80/4.67/3.63	4.24/4.52/3.48	4.47/4.52/3.63	4.45/4.52/3.56	4.62/4.88/3.76	4.67/4.60/3.61	4.78/4.90/3.56	4.24/4.29/3.30	
Long. del mesosoma incluyendo SMVII	15.09	13.13	12.98	12.55	14.50	11.51	15.24	12.07	
Conteo pectinal	17-18	17-17	16-16	17-17	17-17	17-15	17-16	16-16	
Segmento caudal I (Largo/Ancho)	3.63/2.57	3.05/2.34	3.45/2.44	3.40/2.46	3.45/2.62	3.23/2.57	3.51/2.46	3.15/2.26	
Segmento caudal II (Largo/Ancho)	4.37/2.51	3.78/2.16	4.17/2.29	4.22/2.36	4.19/2.41	4.01/2.39	4.17/2.34	3.89/2.21	
Segmento caudal III (Largo/Ancho)	4.70/2.41	4.19/2.13	4.39/2.31	4.39/2.31	4.52/2.36	4.42/2.41	4.42/2.39	4.24/2.13	
Segmento Caudal IV (Largo/Ancho)	5.05/2.41	4.37/2.13	4.78/2.24	4.80/2.29	4.70/2.31	4.67/2.39	4.90/2.41	4.57/2.08	
Segmento caudal V (Largo/Ancho)	5.56/2.39	4.93/2.03	5.26/2.26	5.28/2.26	5.21/2.29	5.08/2.34	5.26/2.41	4.88/1.98	
Vesícula (Largo/Ancho/Alto)	2.95/1.63/1.65	2.29/1.50/1.57	2.79/1.70/1.73	2.84/1.68/1.65	2.79/1.73/1.88	2.77/1.68/1.65	3.00/1.60/1.78	2.54/1.98/1.52	
Aguijón	1.80	1.78	1.70	1.70	1.85	2.26	1.85	1.73	
Long. metasoma incluyendo vesícula	26.26	22.61	24.84	24.93	24.78	24.18	25.26	23.27	
Fémur (Largo/Ancho)	4.70/1.57	4.09/1.37	4.45/1.27	4.24/1.37	4.45/1.45	4.39/1.35	4.50/1.35	4.17/1.22	
Patela (Largo/Ancho)	5.49/2.16	4.80/1.91	5.21/1.91	4.98/1.98	5.11/2.16	5.16/2.03	5.18/2.03	4.75/1.80	
Mano (Largo/Ancho/Alto)	4.52/2.21/2.13	3.66/1.85/1.75	4.19/2.01/2.24	4.19/2.03/1.80	3.99/2.03/1.96	4.14/2.06/1.80	4.29/2.11/1.91	3.84/1.83/1.73	
Dedo fijo	4.77	4.52	4.49	4.05	4.65	4.31	4.62	4.21	
Dedo móvil	5.84	5.21	5.69	5.28	5.59	5.54	5.61	5.23	
Base de los peines (Largo/Ancho)	0.69/1.35	0.71/1.34	0.61/1.14	0.51/1.04	0.58/1.09	0.76/1.17	0.64/1.22	0.53/1.09	
Proporción L/A de la base de los peines	0.51	0.53	0.54	0.49	0.53	0.65	0.52	0.49	
Proporción L corporal/ L metasoma	1.76	1.77	1.70	1.68	1.77	1.67	1.79	1.70	
Longitud corporal	46.15	39.98	42.29	41.92	43.91	40.36	45.28	39.58	
Promedio: 42.43 ± 2.47 mm									

de color claro con pequeñas manchas rojizas en articulaciones fémur-patela, patela-tibia y tibia-basitarso.

Otras características morfológicas y superficie cuticular. Prosoma. Carapacho con borde anterior cóncavo y moderadamente crenulado. Bordes laterales finamente crenulados. Carenas medias anteriores, superciliares, oculares laterales, medias centrales, posteriores y laterales presentes con granulación fina y rala. Superficie adyacente lisa, con escasa granulación sobre las manchas de pigmento (Fig. 2a). En esternón setas pequeñas e inconspicuas.

Mesosoma. Tergitos con bordes posteriores y zona pigmentada de postergitos con granulación escasa. Carena media granulosa, apreciable en los postergitos II-VI, alargándose hasta ocupar más de la mitad posterior de los postergitos V y VI, donde los gránulos están mejor definidos que en los tergitos anteriores; en el tergito VII los gránulos de la carena están menos definidos y son de menor tamaño (Fig. 2d). Ventralmente, los esternitos son lisos y brillantes. Placas genitales y esternitos con setas pequeñas e inconspicuas lo que les confiere una apariencia general lisa (Fig. 2c).

Metasoma. Carenas dorsales ligeramente dentadas y laterales superiores crenuladas a ligeramente dentadas, mejor desarrolladas en segmentos I y II y disminuyendo en segmentos III y IV hasta ser casi lisas en segmento caudal V (Fig. 2g). Carenas medias ventrales y ventrolaterales presentes en todos los segmentos, vestigiales en segmento I, lisas y poco aparentes en segmento II y en segmentos III-V bien desarrolladas y crenuladas. No hay setas bien desarrolladas en ninguno de los segmentos caudales.

Telson. Vesícula ligeramente alargada con tubérculo subaclear cónico pero poco desarrollado (Fig. 2f).

Pedipalpos. Delgados, esbeltos y con manos delicadas, 2.16 veces más largas que anchas y casi tan altas como anchas (proporción largo/alto= 1.07); ambos dedos largos, con el dedo fijo más pequeño que el móvil (Cuadro 2). Mano de la quela con carenas lisas poco desarrolladas o vestigiales, excepto la secundaria exterior, la digital (que no se extiende hacia el dedo fijo) y la secundaria interna que son ligeramente crenuladas (un poco mejor desarrolladas en las hembras) (Fig. 3e). Tanto en el fémur como en la patela, las carenas se observan bien desarrolladas pero tienen pocas setas y granulaciones (Figs. 3a-d). Superficie de los dedos móvil y fija, completamente lisa. Patrón tricobotrial característico del género, ortobotriotáxico tipo A-alfa.

Peines. Base de los peines presenta en el borde anterior escotadura media bien definida y el borde posterior casi recto, muy ligeramente rebordeado (Figs. 2b, 5).

Patas. Color uniforme, más claro que el prosoma y mesosoma en vista dorsal. Se observa una pequeña mancha café rojiza en extremo distal del fémur y de la patela, justo en la articulación.

Variación y dimorfismo sexual. Tamaño pequeño a mediano de 39.20-46.69 mm en machos adultos (n= 9, promedio= 43.99 ± 2.55) y 47.75-50.55 mm en hembras (n= 8, promedio= 42.43 ± 2.47) sin que exista diferencia estadística ($t= 0.92$; $p= 0.368$). Número de dientes pectíneos, en machos varía de 17 a 20 (n= 18 peines) con moda en 18 (38.9%) y 19 (33.3%), mientras que en hembras varía de 15 (6.25%) a 18 (6.25%) con moda= 17 (56.25%). Vesícula del telson de machos estadísticamente más larga (2.99 ± 0.23) que la de hembras (2.75 ± 0.05) ($t= 2.30$; $p= 0.036$; n= 8 hembras y 9 machos). Segmentos caudales más largos en machos y más anchos en hembras (véase Cuadro 2). La diferencia en la proporción entre la longitud y el ancho de la base de los peines en uno y otro sexo es estadísticamente significativa ($t= 2.83$; $p= 0.01$); en los machos es de 0.65 ± 0.09 (n= 9) y en las hembras de 0.53 ± 0.05 (n= 8), lo que refleja dimorfismo; también la forma de la pieza basal presenta diferencias entre ambos sexos, ya que el borde posterior de la base de los peines de la hembra es claramente redondeado (Figs. 5, 6), mientras que el del macho sólo es muy ligeramente rebordeado; además en los machos, la escotadura media está bien definida y no así en las hembras (Fig. 4). La proporción longitud/ancho de la vesícula también mostró diferencias estadísticas significativas ($t= 5.28$; $p< 0.0001$) con un valor promedio de 1.88 ± 0.06 para los machos y de 1.64 ± 0.18 para las hembras, lo que se traduce en una vesícula más larga y esbelta en los machos. Tubérculo subaclear poco desarrollado en algunos machos, dando apariencia de ser romo. La pigmentación en pedipalpos, tanto en hembras como en machos, puede ser ligera pero evidente o estar ausente, sobre todo en las manos.

Diagnosis comparativa. *Centruroides chamela* es una especie del grupo de los "rayados" *sensu* González-Santillán (2001), con el dimorfismo sexual característico de los integrantes del género *Centruroides* (Hoffman, 1932), lo que se refleja en la proporción de la longitud corporal con respecto a la longitud del metasoma, la cual tiene un valor promedio de 1.56 ± 0.02 en los machos, y es mayor en la hembra (1.73 ± 0.05) (Cuadro 2). La superficie del carapacho es lisa, si hay gránulos son finos, bien definidos y muy poco densos, a diferencia de lo observado en *C. hirsutipalpus* Ponce-Saavedra y Francke, *C. elegans* y *C. meisei* Hoffmann, cuyos gránulos dispersos son grandes, y aunque poco densos, evidentes. Difiere también de *C. tecomanus* porque en esta especie el carapacho es claramente granuloso y los granos mucho más densos. Las especies registradas para los estados de Colima, Jalisco y Nayarit que pudieran confundirse con *C. chamela* sp. nov., presentan diferencias morfológicas que permiten su identificación sin problema. Puede diferenciarse de *C. bertholdii* por el patrón general de pigmentación de esta

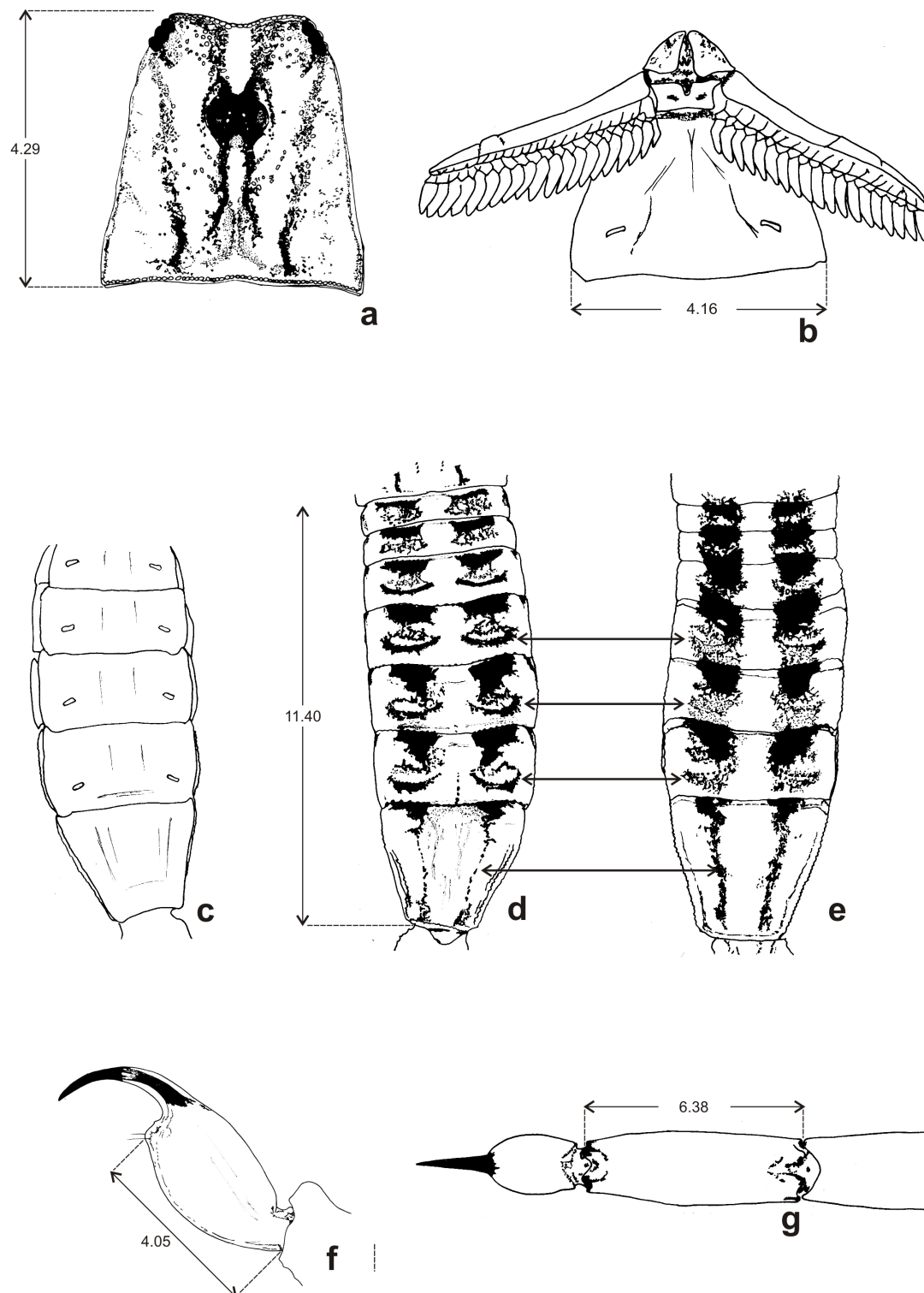


Figura 2. Características morfológicas de *Centruroides chamela* sp. nov. (macho). a, caparazón cefalotorácico o carapacho; b, vista ventral mostrando base de peines, peines, placas genitales y primer esternito; c, vista ventral del mesosoma; d, vista dorsal del mesosoma de *C. chamela* mostrando patrón de coloración; e, vista dorsal del mesosoma de *C. elegans* mostrando patrón de coloración; f, vista lateral de la vesícula y el aguijón mostrando el poco desarrollo del tubérculo subaculear; g, vista dorsal del segmento caudal V, vesícula y aguijón. Medidas en mm.

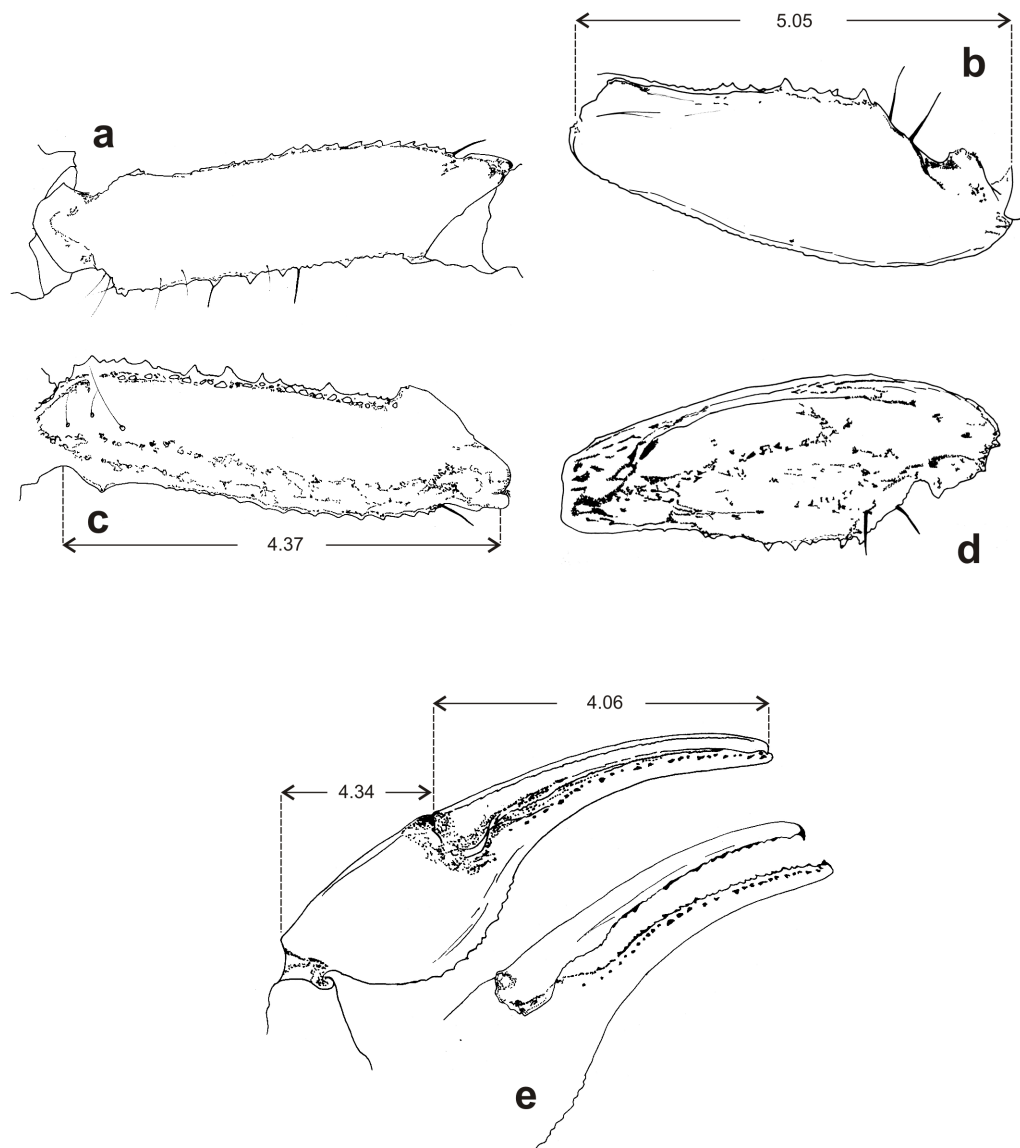


Figura 3. Otras características morfológicas de *Centruroides chamela* sp. nov. Vistas dorsal y ventral del fémur (a, c) y patela (b, d) del pedipalpo. Vista dorsal y ventral de la mano del pedipalpo (e). Medidas en mm.

especie, el cual es uniforme y sin bandas longitudinales aparentes, característica suficiente para distinguirla de la especie nueva que pertenece al grupo “rayados”. Puede diferenciarse de *C. infamatus* y *C. ornatus* por el patrón de coloración del carapacho que en estas especies no presenta líneas definidas sino que está coloreado de manera difusa a muy obscura en la mayor parte de la superficie, lo suficiente como para diferenciarlos y ubicarlos en subgrupos distintos dentro del grupo “rayados” (Santibáñez-López y Ponce-Saavedra, 2009).

Se conocen además otras 4 especies con características de coloración similares; 3 de éstas, *C. mascota*, *C.*

hirsutipalpus y *C. tecomanus* se encuentran relativamente cercanas a la localidad tipo de *C. chamela* sp. nov., que puede diferenciarse de *C. mascota*, por el número de dientes pectíneos (22-22 para *C. mascota*), ornamentación de la cutícula, forma (Fig. 5) y proporción ancho/largo de la base de los peines que es mayor en *C. mascota* (1.96 contra 1.64) y por la evidente presencia de setas en los esternitos y segmentos metasomales que en *C. chamela* son poco visibles; *C. mascota* presenta además diferencias respecto al hábitat en el que se le encuentra; fue registrada para la región de Mascota, Jal., enclavada en la sierra Madre Occidental, con vegetación de bosque de pino en altitu-

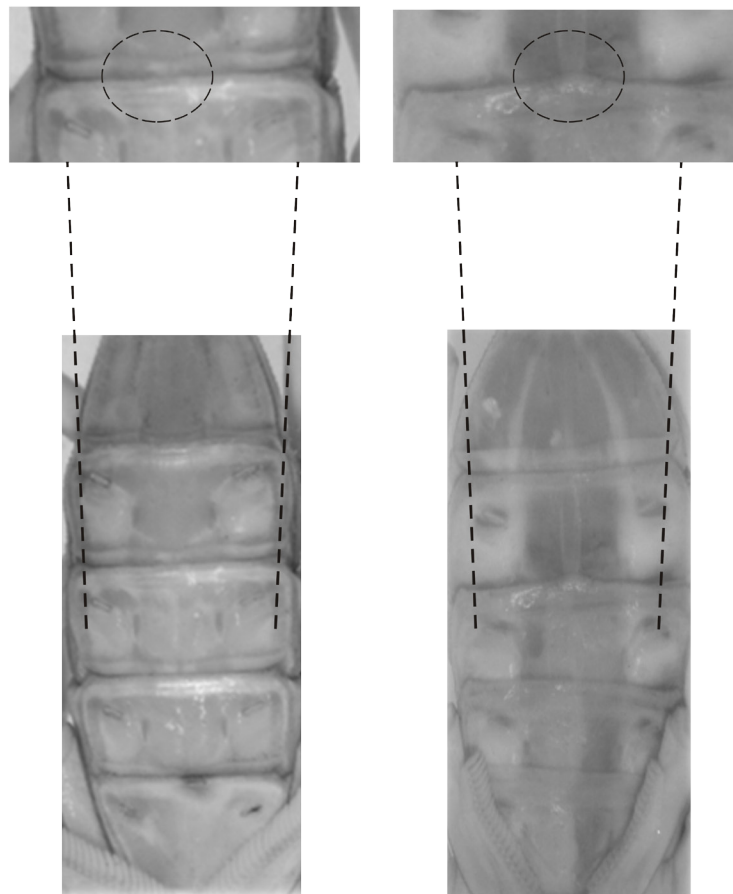


Figura 4. Margen posterior del esternito III, diferencia morfológica entre *Centruroides chamela* (izq.) y *C. meisei* (der.).

des cercanas a los 900 metros (Ponce-Saavedra y Francke, 2011).

En el caso de *C. hirsutipalpus* la diferencia más importante es el número de setas en el pedipalpo, ya que esta especie se caracteriza por tener 11-17 setas en la cara externa del fémur; 12-16 en la interna (9-10 grandes) y 12-15 setas en la cara superior de la patela (12-14 en las hembras); número que en *C. chamela* sp. nov. es claramente inferior (2-5 setas conspicuas), como ocurre con las otras especies del grupo de los “rayados” hasta ahora descritas. Adicionalmente, también es clara la diferencia en la base de los peines de los machos, que en la nueva especie es más rectangular y con una muesca media bien definida; mientras que en *C. hirsutipalpus* el borde anterior converge hacia el centro dando forma trapezoidal (Fig. 6). *Centruroides tecomanus* es morfológicamente bastante similar, pero también de mayor tamaño, los machos miden alrededor de 67 mm y las hembras 63 mm (Quijano-Ravell et al., 2010); presenta un tubérculo subaculear cónico bien desarrollado y con la punta del tubérculo orientada hacia la punta del aguijón, mientras que en *C. chamela* sp. nov.

el tubérculo es poco desarrollado e incluso puede ser romo (Fig. 2f). La base de los peines de los machos también es ligeramente distinta en forma (Fig. 5).

La distribución geográfica de *C. chamela* sp. nov. aporta evidencias sobre su identidad, ya que el área conocida se ubica sobre la costa de Jalisco, en simpatria con *C. elegans*, aunque sin superponerse con la distribución de *C. tecomanus*, registrada para Colima, Michoacán, Jalisco y recientemente para la costa de Guerrero (Quijano-Ravell et al., 2010).

Centruroides meisei, que por tamaño y apariencia general podría confundirse con la especie nueva, puede diferenciarse por el patrón de manchas en el mesosoma y sobre todo por la ligera lobulación que *C. meisei* presenta en el borde posterior del esternito III (Fig. 4), la que no está presente en la nueva especie, donde este borde es recto.

En el caso de *C. elegans*, al ser una especie simpátrica, se la comparó con mayor detenimiento y pudieron establecerse diferencias muy evidentes, como a), el patrón de coloración de las bandas que recorren dorsalmente el mesosoma, en *C. elegans* está formado por manchas de

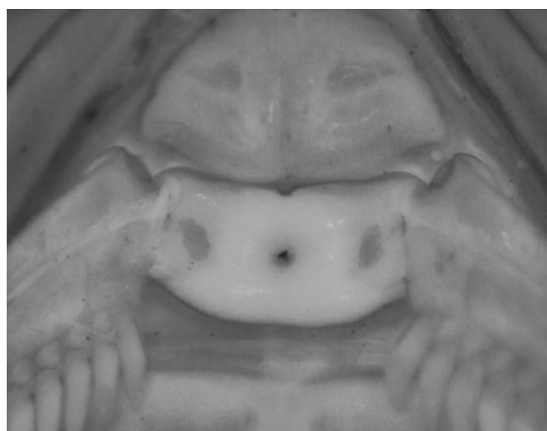
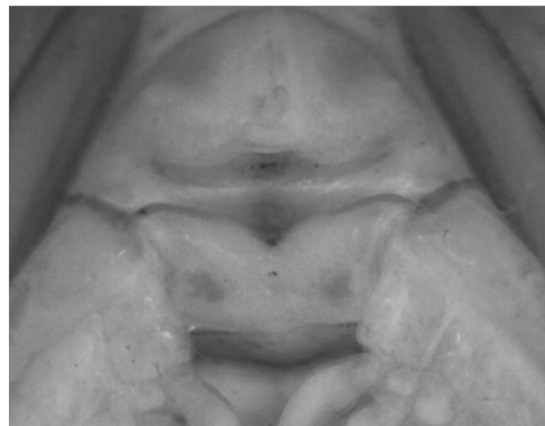
*Hembras**Machos**C. chamela**C. elegans**C. mascota*

Figura 5. Comparación de la base de los peines de especies de *Centruroides*: *C. chamela* sp. nov., *C. elegans*, *C. mascota*. Hembras (izq.); machos (der.).

Hembras

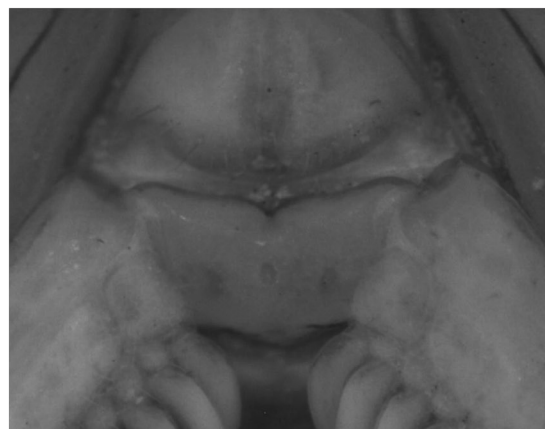
Machos



C. hirsutipalpus



C. tecomanus



C. meisei

Figura 6. Comparación de la base de los peines de especies de *Centruroides*: *C. hirsutipalpus*, *C. tecomanus* y *C. meisei*. Hembras (izq.); machos (der.).

pigmento que ocupan el pretergito y sólo de manera muy difusa puede apreciarse pigmento en el postergito, mientras que en *C. chamela* las bandas se forman por manchas de pigmento tanto en el pretergito como en postergito e incluso se unen difusamente en la porción media de los tergitos (Figs. 2d, e); *b*), la base de los peines de los machos también ayuda a separar estas especies, ya que en *C. elegans* el borde posterior está claramente lobulado, a diferencia del borde casi recto de la nueva especie (Fig. 5); *c*), el tamaño que en *C. elegans* es claramente mayor (74.72 mm en los 2 machos medidos y 63.37 mm en las 4 hembras), así como en todas sus medidas (Cuadro 3); *d*), el número de dientes pectíneos en los machos de *C. elegans* llega a 24 o 25, contra los 17-20 (dominancia de 18-19) de la especie nueva y *e*), las carenas de las manos de los machos de *C. elegans* son claramente granuladas, “aperladas” según Pocock (1902), mientras que en la especie nueva, son casi lisas o sólo ligeramente granuladas.

Dimorfismo sexual. El tamaño de las hembras tiende a ser ligeramente mayor que el de los machos aunque en los ejemplares revisados (8 hembras y 9 machos) no se detectó diferencia estadística entre sexos (Cuadro 2). En esta especie, como en otros *Centruroides*, se pueden encontrar diferencias aparentes entre las hembras y los machos en la forma de la base de los peines, la cual en los machos presenta una escotadura media y es rectan-

gular, y el margen posterior es casi recto; mientras que en las hembras el margen anterior es casi recto y sólo tiene una ligera escotadura, y el posterior es claramente redondeado (Fig. 5). Morfométricamente, esta diferencia se manifiesta en la proporción entre el ancho y la longitud de la base de los peines que en hembras tiene valores promedio de 1.86 (± 0.14) y en los machos los valores están alrededor de 1.60 (± 0.74). La diferencia en la proporción entre la longitud corporal y la del metasoma también es clara, con valores más bajos para los machos (1.49 ± 0.02) respecto al de las hembras (1.66 ± 0.04), lo que refleja la mayor longitud del metasoma de los machos en comparación con el total del cuerpo del animal. Estadísticamente, la vesícula de los machos es más larga (3.10 ± 0.12) que la de las hembras (2.94 ± 0.07), así como los segmentos caudales, que son más largos en los machos y más anchos en las hembras (véase Cuadro 2). Las carenas de la mano del pedipalpo en las hembras son más definidas y granuladas.

Agradecimientos

Al Instituto Bioclon, México, D. F., por el apoyo económico brindado. A la SEMARNAT, por el permiso de recolector científico (FAUT-0175) para el segundo autor, y a los revisores anónimos por los comentarios y correcciones en el manuscrito.

Cuadro 3. Medidas tomadas a 6 ejemplares adultos de *Centruroides elegans* provenientes de la misma zona en que habita *C. chamela*

Medidas tomadas	Machos (Medidas en mm)			Hembras (Medidas en mm)		
	Ejemplar 1	Ejemplar 2	Ejemplar 3	Ejemplar 1	Ejemplar 2	Ejemplar 4
Carapacho (Largo/Ancho posterior/Ancho anterior)	6.65/6.25/ 4.24	6.15/5.94/ 4.09	6.63/6.68/ 4.14	6.65/6.73/ 4.24	6.58/6.12/ 3.97	6.78/6.65/ 4.19
Long. del mesosoma incluyendo SMVII	20.27	18.82	16.56	21.34	18.31	21.39
Conteo pectinal	23-23	24-24	23-23	23-23	22-22	22-21
Segmento caudal I (Largo/Ancho)	7.24/3.33	6.76/3.12	5.71/3.48	5.82/3.78	5.38/3.58	5.82/3.76
Segmento caudal II (Largo/Ancho)	9.04/3.18	8.13/2.95	6.43/3.33	6.58/3.53	6.1/3.333	6.83/3.58
Segmento caudal III (Largo/Ancho)	9.8/3.1	8.61/2.92	6.73/3.23	6.73/3.53	6.63/3.2	7.32/3.45
Segmento caudal IV (Largo/Ancho)	9.78/3.05	8.79/2.78	6.76/3.02	7.19/3.53	6.76/3.07	7.29/3.35
Segmento caudal V (Largo/Ancho)	10.74/2.95	9.45/2.77	7.57/2.92	7.16/3.25	7.49/2.18	8.41/3.12
Vesícula (Largo/Ancho/Alto)	4.85/2.44/ 2.46	4.37/2.16/ 2.00	3.40/2.06/ 2.13	3.33/2.12/ 2.28	3.68/2.18/ 2.16	4.12/2.41/ 2.34
Aguijón	2.92	2.97	2.97	3.33	2.87	3.18
Long. metasoma incluyendo vesícula	51.45	46.11	36.60	36.81	36.04	39.79
Fémur (Largo/Ancho)	7.01/1.73	6.22/1.68	6.35/1.75	6.32/1.9	6.17/1.83	6.4/1.91
Patela (Largo/Ancho)	7.52/2.29	6.78/2.34	6.55/2.41	6.98/2.67	6.6/2.51	6.88/2.62
Mano (Largo/Ancho/Alto)	4.88/2.85/ 2.79	4.24/2.84/ 2.49	4.01/2.46/ 2.26	4.14/2.41/ 2.36	3.99/2.44/ 2.31	4.19/2.59/ 2.54
Dedo fijo	6.60	5.74	6.14	6.53	6.73	6.83
Dedo móvil	8.03	6.68	7.44	7.92	7.57	8.08
Base de los peines (Largo/Ancho)	0.64/1.42	0.64/1.39	0.89/1.63	0.75/1.8	0.81/1.6	0.91/1.7
Proporción L/A de la base de los peines	0.45	0.46	0.55	0.42	0.51	0.54
Proporción L corporal/L metasoma	1.52	1.54	1.63	1.76	1.69	1.71
Longitud corporal	78.37	71.08	63.	64.80	60.93	67.96
Promedio: machos= 74.72; hembras= 63.37						

Literatura citada

- Armas, L. F. de, E. Martín-Frías y J. Estévez-Ramírez. 2003. Lista anotada de las especies mexicanas del género *Centruroides* Marx, 1890 (Scorpiones, Buthidae). *Revista Ibérica de Aracnología* 8:93-98.
- Armas, L. F. de y E. Martín-Frías. 2008. El género *Centruroides* Marx, 1890 (Scorpiones: Buthidae) en el estado de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 43:7-22.
- Beutelspacher, B. C. R. 1999. Bromeliáceas como ecosistemas. Plaza y Valdez, México, D. F. 116 p.
- Beutelspacher, B. C. R. 2000. Catálogo de los alacranes de México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 175 p.
- Díaz-Nájera, A. 1975. Listas y datos de distribución geográfica de los alacranes de México (Scorpionida). *Revista de Investigaciones en Salud Pública (México)* 35:1-36.
- Fet, V., W. D. Sissom, G. Lowe y M. E. Braunwalder. 2000. *Catalog of the scorpions of the world (1758- 1998)*. The New York Entomological Society, New York. 690 p.
- Francke, O. F. 1977. Scorpions of the genus *Diplocentrus* from Oaxaca, Mexico. *Journal of Arachnology* 4:145- 200.
- García-Oliva, F, A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano *In* Historia Natural de Chamela, F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quezada-Avendaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 3-10.
- González-Santillán, E. 2001. Catálogo de escorpiones de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 148 p.
- González-Santillán, E. 2004. Diversidad, taxonomía y hábitat de alacranes. *In* Artrópodos de Chamela, A. N. García Aldrete y R. Ayala (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. p. 25-35.
- González-Soriano, E., O. Delgado-Hernández y G. L. Harp. 2004. Libélulas de la Estación de Biología Chamela (Insecta:Odonata). *In* Artrópodos de Chamela, A. N. García Aldrete y R. Ayala (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 37-61.
- Hoffmann, C. C. 1931. Monografías para la entomología médica de México. Monografía No. 2, Los escorpiones de México (primera parte): Diplocentridae, Chactidae, Vejovidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 2:291-408.
- Hoffmann, C. C. 1932. Monografías para la entomología médica de México. Monografía No. 2, Los escorpiones de México (segunda parte): Buthidae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 3:243-361.
- Lourenço, W. R. y W. D. Sissom. 2000. Scorpiones. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento, vol. 2, J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México/ CONABIO/ BAYER. México, D. F. p 115-135.
- Pocock, R. I. 1902. Arachnida, Scorpiones, Pedipalpi and Solifugae. *In* *Biología Centrali-Americana*. F. D. Godman and O. Salvin (eds.). Taylor and Francis, London. 71 p.
- Ponce-Saavedra, J. y O. F. Francke. 2009. Descripción de una especie nueva de alacrán con importancia médica del género *Centruroides* (Scorpiones: Buthidae) del estado de Colima, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:647- 658.
- Ponce-Saavedra, J., O. F. Francke, H. Cano-Camacho y E. Hernández-Calderón. 2009. Evidencias morfológicas y moleculares que validan como especie a *Centruroides tecomanus* (Scorpiones, Buthidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:71-84.
- Ponce-Saavedra, J. y R. J. Moreno-Barajas. 2005. El género *Centruroides* Marx 1890 (Scorpiones: Buthidae) en México. *Biológicas* 7:42-51.
- Quijano-Ravell, A. F., J. Ponce-Saavedra, O. F. Francke B. y M. A. Villaseñor-Ramos. 2010. Nuevos registros y distribución actualizada de *Centruroides tecomanus* Hoffmann, 1932 (Scorpiones: Buthidae). *Ciencia Nicolaita* 52:179-189.
- Rein, J. O. 2009. The Scorpion files. Norwegian University of Science and Technology, online at <http://www.ub.ntnu.no/scorpion-files/>; última consulta: 10.I.2010.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Stahnke, H. L. 1970. Scorpion nomenclature and mensuration. *Entomological News* 81:297-316.
- Vachon, M. 1974. Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides). 1. La trichobothriotaxie en Arachnologie, sigles trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 3:857-958.
- Vachon, M. 1975. Sur l'utilisation de la trichobothriotaxie du bras des pédipalpes des scorpions (Arachnides) dans le classement des genres de la famille des Buthidae Simon. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, série D* 281:1597-1599.
- Williams, S. C. 1986. A new species of *Vaejovis* from Jalisco, México (Scorpiones: Vaejovidae). *The Pan-Pacific Entomologist* 64:355-358.



Spider fauna associated with wheat crops and adjacent habitats in Buenos Aires, Argentina

Araneofauna asociada a cultivos de trigo y hábitats adyacentes en Buenos Aires, Argentina

Andrea Armendano✉ and Alda González

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores CEPAVE (CCT- CONICET- La Plata), Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Calle 2 N° 584, 1900 La Plata, Argentina.

✉ aarmendano@hotmail.com

Abstract. A census of spiders was undertaken in winter wheat fields of Buenos Aires province, Argentina, as well as from their margins and from wheat stubble. Spiders were collected weekly over 3 consecutive years using entomological sweeping and pitfall traps. Field margins were the richest and densest habitats ($H' = 3.27$, $J' = 0.82$) and registered 52 species from 14 families, while 31 species from 13 families were found in wheat. Thomisidae and Araneidae were the most abundant families in the herbaceous layer of both the margins and the crop, and Lycosidae in the soil litter. In contrast, 17 species from 8 families were recorded from wheat stubble, making it the least diverse habitat surveyed ($H' = 1.67$, $J' = 0.72$). These results could be related to repeated disturbance of wheat fields by harvest, tillage and other field work. Furthermore, the similarity observed in the families of both margin and crop communities indicates that colonization of wheat fields is from the adjacent areas.

Key words: Araneae, diversity, agroecosystems, natural enemies.

Resumen. Se realizó un censo de arañas en cultivos de trigo de invierno de la provincia de Buenos Aires, Argentina, así como en sus márgenes y en el rastrojo. Las arañas fueron recolectadas semanalmente con redes entomológicas y trampas de caída durante 3 años consecutivos. El margen del cultivo fue el hábitat más rico y más denso ($H' = 3.27$, $J' = 0.82$) y registró un total de 52 especies pertenecientes a 14 familias, mientras que en el cultivo de trigo se encontraron 31 especies pertenecientes a 13 familias. Thomisidae y Araneidae fueron las familias más abundantes en el estrato herbáceo (tanto en los márgenes como en el cultivo) y Lycosidae en el suelo; mientras que en el rastrojo del trigo se registraron 17 especies representantes de 8 familias y fue el hábitat menos diverso ($H' = 1.67$, $J' = 0.72$). Estos resultados podrían estar relacionados con el disturbio repetido, debidos a la cosecha, la labranza y otros trabajos de campo. Por otra parte, la similitud observada entre las familias de ambas comunidades del margen y del cultivo indicaría que el proceso de colonización se iniciaría en las áreas adyacentes.

Palabras clave: Araneae, diversidad, agroecosistemas, enemigos naturales.

Introduction

Spiders (Araneae) represent a significant component of the terrestrial arthropod diversity, with approximately 40 000 species described to date (Platnick, 2010). They have been found to represent abundant, species-rich predators in European crop fields (Sunderland et al., 1997; Marc et al., 1999; Tóth and Kiss, 1999; Nyffeler and Sunderland, 2003) and contribute to the control of agricultural pests (Symondson et al., 2002; Lang, 2003; Schmidt et al., 2003). Protection and promotion of natural enemies in agroecosystems depend on the information about their phenology, habitat preferences, and behavior.

The first step is to gather knowledge about the spider fauna that inhabits the commercial fields and forests (Rinaldi, 2005)

Winter wheat and corn are the 2 most important cereal crops in Argentina. Only few data sets concerning the spider assemblages of arable lands are available. Minervino (1996), Liljesthröm et al. (2002), and Beltramo et al. (2006) have examined the spider community in soybeans fields, and Armendano and González (2010) in alfalfa crops. According to a recent bibliography of arachnological studies, the present research is the first to study the spider fauna of winter wheat in Argentina. Thus our study aimed to analyze the spider assemblages of winter wheat fields, adjacent margins, and wheat stubble with respect to biotic diversity and the development of integrated pest management (IPM).

Recibido: 25 octubre 2010; aceptado: 13 diciembre 2010

Materials and methods

Study sites and spider sampling. Spiders were studied in three 1 ha lots of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in the Experimental Station of Gorina (34° 53' S y 58° 05' W), Buenos Aires province, Argentina. Winter wheat fields were drilled every year in autumn, received only herbicides prior to implantation, and no insecticides were applied. Crops were surrounded by adjacent margins of spontaneous vegetation of Compositae, Graminae, and Cruciferae, represented by the dominant species *Carduus acanthoides* L., *Bromus unioloides* Kunth, and *Raphanus sativus* (L.). The collections were carried out weekly over 3 consecutive years (2004 -2006) on wheat crops (WC), adjacent margins (AM), and wheat stubble (WS). The spider community was sampled at the plant layers in WC and AM, with a 38 cm diameter sweep net and with pitfall traps in soil stratum of WC, AM, and WS. These traps consisted of 6.5cm x 12cm plastic containers, filled with 30% ethylene glycol as a preserver. Each sampling consisted in 40 sampling units in the wheat crop, arranged in 4 linear transects. Traps were buried and distributed every 20 m, and in each point at the plant layer, 20 sweeps were performed, at a rate of 6 movements each one. All captured material was preserved in 70% ethyl alcohol and identified at the laboratory. Individuals were identified to family and adults to species or morphospecies. The classification used follows Platnick (2010). Voucher specimens were deposited in the Arachnological Laboratory of the Center of Parasitological Studies (University of La Plata).

Data analyses. The data were analysed with EstimateS Version 8.0 (Colwell, 2006). The species richness (S) and the Shannon- Wiener (H'), Margalef (DMg), Simpson (D), and Pielou (J) diversity indexes were calculated (Colwell and Coddington, 1994; Moreno, 2001). To analyse guild structure of spiders in wheat the classification of Uetz et al. (1999) was used.

Results

Taxonomic structure. In total, 1 701 specimens representing 13 families and 31 species were collected on wheat crops (WC). Eight families were captured from the plant layer (N= 939, 55.20%) and 13 families from the ground (N= 762, 44.79%). The most abundant families were Thomisidae (21.46%), Araneidae (15.70%), and Anyphenidae (9.81%) in the foliage, and Lycosidae (18.52%) and Linyphiidae (9.05%) in the soil litter (Table 1). The other families represented less than 7% of the total abundance. In wheat stubble (WS), 89 spiders were collected with pitfall traps, representing 8 families. The most abundant families were Tetragnathidae (46.06%) and Linyphiidae (21.35%).

The other families represented less than 7% of the total abundance (Table 1). In adjacent margins (AM), 14 families were recorded. The most abundant were Araneidae (21.32%), Thomisidae (12.99%), and Oxyopidae (8.59%) in the foliage, and Lycosidae (18.33%), Tetragnathidae (10.26%), and Hahniidae (8.86%) in the soil litter (Table 1).

According to the guild structure classification proposed by Uetz et al. (1999), in WC we registered 7 spider guilds (Table 1). The dominant group was hunting spiders, represented by ambushers (21.58%) and ground runners (19.70%). The other dominant guild comprised orb weavers (18.58%), with the largest number of recognized species (7) (Table 2). The rest of the guilds represented less than 11% of all captures. In WS we recorded 6 guilds; orb weavers (46.06%) and wandering sheet/tangle weavers (21.35%) were the dominant guilds. In AM we registered 8 guilds; orb weavers (31.58%), ground runners (19.51%), and ambushers (14.09%) were dominant.

Species diversity. In WC, 31 species were determined, of which 20 were captured in the foliage (Table 2). The most abundant species was *Misumenops pallidus* (Keyserling, 1880) (Thomisidae) (20.11%), followed by *Araneus* sp.1 (Araneidae) (8.29%), *Gayenna* sp. (Anyphaenidae) (8.23%), and *Oxyopes salticus* Hentz, 1845 (Oxyopidae) (6.82%). In the soil litter the most abundant species were *Lycosa poliostrata* (Koch, 1847) (11.17%), *Lycosa erythrognatha* (Lucas, 1836) (7.35%) (Lycosidae), *Meioneta* sp. (Linyphiidae) (7.17%), and *Hahnina* sp. (Hahniidae) (6.58%). In WS, 17 species were determined and the most abundant species was *Glenognatha lacteovittata* (Mello-Leitão, 1944) (Tetragnathidae) (46.07%). All the families were represented by a single species, with the exception of Theridiidae (S= 3). In AM, 51 species were captured, 36 in the foliage. The most abundant species was *O. salticus* (Oxyopidae) (8.71), followed by *Araneus* sp.1 (Araneidae) (5.87%), *M. pallidus* (Thomisidae) (3.57%), and *Metepeira* sp. (Araneidae) (3.45%). In the soil stratum the most abundant species were *L. poliostrata* (Lycosidae) (10.67%), *G. lacteovittata* (Tetragnathidae) (10.40%), and *Hahnina* sp. (Hahniidae) (8.98%). Only Oxyopidae was represented by 1 species. The richest families were Araneidae (S= 15), Linyphiidae (S= 9), and Thomisidae (S= 6). The values of the Shannon- Wiener (H'), Margalef (DMg), Simpson (D), and Pielou (J) indices characterizing species diversity are shown in Table 3. The level of species diversity for adjacent margins (AM) is higher than in wheat crops (WC) and wheat stubble (WS).

Temporal diversity of spiders. Spiders were recorded throughout the phenological development of the wheat crop. In the herbaceous layer the greatest abundance peak occurred in spring (October and November). The greatest number of spiders was recorded in November (N= 220)

Table 1. Guild structure, abundance, and species richness of spider families in wheat crops, stubble, and adjacent margins

	<i>Wheat crop</i>			<i>Stubble</i>			<i>Adjacent Habitats</i>		
	<i>S</i>	<i>% Families</i>	<i>% Guilds</i>	<i>S</i>	<i>% Families</i>	<i>% Guilds</i>	<i>S</i>	<i>% Families</i>	<i>% Guilds</i>
<i>Sheet web builders</i>			10.64			5.62			11.62
Amaurobiidae	2	4.06		0	0		2	2.76	
Hahniidae	1	6.58		1	5.62		1	8.86	
<i>Orb weavers</i>			18.58			46.06			31.58
Araneidae	7	15.70		0	0		15	21.32	
Tetragnathidae	1	2.88		1	46.06		1	10.26	
<i>Wandering sheet/tangle weavers</i>			9.05			21.35			8.18
Linyphiidae	4	9.05		1	21.35		9	8.18	
<i>Ambushers</i>			21.58			0			14.09
Philodromidae	1	0.12		0	0		2	1.10	
Thomisidae	4	21.46		0	0		6	12.99	
<i>Space web builders</i>			0			5.62			0.34
Theridiidae	0	0		3	5.62		3	0.34	
<i>Ground runners</i>			19.70			14.61			19.51
Coriniidae	1	0.53		1	5.62		2	0.57	
Gnaphosidae	1	0.65		1	2.25		1	0.61	
Lycosidae	2	18.52		1	6.74		2	18.33	
<i>Foliage runners</i>			9.81			0			5.26
Anyphaenidae	2	9.81		0	0		3	5.26	
<i>Stalkers</i>			10.64			6.74			9.42
Oxyopidae	1	6.82		0	0		1	8.59	
Salticidae	4	3.82		1	6.74		3	0.83	
Total	31	100	100	10	100	100	51	100	100

(Fig. 1A) and the predominant families were Thomisidae (*M. pallidus*), Araneidae (*Araneus* sp.), and Oxyopidae (*O. salticus*), representing 43.98% of the total number of spiders caught in vegetation. The lowest number of spiders was recorded in June (N= 39) (Fig. 1B). On the ground, Lycosidae (*L. poliostruma*, *L. erythrognatha*), Hahniidae (*Hahnina* sp.), and Linyphiidae (*Meioneta* sp.) represented 34.15%, and were the most abundant especially during summer (December) (N= 249). The lowest number of spiders was recorded in June (N= 35).

Discussion

The spider species found in wheat represent less than one fourth of those cited for Argentina (Pikelin and Schiapelli, 1963; Platnick, 2010), which is compatible with results obtained by Young and Edwards (1990) in cereal crops. The spider community registered in this study is similar to the arachnofauna in US field crops, which is more evenly

dispersed over families, and hunting spiders from several families make up a large percentage (Young and Edwards, 1990; Greenstone, 2001; Nyffeler and Sunderland, 2003). Web-building spiders in US crops are represented mainly by the families Tetragnathidae, Araneidae, Linyphiidae, Theridiidae, and Dictynidae; the hunters by Oxyopidae, Salticidae, Clubionidae, Thomisidae, and Lycosidae (Nyffeler, 1999). In contrast, the spider fauna of European field crops is very uniform, inhabited by different spider species, mainly from the families Linyphiidae, Lycosidae, Araneidae, Tetragnathidae, and Theridiidae (Luczak, 1979; Sunderland, 1987), but it is largely dominated by Linyphiidae (Nyffeler and Sunderland, 2003; Clough et al., 2005; Schmidt and Tschardt, 2005), while in this study Linyphiidae represented less than 10% of the total abundance in the soil litter.

In studies conducted near Lima, Peru, it was found that 80-90% of the spiders collected from cotton were hunting spiders (predominantly Anyphaenidae,

Table 2. Families and species/morphospecies of spiders associated with wheat crops, stubble, and adjacent margins (TC: techniques collection; S: sweep net; P: pitfall trap)

Family	Species/morphospecies	Wheat crops (WC)		Wheat stubble (WS)		Adjacent margins (AM)	
		TC	%	TC	%	TC	%
Araneomorphae							
Amaurobiidae	Morpho sp. 1	P	0.35			P	0.61
"	" sp. 2	P	3.7			P	2.19
Anyphaenidae	Gayenna sp.	S/P	8.23			S/P	2.88
"	Morpho sp. 2	S	1.59			S/P	1.27
Araneidae	Araneus sp. 1	S/P	8.29			S/P	5.87
"	Araneus sp. 2	S/P	1.41			S/P	1.27
"	Argiope sp.					S	0.58
"	Cyclosa sp.					S/P	1.07
"	Gea heptagon (Hentz, 1850)					S/P	1.50
"	Larinia sp.					S/P	1.77
"	Metepeira sp.	S	3.23			S/P	3.45
"	Metazygia sp.	S/P	1			S/P	2.07
"	Wixia sp.					S	0.31
"	Morpho sp. 1	S	0.41				
"	" sp. 2					S	0.12
"	" sp. 3	S/P	0.65				
"	" sp. 4	S	0.71				
"	" sp. 5					P	1.04
"	" sp. 6					P	1.00
"	" sp. 7					S	0.23
"	" sp. 8					S	0.12
"	" sp. 9					S/P	1.15
Coriniidae	Trachelas sp.	P	0.53			P	0.35
"	Morpho sp. 1			P	5.62	P	0.12
Gnaphosidae	Morpho sp. 1	P	0.65	P	2.25	P	0.61
Hahniidae	Hahnia sp.	S/P	6.58	P	5.62	P	8.98
Lycosidae	Lycosa poliostruma (Koch, 1847)	P	11.17	P	6.74	S/P	10.67
"	Lycosa erythrognatha (Lucas, 1836)	P	7.35			P	7.91
Linyphiidae	Meioneta sp.	S/P	7.17			S/P	2.76
"	Erigoninae					S/P	0.81
"	Erigone sp. 1					P	0.96
"	Erigone sp. 2					S	0.35
"	Morpho sp. 1	P	0.18				
"	" sp. 3	P	0.41				
"	" sp. 4	S/P	1.29	P	21.35	S/P	1.04
"	" sp. 5					S/P	0.31
"	" sp. 6					P	1.04
"	" sp. 7					S/P	0.58
"	" sp. 8					S/P	0.46
Oxyopidae	Oxyopes salticus (Hentz, 1845)	S/P	6.82			S/P	8.71
Philodromidae	Morpho sp. 1	S/P	0.12			S	0.81
"	" sp. 2					S	0.31

Table 2. Continues

Family	Species/morphospecies	Wheat crops (WC)		Wheat stubble (WS)		Adjacent margins (AM)	
		TC	%	TC	%	TC	%
Salticidae	Dendryphantinae					S	0.35
"	<i>Dendryphantes</i> sp.					S	0.15
"	<i>Tullgrenella</i> sp.					S	0.23
"	Morpho sp.1	S/P	2.59	P	6.74	S	0.12
"	" sp. 2	P	0.35				
"	" sp. 4	S	.53				
Tetragnathidae	<i>Glenognatha lacteovittata</i> (Mello-Leitao, 1944)	P	2.88	P	46.07	P	10.40
Theridiidae	<i>Achaearanea</i> sp.			P	3.37	P	0.12
"	<i>Argyrodes</i> sp.			P	1.12	P	0.12
"	<i>Tidarren</i> sp.			P	1.12	P	0.12
Thomisidae	<i>Misumenops pallidus</i> (Keyserling, 1880)	S	20.11			S	3.57
"	<i>Misumenops</i> sp.	S	0.24			S/P	2.88
"	<i>Misumena</i> sp.	S/P	0.76			S	2.01
"	<i>Misumena vatia</i>					P	0.63
"	Morpho sp. 3	S/P	0.35			S/P	2.42
"	" sp. 4					S	1.62
T			100		100		100

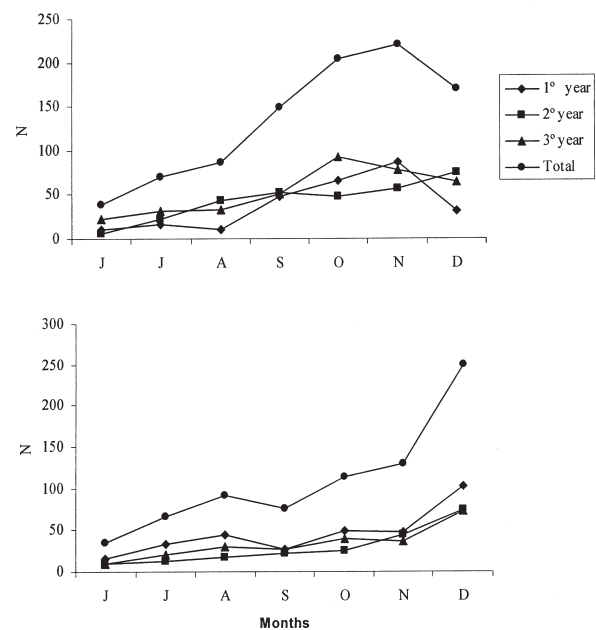
Table 3. Species richness and diversity indices of spiders in wheat crops, stubble, and adjacent margins

	Wheat crops (WC)	Wheat Stubble (WS)	Adjacent margins (AM)
S	31	17	51
H'	1.95	1.67	3.27
DMg	4.03	2.04	7.67
D	0.09	0.28	0.05
J	0.69	0.72	0.82

S: species richness, diversity indexes: Shannon-Wiener (H'), Margalef (DMg), Simpson (D) and Pielou (J).

Clubionidae, Salticidae, and Thomisidae), whereas Linyphiidae constituted only 1% (Aguilar, 1977, 1979). This is consistent with studies carried out in Argentinean crops. Also a similar taxonomic composition and species diversity (37 species representative of 13 families) was observed in soybean and alfalfa field crops (Minervino, 1996; Liljesthröm et al., 2002; Beltramo et al., 2006; Armendano and González, 2010), whereas Thomisidae (*M. pallidus*) and Lycosidae were the most abundant families in the herbaceous and soil stratum, respectively.

The dominant group of spiders recorded in wheat fields and adjacent margins were hunting spiders, coinciding with the information reported by Nyffeler and Sunderland (2003). This guild made up 50% of the spider individuals collected in US fields, where *O. salticus* was

**Figure 1.** Total spider abundance during the phenological development in wheat crops. (A), foliage; (B), soil litter.

a particularly prominent agroecosystem colonizer (Dean and Sterling, 1987; Young and Edwards, 1990). In areas with drier climate, Oxyopidae are replaced by Thomisidae as a dominant family (e.g. west Texas and Arizona are dominated by *Misumenops* spp.) (Plagens, 1983; Dean and

Sterling, 1987). In contrast, in this study, wheat stubble was dominated by Linyphiids and Tetragnathids, small web-building species found near the ground together with Theridiids, which were not registered in the field crop. These differences can be explained because spider assemblages are highly influenced by variations in plant community structure, ecosystem dynamics such as disturbance, and abiotic factors such as soil texture, environmental humidity, and temperature (Bonte et al., 2002).

While spiders were recorded throughout the phenological development of the wheat crop, a greater abundance peak occurred in spring and summer coinciding with reproductive periods and the emergence of juveniles, when the vegetation reached its highest development, resulting in stable microhabitats, where the permanent ground vegetation provides shelter and a wide availability of prey for spiders. Adjacent margins seem to be a more dense and rich habitat than wheat fields. This is explained because the fields are strongly and repeatedly disturbed by harvest, tillage, and other agricultural activity, while disturbance in the adjacent margins does not destroy the habitat. Furthermore, the similarity observed in the families of both margin and crop communities could indicate that the fields are colonized from the adjacent margins. These results could be related to the composition of the spontaneous vegetation in the margins, which provides a complex structure to meet life requisites such as web construction, brood care, mating, shelter, active hunting, ambush hunting, and dispersal (McDonald, 2007).

Literature cited

- Aguilar, P. G. 1977. Las arañas en el agroecosistema algodonero de la costa peruana. *Anales Científicos de la Universidad Nacional Agraria La Molina* 15:109-121.
- Aguilar, P. G. 1979. Arañas del campo cultivado: observaciones en algodones de la costa norte del Perú. *Revista Peruana de Entomología* 22:71-73.
- Armendano, A. and A. González. 2010. Estudio de la comunidad de arañas (Arachnida, Araneae) del cultivo de alfalfa en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 58:757-767.
- Beltramo J., I. Bertolaccini and A. González. 2006. Spiders of soybean crops in Santa Fe Province, Argentina: Influence of surrounding spontaneous vegetation on lot colonization. *Brazilian Journal of Biology* 66:29-41.
- Bonte, D., B. Leon and J. P. Maelfait. 2002. Spider assemblage structure and stability in a heterogeneous coastal dune system. *Journal of Arachnology* 30:331-343.
- Clough, Y., A. Kruess, D. Kleijn and T. Tschardt. 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography* 32:2007-2014.
- Colwell, R. and J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345:102-118.
- Colwell, R. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs.
- Dean, D. A. and W. L. Sterling. 1987. Distribution and abundance patterns of spiders inhabiting cotton in Texas. *Texas Agricultural Experimental Station Bulletin*, College Station, Texas 1566:1-8.
- Greenstone, M. H. 2001. Spiders in wheat: First quantitative data for North America. *Biocontrol* 46:439-454.
- Lang, A. 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134:144-153.
- Liljeström, G., E. Minervino, D. Castro and A. González. 2002. La comunidad de arañas del cultivo de soja en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotropical Entomology* 31:197-209.
- Luczak, J. 1979. Spiders in agrocoenoses. *Polish Ecology Studies* 5:151-200.
- McDonald, B. 2007. Effects of vegetation structure on foliage dwelling spider assemblages in native and non-native Oklahoma grassland habitats. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Sciences* 87:85-88.
- Marc, P., A. Canard and F. Ysnel. 1999. Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74:229-273.
- Minervino, E. 1996. Estudio biológico y ecobiológico de arañas depredadoras de plagas de soja. Ph. D. Tesis, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad, vol. 1. M & T, Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. 83 p.
- Nyffeler, M. 1999. Prey selection of spiders in the field. *Journal of Arachnology* 27:17-325.
- Nyffeler, M. and K. D. Sunderland. 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: a comparison of European and US studies. *Agriculture Ecosystems & Environment* 95:579-612.
- Pikelin, B. S. G. and R. D. Schiapelli. 1963. Llave para la determinación de las familias de arañas argentinas. *Physis* 24:43-72.
- Plagens, M. J. 1983. Populations of *Misumenops* (Araneida: Thomisidae) in two Arizona cotton fields. *Environmental Entomology* 12:572-575.
- Platnick, N. I. 2010. The world spider catalog, Ver.1.0. American Museum of Natural History. Available at: <http://>

- research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.htm; last access: 23.III.2010.
- Rinaldi, I. M. 2005. Spiders of a young plantation of eucalipt: Diversity and potential predators of the most frequent arboreal species. *Acta Biologica Paranaense* 34:1-13.
- Schmidt, M. H., A. Lauer, T. Purtauf, C. Thies, M. Schaefer and T. Tscharnke. 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270:1905-1909.
- Schmidt, M. H. and T. Tscharnke. 2005. Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography* 32:467-473.
- Sunderland, K. D. 1987. Spiders and cereal aphids in Europe. *Bulletin SROP/WPRS* 10:82-102.
- Sunderland, K. D., J. A. Axelsen, K. Dromph, B. Freier, J. L. Hemptinne, N. H. Holst, P. J. M. Mols, M. K. Petersen, W. Powell, P. Ruggle, H. Trilsch and L. Winder. 1997. Pest control in a community of natural enemies. *Acta Jutlandica* 72:271-326.
- Symondson, W. O. C., K. D. Sunderland and H. M. Greenstone. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47:561-594.
- Töth, F. and J. Kiss. 1999. Comparative analyses of epigeic spider assemblages in northern Hungarian winter wheat fields and their adjacent margins. *Journal of Arachnology* 27:241-248.
- Uetz, G. W., J. Halaj and A. B. Cady. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology* 27:270-280.
- Young, O. P. and G. B. Edwards. 1990. Spiders in United States field crops and their potential effect on crop pests. *Journal of Arachnology* 18:1-27.



Las arañas del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México

Spiders of the cloud montane forest of the Biosphere Reserve Volcán Tacaná, Chiapas, Mexico

Guillermo Ibarra-Núñez¹✉, Julieta Maya-Morales¹ y David Chamé-Vázquez²

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula. Carr: Antiguo Aeropuerto Km 2.5, 30700 Tapachula, Chiapas, México.

²Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Escuela de Biología. Libramiento Norte Poniente s/n, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

✉ gibarra@ecosur.mx

Resumen. Se realizó un estudio para conocer la fauna de arañas del suelo y del sotobosque en 2 sitios de bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná. Las arañas del suelo se recolectaron con trampas de caída y mediante el procesamiento de hojarasca en embudos de Berlese; para las arañas del sotobosque se realizaron recolectas directas, por golpeo (red y manta) y con trampas de refugio. En total se registraron 32 familias, 99 géneros y 151 especies, que representan 32.5% de la araneofauna del estado de Chiapas. Se encontraron 7 registros nuevos de géneros y 12 de especies para México, así como de 6 géneros y 9 especies para el estado de Chiapas. Las familias con mayor riqueza fueron Theridiidae, Linyphiidae, Anyphaenidae, Araneidae y Salticidae. En el suelo se registraron 75 especies, 57 géneros y 26 familias mientras que en el sotobosque se encontraron 112 especies, 74 géneros y 22 familias; 36 especies fueron comunes a los 2 estratos, en tanto que 39 fueron exclusivas del suelo y 76 del sotobosque. La complementariedad entre los 2 estratos fue de 76.2%.

Palabras clave: Araneae, riqueza de especies, suelo, sotobosque.

Abstract. A spider inventory from forest floor and understory in 2 sites of the cloud montane forest of the Biosphere Reserve Volcán Tacaná, Chiapas was undertaken. Soil spiders were collected using pitfall traps and processing litter in Berlese funnels; understory spiders were captured by hand collecting, sweeping, beating, and with shelter traps. Collected specimens correspond to 32 families, 99 genera and 151 species, which represent 32.5% of the spiders recorded for the state of Chiapas. There are 7 new records of genera and 12 of species for Mexico and 6 genera and 9 species for Chiapas. The families with most species richness were Theridiidae, Linyphiidae, Anyphaenidae, Araneidae and Salticidae. In the forest floor were recorded 75 species, 57 genera and 26 families and in the understory 112 species, 74 genera and 22 families. Both strata shared 36 species, and 39 and 76 species were exclusive to the forest floor and to the understory respectively. Complementarity between the 2 strata was 76.2%.

Key words: Araneae, species richness, forest floor, understory.

Introducción

La región Mesoamericana está considerada una de las áreas con alta biodiversidad y endemismos bajo severa amenaza de destrucción del hábitat (*hotspots*; Myers et al., 2000). En dicha región, el bosque mesófilo de montaña (BMM) representa el tipo de vegetación con mayor riqueza de especies por superficie de área, y el más amenazado junto con el bosque tropical perennifolio (Acosta, 2004). En México, el BMM ocupa menos del 1% de la superficie, pero es de gran importancia para los ciclos hidrológicos de las cuencas a las que se encuentra asociado, y al mismo tiempo es uno de los hábitats más frágiles (Toledo, 2010).

Raramente se han llevado a cabo inventarios de especies y análisis de endemismos de invertebrados en el BMM

(Anderson y Ashe, 2000; Bubb et al., 2004). Entre los diferentes invertebrados terrestres, las arañas se caracterizan por presentar alta diversidad taxonómica y por exhibir respuestas a cambios ambientales específicos, sea el taxón o el gremio (Rubio et al., 2008), que incluyen diferencias en composición y riqueza entre los distintos estratos de un hábitat (Sørensen, 2003) debido a sus hábitos de caza y a la influencia de la complejidad estructural de la vegetación.

En la actualidad se conocen 41 719 especies de arañas pertenecientes a 3 802 géneros y 109 familias (Platnick, 2010). La cuenta para México alcanzó 2 506 especies (Jiménez, 1996) y 464 para el estado de Chiapas, pertenecientes a 281 géneros y 58 familias (García-Villafuerte, 2009). En México, la fauna de arañas se ha estudiado en distintos tipos de hábitats naturales, como matorral xerófilo (Ibarra-Núñez, 1979), bosque de pino-encino (Medina, 2002), humedales (Llinas y Jiménez, 2004; Medina, 2005;

Recibido: 15 enero 2011; aceptado: 08 marzo 2011

Santos, 2005), selva alta perennifolia (Valdez et al., 2005) y selva baja caducifolia (Álvarez, 1999; Castelo, 2000; Durán, 2000; Nieto, 2000; Correa, 2001; Corcuera y Jiménez, 2009); sin embargo, los estudios encaminados a conocer la diversidad de arañas en los BMM del país son escasos (Santos, 2001; Ibarra-Núñez y Chamé-Vázquez, 2009; Maya-Morales, 2010). Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue dar a conocer la araneofauna del suelo y del sotobosque del BMM de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná.

Materiales y métodos

Área de estudio. Se seleccionaron 2 sitios pertenecientes al ejido Talquián en el municipio de Unión Juárez, Chiapas dentro de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, próximos a la localidad de Chiquihuites (Fig. 1) y distantes entre sí sólo unos 800 metros. El primer sitio está ubicado en las coordenadas 15°05'14.8"N y 92°05'55"O, a 2 021 m y el segundo, en las coordenadas 15°05'37.8"N y 92°06'05.7"O, a 2 048 m. En esta área se presenta un clima de tipo C(m) (w") ig, templado húmedo con régimen de lluvias de verano concentradas de mayo a octubre, con precipitaciones anuales promedio cercanas a 4 000 mm, temperatura media anual menor a 18°C, que varía menos de 5°C a lo largo del año y con el mes más caliente antes de junio (Cardoso, 1979; SPP, 1981).

Trabajo de campo. Se llevó a cabo en 2 etapas, cada una correspondiente a un estrato. La primera parte de la recolección de las arañas del suelo se realizó de diciembre de 2006 a mayo del 2007, con 2 muestreos por mes; la segunda, fue de junio a noviembre del 2007, con 1 muestreo por mes. En cada sitio se trazaron 2 transectos paralelos de 50 m de largo, separados entre sí por 25 m o más y en

cada uno se aplicaron 2 técnicas de muestreo: trampas de caída y recolección de hojarasca. Para la primera, en cada muestreo se colocaron 10 trampas por transecto, separadas 5 m entre sí; estas trampas consistieron en un recipiente de plástico de 250 ml de capacidad sujeto dentro de un tubo de PVC de 10 cm de largo y un diámetro de 7.5 cm; cada una contenía 150 ml de una solución acuosa de etilenglicol al 50% como fijador y preservador; se enterraron con el borde superior a nivel del suelo sin ninguna cubierta de protección (Mallis y Hurd, 2005; Schmidt et al., 2006); a las 72 horas de su colocación se extrajeron y el contenido se vació en frascos pet, etiquetados con sus correspondientes datos de recolecta. Para la segunda técnica, en cada muestreo se seleccionaron al azar 5 puntos por transecto (alejados de las trampas de caída y evitando la repetición de áreas previamente muestreadas), para recoger la hojarasca acumulada en una área de 50 × 50 cm y colocarla en bolsas de plástico a las cuales se añadió una etiqueta con los datos de recolecta; estas bolsas se transportaron el mismo día al laboratorio, donde la hojarasca se procesó en embudos de Berlese por 2 a 4 días, según el contenido de humedad.

La recolección de arañas del sotobosque se llevó a cabo mediante 12 muestreos durante la época de secas (enero a marzo) y lluvias (junio a agosto) en 2009. En cada sitio se trazaron 3 transectos de 50 m de largo, separados por 25 m o más, en los cuales se establecieron 5 puntos de muestreo por transecto, cada punto de forma circular de 5 m de diámetro (19.6 m² de superficie). Las arañas fueron capturadas mediante 3 métodos: recolecta directa, golpeo (red y manta) y trampas de refugio. En cada transecto se aplicó un método diferente, de manera que los 3 métodos fueron empleados en cada sitio y muestreo. La recolecta directa consistió en localizar visualmente y capturar los ejemplares en cada punto de muestreo. Se invirtieron 20 minutos de revisión de la vegetación por punto de muestreo, 10 minutos para revisión de la vegetación alta (de la cintura hacia arriba hasta el alcance máximo del brazo) y 10 minutos para revisión de la vegetación baja (de la cintura hacia abajo) (modificado de Coddington et al., 1991). El golpeo consistió en sacudir o golpear la vegetación con red o bastón. El método de red se aplicó a la vegetación baja (30 golpes) y la manta de golpeo consistió en golpear o sacudir con un bastón la vegetación alta colocando abajo una manta blanca de 1 m² para recuperar el material caído (30 golpes). Las trampas de refugio (cuyo objetivo es capturar arañas que no están activas de día) se elaboraron con hojas caídas de la vegetación local, enrolladas e introducidas dentro de tubos de plástico pequeños (2 cm de largo) de 2 tamaños de diámetro (1 y 1.5 cm) que llevaban por fuera un clip parcialmente desdoblado, a manera de gancho, para sujetarlas de la vegetación de cada punto de

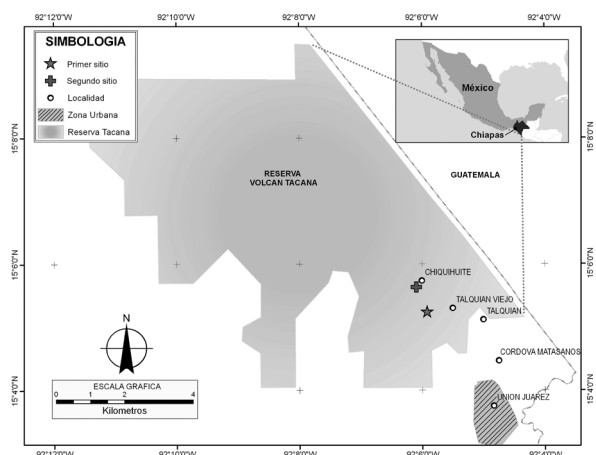


Figura 1. Localización de los sitios de estudio dentro de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México.

muestreo. Se colocaron 200 trampas (100 por sitio), con 2 semanas de anticipación a cada muestreo, 20 trampas (10 de cada tamaño) por punto de muestreo en los troncos de los árboles y las ramas de los arbustos y las herbáceas, a una altura no mayor a 2 m.

Los ejemplares recolectados de ambos estratos fueron conservados en etanol al 80% y depositados en la Colección de Arácnidos del Sureste de México (ECOTAAR) de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula y se identificaron con ayuda de literatura especializada. Se empleó el índice de Colwell y Coddington (1994) para conocer la complementariedad de la composición entre los ensambles de suelo y sotobosque. Para la recolecta de ejemplares se contó con 2 permisos de la SEMARNAT (SGPA/DGVS/03564/06 y SGPA/DGVS/00034/09).

Resultados

Se registraron 151 especies de arañas pertenecientes a 99 géneros y 32 familias (Apéndice 1). La lista incluye 54 especies (35.8%) plenamente identificadas, 49 (32.4%) que se han confirmado como especies nuevas (aún no descritas), 19 (12.6%) que fueron determinadas como afines a especies descritas ya que requieren mayor análisis para confirmar estas determinaciones, 15 (9.9%) especies que no pudieron determinarse más que a familia o género, por

tratarse de ejemplares juveniles y 14 (9.3%) no pudieron ser ubicadas por ser parte de grupos poco trabajados o porque es posible que sean especies o géneros nuevos. Las familias con mayor riqueza de especies fueron Theridiidae con 29, Linyphiidae con 20, Anyphaenidae y Araneidae con 14 cada una y Salticidae con 13 (Fig. 2).

En el suelo se registraron 75 especies, 57 géneros y 26 familias mientras que en el sotobosque se encontraron 112 especies, 74 géneros y 22 familias. Los 2 estratos compartieron 36 especies, 39 fueron exclusivas de suelo y 76 de sotobosque (Fig. 3). De estos datos se deriva que la complementariedad entre los estratos es de 76.2%. De la fauna encontrada, 7 géneros y 12 especies son registros nuevos para México (Figs. 4 y 5). Adicionalmente se obtuvo un género nuevo para la ciencia de la familia Linyphiidae (en descripción). Para el estado de Chiapas se presentan nuevos registros de 6 géneros y 9 especies (Fig. 6).

Discusión

Los resultados de este trabajo contribuyen a incrementar el número de taxones registrados para México y para el estado de Chiapas. En el primer caso, *Fissiscapus* Millidge, 1991 se registró previamente en Colombia y Ecuador; *Paraletes* Millidge, 1991 en Brasil y Perú; *Pescennina* Simon, 1903 en Venezuela, y *Wirada* Keyserling, 1886 en

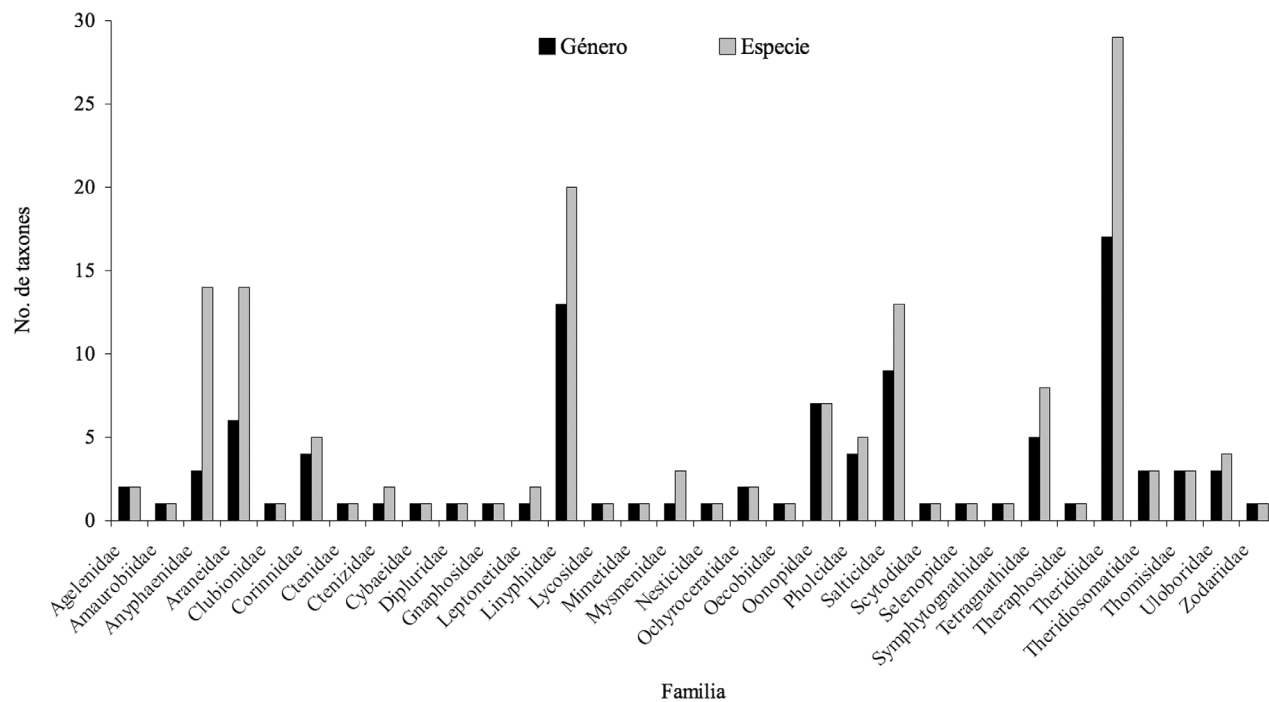


Figura 2. Riqueza de géneros y especies de cada familia de arañas recolectadas en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México.

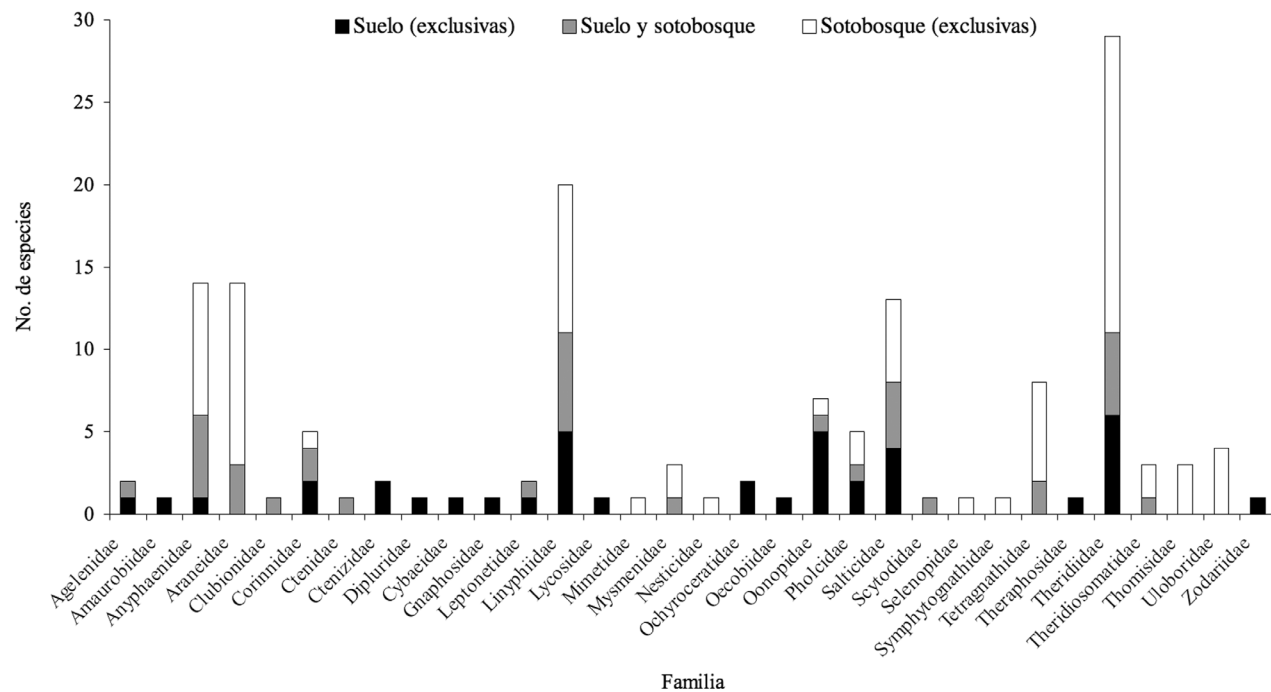


Figura 3. Riqueza de especies de arañas por estrato y familia en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México.

Venezuela, Brasil, Ecuador y Perú; para *Sidymella* Strand, 1942, las especies americanas se registran en Colombia, Brasil, Uruguay y Argentina. *Josa nigrifrons* (Simon, 1897), registrada de Costa Rica a Bolivia y *Tennesseellum formica* (Emerton, 1882) de los Estados Unidos a Alaska y en las Islas Marshall, se consideran nuevos registros tanto en nivel genérico como específico. Como registros nuevos en el nivel de especie están *Rualena simplex* (F. O. P.-Cambridge, 1902) y *Ummidia zebrina* (F. O. P.-Cambridge, 1897), colectadas previamente en Guatemala, *U. zilchi* Kraus, 1955 en El Salvador, *Grammonota teresta* Chickering, 1970 en Panamá y Colombia, *Leucauge acuminata* (O. P.-Cambridge, 1889) de Guatemala a Panamá, *Phycosoma altum* (Keyserling, 1886) de Panamá a Brasil y en Hawai, *Thymoites puer* (Mello-Leitão, 1941) en Brasil y Argentina, *Wamba congener* O. P.-Cambridge, 1896 en Estados Unidos y de las Antillas a Brasil, *Tmarus vitus* Chickering, 1965 en Panamá y *Philoponella tingens* (Chamberlin e Ivie, 1936) de Costa Rica a Colombia (Platnick, 2010) (Figs. 4 y 5).

Los nuevos registros de géneros para el estado de Chiapas son *Piabuna* Chamberlin e Ivie, 1933 con distribución previamente registrada en Coahuila (Gertsch y Davis, 1940), *Naphrys* Edwards, 2003 en Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (Richman, 1981) y *Paramarpissa* F. O. P.-Cambridge, 1901 en Sonora, Chihuahua, Nayarit, Jalisco,

Michoacán, Distrito Federal, Puebla y Tabasco (Logunov y Cutler, 1999). *Melpomene transversa* (F. O. P.-Cambridge, 1902) registrada en Guerrero, *Selenyphantes longispinosus* (O. P.-Cambridge, 1896) en Veracruz y *Scaphiella cocona* Platnick y Dupérré, 2010 en Tabasco son nuevos registros de género y especie para el estado. *Mangora ixtapan* Levi, 2005 se registró previamente en Michoacán, *Linyphia nigrita* (F. O. P.-Cambridge, 1902) en Hidalgo, *Mermessus trilobatus* (Emerton, 1882) en Veracruz, *Dysderina plena* O. P.-Cambridge 1894 y *Leucauge simplex* F. O. P.-Cambridge, 1903 en Tabasco y *Misumenoides annulipes* (O. P.-Cambridge, 1891) en Jalisco (Fig. 6).

Otro aspecto destacado de este estudio es la elevada proporción de especies encontradas no descritas (32.4% del total de especies), que se debe en parte a la falta de estudios taxonómicos de arañas en los BMM, y en parte al aislamiento de este tipo de hábitats, que origina una considerable proporción de endemismos.

Por otro lado, la riqueza en el sitio estudiado es alta y comparable con la registrada en otros hábitats tropicales. Un estudio similar llevado a cabo en Tanzania en BMM (Sørensen, 2003), que incluyó además el dosel de los árboles, registró 175 especies de arañas en 33 familias. En cada estrato estudiado, la riqueza de especies observada en el suelo fue algo menor que la registrada en Tanzania (75 vs. 96), pero la del sotobosque fue muy similar (112 vs. 114),

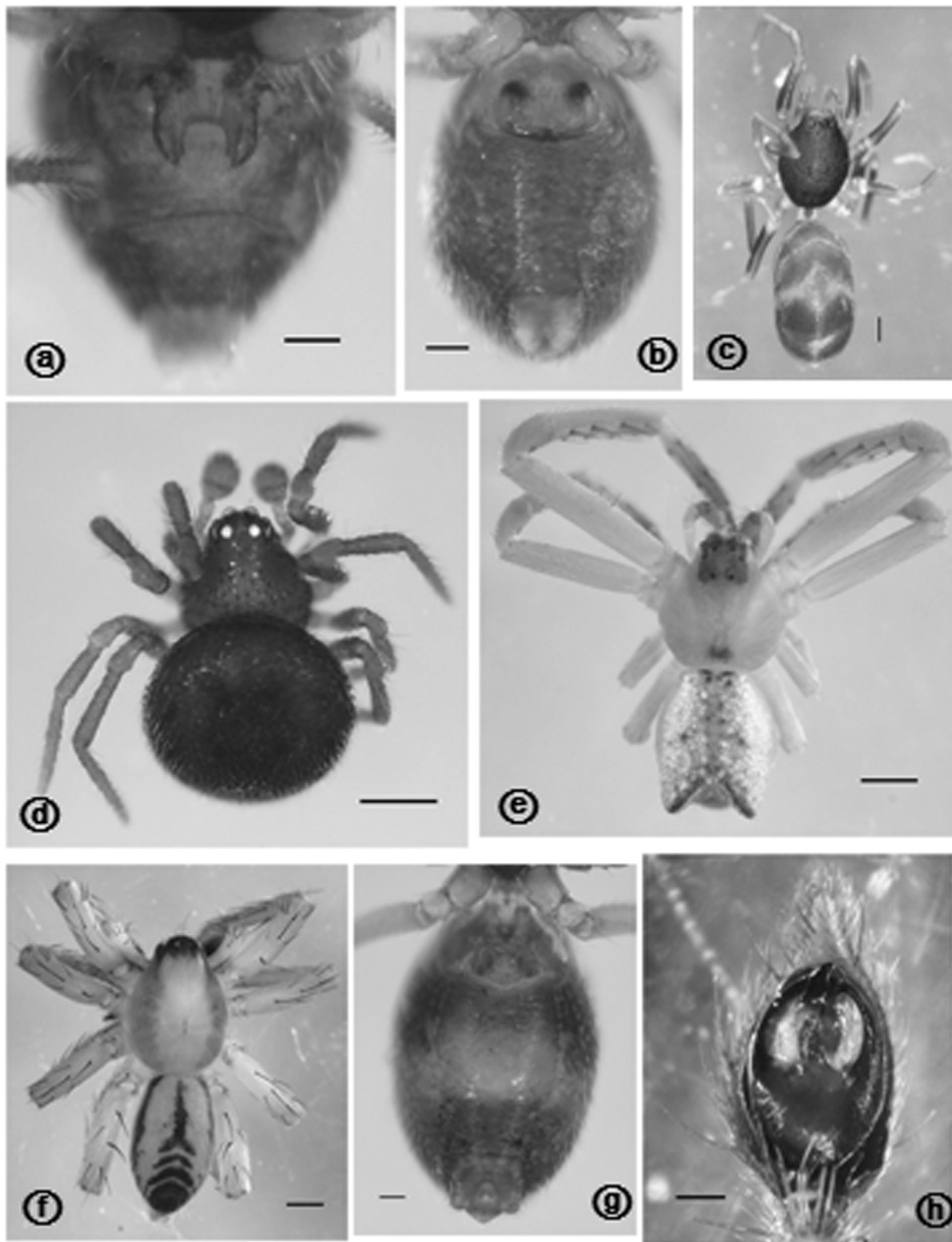


Figura 4. a, *Fissiscapus* sp. ♀ epigineo; b, *Paraletes* sp. ♀ epigineo; c, *Pescennina* sp. ♀ habitus; d, *Wirada* sp. ♂ habitus; e, *Sidymella* sp. ninfa habitus; f, *Josa nigrifrons* ♂ habitus; g, *Tennesseellum formica* ♀ opistosoma; h, *Rualena simplex* ♂ palpo ventral. Escalas: a, b, g = 0.1 mm; c, h = 0.2 mm; d = 0.3 mm; e, f = 0.5 mm.

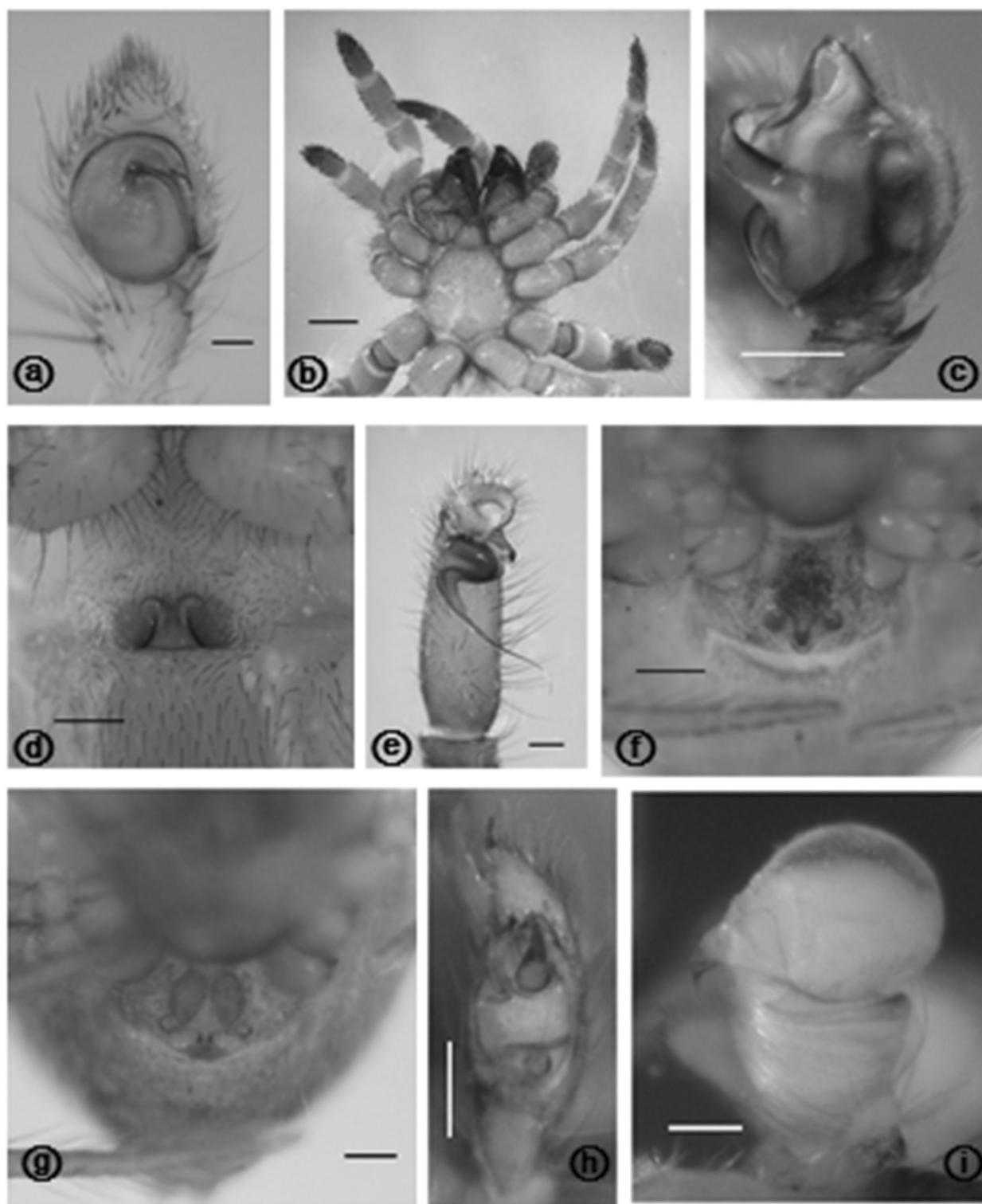


Figura 5. a, *Tmarus vitus* ♂ palpo ventral; b, *Ummidia zilchi* ♀ prosoma ventral; c, *Grammonota teresta* ♂ palpo retrolateral; d, *Leucauge acuminata* ♀ epigineo; e, *Ummidia zebrina* ♂ palpo ventral; f, *Phycosoma altum* ♀ epigineo; g, *Thymoites puer* ♀ epigineo; h, *Wamba congener* ♂ palpo ventral; i, *Philoponella tingens* ♂ palpo retrolateral. Escalas: a, c, g, h, i = 0.1 mm; f = 0.2 mm; d, e = 0.3 mm; b = 1 mm.

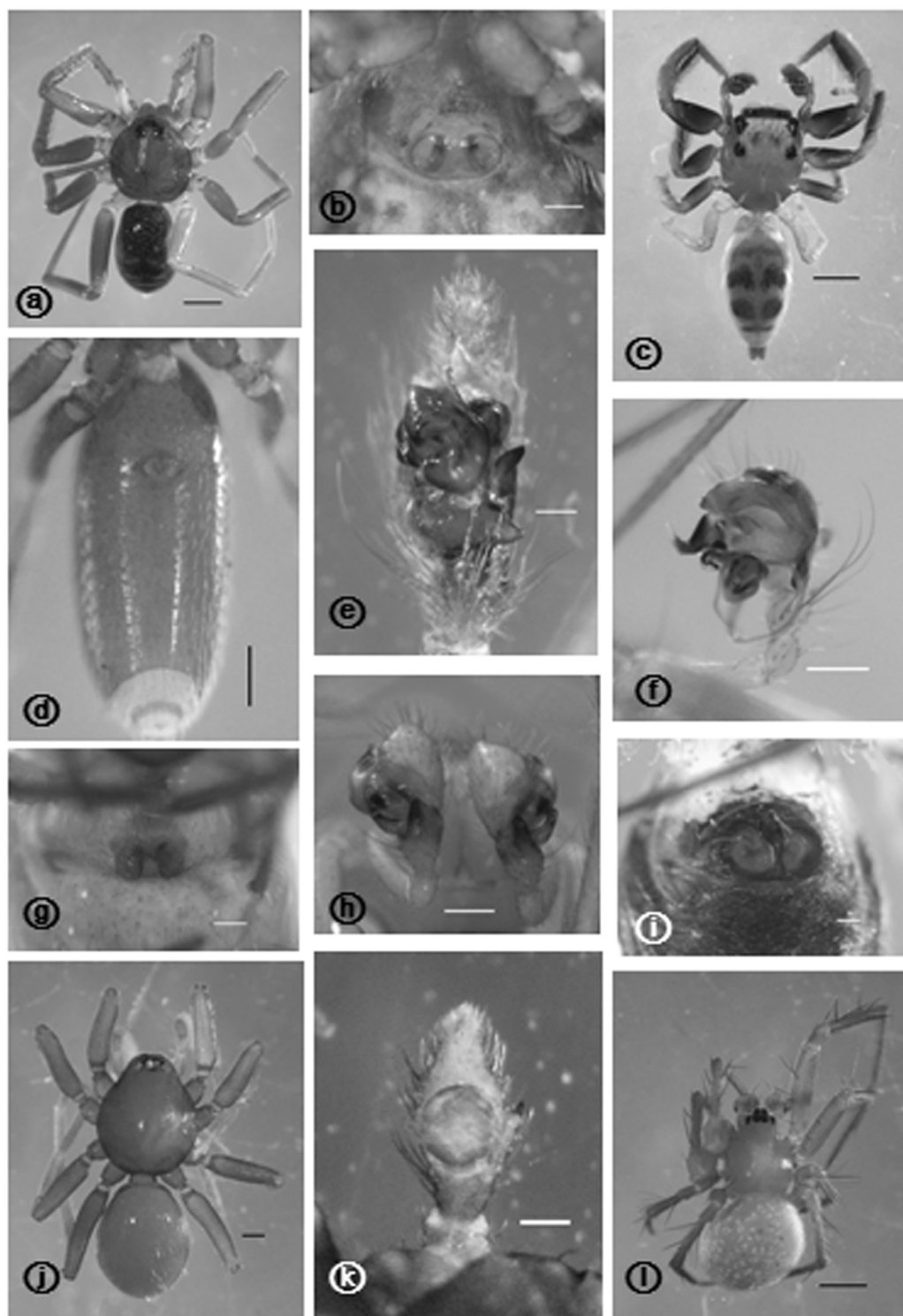


Figura 6. a, *Piabuna* sp. ♂ habitus; b, *Naphrys* sp. ♀ epigineo; c, *Paramarpissa* sp. ♂ habitus; d, *Scaphiella cocona* ♀ opistosoma ventral; e, *Melpomene transversa* ♂ palpo ventral; f, *Selenyphantes longispinosus* ♂ palpo retrolateral; g, *Leucauge simplex* ♀ epigineo; h, *Mermessus trilobatus* ♂ tibias y palpos; i, *Linyphia nigrita* ♀ epigineo; j, *Dysderina plena* ♂ habitus; k, *Misumenoides annulipes* ♂ palpo ventral; l, *Mangora ixtapan* ♂ habitus. Escalas: i, k = 0.1 mm; b, d, e, f, g, h, j = 0.2 mm; a, l = 0.5 mm; c = 1 mm.

evidenciando que se realizó un esfuerzo de muestreo comparable. En el nivel de familia, la jerarquía de riqueza de especies es muy similar a la registrada en otros estudios de zonas tropicales, donde Theridiidae resultó la más diversa (Sørensen et al., 2002; Sørensen, 2004) o en los 2 primeros lugares de riqueza junto con Araneidae (Silva y Coddington, 1996). Linyphiidae es poco diversa en regiones tropicales bajas, pero algunos estudios sugieren que incrementa su importancia con la altitud (Russell y Stork, 1994; Sørensen, 2004), como ocurre en el presente estudio. A pesar de que en el sotobosque se encontró menor número de familias que en el suelo, el primer estrato posee mayor número de especies, debido principalmente a una mayor diversidad en Theridiidae, Araneidae, Tetragnathidae y Uloboridae, las cuales son arañas tejedoras de red que se caracterizan por su abundancia en la vegetación. Por otro lado, la familia Salticidae (no tejedora de redes) fue diversa en ambos estratos, con una riqueza similar de especies. Entre los géneros, cabe destacar la riqueza de *Anyphaena* Sundevall, 1833 (*Anyphaenidae*), del cual se registraron 11 especies en los 2 estratos, contrastando con la mayoría de los otros géneros que sólo tuvieron 1 o 2 especies (91% del total de géneros).

Se han registrado previamente diferencias en riqueza de especies entre estratos de BMM (Sørensen, 2003; Yanoviak et al., 2003). Entre los estratos, Sørensen (2003) obtuvo una complementariedad de 58.1%, mientras que nuestros resultados muestran un 76.2%. Lo anterior puede indicar diferencias de mayor importancia en las condiciones del microclima de los estratos estudiados en el BMM del volcán Tacaná y por lo tanto el nivel de especificidad de estrato es más alto.

Agradecimientos

A José Álvaro García Ballinas, José Antonio López Méndez, Estela Senties Celma y Eduardo Rafael Chamé Vázquez (ECOSUR), por colaborar en la recolecta de los ejemplares. A José Álvaro García Ballinas, Erika Orozco Díaz, Sergio Dorian Moreno Mendoza y Kaleb Zárate Gálvez (Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas), por su ayuda en la separación de las muestras. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo al proyecto 52923 (2007) y por las becas otorgadas a Julieta Maya-Morales y a David Chamé-Vázquez. Se agradece también a los evaluadores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias.

Literatura citada

Acosta, S. 2004. Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófilos de montaña de nordeste, centro y sur de

México: enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* 75:61-72.

Álvarez, F. 1999. Estudio faunístico de la familia Araneidae (Arachnida: Araneae); en la selva baja caducifolia del municipio de "El Limón", Jalisco, México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Campus Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México. 87 p.

Anderson, R. S. y J. S. Ashe. 2000. Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera: Staphylinidae, Curculionidae). *Biodiversity and Conservation* 9:617-653.

Bubb, P., I. May, L. Miles y J. Sayer. 2004. *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC, Cambridge. 32 p.

Cardoso, M. D. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 99 p.

Castelo, J. L. 2000. Diversidad de Salticidae (Arachnida: Araneae) en una localidad de selva baja caducifolia del sur de Jalisco, México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Campus Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México. 181 p.

Collwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B-Biological Sciences* 345:101-118.

Coddington, J. A., C. Griswold, D. Dávila, E. Peñaranda y S. Larcher. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical systems. In *The unity of evolutionary biology*, vol. 1. *Proceedings of the Fourth International Congress of Systematics and Evolutionary Biology*, E. Dulley (ed.). Dioscorides, Portland, Oregon, p. 44-60.

Corcuera, P. y M. L. Jiménez. 2009. Diversidad de arañas asociadas al follaje en una selva baja caducifolia de Jalisco. *Folia Entomológica Mexicana* 47:49-60.

Correa, M. M. 2001. Estudio comparativo de las arañas de la vegetación arbustiva y arbórea de dos comunidades vegetales en Tlancualpican, Puebla y Cerro El Horno, Morelos, México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 45 p.

Durán, C. G. 2000. Estudio faunístico de la familia Theridiidae (Arachnida: Araneae) en la selva baja caducifolia del sur de Jalisco (Mpio. El Limón), México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Campus Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México. 112 p.

García-Villafuerte, M. A. 2009. La araneofauna (Araneae) reciente y fósil de Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:633-646.

Gertsch, W. J. y L. I. Davis. 1940. Report on a collection of spiders from Mexico. III. *American Museum Novitates* 1069:1-22.

- Ibarra-Núñez, G. 1979. Las arañas Labidognatha de la parte norte del Pedregal de San Ángel. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 134 p.
- Ibarra-Núñez, G. y D. Chamé-Vázquez. 2009. Las arañas del suelo del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas: efectos de las perturbaciones antropogénicas. *In* Entomología mexicana, vol. 8, E. G. Estrada, A. Equihua, M. P. Chaires, J. A. Acuña, J. R. Padilla y A. Mendoza (eds.). Sociedad Mexicana de Entomología. p. 47-52.
- Jiménez, M. L. 1996. Araneae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, A. N. García y E. González (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 83-101.
- Llinas, J. y M. L. Jiménez. 2004. Arañas de humedales del sur de Baja California, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 75:283-302.
- Logunov, D. V. y B. Cutler. 1999. Revision of the genus *Paramarpissa* F. O. P. Cambridge, 1901 (Araneae, Salticidae). *Journal of Natural History* 33:1217-1236.
- Mallis, R. E. y L. E. Hurd. 2005. Diversity among ground-dwelling spider assemblages: habitat generalists and specialists. *Journal of Arachnology* 33:101-109.
- Maya-Morales, J. 2010. Diversidad de arañas de la vegetación en un bosque mesófilo de montaña en Chiapas, México. Tesis, El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas. 69 p.
- Medina, F. J. 2002. Las arañas y su distribución temporal en un bosque de San Martín Cachuapán, Municipio de Villa del Carbón, Estado de México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores, Campus Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México. 129 p.
- Medina, F. J. 2005. Las arañas errantes del manglar de Chiapas, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 120 p.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. de Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Nieto, I. G. 2000. Inventario de arañas de algunas localidades de los estados de Puebla y Morelos en la parte alta del Balsas. Tesis, Facultad de Estudios Superiores, Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 83 p.
- Platnick, N. I. 2010. The world spider catalog, ver. 11.0. American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>; última consulta: 8.XII.2010.
- Richman, D. B. 1981. A revision of the genus *Habrocestum* (Araneae, Salticidae) in North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 170:197-206.
- Rubio, G. D., J. A. Corronca y M. P. Damborsky. 2008. Do spider diversity and assemblages change in different contiguous habitats? A case study in the protected habitats of the Humid Chaco Ecoregion, Northeast Argentina. *Environmental Entomology* 37:419-430.
- Russell, A. y N. E. Stork. 1994. Abundance and diversity of spiders from the canopy of tropical rainforests with particular reference to Sulawesi, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 10:545-558.
- Santos, A. 2001. Diversidad de arañas tejedoras asociadas a márgenes de arroyos, en dos localidades de la región del Soconusco, Chiapas; México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 123 p.
- Santos, A. 2005. Arañas tejedoras asociadas a los manglares de la Costa de Chiapas. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 137 p.
- Schmidt, M. H., Y. Clough, W. Shulz, A. Westphalen y T. Tschamtkke. 2006. Capture efficiency and preservation attributes of different fluids in pitfall traps. *Journal of Arachnology* 34: 159-162.
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Carta de climas. Villahermosa. Escala 1: 1,000,000 Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática, México, D. F.
- Silva, D. y J. A. Coddington. 1996. Spiders of Pakitza (Madre de Dios, Peru): species richness and notes on community structure. *In* *Manu – The biodiversity of southeastern Peru*, D. E. Wilson y A. Sandoval (eds.). Smithsonian Institution, Washington, D.C. p. 253-311.
- Sørensen, L. L. 2003. Stratification of the spider fauna in a Tanzanian forest. *In* *Arthropods of tropical forest: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*, Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching (eds.). Cambridge University Press. p. 92-101.
- Sørensen, L. L. 2004. Composition and diversity of the spider fauna in the canopy of a montane forest in Tanzania. *Biodiversity and Conservation* 13:437-452.
- Sørensen, L. L., J. A. Coddington y N. Scharff. 2002. Inventorying and estimating subcanopy spider diversity using semiquantitative sampling methods in an Afrotropical forest. *Environmental Entomology* 31:319-330.
- Toledo, T. 2010. El bosque mesófilo de montaña. *In* *El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D. F. p. 15-17.
- Valdez, A., C. G. Durán y J. L. Castelo. 2005. Relaciones zoogeográficas de los géneros de arañas (Arachnida: Araneae) colectados en la selva lacandona; Frontera Corozal, Ocosingo, Chiapas. *In* *Entomología mexicana*, vol. 4, A. Morales, A. Mendoza, M. P. Ibarra y S. Standford (eds.).

Colegio de Posgraduados, Montecillo, Estado de México. p 55-60.
Yanoviak, S. P., G. Kragh y N. M. Nadkarni. 2003. Spider

assemblages in Costa Rican cloud forests: effects of forest level and forest age. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:145-154.

Apéndice 1. Lista de especies de arañas del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México. *Estrato de recolecta:* ‡, suelo, §, sotobosque. *Nuevos registros:* ¹género para México, ² especie para México, ³ género para Chiapas, ⁴ especie para Chiapas

AGELENIDAE

^{3,4} *Melpomene transversa* (F. O. P.-Cambridge, 1902) ‡

² *Rualena simplex* (F. O. P.-Cambridge, 1902) ‡ §

AMAUROBIIDAE

Amaurobiidae sp1 affin gen. *Retiro* ‡

ANYPHAENIDAE

Anyphaena trifida F. O. P.-Cambridge, 1900 ‡ §

Anyphaena sp1 ‡ §

Anyphaena sp2 ‡ §

Anyphaena sp3 ‡ §

Anyphaena sp4 §

Anyphaena sp5 §

Anyphaena sp6 §

Anyphaena sp7 §

Anyphaena sp8 §

Anyphaena sp9 §

Anyphaena sp10 ‡

^{1,2} *Josa nigrifrons* (Simon, 1897) §

Wulfila sp1 §

Wulfila sp2 ‡ §

ARANEIDAE

Aculepeira sp1 affin *A. visite* §

Araneus sp1 affin *A. expletus* §

Araneus sp2 affin *A. lanio* §

Cyclosa sp1 affin *C. turbinata* §

Cyclosa sp2 §

Cyclosa sp3 affin *C. nodosa* §

⁴ *Mangora ixtapan* Levi, 2005 ‡ §

Mangora sp1 affin *M. purulha* ‡ §

Micrathena lenca Levi, 1985 ‡ §

Micrathena margerita Levi, 1985 §

Ocrepeira rufa (O. P.-Cambridge, 1889) §

Ocrepeira subrufa (F. O. P.-Cambridge, 1904) §

Ocrepeira sp1 §

Ocrepeira sp2 affin *O. globosa* §

CLUBIONIDAE

Elaver sp1 ‡ §

CORINNIDAE

Creugas sp1 ‡

Megalostrata raptor (L. Koch, 1866) ‡ §

³ *Piabuna* sp1 ‡

Trachelas sp1 ‡ §

Trachelas sp2 §

CTENIDAE

Ctenus sp1 ‡ §

CTENIZIDAE

² *Ummidia zebrina* (F. O. P.-Cambridge, 1897) ‡

² *Ummidia zilchi* Kraus, 1955 ‡

CYBAEIDAE

Cybaeidae sp1 ‡

DIPLURIDAE

Euagrus carlos Coyle, 1988 ‡

GNAPHOSIDAE

Zimiromus sp1 ‡

LEPTONETIDAE

Darkoneta sp1 ‡

Darkoneta sp2 ‡ §

LINYPHIIDAE

Ceratinopsis sp1 ‡

¹ *Fissiscapus* sp1 ‡

² *Grammonota teresta* Chickering, 1970 §

Jalapyphantes cuernavaca Gertsch y Davis, 1946 §

Linyphia linguatula (F. O. P.-Cambridge, 1902) ‡ §

⁴ *Linyphia nigrita* (F. O. P.-Cambridge, 1902) §

Linyphia sp1 §

Linyphia sp2 affin *L. duplicata* §

Meioneta sp1 ‡ §

Meioneta sp2 §

⁴ *Mermessus trilobatus* (Emerton, 1882) ‡ §

Mermessus sp1 ‡

Mermessus sp2 ‡

¹ *Paraletes* sp1 §

¹ *Paraletes* sp2 ‡

^{3,4} *Selenyphantes longispinosus* (O. P.-Cambridge, 1896) §

^{1,2} *Tennesseellum formica* (Emerton, 1882) §

Walckenaeria crocea Millidge, 1983 ‡ §

Erigoninae sp1 ‡ §

Erigoninae sp2 affin gen. *Asemostera* ‡ §

LYCOSIDAE

Trochosa sp1 ‡

MIMETIDAE

Mimetus sp1 §

MYSMENIDAE

Calodipoena colima (Gertsch, 1960) ‡ §

Calodipoena sp1 affin *C. stathamae* §

Apéndice 1. Continúa

- Calodipoena* sp2 §
 NESTICIDAE
Gaucelmus augustinus Keyserling, 1884 §
 OCHYRO CERATIDAE
Ochyrocera sp1 ‡
Speocera sp1 ‡
 OECOBIIIDAE
Oecobius concinnus Simon, 1893 ‡
 OONOPIDAE
⁴*Dysderina plena* O. P.-Cambridge, 1894 ‡ §
Oonops sp1 ‡
¹*Pescennina* sp1 §
^{3,4}*Scaphiella cocona* Platnick y Dupérré, 2010 ‡
Triaeris sp1 ‡
 Oonopidae sp1 ‡
 Oonopidae sp2 ‡
 PHOLCIDAE
Anopsicus sp1 ‡
Metagonia asintal Gertsch, 1971 ‡ §
Modisimus sp1 §
 Pholcidae sp1 §
 Pholcidae sp2 ‡
 SALTICIDAE
Corythalia sp1 ‡
Euophrys sp1 ‡
Lyssomanes sp1 ‡ §
Mexigonus sp1 affin *M. morosus* §
³*Naphrys* sp1 ‡ §
³*Naphrys* sp2 ‡ §
³*Paramarpissa* sp1 §
Zygoballus tibialis F. O. P.-Cambridge, 1901 ‡ §
 Euophryinae sp1 §
 Euophryinae sp2 §
 Euophryinae sp3 ‡
 Salticidae sp1 §
 Salticidae sp2 ‡
 SCYTODIDAE
Scytodes sp1 ‡ §
 SELENOPIIDAE
Selenops sp1 §
 SYMPHYTOGNATHIDAE
Symphytognatha sp1 §
 TETRAGNATHIDAE
Chrysometa brevipes (O. P.-Cambridge, 1889) §
Chrysometa sp1 affin *C. universitaria* ‡ §
Chrysometa sp2 affin *C. buga* §
Cyrtognatha sp1 §
Glenognatha spherella Chamberlin e Ivie, 1936 §
²*Leucauge acuminata* (O. P.-Cambridge, 1889) §
⁴*Leucauge simplex* F. O. P.-Cambridge, 1903 ‡ §
Tetragnatha sp1 affin *T. cognata* §
 THERAPHOSIDAE
 Theraphosidae sp1 ‡
 THERIDIIDAE
Ameridion sp1 affin *A. ruinum* §
Anelosimus jucundus O. P.-Cambridge, 1896 §
Chrosiothes goodnightorum (Levi, 1954) ‡ §
Cryptachaea sp1 §
Dipoena sp1 affin *D. insulana* §
Exalbidion dotanum (Banks, 1914) §
Faiditus sp1 §
Hentziectypus florens (O. P.-Cambridge, 1896) ‡ §
Phoroncidia triunfo Levi, 1964 §
²*Phycosoma altum* (Keyserling, 1886) §
Spintharus flavidus Hentz, 1850 §
Stemmops questus Levi, 1955 ‡
Stemmops sp1 ‡
Theridion adjacens (O. P.-Cambridge, 1896) §
Theridion evexum Keyserling, 1884 ‡ §
Theridion nudum Levi, 1959 §
Theridion trepidum O. P.-Cambridge, 1898 §
Theridion sp1 §
Theridion sp2 ‡
Theridion sp3 ‡
²*Thymoites puer* (Mello-Leitão, 1941) ‡ §
Thymoites sp1 affin *T. expulsus* ‡ §
Thymoites sp2 affin *T. sclerotis* ‡
Thymoites sp3 affin *T. orilla* ‡
Tidarren haemorrhoidale (Bertkau, 1880) §
²*Wamba congener* O. P.-Cambridge, 1896 §
Wamba sp1 §
¹*Wirada* sp1 §
 Theridiidae sp1 §
 THERIDIOSOMATIDAE
Epeirotypus sp1 ‡ §
Theridiosoma davisii Archer, 1953 §
Wendilgarda mexicana Keyserling, 1886 §
 THOMISIDAE
⁴*Misumenoides annulipes* (O. P.-Cambridge, 1891) §
¹*Sidymella* sp1 affin *S. parallela* §
²*Tmarus vitusus* Chickering, 1965 §
 ULOBORIDAE
Miagrammopes sp1 §
Philoponella signatella (Chamberlin e Ivie, 1936) §
²*Philoponella tingens* (Chamberlin e Ivie, 1936) §
Uloborus campestratus Simon, 1893 §
 ZODARIIDAE
 Zodariidae sp1 ‡



Herpetofauna de Tacámbaro, Michoacán, México

Herpetofauna from Tacámbaro, Michoacán, México

Oscar Medina-Aguilar, Javier Alvarado-Díaz e Ireri Suazo-Ortuño✉

Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Av. San Juanito Itzicuaró s/n Col. Nva. Esperanza, 58337 Morelia, Michoacán, México.

✉ ireri.suazo@gmail.com

Resumen. Se presentan los resultados de un inventario herpetofaunístico realizado en 2007 y 2008 en 6 tipos de vegetación del municipio de Tacámbaro, Michoacán. Se registró un total de 21 especies de anfibios (8 familias) y 58 especies de reptiles (16 familias). Los estimadores de riqueza indican que se registraron entre el 85 y 91% de las especies de anfibios esperadas; entre 77 y 85% de las especies de lagartijas y entre 41 y 78% de las especies de serpientes. En la selva baja caducifolia se registraron 43 especies de anfibios y reptiles, 29 en el bosque espinoso, 17 en el bosque de pino-encino, 13 en el bosque de encino, 12 en el bosque de pino y 7 en el bosque de oyamel. De 79 especies registradas en el municipio, 49 (62%) son endémicas de México y 3 del estado de Michoacán. De las especies registradas, 37 (47%) se encuentran en la lista de la Norma Oficial Mexicana en alguna categoría de riesgo. La serpiente *Leptotyphlops maximus* se registra por primera vez para el estado de Michoacán.

Palabras clave: anfibios, reptiles, Tacámbaro, Michoacán.

Abstract. A herpetofaunistic survey was carried out in 2007 and 2008 in 6 vegetation types in the Municipality of Tacámbaro, state of Michoacán, México. A total of 21 amphibian species (8 families) and 58 reptile species (16 families) were registered. Species richness estimators indicated that from 85 to 91% of amphibian species, 77 to 85% of lizard species and 41 to 78% of snake species were registered. Forty-three species were registered in tropical deciduous forest, 29 in thorn forest, 17 in pine-oak forest, 13 in oak forest, 12 in pine forest, and 7 in fir forest. Of 79 species registered, 49 (62%) are endemic to México and 3 species are endemic to Michoacán. Thirty-seven (47%) species are listed in the Norma Oficial Mexicana of threatened species. The snake *Leptotyphlops maximus* was registered for the first time in Michoacán.

Key words: amphibians, reptiles, Tacámbaro, Michoacán

Introducción

La herpetofauna es uno de los componentes de la biodiversidad mexicana que tiene especial relevancia por sus altos valores de riqueza (aproximadamente 361 especies de anfibios y 804 de reptiles; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004) y endemismo (48 % de las especies de anfibios y 46 % de las de reptiles son exclusivas de México; Mittermeier et al., 1997; AmphibiaWeb, 2007; CONABIO, 2008).

En Michoacán, un estado con una fisiografía definida principalmente por el Eje Volcánico Transmexicano (EVT), la sierra Madre del Sur y la depresión del Balsas, se han registrado 53 especies de anfibios y 138 especies de reptiles (CONABIO, 2008). A pesar de que se han realizado diversos estudios herpetofaunísticos (e.g., Schmidt y Shannon, 1947; Peters, 1954; Duellman, 1961, 1965) aún existen vacíos de información sobre la diversidad de

anfibios y reptiles en algunas regiones del estado, especialmente de la sierra Madre del Sur y las estribaciones sur-occidentales del EVT que conectan este último con la depresión del Balsas. Una de estas regiones es la correspondiente al municipio de Tacámbaro con parte de su territorio ubicado en las estribaciones sureñas del EVT y parte en la depresión del Balsas. En el estudio sobre la diversidad herpetofaunística de Michoacán, Duellman (1961) registró solamente una especie de lagartija (*Anolis nebulosus*) y una de serpiente (*Pituophis deppei*) en localidades del municipio de Tacámbaro.

El conocimiento sobre la composición y distribución de la herpetofauna es una herramienta esencial para la planificación de estrategias y acciones de conservación, especialmente si se consideran la extinción y el declive global de las especies y poblaciones de anfibios y reptiles (Gibbons et al., 2000; Mendelson et al., 2006; Bancroft et al., 2008), por lo que este trabajo tiene como objetivo dar a conocer la composición y riqueza de los anfibios y reptiles del municipio de Tacámbaro, Michoacán.

Recibido: 17 agosto 2010; aceptado: 11 mayo 2011

Materiales y métodos

La fisiografía del territorio del municipio de Tacámbaro, Michoacán (19° 25' N, 19° 06' N y 101° 19' O, 101° 38' O; Fig. 1) está determinada por el EVT, las estribaciones sureñas del EVT y la depresión del Balsas. La elevación del terreno varía entre los 800 y 2 900 m snm. La temperatura media anual es de 18° C, con una precipitación pluvial anual de 1 451.6 mm, de la cual 80% se concentra entre julio y octubre, después de 7 meses de estiaje (INEGI, 1985). Los tipos de vegetación con mayor extensión en el municipio, en orden descendiente son: bosque mixto de pino-encino, selva baja caducifolia, bosque de pino, bosque espinoso, bosque de encino y bosque de oyamel (INEGI, 1985). Las actividades humanas en el área han moldeado un paisaje que en la actualidad se encuentra dominado por huertas de aguacate en las estribaciones del Eje Volcánico Transmexicano y por caña de azúcar en la depresión del Balsas, entremezclados con otros cultivos, como maíz, trigo, frijol, naranja, alfalfa, sorgo, garbanzo, mango y durazno (INEGI, 1985).

Para el muestreo de herpetofauna se realizaron 15 visitas al área de estudio durante 2007 en los meses de marzo, abril, mayo, junio y diciembre (temporada de estiaje) y julio, agosto, septiembre y octubre (temporada de lluvias). En 2008 se efectuaron 3 visitas adicionales en los meses de abril y junio. Cada vista fue de 3 días para un total de 54 días de trabajo de campo.

Se muestrearon los 6 diferentes tipos de vegetación predominantes en el municipio: selva baja caducifolia, bosque espinoso, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque de pino y bosque de oyamel para registrar las especies de anfibios y reptiles mediante la técnica de búsqueda por encuentro visual con tiempo definido (Lips et al., 2001). El esfuerzo de muestreo se registró en horas/persona. Los muestreos fueron diurnos (09:00-13:00 h) y nocturnos (19:00-23:00 h). El esfuerzo de muestreo fue diferente en cada tipo de vegetación (bosque de pino 46.66 horas/persona, bosque de oyamel 47.75 horas/persona, bosque de encino 53.54 horas/persona, bosque espinoso 53.98 horas/persona, bosque de pino-encino 62.45 horas/persona y selva baja caducifolia 153.69 horas/persona).

Para el tipo de hábito (sustrato en el que desarrollan sus actividades) de las especies se siguieron los criterios de García y Ceballos (1994) y Savage (2002). Para complementar el inventario, también se consideraron observaciones esporádicas, registros fuera de los tiempos de muestreo, ejemplares atropellados en las carreteras y aquellos proporcionados por los habitantes locales. Cuando surgieron dudas sobre la correcta identificación durante el trabajo de campo, los ejemplares fueron colectados y transportados al Laboratorio de Herpetolo-

gía del Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo para una adecuada identificación, mediante publicaciones y claves taxonómicas de Smith y Taylor (1945, 1948, 1950), Duellman (1961, 1965, 2001), Casas y McCoy (1979), Ramírez-Bautista (1994), Flores-Villela et al. (1995) y Huacuz (1995). Para la actualización taxonómica de los nombres científicos se revisaron los trabajos de Flores-Villela y Canseco-Márquez (2004) y Faivovich et al. (2005). Se depositaron ejemplares *voucher* en la colección herpetológica del INIRENA. El número de ejemplares recolectados no fue mayor de 2 por especie (permiso de colecta científica DGVS/FAUT-0113).

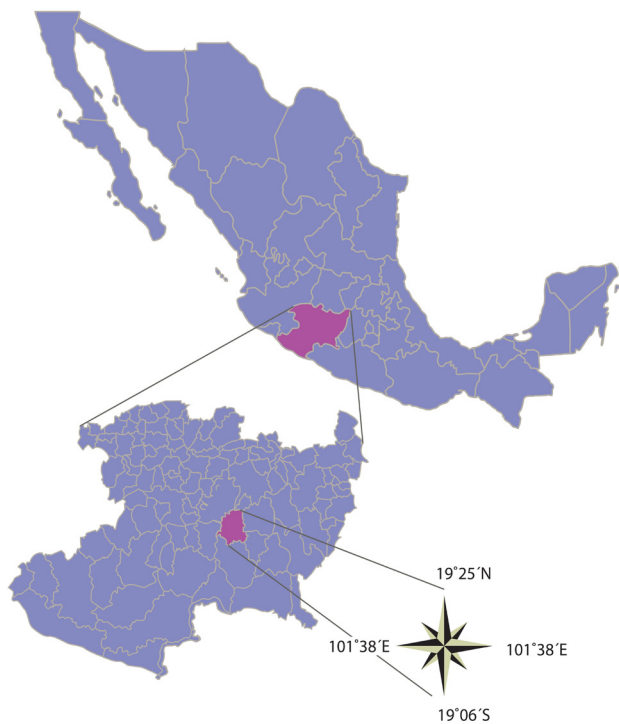
Para evaluar la representatividad del muestreo se utilizaron 3 estimadores no paramétricos: ICE, Chao 2 y *bootstrap* siguiendo los criterios de Magurran (2004) y empleando el programa Estimates 7.0 (Colwell, 2005). Estos índices no paramétricos estiman el número de especies que faltan por registrar, basándose en la cuantificación de la rareza de las especies colectadas. Los estimadores ICE y Chao 2 son predictores confiables de la riqueza de especies cuando se tienen muestras pequeñas y el *bootstrap* tiene resultados más precisos al estimar la riqueza de ensamblajes con gran cantidad de especies raras (Magurran, 2004). Para evaluar diferencias entre el número de especies observadas y el número de especies estimadas se llevó a cabo un análisis de χ^2 cuadrada utilizando la corrección de Yates (Sokal y Rohlf, 1995). Con base en los valores máximos de riqueza estimada se determinó el porcentaje de especies registradas durante el presente estudio (*completeness* de Soberón y Llorente, 1993). El estado de conservación de las especies registradas se determinó siguiendo la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001; SEMARNAT, 2002). La base de datos de los anfibios y reptiles recolectados y la información curatorial de este acervo forman parte de la colección herpetológica del INIRENA y están disponibles para su consulta en: (<http://www.inirena.umich.mx>).

Resultados

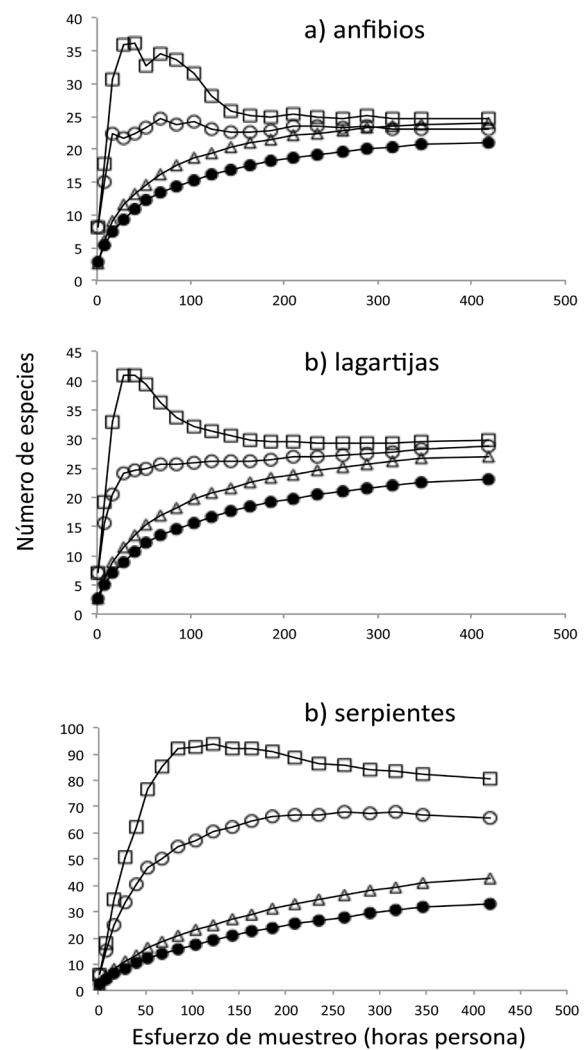
Los estimadores ICE y Chao 2 llegaron a la asíntota más rápidamente que la riqueza observada y el *bootstrap*. Este último presentó un patrón similar al de la riqueza observada (Fig. 2). En general, los estimadores reflejaron una mayor riqueza que la observada pero el análisis de X^2 mostró que únicamente en el caso de las serpientes los estimadores ICE y Chao 2 estimaron significativamente más especies que las especies registradas en este estudio (Cuadro 1). En este estudio se logró representar entre el 77 y 91% de la riqueza para el caso de anfibios y lagartijas.

Cuadro 1. Completitud del inventario, riqueza observada y riqueza esperada de anfibios y reptiles en el municipio de Tacámbaro Michoacán, México

Grupo	Estimador	Completitud (%)	Especies observadas	Especies estimadas	X ²
Anfibios	ICE	85	21	25	0.2
	Chao 2	91	21	33	2.3
	Bootstraps	87	21	24	0.1
Lagartijas	ICE	77	23	30	0.6
	Chao 2	80	23	29	0.4
	Bootstraps	85	23	27	0.2
Serpientes	ICE	41	33	81	19.1*
	Chao 2	50	33	86	22.5*
	Bootstraps	78	33	43	1.01

*= $p < 0.0001$ **Figura 1.** Ubicación del municipio de Tacámbaro, Michoacán, México.

Los estimadores Chao 2 y ICE tendieron a sobreestimar la riqueza de serpientes por más del doble, mientras que el *bootstrap* presentó un patrón muy similar al de la riqueza observada (Fig. 2). Basándose en los 2 primeros estimadores, se representó entre el 41 y 50% de la riqueza de serpientes, mientras que basándose en el *bootstrap* la riqueza representada fue de 78% (Cuadro 1). El análisis de X² mostró que no existen diferencias significativas entre las especies observadas y las estimadas en anfibios y lagartijas. En el caso de las serpientes, solamente el estimador *bootstrap* no fue diferente (Cuadro 1).

**Figura 2.** Curvas de acumulación de especies de anfibios, lagartijas y serpientes para el municipio de Tacámbaro, Michoacán. Especies observadas, ●; estimadores de riqueza no paramétricos (ICE, □, Chao 2, ○ y *bootstrap*, △).

Especies por tipo de vegetación. Se registraron 406 individuos pertenecientes a 21 especies de anfibios y 58 de reptiles, ubicados en 2 órdenes, 9 familias y 15 géneros de anfibios y 2 órdenes 15 familias y 40 géneros de reptiles (Apéndice 1). La herpetofauna del municipio representó el 41.14% del total registrado para el estado de Michoacán (191 especies, CONABIO, 2008).

La familia de anfibios que presentó mayor riqueza fue Hylidae, con 8 especies (38% del total de la anfibiofauna registrada), seguida por la familia Leptodactylidae y Bufonidae con 3 especies cada una (14%). El mayor número de reptiles, 26 especies, lo presentó la familia Colubridae, seguida por la familia Phrynosomatidae con 10 especies, lo que representa el 44.8 y 17.2% respectivamente del total de los reptiles registrados para el municipio.

En los tipos de vegetación predominantes en el municipio de Tacámbaro, la selva baja caducifolia presentó 43 especies, el bosque espinoso 29, el bosque de pino-encino 17, el bosque de encino 13, el bosque de pino 12 y el bosque de oyamel 7 especies (Apéndice 1).

De los anfibios, 9 especies fueron de un solo tipo de hábito: 4 acuático y 5 terrestre, y 12 presentaron más de un tipo de hábito. De las lagartijas, 15 especies fueron de un sólo hábito: 9 terrestre, 3 arbórea, 2 saxícola y 1 ripario, y 8 especies con más de un tipo de hábito. De las serpientes, 29 especies tienen un solo tipo de hábito: 22 terrestre, 4 fosorial y 3 arbórea; 4 especies presentaron más de un tipo de hábito. Las 2 especies de tortuga fueron de hábito acuático.

De las 79 especies registradas para el municipio de Tacámbaro, 33 (42%, 7 especies de anfibios y 26 de reptiles) se encuentran incluidas en alguna categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2001: 25 especies están sujetas a protección especial y 12 amenazadas (Apéndice 1). También están incluidas en la lista de la NOM-059-SEMARNAT-2001 15 especies registradas en la selva baja caducifolia, 11 en el bosque espinoso, 7 en el bosque de pino-encino, 6 en el bosque de encino y 5 en el bosque de pino y 5 en el bosque de oyamel.

Del total de especies registradas para el municipio, 48 (61%) son endémicas de México. En la selva baja caducifolia se registraron 29 especies endémicas, seguidas en número por el bosque espinoso con 18 especies, el bosque de pino-encino con 12 especies, el bosque de pino con 10 especies, y los bosques de oyamel y encino con 5 especies cada uno. Se registraron 3 endémicas del estado de Michoacán; *Ambystoma ordinarium* exclusiva del EVT en bosque de pino y bosque de pino-encino; *Mesoscincus altamirani* y *Leptotyphlops bressoni* exclusivas de la depresión del Balsas, en selva baja caducifolia. Y por primera vez para el estado de Michoacán, se registró *Leptotyphlops maximus*, en selva baja caducifolia de la porción sur del municipio (Apéndice 1).

Discusión

Los resultados indican una riqueza importante (79 especies) de anfibios y reptiles en el municipio de Tacámbaro, especialmente si se compara con la riqueza registrada en estudios similares de otros municipios de Michoacán o en estudios realizados en regiones con áreas superiores a la de Tacámbaro.

Para el municipio de Tancítaro se registran 39 especies de anfibios y reptiles (Estrada-Virgen y Alvarado-Díaz, 2003), 40 especies para el de Morelia (García, 2002), 63 para el de Nuevo Urecho (González-Hernández y Garza-Castro, 2006) y 47 para el de Huetamo (Reyna, 2010). En cuanto a regiones, se han registrado 60 especies de anfibios y reptiles para la costa y sierra de Coalcomán (Peters, 1954) y 66 para el Playón de Mexiquillo (Vargas-Santa María y Flores-Villela, 2006).

En estados como Aguascalientes y Tlaxcala que poseen superficies mayores a las del municipio de Tacámbaro (5 589 km² y 4 072 km² respectivamente, vs. 787.15 km² de Tacámbaro), el número de especies es menor que el de las registradas en este estudio (71 especies en Aguascalientes, Vázquez y Quintero, 2005; 55 en Tlaxcala, Fernández et al., 2006).

Aunque estos valores de riqueza de herpetozoos pueden estar influenciados por el esfuerzo de captura aplicado (tiempo, número de sitios y método de muestreo) es evidente que el municipio de Tacámbaro presenta una alta riqueza de especies de anfibios y reptiles, lo que quizá se deba a que en la zona de estudio convergen 2 grandes regiones fisiográficas: el EVT y la depresión del Balsas. Por otro lado, la presencia de 6 diferentes tipos de vegetación en una superficie relativamente pequeña con especies exclusivas a cada tipo de vegetación refuerza la idea de que la diversidad de especies de un área es el resultado del marcado recambio de especies entre sitios (Rodríguez et al., 2003).

Previo a este trabajo, en el municipio de Tacámbaro sólo estaban registradas 3 especies de anfibios y reptiles (*Anolis nebulosus*, *Pituophis deppei*; Duellman, 1961 y *Ambystoma ordinarium*; Ortega, 2006); el presente estudio contribuye con 76 nuevos registros para el municipio. La herpetofauna de Tacámbaro (79 especies) representa 41.14% del total registrado para el estado de Michoacán (191 especies, CONABIO, 2008) y 6.78% del total registrado para México (1 165 especies, Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004). Las curvas de acumulación de especies indicaron que el ensamble de anfibios y lagartijas fueron los mejor representados en este estudio, alcanzando niveles adecuados de representatividad. Se registraron 5 especies venenosas en el área de estudio: 3 serpientes de cascabel *Crotalus molossus*, *Crotalus triseriatus* y *Cro-*

talus simus, así como el vipérido *Agkistrodon bilineatus* y la lagartija *Heloderma horridum*. El registro de estas especies es relevante porque representan un peligro para el ser humano. De importancia ecológica son *Boa constrictor*, *Masticophis mentovarius* y *Pituophis lineaticolis*, por mencionar algunas, ya que se les considera controladores biológicos por ser depredadoras de pequeños mamíferos, principalmente ratones y ratas; estos últimos son un riesgo para la salud pública, ya que pueden transmitir enfermedades, además de provocar disminución en el rendimiento agrícola.

El tipo de vegetación que presentó mayor riqueza de anfibios y reptiles fue la selva baja caducifolia, a pesar de que ocupa el segundo lugar en cuanto a superficie dentro del municipio; probablemente este resultado se deba a que la selva baja caducifolia del municipio de Tacámbaro forma parte de la depresión del Balsas, que se considera uno de los sitios con mayor riqueza y endemismos de México (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006; García et al., 2007). De las especies registradas, 62% son endémicas de México y casi 50% se encuentran en alguna categoría de protección, lo que indica la urgente necesidad de establecer trabajos de monitoreo que permitan reconocer las amenazas y establecer estrategias de conservación.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo de José Gil Paz Gutiérrez, Jonatan Torres Coeto, Carlos Soto Rojas, Alejandra Sánchez y Ricardo Valencia Vargas por su apoyo en el trabajo de campo. El proyecto fue financiado por la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH.

Literatura citada

- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2010. Berkeley, California: AmphibiaWeb. <http://amphibiaweb.org/>; última consulta 2.VII. 2010.
- Bancroft, B. A., N. J. Baker y A. R. Blaustein. 2008. A meta-analysis of the effects of ultraviolet B radiation and its synergistic interactions with pH, contaminants, and disease on amphibian survival. *Conservation Biology* 22:987-996.
- Casas, A. G. y C. J. McCoy. 1979. Anfibios y reptiles de México, Claves ilustradas para su identificación. Limusa, México, D. F. 87 p.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. user's guide and application. University of Connecticut, Storrs. <http://purl.oclc.org/estimates>; última consulta: 20.VII.2009.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2008. Datos de distribución estatal del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad para Anfibios y Reptiles. CONABIO, México, D. F., México.
- Duellman, E. W. 1961. The amphibians and reptiles of Michoacán México. University of Kansas Publications. Museum of Natural History 15:1-148.
- Duellman, E. W. 1965. A biographic account of herpetofauna of Michoacán, México. University of Kansas Publications. Museum of Natural History 15:627-709.
- Duellman, W. E. 2001. The Hylid frogs of Middle America. Society for the study of amphibians and reptiles, Ithaca. 1158 p.
- Estrada-Virgen, A. y J. Alvarado-Díaz. 2003. Distribución y conservación de los anfibios y reptiles del Municipio de Tancitaro, Michoacán, México. *Revista Ciencia Nicolaita* 36:29-42.
- Faivovich, J., C. F. B. Haddad, P. C. A. García, D. R. Frost, J. A. Campbell y W. C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylineae: Phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294:240.
- Fernández, J. A., O. Sánchez y O. Flores-Villela. 2006. Anfibios y reptiles del Estado de Tlaxcala. In *Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad*, A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (eds.). Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana 3:224-240.
- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna mexicana. *Acta Zoológica Mexicana* 20:115-144.
- Flores-Villela, O., Q. F. Mendoza, y G. González. 1995. Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. Publicación Especial 10. Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 285 p.
- García, A. y G. Ceballos. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala/ Instituto de Biología, UNAM, México D. F. 184 p.
- García, A., H. Solano-Rodríguez y O. Flores-Villela. 2007. Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the herpetofauna in Mexico's Pacific lowlands and adjacent interior valleys. *Animal Biodiversity and Conservation* 30.2:169-177.
- García, P. D. 2002. Catálogo de anfibios y reptiles del municipio de Morelia, Michoacán, México. Tesis. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 112 p.
- Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy y C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, deja vu amphibians. *BioScience* 50:653-666.
- González-Hernández, A. J. y J. M. Garza-Castro. 2006.

- Herpetofauna del municipio de Nuevo Urecho, Michoacán, México. *In* Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad, A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (eds.). Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana 3:140-151.
- Huacuz, E. D. 1995. Serpientes del estado de Michoacán. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 175 p.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1985. Síntesis geográfica del estado de Michoacán, Aguascalientes, Aguascalientes 315 p.
- Lips, K. R., J. K. Reaser, B. E. Young y R. Ibañez. 2001. Amphibian monitoring in Latin America: a protocol manual/ Monitoreo de anfibios en América Latina: manual de protocolos. Herpetological Circular 30. Society for the Study of Amphibians and Reptiles [SSAR], Oxford, Ohio. 115 p.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science, Malden, Massachusetts. 256 p.
- Mittermeier, R. A., C. Goettsch y P. Robles-Gil. 1997. Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo. CEMEX, México, D. F. 501 p.
- Mendelson, J. R. III., K. R. Lips, R. W. Gagliardo, G. B. Rabb, J. P. Collins, J. E. Diffendorfer, P. Daszak, R. Ibañez D., K. C. Zippel, D. P. Lawson, K. M. Wright, S. N. Stuart, C. Gascon, H. R. da Silva, P. A. Burrowes, R. L. Joglar, E. La Marca, S. Loters, L. H. du Preez, C. Weldon, A. Hyatt, J. V. Rodríguez-Mahecha, S. Hunt, H. Robertson, B. Löck, C. J. Raxworthy, D. R. Frost, R. C. Lacy, R. A. Alford, J. A. Campbell, G. Parra-Olea, F. Bolaños, J. J. Calvo D., T. Halliday, J. B. Murphy, M. H. Wake, L. A. Coloma, S. L. Kuzmin, M. S. Price, K. H. Howell, M. Lau, R. Pethiyagoda, M. Boone, A. R. Blaustein, A. Dobson, R. A. Griffiths, M. L. Crump, D. B. Wake y E. D. Brodie Jr. 2006. Confronting amphibian declines and extinctions. *Science* 313:48.
- Ortega-Gómez, A. 2006. Distribución y propuesta de áreas prioritarias para la conservación del género *Ambystoma* en Michoacán. Tesis Maestría, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 81 p.
- Peters, A. J. 1954. The amphibians and reptiles of the coast and coastal sierra of Michoacán, México. *Occasional Papers of the Museum of Zoology. University of Michigan* 544:1-37.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología 23. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 127 p.
- Reyna, A. Y. 2010. Anfibios y reptiles del municipio de Huetamo, Michoacán, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 171 p.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie* 89:241-259.
- Schmidh, K. P. y F. A. Shannon. 1947. Notes on the amphibians and reptiles of Michoacán, México. *Fieldiana Zoology* 31:63-85.
- Savage, J. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas. The University of Chicago Press, Illinois. 934 p.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo, México, D. F.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1945. An annotated checklist and key to the snakes of Mexico. *United States National Museum, Bulletin* 187:1-239.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1948. An annotated checklist and key to the amphibians of Mexico. *United States National Museum, Bulletin* 194:1-118.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *United States National Museum, Bulletin* 199:1-253.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1985. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research, tercera edición. W. H. Freeman, New York. 887 p.
- Vargas-Santa María, F. y O. Flores-Villela. 2006. Estudio herpetofaunístico en el Playón de Mexiquillo y áreas adyacentes en la costa sur del estado de Michoacán, México. *In* Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad, A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (eds.). Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana 3:110-136.
- Vázquez, D. J. y G. E. Quintero. 2005. Anfibios y reptiles de Aguascalientes. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.* 318 p.

Apéndice 1. Lista de especies de anfibios y reptiles del municipio de Tacámbaro, Michoacán, México. *Tipo de vegetación:* BO, bosque de oyamel; BP, bosque de pino; BPE, bosque de pino encino; BE, bosque de encino; BES, bosque espinoso y SBC, selva baja caducifolia. *Hábito:* te, terrestre; ac, acuático; ar, arborícola; sax, saxícola; fos, fosorial; ri, ripario. *Endemismo:* EM, endémico de México; EMic, endémico de Michoacán. *NOM-059* (NOM-59- SEMARNAT-2001). *Categoría de riesgo:* Pr, sujeta a protección especial, A, amenazada. * Registro nuevo para Michoacán.

<i>Taxa</i>	<i>Tipo de vegetación</i>	<i>Hábito</i>	<i>Endemismo</i>	<i>NOM-059</i>
Clase Amphibia				
Orden Caudata				
Familia Ambystomatidae				
<i>Ambystoma ordinarium</i> (Taylor, 1940)	BP, BPE	Ac	EMic	Pr
Familia Plethodontidae				
<i>Pseudoeurycea belli</i> (Gray, 1850)	BO, BP	Te, Fos	EM	A
Orden Anura				
Familia Bufonidae				
<i>Rhinella marina</i> (Linnaeus, 1758)	BE, BES, SBC	Te, Ac, Ri		
<i>Incilius marmoreus</i> (Wiegmann, 1833)	BES, SBC	Te	EM	
<i>Incilius perplexus</i> (Taylor, 1943)	SBC	Te	EM	
Familia Craugastoridae				
<i>Craugastor hobarsmithi</i> (Taylor 1937)	BP, BPE	Te, Ri	EM	
Familia Eleutherodactylidae				
<i>Eleutherodactylus nitidus</i> (Peters, 1870)	BES, SBC	Te	EM	
Familia Hylidae				
<i>Exerodonta smaragdina</i> (Taylor, 1940)	BE, BES, SBC	Ac, Ar, Ri	EM	Pr
<i>Hyla arenicolor</i> (Cope 1866)	BP, BES, SBC	Te, Ar, Ri, Sax		
<i>Hyla eximia</i> (Baird, 1854)	BPE, BE	Te, Ar		
<i>Hyla plicata</i> (Brocchi, 1877)	BO	Te	EM	A
<i>Pachymedusa dacnicolor</i> (Cope, 1864)	BES, SBC	Ar, Ri	EM	
<i>Plectrohyla bistincta</i> (Cope, 1877)	BP, BE	Ac	EM	Pr
<i>Smilisca baudinii</i> (Duméril y Bribon, 1841)	BE, BES, SBC	Ac, Ar, Ri, Sax		
<i>Tlalocohyla smithii</i> (Boulenger, 1902)	BE, BES, SBC	Ac, Ar, Ri	EM	
Familia Leptodactylidae				
<i>Leptodactylus fragilis</i> (Brocchi, 1877)	BES, SBC	Te		
<i>Leptodactylus melanonotus</i> (Hallowell, 1861)	BES	Ac		
Familia Microhylidae				
<i>Hypopachus variolosus</i> (Cope, 1866)	BE, BES	Fos, Ac		
Familia Ranidae				
<i>Lithobates forreri</i> (Boulenger, 1883)	BE, BES, SBC	Te, Ac, Ri	EM	Pr
<i>Lithobates montezumae</i> (Baird, 1854)	BPE	Ac	EM	Pr
<i>Lithobates zweifeli</i> (Hillis, Frost y Weed, 1984)	SBC	Ac, Ri, Sax	EM	
Clase Reptilia				
Orden Testudines				
Familia Kinosternidae				
<i>Kinosternon hirtipes</i> (Gagler, 1830)	BE	Ac		Pr
<i>Kinosternon integrum</i> (Le Conte, 1854)	BES, SBC	Ac	EM	Pr
Orden Squamata				
Suborden Lacertilia				
Familia Anguidae				

Apéndice 1. Continúa

<i>Taxa</i>	<i>Tipo de vegetación</i>	<i>Hábito</i>	<i>Endemismo</i>	<i>NOM-059</i>
<i>Barisia imbricata</i> (Wiegmann, 1828)	BPE	Te	EM	Pr
Familia Corytophanidae				
<i>Basiliscus vittatus</i> (Wiegmann, 1828)	BES, SBC	Ri		
Familia Eublepharidae				
<i>Coleonyx elegans</i> (Gray, 1845)	SBC	Te		A
Familia Gekkonidae				
<i>Hemidactylus frenatus</i> (Dumeril y Bibron, 1836)	SBC	Ar		
<i>Phyllodactylus lanei</i> (Smith, 1935)	BES, SBC	Te, Ar, Sax	EM	
Familia Helodermatidae				
<i>Heloderma horridum</i> (Wiegmann, 1829)	BES	Te		A
Familia Iguanidae				
<i>Ctenosaura pectinata</i> (Wiegmann, 1834)	BES, SBC	Ar, Sax	EM	A
Familia Phrynosomatidae				
<i>Sceloporus dugesi</i> (Bocourt, 1873)	BP, BPE	Sax	EM	
<i>Sceloporus gadoviae</i> (Boulenger, 1905)	SBC	Ar, Sax	EM	
<i>Sceloporus grammicus</i> (Wiegmann, 1928)	BO, BP, BPE	Te, Ar, Sax		Pr
<i>Sceloporus horridus</i> (Wiegmann, 1834)	BP, BE, BES, SBC	Te, Ar, Sax	EM	
<i>Sceloporus melanorhinus</i> (Bocourt, 1876)	BES, SBC	Ar	EM	
<i>Sceloporus pyrocephalus</i> (Cope, 1864)	BES, SBC	Sax	EM	
<i>Sceloporus scalaris</i> (Wiegmann, 1828)	BO	Te		
<i>Sceloporus torquatus</i> (Wiegmann, 1828)	BP, BPE	Ar, Sax	EM	
<i>Sceloporus utiformis</i> (Cope, 1864)	BE	Te	EM	
<i>Urosaurus bicarinatus</i> (Duméril, 1856)	BP, SBC	Ar	EM	
Familia Polychrotidae				
<i>Anolis nebulosus</i> (Wiegmann, 1834)	BP, BPE, SBC	Te, Ar	EM	
Familia Scincidae				
<i>Mesoscincus altamirani</i> (Dugés, 1891)	SBC	Te	EMic	Pr
<i>Plestiodon copei</i> (Taylor, 1933)	BO	Te	EM	Pr
<i>Plestiodon dugesi</i> (Thomiot, 1883)	BPE	Te	EM	Pr
Familia Teiidae				
<i>Ameiva undulata</i> (Wiegman, 1834)	SBC	Te		
<i>Aspidocelis communis</i> (Cope, 1878)	BES, SBC	Te, Ri	EM	Pr
Suborden Serpentes				
Familia Boidae				
<i>Boa constrictor</i> (Linnaeus, 1758)	BES, SBC	Te, Ar		A
Familia Colubridae				
<i>Conopsis biserialis</i> (Taylor y Smith, 1942)	BPE	Te	EM	A
<i>Conopsis nasus</i> (Günther, 1858)	BPE	Te	EM	
<i>Drymarchon melanurus</i> (Suméril, Bibron y Duméril, 1854)	SBC	Fos		
<i>Drymobius margaritiferus</i> (Schlegel, 1837)	BES, SBC	Te, Ri		
<i>Enulius flavitorques</i> (Cope, 1869)	SBC	Te		
<i>Imantodes gemmistratus</i> (Cope, 1861)	BE	Te		Pr
<i>Lampropeltis triangulum</i> (Lacépède, 1789)	BE	Te		A
<i>Leptodeira maculata</i> (Hallowell, 1861)	BES, SBC	Te, Ri, Ar	EM	Pr
<i>Leptodeira splendida</i> (Günter, 1895)	SBC	Te, Ri	EM	

Apéndice 1. Continúa

<i>Taxa</i>	<i>Tipo de vegetación</i>	<i>Hábito</i>	<i>Endemismo</i>	<i>NOM-059</i>
<i>Leptophis diplotropis</i> (Günther, 1872)	SBC	Ar	EM	A
<i>Masticophis mentovarius</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	SBC	Te	EM	A
<i>Oxybelis aeneus</i> (Wagler, 1824)	SBC	Ar		
<i>Pituophis lineaticollis</i> (Cope, 1861)	BPE	Te	EM	
<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i> (Günther, 1894)	SBC	Ar	EM	Pr
<i>Rhadinaea hesperia</i> (Bailey, 1940)	BES	Te	EM	Pr
<i>Salvadora mexicana</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	SBC	Te	EM	Pr
<i>Senticolis triaspis</i> (Cope, 1866)	SBC	Te	EM	
<i>Sonora michoacanensis</i> (Dugés, 1884)	BES	Fos	EM	
<i>Storeria storerioides</i> (Cope, 1865)	BPE	Te	EM	
<i>Tantilla bocourti</i> (Günther, 1895)	BES	Fos	EM	
<i>Tantilla calamarina</i> (Cope, 1866)	BES, SBC	Fos	EM	Pr
<i>Thamnophis cyrtopsis</i> (Kennicott, 1860)	BP	Te		A
<i>Thamnophis scalaris</i> (Cope, 1861)	BO	Te	EM	A
<i>Trimorphodon biscutatus</i> (Duméril, Bibron y Duméril, 1854)	SBC	Te		
<i>Trimorphodon tau</i> (Cope, 1870)	SBC	Te	EM	
Familia Leptotyphlopidae				
<i>Leptotyphlops bressoni</i> (Taylor, 1939)	SBC	Te	EMic	Pr
* <i>Leptotyphlops maximus</i> (Loveridge, 1932)	SBC	Te	EM	
Familia Typhlopidae				
<i>Ramphotyphlops bramminus</i> (Daudin, 1803)	BES	Te		
Familia Viperidae				
<i>Agkistrodon bilineatus</i> (Günther, 1863)	BES	Te		
<i>Crotalus simus</i> (Klauber, 1952)	BES	Te		
<i>Crotalus molossus</i> (Baird y Girard, 1853)	BPE	Te		Pr
<i>Crotalus triseriatus</i> (Wagler, 1830)	BO, BP, BPE	Te	EM	



Anatomía de especies mexicanas de los géneros *Phoradendron* y *Psittacanthus*, endémicos del Nuevo Mundo

Anatomy of Mexican species of the genera *Phoradendron* and *Psittacanthus*, endemic to the New World

Maricela Gómez-Sánchez¹✉, Liliana J. Sánchez-Fuentes¹ y Luis A. Salazar-Olivo²

¹Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Avenida de las Ciencias s/n, Juriquilla, 76230 Querétaro, Querétaro, México.

²Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. Camino a la presa San José 2055 Col. Lomas 4ª sección, 78216 San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.

✉ gomezsa@uaq.mx

Resumen. *Phoradendron* y *Psittacanthus* habitan exclusivamente en América y agrupan plantas hemiparásitas. El conocimiento de la anatomía de especies mexicanas es escaso y son varias en las que no ha sido tratada. Este trabajo describe la anatomía de 5 especies de los géneros que arriba se mencionan a partir de cortes con micrótopo, a mano libre, macerados y diafanizados. Se hicieron pruebas histoquímicas en material fresco. Entre las especies existen caracteres comunes. La arquitectura foliar se describe como venación actinódroma reticulada y venas laterales con las vénulas modificadas en traqueidas dilatadas. Anatómicamente, la hoja mostró estomas paracíticos y mesófilo isobilateral. Las drusas son abundantes en peciolo y lámina de *Phoradendron*. El tallo presenta los vasos del xilema en hileras radiales, el parénquima cortical y la médula contienen drusas y braquiesclereidas. El polen es esférico o triangular y tricolporado. *Psittacanthus* se distingue porque debajo del ovario se desarrolla un tejido de células con paredes engrosadas y lignificadas y el fruto contiene una viscina conspicua. Los cristales prismáticos, la cutícula rugosa, la peridermis con tejido suberoso y los haces vasculares en el exocarpo, no se habían descrito anteriormente. Las astrosclereidas cristalíferas, el córtex heterogéneo, el epitelio cuticular y la cutícula estriada que citan otros autores, no se observaron. Las substancias pécticas y los compuestos fenólicos tienen mayor presencia en *Psittacanthus*.

Palabras clave: anatomía vegetal, plantas medicinales, muérdago, hemiparásitas, Loranaceae, Viscaceae.

Abstract. *Phoradendron* and *Psittacanthus* only grow in America and they include hemiparasitic plants. The anatomy of Mexican species is partial and some of them had not anatomically been studied. The vegetative and reproductive anatomy of 5 species was described as seen in slides obtained through microtome, by free hand, and macerated and clarified tissues. Histochemistry tests on fresh material were made. The leaves have paracytic stomata, reticulate actinodromous venation, lateral veins with terminal portions modified to dilated tracheids and isobilateral or homogenous mesophyll. Druses are abundant in petiole and lamina of *Phoradendron*. The stem has xylem vessels in radial rows and druses and brachysclereids are common in the cortical parenchyma and the pith. Pollen is spherical or triangular and tricolporate. In *Psittacanthus*, under ovary a tissue of cells with lignified and thickness walls is present. The viscid tissue of the fruit of *Psittacanthus* is bigger. Prismatic crystals, striated cuticle, suberous peridermis and vascular bundles in the exocarp had not previously been described in these species. Astrosclereids with prismatic crystals, a heterogeneous cortex, a cuticular epithelium and a striated cuticle described for other authors were not found. Pectic substances and phenolic compounds are most abundant in *Psittacanthus*.

Key words: plant anatomy, medicinal plants, mistletoe, hemiparasitic, Loranaceae, Viscaceae.

Introducción

Los géneros *Phoradendron* Nutt. y *Psittacanthus* Mart. agrupan especies comúnmente conocidas como muérdago o injerto y pertenecen a las familias Viscaceae y Loranaceae respectivamente. Estas plantas son aéreas, hemiparásitas

y crecen sobre distintas especies de gimnospermas y de angiospermas, incluidas otras especies de muérdago. Los frutos de estas parásitas tienen un tejido viscoso (viscina) que recubre las semillas, las cuales, al germinar producen una raíz modificada llamada haustorio que penetra en el cuerpo de la planta hospedera y llega hasta el xilema de donde extrae agua y sales minerales, causándole algunos trastornos que dan lugar a la formación de tumores leñosos. (Geils y Vázquez, 2002; Sosa y Tressens, 2002; Pöhl, 2006).

Recibido: 29 octubre 2009; aceptado: 06 abril 2011

Phoradendron (Fig. 1A) incluye arbustos perennes, monoicos o dioicos, con hojas en pares y simples y decusadas de forma variable que van de falcadas a liguliformes o lanceoladas a estrechamente elípticas. Inflorescencia de 1 o varias espigas axilares, cada espiga con 1 o varios artículos fértiles y cada artículo con 2 o más hileras de flores. Flores unisexuales, sésiles, de color verde a amarillento; las estaminadas con 3 o más pétalos valvados, 3 o 4 anteras biloculares y pistilo rudimentario en el centro; las carpeladas con ovario unilocular, estilo recto originándose de un pequeño disco anular y estigma no diferenciado. El fruto es una baya blanquecina, ovoide a globosa, con 1 semilla rodeada por una capa viscosa.

Psittacanthus (Fig. 1B) agrupa arbustos perennes, con hojas en pares y simples, estipuladas y comúnmente decusadas, de forma variable que va de falcada hasta ovada u obovada. Inflorescencia terminal o axilar en umbela o racimo indeterminado con varias triadas o diadas de flores hermafroditas. Flores de color rojo a anaranjado o escarlata brillante, estambres rojo-anaranjados; estilo tan largo como los pétalos, liso y recto; estigma más o menos capitado y finamente papilado. El fruto es una baya grande, azulada a negruzca, a veces con el cálculo acrescente, con 1 semilla rodeada por abundante tejido viscido.

Estos 2 géneros son propiamente continentales y habitan en zonas templadas y tropicales del Nuevo Mundo. Su distribución en el continente americano es amplia, va desde el centro de Baja California y sur de Sonora, pasando por Mesoamérica hasta Bolivia y norte de Argentina, y es en México donde ocurre un traslapo importante de su presencia (Kuijt, 1986b, 1986c; Oliva, 1995; Geils et al., 2002; Geils y Vázquez, 2002; Sosa y Tressens, 2002; Vázquez y Geils, 2002; Kuijt, 2003, 2009).

Los muérdagos o injertos perjudican a su hospedero en menor o mayor grado, produciéndole en ocasiones la muerte (García, 1998). No obstante, estas plantas son importantes por su empleo en la medicina tradicional mexicana para tratar enfermedades como cáncer, hipertensión, afecciones cardíacas, afecciones en la piel y para controlar los niveles de glucemia en pacientes con *diabetes mellitus* (Roberts, 1989; Varela et al., 2004; Calzado-Flores et al., 2005; Alonso-Castro et al., 2011), entre otras. Aunque su conocimiento popular es extenso, pocos son los estudios que confirmen este uso tradicional de las especies. Sin embargo, investigaciones recientes (Johansson et al., 2003; Rodríguez-Cruz et al., 2003; Cervantes Badillo, 2006) sugieren que los muérdagos americanos son fuente importante de compuestos bioactivos y a los extractos de estas especies se les atribuyen algunas propiedades bioquímicas capaces de modificar respuestas biológicas tales como acciones inmunomodulatorias y antitumorales (Varela et al., 2004).

Algunas investigaciones basan su estudio en el muérdago europeo *Viscum album* (Varela et al., 2004), otros aportan datos parciales de 1 o 2 órganos vegetativos (Varela y Gurni, 1995; Ashworth, 1997; Ashworth y Dos Santos, 1997; Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007), o bien, son estudios generales de otros géneros como *Struthanthus* (Venturelli, 1984), de la familia Loranthaceae (Metcalf y Chalk, 1950; Sosa, 2003) o del orden Santalales (Wilson y Calvin, 2003). En este trabajo se describe y analiza la anatomía de órganos vegetativos y reproductivos de algunas especies mexicanas de *Phoradendron* y *Psittacanthus* y se comparan sus rasgos anatómicos.

Materiales y métodos

Las plantas se colectaron en el estado de Querétaro: *Phoradendron brachystachyum* (DC.) Eichl., *Phoradendron carneum* Urb. y *Phoradendron forestierae* Rob. et Greenm., en el municipio de Querétaro, parque ecológico La Joya-La Barreta, L. J. Sánchez 30, L. J. Sánchez 49, L. J. Sánchez 54; *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don, en los alrededores de la ciudad de Querétaro, L. J. Sánchez 116 y *Psittacanthus palmeri* (S. Watson) Barlow et Wiens, en el cañón Los Cajones, L. J. Sánchez 120. Los ejemplares de respaldo están en el herbario QMEX (Holmgren, 1990) de la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro.

Las muestras de hojas, peciolo, tallos jóvenes y maduros, flores en antesis y frutos maduros se fijaron en una solución de formaldehído 10%-ácido acético 5%-alcohol 50%-agua 35% durante 24 horas y se almacenaron en alcohol al 70%. Las flores, antes de su proceso, se dividieron longitudinalmente a la mitad y se describieron sus verticilos florales en vista longitudinal considerando los sistemas epidérmico, fundamental y vascular. Para obtener los cortes histológicos, las muestras se deshidrataron en una serie de alcohol etílico-alcohol terbutílico (Johansen, 1940), se incluyeron en parafina y se seccionaron con un micrótopo de rotación Leica a 12 µm de espesor. Los cortes se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron con Permaunt. Los diafanizados se hicieron con alcohol 80%-hidróxido de sodio 10% y se tiñeron con fucsina y verde rápido (Fuchs, 1963). Para la obtención del material disociado se empleó la solución de Jeffrey (Johansen, 1940), para las hojas se empleó NaOH al 5% (Varela y Gurni, 2003). El polen se obtuvo directamente de la antera y se trató con la técnica de acetólisis adaptada de Erdtman (1966). Algunas pruebas histoquímicas simples se hicieron en cortes a mano libre de material fresco de hoja, tallo y fruto y se montaron con gelatina glicerizada para detectar algunas sustancias. Para lípidos, se empleó sudán III; azul de toluidina y rojo de rutenio para sustancias pécticas (mucilago), lugol para

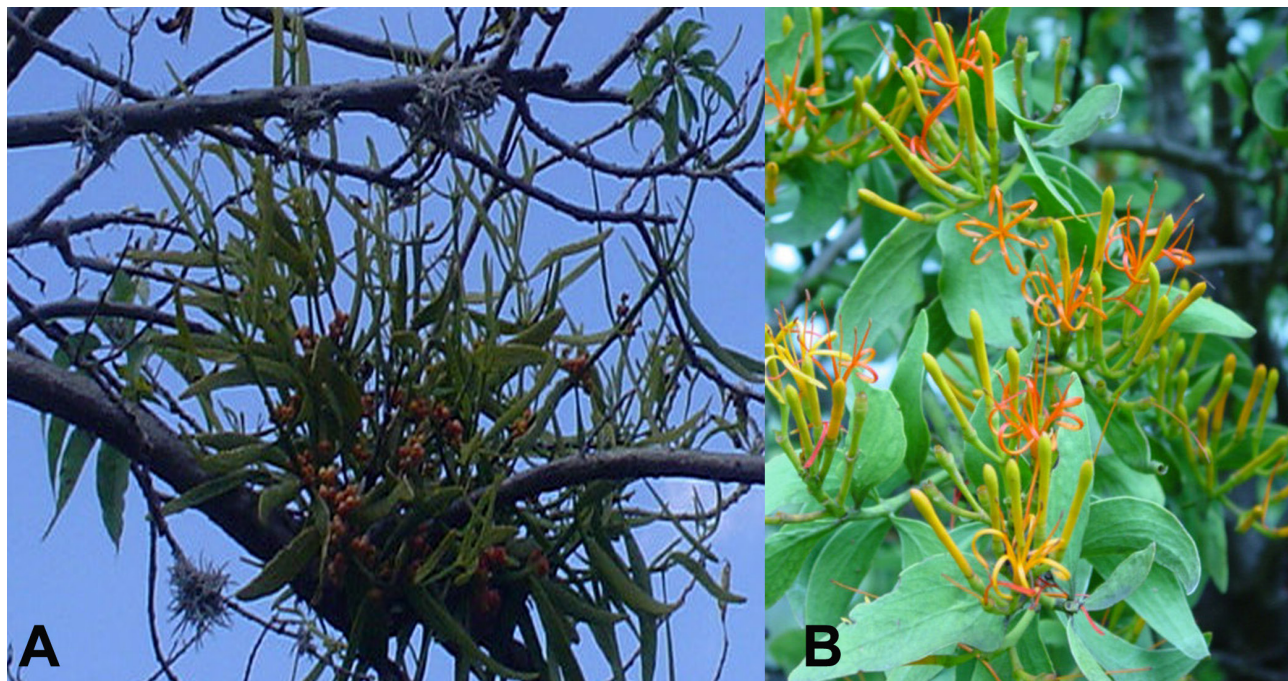


Figura 1. Plantas hemiparásitas. A, *Phoradendron carneum* creciendo sobre *Ipomoea murucoides* Roem. et Schult. (Convolvulaceae); B, *Psittacanthus calyculatus* creciendo sobre *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Lingelsh. (Oleaceae).

almidón, solución de cloruro férrico al 10% para confirmar la presencia de compuestos fenólicos y HCl 2N para disolución de oxalato de calcio (Johansen, 1949; Curtis, 1986; Varela y Gurni, 1995; Ruzin, 1999). En todos los casos, las descripciones siguen los criterios y nomenclatura de Radford et al. (1974) y Font Quer (1982). Las fotografías se tomaron en un microscopio Zeiss Axiostar con una cámara digital Sony DSC-P32. Las preparaciones permanentes se localizan en el Laboratorio de Botánica de la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro.

Resultados

En cada género, las descripciones anatómicas corresponden a todas las especies que se estudiaron a menos que se indique lo contrario, ya que en algunos rasgos son pocas las diferencias entre las estructuras analizadas.

Anatomía de *Phoradendron*

Hoja. La hoja muestra un patrón de venación actinódromo o reticulado (Fig. 2A), es basinervada, con 3 a 5 venas de primer orden que corren paralelas desde la base y luego se ramifican, solamente la vena central alcanza el ápice. Las venas secundarias se ramifican repetidamente y se anastomosan formando una retícula, sin alcanzar el margen de la lámina. Las vénulas están modificadas en traqueidas dilatadas. Los idioblastos con drusas son abundantes y se distribuyen homogéneamente en toda la lámina

(*P. carneum*) o se concentran justamente entre la retícula que forman las venas secundarias dejando el margen de la lámina libre de idioblastos (*P. forestierae* y *P. brachystachyum*). Los elementos del xilema tienen paredes secundarias con engrosamientos anulares o helicoidales. En vista superficial los estomas se observan paracíticos, están en ambas superficies de la lámina y en el mismo nivel de la epidermis (Fig. 2B). Los tricomas, cuando están presentes, son simples, unicelulares y filiformes, se observan en ambas superficies de la lámina y alcanzan de 33 hasta 100 μm de longitud. En sección transversal, la lámina (Fig. 2C) tiene una cutícula lisa de 4.3 a 8 μm de espesor. La epidermis es uniseriada, lisa o papilosa, alcanza un espesor de 30 a 40 μm y está conformada por células rectangulares a ovadas en vista transversal dispuestas de forma homogénea. El mesofilo es homogéneo y está conformado por células de parénquima de forma y tamaño variable. Los haces vasculares están dispuestos en forma lineal en el centro de la lámina, siendo el haz vascular central el de mayor tamaño; son colaterales abiertos, a veces con pequeños grupos de fibras asociados a ambos lados. Los idioblastos con drusas son frecuentes y se distribuyen en el centro de la lámina. Las drusas son de oxalato de calcio, se disuelven al reaccionar con HCl 2N. La reacción con lugol no evidencia la presencia de almidón en la hoja. La prueba con sudán III no revela presencia de sustancias lipídicas.

Mediante la reacción con cloruro férrico (10%) se observa una moderada concentración de compuestos fenólicos en las células más externas del mesofilo. Las reacciones con azul de toluidina y con rojo de rutenio revelan moderada presencia de sustancias pécticas en las células del mesofilo, excepto en *P. forestierae*.

El peciolo (Fig. 2D), en vista transversal, tiene una cutícula lisa de 6 hasta 10 μm de espesor. La epidermis es lisa o ligeramente papilosa, uniseriada y con células cuadradas a rectangulares en vista transversal y dispuestas de manera homogénea. Los tricomas, cuando presentes, son similares a los de la lámina. Un parénquima abundante rodea a 5 haces vasculares, el central es de mayor tamaño y son de tipo colateral abierto con casquetes conspicuos de fibras de paredes gruesas asociados a ambos lados. Estos haces vasculares se acomodan linealmente siguiendo la forma ovalada o arriñonada del peciolo o forman una unidad central arriñonada (*P. forestierae*). Los elementos del xilema tienen paredes secundarias con engrosamientos anulares y helicoidales. Las drusas son frecuentes a abundantes en todo el parénquima y en ocasiones rodean los haces vasculares.

Tallo. En vista transversal (Figs. 2G, H) el tallo muestra cutícula conspicua, lisa a fuertemente papilosa, con espesores que van de 7 μm de grosor en *P. forestierae* hasta 9 μm en *P. brachystachyum* y 11 μm en *P. carneum*. La epidermis es lisa o papilosa, uniseriada, de 30 a 40 μm de espesor y está constituida por células rectangulares y ovoides en vista transversal de tamaño uniforme. Los tricomas son similares a los descritos para la hoja y se distribuyen en todo el tallo llegando a medir hasta 250 μm . El córtex consta de 7 a 8 estratos de células de parénquima, cuando están cerca de la epidermis son pequeñas y de forma rectangular a cuadrada y más grandes y redondas cuando se alejan de ésta, contiene abundantes idioblastos con drusas en *P. carneum* y *P. forestierae* o son escasos en *P. brachystachyum* (Fig. 2E). Las braquiesclereidas (Figs. 2G-H, 3B) forman grupos de 2 a 7 células, son de forma isodiamétrica y se distribuyen en todo el córtex y a veces en la médula. En los tallos jóvenes con crecimiento secundario inicial (Fig. 2G), el cilindro tiene haces vasculares colaterales, con grupos de fibras a ambos lados, que se distribuyen de manera concéntrica alrededor de una médula. El cámbium vascular forma un cilindro continuo y en el xilema los elementos de vaso tienen paredes con engrosamientos helicoidales y anulares (Fig. 2F). En tallos maduros no se observó peridermis ni epitelio epicuticular en ningún caso (Fig. 2H). En el xilema secundario la porosidad es difusa, los vasos se distribuyen en hileras radiales de 7 vasos o más, de contorno redondeado a radialmente aplanados. Están rodeados de numerosas fibras de lumen estrecho y pared gruesa. Los radios medulares son anchos y están formados por 2 a 5 hileras de células parenquimáticas alargadas radialmente,

vistas en corte transversal, con drusas. La médula es parenquimatosa con células de forma y tamaño variable, los idioblastos con drusas son abundantes y, en ocasiones, las braquiesclereidas también son frecuentes (*P. carneum*). Las drusas son de oxalato de calcio. La reacción con lugol evidencia la presencia de almidón en el córtex, en el cilindro vascular y en la médula de *P. carneum* únicamente. La prueba con sudán III revela presencia de sustancias lipídicas en algunas células del floema de los haces vasculares en *P. forestierae*. Mediante la reacción con cloruro férrico (10%) se observa abundante concentración de compuestos fenólicos en el parénquima cortical y medular. Las reacciones con azul de toluidina y con rojo de rutenio revelan escasa presencia de sustancias pécticas en el parénquima del córtex, en el cilindro vascular y en la médula.

Flor. Las flores se agrupan y están sostenidas y protegidas por artículos o brácteas, son unisexuales y las encierra y protege un perianto valvado (monoclamídeas). En una flor estaminada (Fig. 3A) el perianto, formado de 3 o 4 pétalos, encierra una cavidad floral soportada por una traba vascular simple. En el perianto se observa una cutícula conspicua, la epidermis es uniseriada y sus células son ligeramente cuadradas. Debajo de la epidermis y hacia el interior el resto del tejido es parénquima con células de forma y tamaño variable que corresponde a la pared de alguno(s) de los pétalos. Tanto en la epidermis como en el parénquima hay abundantes idioblastos con drusas. Los tricomas, cuando presentes, son filiformes y alcanzan 75 μm de longitud. En el interior de la cavidad floral se observan 2 anteras de flores distintas y al centro un pistilodio conformado por tejido parenquimático. En la base del pistilodio hay un tejido con la coloración del citoplasma más intensa que probablemente corresponde a un disco nectarífero. Las anteras son sésiles, biloculares y abren por poros, la epidermis es uniseriada y sus células son periclinalmente alargadas y con paredes gruesas, el endotecio está conformado por un estrato de células anticlinalmente alargadas y de paredes engrosadas, el tapete no se observa, seguramente ha degenerado. Los granos de polen (Fig. 3C), en vista polar, se observan de circulares a ligeramente triangulares, tricolporados con los colpi constreñidos en el ecuador, la exina es ligeramente granular a verrugosa, en vista ecuatorial son circulares. La flor carpelada (Fig. 3D) es un pequeño ovario unilocular rodeado por 2 a 3 pétalos, en el centro se observa un estilo corto con un estigma no diferenciado, no tiene anteras rudimentarias. En el centro de la flor y en la base del pequeño estilo recto se observan células con coloración más oscura, probablemente corresponden al pequeño disco anular del cual se origina el estilo. Esta flor está vascularizada de manera similar a la flor estaminada con la salvedad de que tiene varios haces vasculares adicio-

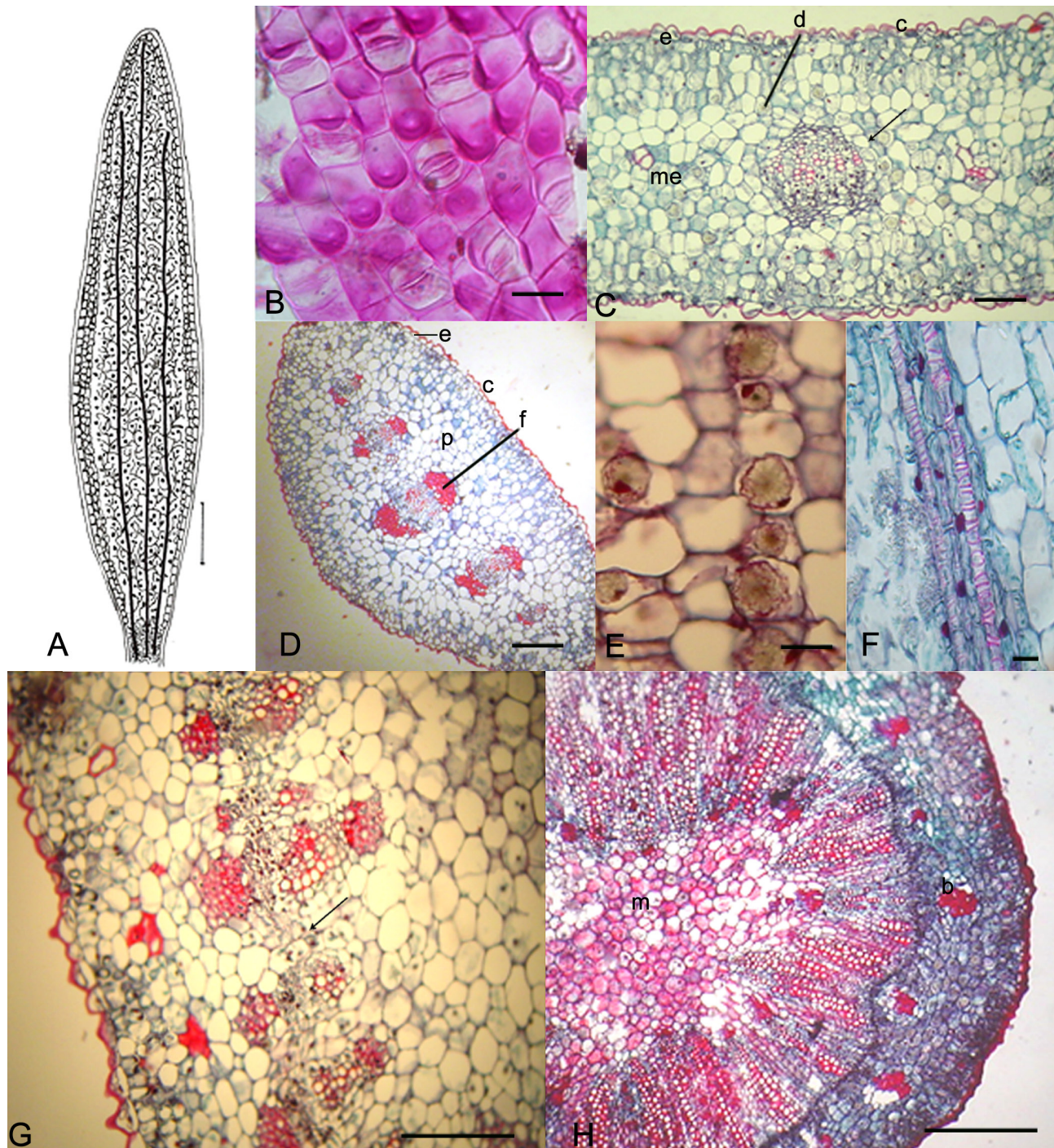


Figura 2. Anatomía foliar y caulinar de *Phoradendron*. A, *Phoradendron forestierae*; hoja diafanizada. B, *Phoradendron carneum*, epidermis con estomas (e) parasíticos, vista en superficie; C, *Phoradendron carneum*, corte transversal de lámina; D, *Phoradendron carneum*, corte transversal de pecíolo; E, *Phoradendron carneum*, drusas; F, *Phoradendron brachystachyum*, corte longitudinal de tallo; G, H. *Phoradendron forestierae*, corte transversal de tallo; b, braquiescleroida, c, cutícula; d, drusa; e, epidermis; f, fibras; m, médula; me, mesófilo; p, parénquima. La flecha en C señala el haz vascular y en G y H señala el cámbium vascular interfascicular. Escala: A= 4.2 mm; B, F= 60 µm; C, G= 200 µm; D= 300 µm; E= 63 µm; H= 450 µm.

nales dispuestos en el centro y de manera concéntrica. La epidermis de esta flor es uniseriada, papilosa sobre todo en la parte basal que se observa libre del artículo, en la parte superior de los pétalos está rodeada por una cutícula más conspicua. El resto del tejido es parénquima con células de forma y tamaño variable. Los idioblastos con drusas son abundantes en toda la flor, a veces las braquiesclereidas también son frecuentes (Fig. 3B). El artículo que sostiene y agrupa las flores carpeladas tiene epidermis uniseriada y papilosa con cutícula delgada y los tricomas cuando presentes son filiformes; la vascularización es igual que en la flor, el resto del tejido es un parénquima de células grandes y también se observan braquiesclereidas y drusas.

Fruto. La baya, generalmente blanquecina, está provista de una cutícula lisa, conspicua, que alcanza 10 a 12 μm de espesor. La epidermis (Figs. 3E-F) es uniseriada, papilosa, de células rectangulares, alargadas, que se disponen de manera homogénea. Los tricomas, cuando presentes, son simples y filiformes. El tejido subepidérmico, que junto con la epidermis constituye la pared externa del fruto (exocarpo), es parénquima y está conformado por 6 hasta 15 estratos de células alargadas y en ocasiones esféricas, las drusas y las braquiesclereidas son abundantes. Las braquiesclereidas están en grupos de 2 a 8 células isodiamétricas. Las braquiesclereidas están ausentes en *P. forestierae*. En *P. forestierae* se observan haces vasculares en la parte más interna del exocarpo (Fig. 3F). Hacia el interior, la viscina, tejido viscoso especializado que rodea a la semilla, alcanza espesores de hasta 1.7 mm, sus células son radialmente alargadas, tienen la pared delgada y suelen ser más pequeñas cuando están cerca del exocarpo y más grandes cuando se alejan de él. Esta viscina, en su cara interna se adhiere al endocarpo y a veces se contrae longitudinalmente. La viscina, que ocupa el mesocarpo, comprende el 80-90% del fruto. Hacia el interior se observa un anillo concéntrico de tejido vascular que rodea a la semilla (embrión y endospermo). La reacción con lugol evidencia la presencia de almidón solamente en el endospermo de la semilla. La prueba con sudán III revela escasa cantidad de sustancias lipídicas en algunas células de la parte externa del exocarpo. Mediante la reacción con cloruro férrico (10%) no se observa presencia de compuestos fenólicos. Las pruebas con azul de toluidina y con rojo de rutenio revelan abundante cantidad de sustancias pécticas en todo el fruto, concentrándose en el tejido viscido y en el exocarpo.

Anatomía de *Psittacanthus*

Hoja. La hoja tiene un patrón de venación actinódromo reticulado con 3 a 5 venas de primer orden que corren paralelas desde la base y luego se ramifican, solamente la vena central alcanza el ápice. Las venas laterales o

secundarias se ramifican repetidamente (Fig. 4A), se anastomosan para formar una retícula pero no llegan al margen de la lámina. Las venas secundarias tienen sus terminaciones modificadas en traqueidas dilatadas conspicuas (Fig. 4B). Los idioblastos con drusas son escasos en *P. calyculatus* y están ausentes en *P. palmeri*. En *P. calyculatus*, además de las drusas típicas, se observan otros cristales prismáticos con un núcleo oscuro y varios brazos o ramas (Figs. 4A-C) que se encuentran en el mesofilo, principalmente en el centro y la base de la lámina. Estos cristales también son de oxalato de calcio. Los elementos del xilema tienen paredes secundarias con engrosamientos anulares y helicoidales (*P. palmeri*) y en algunas venas secundarias son reticulares (*P. calyculatus*). En vista superficial los estomas son paracíticos (Fig. 4D), están presentes en ambas superficies de la lámina y en el mismo nivel que las células epidérmicas. En corte transversal de la lámina, la cutícula es lisa o rugosa en *P. palmeri* (Fig. 4E), en *P. calyculatus* es lisa, con 2 a 3 μm de espesor. La epidermis es uniseriada, lisa, está conformada por células rectangulares en vista transversal achatadas en los bordes, de 20 a 40 μm de espesor. Los tricomas están ausentes. El mesofilo es isobilateral (Figs. 4F, G), con parénquima clorofílico de 2 estratos de células alargadas anticlinalmente sobre ambas epidermis. Hacia el centro de la lámina el parénquima tiene células de forma y tamaño variable y no exhibe espacios de aire (excepto *P. palmeri*). Los haces vasculares están dispuestos en forma lineal y en el centro de la lámina, siendo el haz vascular central el de mayor tamaño, todos son colaterales abiertos y no tienen casquetes de fibras. En el xilema, sus elementos tienen paredes secundarias con engrosamientos anulares y helicoidales (*P. palmeri*) y en algunas venas secundarias son de tipo reticular (*P. calyculatus*). Las drusas y los cristales prismáticos son de oxalato de calcio. La reacción con lugol no evidencia la presencia de almidón. La prueba con sudán III revela escasa cantidad de sustancias lipídicas en algunas células alrededor de los haces vasculares en *P. calyculatus*. Mediante la reacción con cloruro férrico (10%) se observa abundante concentración de compuestos fenólicos en *P. calyculatus*, no así en *P. palmeri* donde dichos compuestos son escasos en algunas células del parénquima clorofílico. Las reacciones con azul de toluidina y con rojo de rutenio no revelan presencia de sustancias pécticas.

El pecíolo, en corte transversal, tiene cutícula lisa (*P. calyculatus*) o rugosa (*P. palmeri*) con 5 a 7 μm de espesor. La epidermis es uniseriada. Los tricomas están ausentes. Algunas veces (en *P. palmeri*), el pecíolo muestra algunos surcos en la cara adaxial. Un parénquima abundante rodea los haces vasculares, y sus células son de tamaño y forma variable. Los haces vasculares, general-

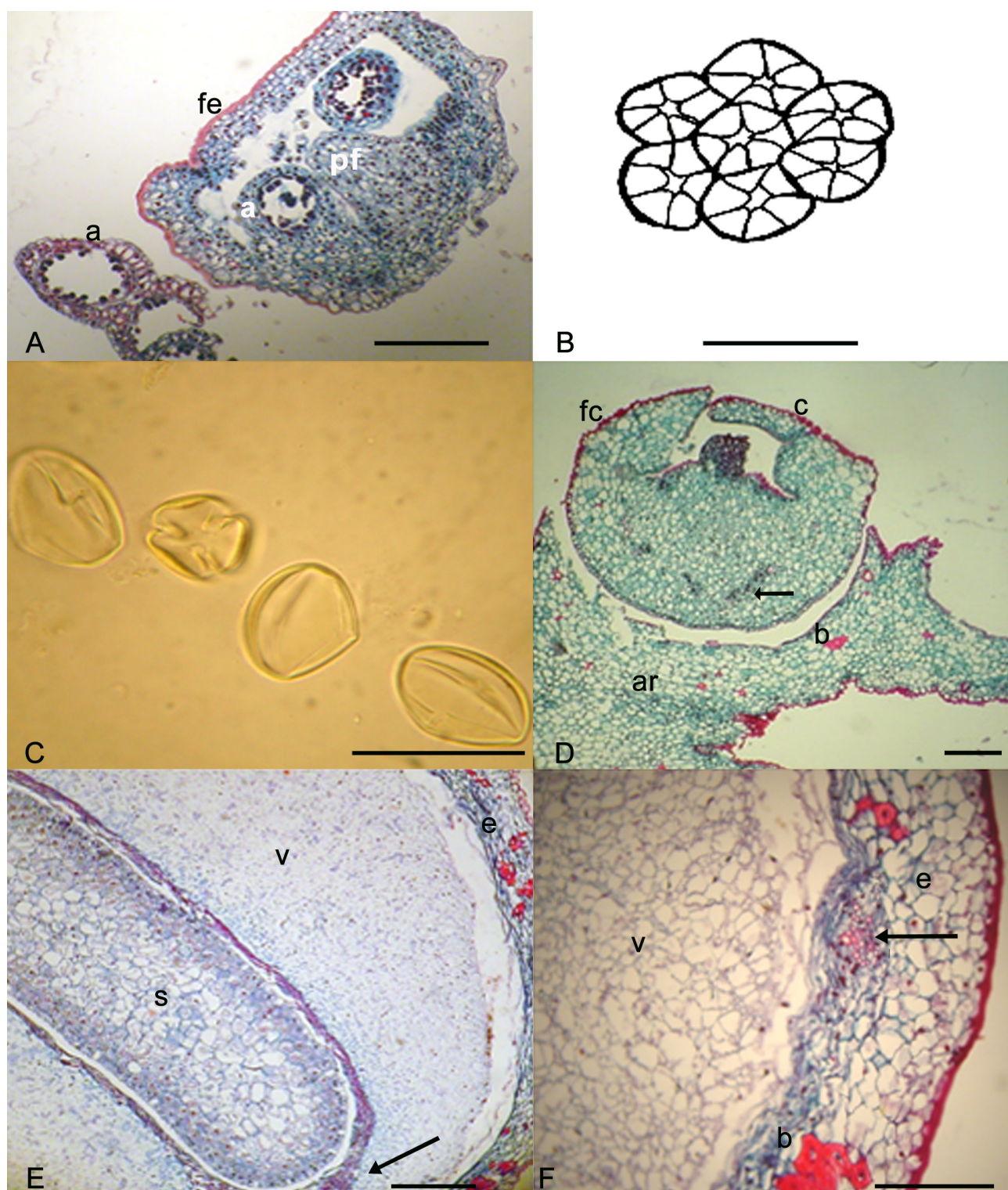


Figura 3. Anatomía reproductiva de *Phoradendron*. A, *Phoradendron forestierae*, flor estaminada; B, detalle de las braquiesclereidas. C, *Phoradendron forestierae*, granos de polen. D, *Phoradendron carneum*, sección longitudinal de la flor carpelada; E-F, *Phoradendron carneum*, corte longitudinal de fruto. Estructuras: a, antera; ar, artículo; b, braquiesclereida, c, cutícula; e, exocarpo; fc, flor carpelada; fe, flor estaminada; pi, pistilodio; s, semilla, v, viscina. La flecha en E-F señala un haz vascular. Escala: A= 100 μ m; B= 67 μ m; C= 65 μ m; D= 817 μ m; E= 200 μ m; F= 500 μ m.

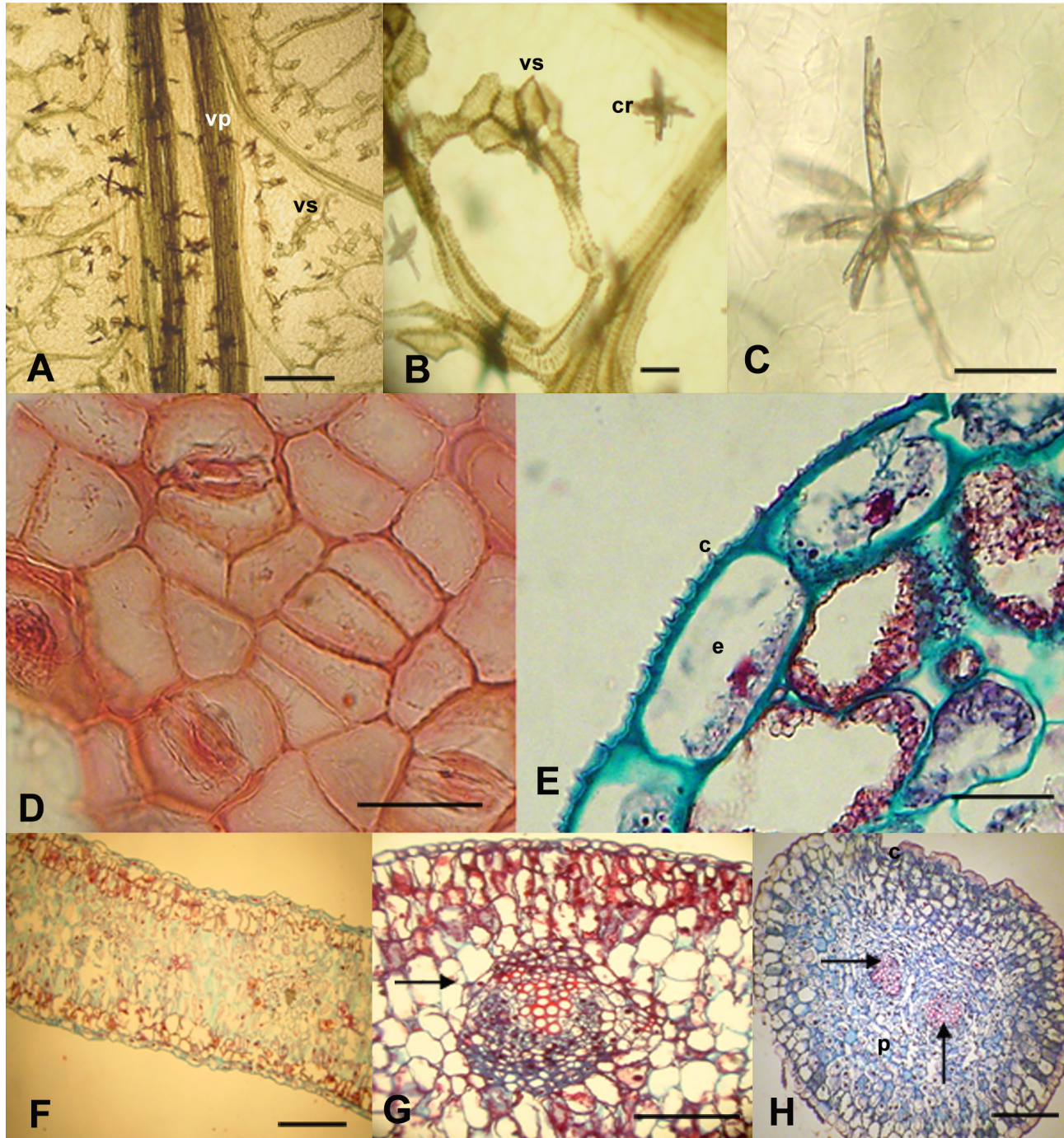


Figura 4. Anatomía foliar y caulinar de *Psittacanthus*. A-C, *Psittacanthus calyculatus*, hoja diafanizada; C, detalle del cristal prismático. D, *Psittacanthus palmeri*, epidermis con estomas parasíticos, vista en superficie; E-F, *Psittacanthus palmeri*, corte transversal de lámina; G, *Psittacanthus calyculatus*, corte transversal de lámina; H, *Psittacanthus palmeri*, corte transversal de pecíolo. Estructuras: c, cutícula; cr, cristal prismático; e, epidermis; p, parénquima; vp, vena primaria; vs, vena secundaria. La flecha en G y H señala un haz vascular. Escala: A, G= 300 μ m; B= 25 μ m; C, D= 30 μ m; E= 60 μ m; F= 450 μ m; H= 500 μ m.

mente de 2 a 4, son de tipo colateral abierto, sin casquetes de fibras y se acomodan de manera contigua formando una unidad central (Fig. 4H). Los elementos del xilema tienen paredes secundarias con engrosamientos helicoidales y reticulares. Las drusas están ausentes. Las braquiesclereidas son abundantes en *P. calyculatus* y se distribuyen en todo el pecíolo o están ausentes en *P. palmeri*.

Tallo. En corte transversal (Figs. 5A-C, E), el tallo tiene cutícula lisa, en algunas porciones es fuertemente rugosa, con espesores de 8 μm en *P. calyculatus*, o menos en *P. palmeri*. La epidermis es uniseriada con estomas de tipo paracítico. En *P. calyculatus*, se conserva la epidermis con células cuadradas a rectangulares que alcanzan un espesor de 20 μm , mientras que en *P. palmeri* se observa una peridermis con 3 a 4 estratos de células suberosas (Figs. 5B, C). Los tricomas están ausentes. El córtex tiene de 12 a 18 estratos de células isodiamétricas en vista transversal, más pequeñas cuando están cerca de la epidermis y más grandes cuando se alejan de ésta. No hay drusas. Las braquiesclereidas se arreglan en grupos de 2 a 7 células isodiamétricas, distribuyéndose en los estratos más externos del córtex. En las 2 especies, secciones de tallo joven (Figs. 5A, B) con crecimiento secundario inicial muestran un cilindro central formado por 12 a 26 haces vasculares colaterales abiertos, donde el xilema tiene paredes secundarias con punteaduras alternas (Fig. 5D) en sus elementos. En los tallos maduros, el xilema secundario tiene porosidad difusa, los vasos se distribuyen solitarios o en grupos (*P. calyculatus*) (Fig. 5E), o bien, en hileras radiales de 6 vasos o más (*P. palmeri*), son redondos a radialmente aplanados en contorno; los elementos traqueales tienen paredes secundarias con engrosamientos del xilema helicoidal y anular. Las fibras libriformes son de paredes bastante gruesas. Los radios medulares son multiseriados, el parénquima axial es difuso y no se observan drusas en sus células. En el floema hay algunas fibras en casquetes. La médula está conformada por parénquima cuyas células isodiamétricas son más grandes en el centro, no hay drusas pero las braquiesclereidas son frecuentes en ambas especies. La reacción con lugol no evidencia la presencia de almidón. La prueba con sudán III revela escasa presencia de sustancias lipídicas en algunas células del cilindro vascular y de la parte externa del córtex y en la médula. Mediante la reacción con cloruro férrico (10%) se observa abundante concentración de compuestos fenólicos en todas las regiones del tallo de ambas especies. Las reacciones con azul de toluidina y con rojo de rutenio revelan moderada presencia de sustancias pécticas en el parénquima cortical y en la médula, en el cilindro vascular la presencia de estas sustancias es escasa.

Flor. Las flores son hermafroditas y tienen un perianto bien diferenciado (diclamíneas). En una vista longitudinal de la

flor se observa el cáliz con cutícula muy delgada y epidermis uniseriada, el resto del tejido es parénquima cuyas células, que son más grandes que las epidérmicas, son periclinalmente alargadas y están arregladas de manera lineal siguiendo el eje de la flor, los haces vasculares no se observaron. Las drusas y los tricomas están ausentes. La corola, con cutícula extremadamente delgada, tiene también epidermis uniseriada, el cuerpo de la corola es parénquima cuyas células son de forma y tamaño variable. Las drusas y los tricomas están ausentes. El ovario exhibe epidermis uniseriada con células rectangulares y tejido de parénquima con células de forma y tamaño variable. En la base del ovario (flecha) se observa un tejido conformado por 3 a 6 estratos de células con paredes gruesas y fuertemente lignificadas (Fig. 6A). El estilo es rollizo, cilíndrico y alargado, tiene la epidermis uniseriada con células rectangulares siguiendo el plano del corte, un parénquima de células rectangulares y alargadas y las braquiesclereidas son frecuentes en la base. En todos los verticilos florales, excepto el cáliz, los engrosamientos de las paredes de los elementos del xilema son helicoidales, rara vez anulares. Las anteras (Fig. 6B) que abren longitudinalmente, tienen epidermis uniseriada y sus células son de forma y tamaño variable, el endotecio está conformado por 2 a 3 estratos de células, el tapete no se observa por degeneración del mismo. Los sacos polínicos están separados por un tejido de varias capas de células parenquimáticas de paredes delgadas similares a las del endotecio que conforman un conectivo. Los granos de polen (Fig. 6C), en vista polar, son de forma fuertemente triangular, tricolporados, angulo-aperturados, los colpos con márgenes lisos y rectilíneos y su ornamentación es lisa a ligeramente escabrosa, en vista ecuatorial son más o menos esféricos a elípticos.

Fruto. La baya, generalmente de color negruzco, muestra cutícula lisa, con espesor cercano a 5 μm . La epidermis es uniseriada y está conformada por células rectangulares. Los tricomas están ausentes. El exocarpo posee de 4 a 8 estratos de células alargadas (Fig. 6D), casi rectangulares o en ocasiones circulares donde las drusas y las braquiesclereidas están ausentes. Los haces vasculares están dispuestos de manera concéntrica alrededor de la semilla. La viscina, tejido viscoso que rodea propiamente a la semilla, está formada por una capa externa o viscina vesicular, alcanzando espesores de hasta 1.4 mm, sus células están radialmente alargadas y tienen pared delgada, suelen ser pequeñas cerca del exocarpo y más grandes cuando se alejan de éste (Fig. 6D). Al interior, la viscina principal que rodea completamente al embrión está conformada por varios estratos de células isodiamétricas. En *P. palmeri*, esta viscina es conspicua, se ensancha de la parte media hacia uno de los extremos y forma una capucha que rodea completamente al embrión y alcanza los 550 μm de espe-

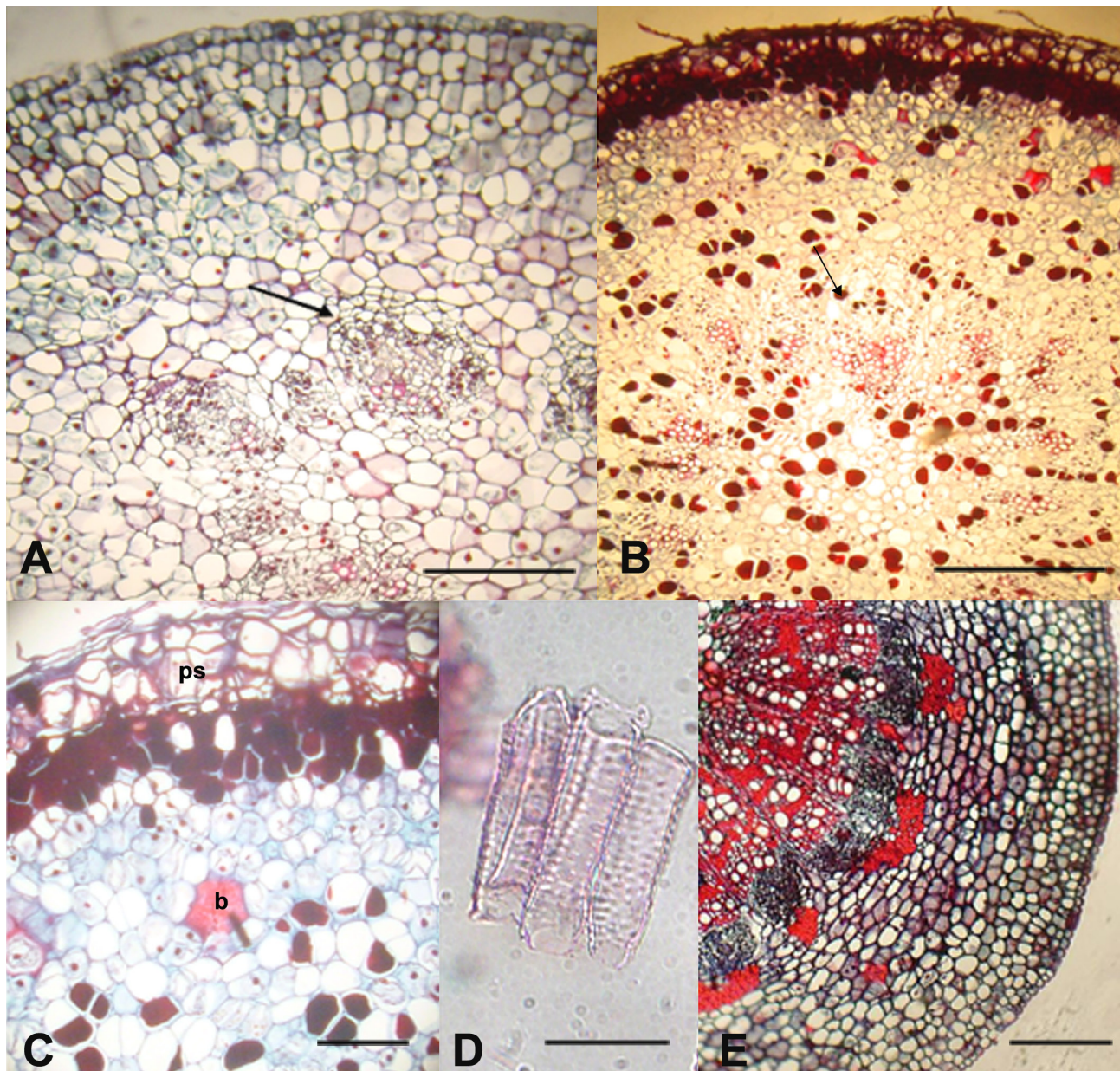


Figura 5. Anatomía caulinar de *Psittacanthus*. A, *Psittacanthus calyculatus*, corte transversal de tallo con crecimiento secundario inicial; B-C, *Psittacanthus palmeri*, corte transversal de tallo; D, *Psittacanthus calyculatus*, disociado del xilema; E, *Psittacanthus calyculatus*, corte transversal de tallo, con crecimiento secundario avanzado. Estructuras: b, braquiesclereida, ps, peridermis suberosa, la flecha en A y B señala un haz vascular. Escala: A= 340 μ m; B, E= 400 μ m; C= 500 μ m, D= 60 μ m.

sor. La viscina ocupa casi el 95% del fruto. El centro del fruto está ocupado por la semilla. La reacción con lugol evidencia la presencia moderada de almidón en la semilla (endospermo). La prueba con sudán III revela escasa presencia de sustancias lipídicas en el exocarpo. Mediante la reacción con cloruro férrico (10%) se observa abundante concentración de compuestos fenólicos en el exocarpo y en la parte más interna del fruto, en la viscina principal.

Las reacciones con azul de toluidina y con rojo de rutenio revelan abundante cantidad de sustancias pécticas en todo el fruto, con mayor concentración en el tejido víscido.

Discusión

La anatomía vegetativa y reproductiva de *Phoradendron* y *Psittacanthus* muestra algunas diferencias

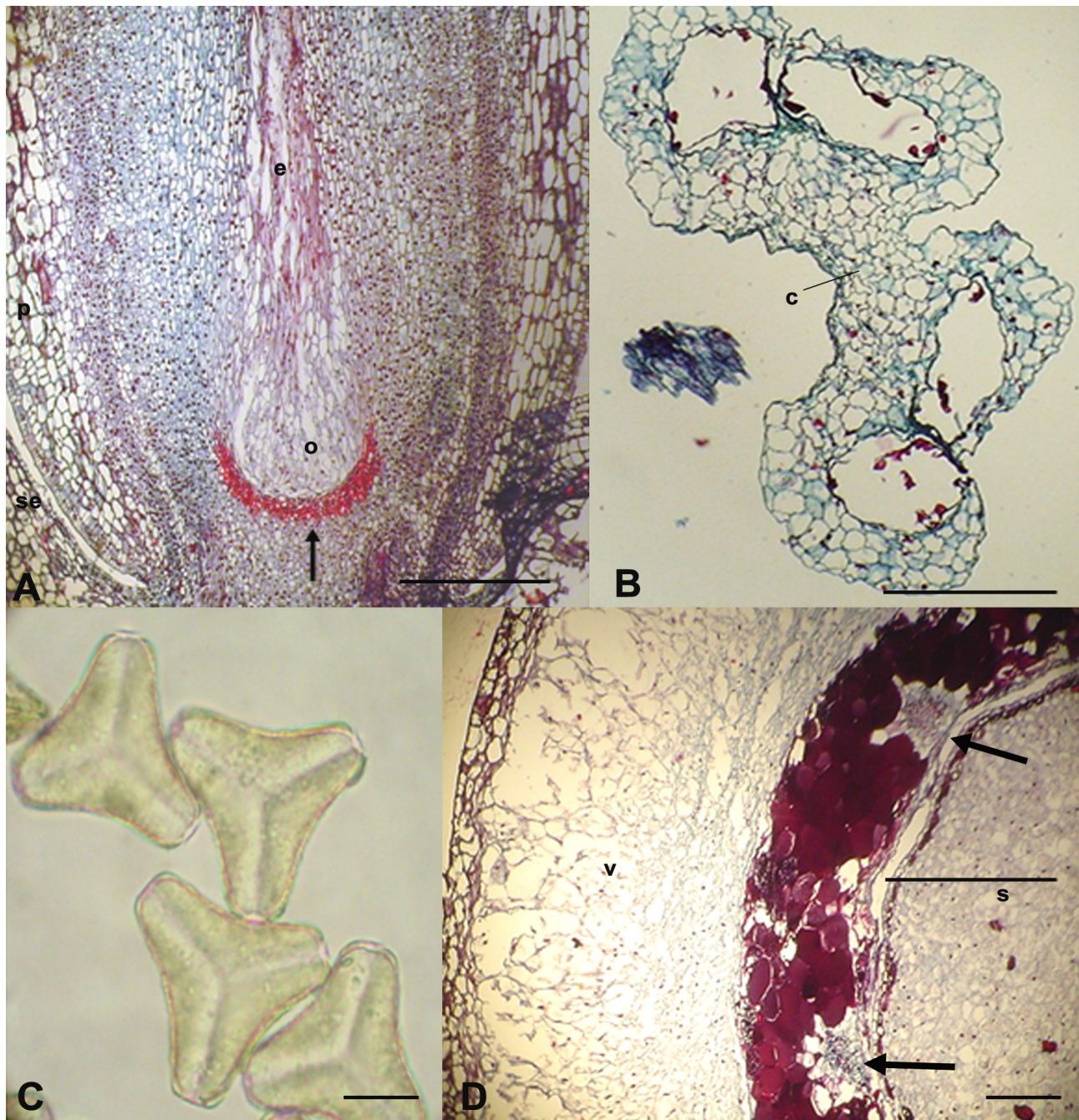


Figura 6. Anatomía reproductiva de *Psittacanthus palmeri*. A, corte longitudinal de la base de la flor; B, corte transversal de antera; C, granos de polen; D, corte longitudinal de fruto. Estructuras: c, conectivo; e, estilo; o, ovario; p, pétalo; s, semilla; se, sépalo; v, viscina. La flecha en A señala la pélvis y en D los haces vasculares. Escala: A= 500 μ m, B= 60 μ m, C= 340 μ m, D= 400 μ m.

estructurales entre sus especies. Dichas diferencias así como la comparación de los caracteres anatómicos descritos aquí con los señalados previamente para otras especies de muérdago se discuten a continuación.

Hoja. Las especies estudiadas tienen algunos caracteres comunes estables que comparten con otros representantes

de Viscaceae y Loranthaceae, como las hojas basinervadas donde la vena principal central es la única que alcanza el ápice, los estomas paracíticos y las venas secundarias con terminaciones modificadas en traqueidas dilatadas (Metcalfe y Chalk, 1950; Sosa, 2003; Varela y Gurni, 2003; Varela et al., 2004; Dettke y Milaneze-Gutierrez,

2007; Varela et al., 2008). Estas pequeñas terminaciones de las venas secundarias consisten de traqueidas abultadas para almacén y parecen ser un rasgo de la mayoría de las especies de muérdago, como también lo señala Kuijt (2003). Los idioblastos con drusas típicas, abundantes y conspicuos en las especies de *Phoradendron*, coincide con lo descrito por Sosa (2003) y Varela et al. (2004). Además de las drusas típicas se han descrito algunos cristales amorfos en el mesofilo de *Phoradendron mucronatum* (Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007); sin embargo, los cristales con un núcleo oscuro y con varios brazos o ramas bien definidas que se observan en *Psittacanthus calyculatus* no se han descrito en otras especies de muérdago. Estos cristales podrían interpretarse como un artefacto resultante del proceso de la técnica; no obstante, en repetidas ocasiones se hicieron pruebas para comprobar su naturaleza química. En todos los casos, los cristales se disolvieron al reaccionar con HCl 2N.

En las especies de *Phoradendron*, la lámina en vista transversal muestra cutícula gruesa y lisa como lo refieren Sosa (2003) y Dettke y Milaneze-Gutierrez (2007) para otras especies mexicanas y sudamericanas, no obstante, la cutícula papilosa solamente se había descrito en pecíolo de *P. mucronatum* (Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007) y en tallo de *P. liga* (Varela et al., 2008). La cutícula estriada de algunas especies argentinas de *Phoradendron* (Sosa, 2003) no se observó aquí. Aunque Sosa (2003) señala que en la familia Loranthaceae la cutícula suele ser delgada, la cutícula rugosa de *Psittacanthus palmeri* no se ha registrado en otras especies. La epidermis uniseriada es un rasgo común en otras especies de muérdago. Los estomas están dispuestos al mismo nivel que las células de la epidermis, coincidiendo con Metcalfe y Chalk (1950). El mesofilo isobilateral que se observó en las 2 especies mexicanas de *Psittacanthus* analizadas es un rasgo que está presente también en *Psittacanthus cordatus* y *Ligaria cuneifolia* (Varela y Gurni, 1995; Varela et al., 2001; Varela y Gurni, 2003). El mesofilo homogéneo que se observó en las 3 especies mexicanas de *Phoradendron* solamente se ha indicado en la especie sudamericana *Phoradendron mucronatum* (Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007) y en el muérdago europeo *Viscum album* (Varela y Gurni, 1995). A pesar de que Sosa (2003) y Varela y Gurni (2003) describen, en *Psittacanthus cordatus* y en otros géneros de la familia Loranthaceae, los haces vasculares de la lámina con casquetes de fibras del xilema y floema, su descripción no corresponde con lo que se observó aquí en *Psittacanthus calyculatus* y *P. palmeri*, pues los casquetes de fibras asociadas a los haces vasculares están ausentes. La anatomía de la hoja de *P. palmeri* agrega información relevante para el conocimiento de esta especie que presenta estacionalidad decidua (Kuij, 2009), condición rara entre las especies de *Psittacanthus*.

En el pecíolo, la cutícula muestra el mismo patrón que en la lámina; en *Psittacanthus* es más delgada y rugosa. Dettke y Milaneze-Gutierrez (2007) estudiaron el pecíolo de *Phoradendron mucronatum* y señalan una cutícula espesa y una epidermis papilosa, coincidiendo con lo que se observa aquí en las especies analizadas de *Phoradendron*. Los casquetes de fibras de paredes gruesas en ambos lados de los haces vasculares es un rasgo común en otras especies de muérdago como *Phoradendron crassifolium*, *Viscum album* (Metcalfe y Chalk, 1950) y en varias especies sudamericanas de *Phoradendron* (Sosa, 2003; Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007). Sin embargo, este carácter no se observó en el pecíolo de las especies de *Psittacanthus* que se estudiaron ni tampoco en la lámina de la hoja como lo señalan Varela y Gurni (2003) para *Psittacanthus cordatus*. Los idioblastos con braquiesclereidas solamente se observaron en el pecíolo de *Psittacanthus calyculatus*.

Tallo. En corte transversal, el tallo generalmente tiene forma circular. En *Psittacanthus calyculatus* se observa angular en tallos maduros pero en tallos jóvenes también es circular, lo cual coincide con lo que señalan Dettke y Milaneze-Gutierrez (2007) en *Phoradendron mucronatum* pero contrariamente a lo que observan Varela y Gurni (2003) en *Psittacanthus cordatus*. La cutícula sigue el mismo patrón que en la hoja, es conspicua y más gruesa en las especies de *Phoradendron*, en *Psittacanthus calyculatus* es más delgada y rugosa. Metcalfe y Chalk (1950) y Wilson y Calvin (2003) describen el desarrollo de un epitelio cuticular adicional que protege la epidermis en tallos viejos de todos los géneros de Viscaceae y algunos de Loranthaceae, no obstante, aquí no se observó este tejido. La peridermis suberosa de *Psittacanthus palmeri* solamente se ha observado en *Psittacanthus cordatus* (Varela y Gurni, 2003), no obstante, este rasgo no se observó en *Psittacanthus calyculatus* ni en las especies de *Phoradendron* estudiadas, coincidiendo con Kuijt (2003) y Dettke y Milaneze-Gutierrez (2007) quienes señalan que el corcho en tallo de *Phoradendron* no se desarrolla. El córtex, aunque muestra células de diferente tamaño y forma, nunca es heterogéneo como en *Ligaria cuneifolia* (Varela et al., 2001) y en *Psittacanthus cordatus* (Varela y Gurni, 2003). En las especies estudiadas aquí, las células son cuadrangulares y se vuelven redondeadas en las proximidades con el cilindro vascular, en coincidencia con lo que observan Varela y Gurni (1995) en *Viscum album*. La presencia de drusas parece ser un rasgo común del género *Phoradendron*, no así para *Psittacanthus* pues las drusas en el tallo solamente se han registrado en *Psittacanthus cordatus* (Varela y Gurni, 2003). *Ligaria cuneifolia* presenta astroesclereidas en el córtex (Varela y Gurni, 1995; Varela et al., 2001; Varela y Gurni, 2003). Sin embargo, en las especies que se estudiaron aquí no se observan., lo que

concuere con las observaciones de Varela et al. (2004) y Dettke y Milaneze-Gutierrez (2007) en *Phoradendron liga* y *P. mucronatum* respectivamente. Las braquiesclereidas se observaron tanto en las especies de *Phoradendron* como en las de *Psittacanthus*, un rasgo que también se registra en *Phoradendron liga* (Varela et al., 2004), en *Viscum album* (Varela y Gurni, 1995) y en otros géneros de muérdago (Metcalf y Chalk, 1950). La disposición o el arreglo de los haces vasculares es similar a lo que se describe para el género *Phoradendron* y sus especies (Metcalf y Chalk, 1950; Varela y Gurni, 1995; Ashworth y Dos Santos, 1997; Varela et al., 2001; Kuijt, 2003; Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007). Las drusas en las células parenquimáticas de la médula es un rasgo común en las 3 especies de *Phoradendron* que se analizaron pero no así para las de *Psittacanthus*. Las braquiesclereidas se observan en la médula de *Phoradendron carneum* y *Psittacanthus calyculatus*; sin embargo, las esclereidas cristalíferas descritas en otros muérdagos sudamericanos como *Psittacanthus cordatus* (Varela y Gurni, 2003) y *Ligaria cuneifolia* (Varela y Gurni, 1995; Varela et al., 2001), no se observaron en ninguna de las especies analizadas.

Algunos rasgos en las hojas, pecíolos y tallos, como la cutícula gruesa, cutinizada, la peridermis con tejido suberoso y la presencia de tricomas, están asociados al xeromorfismo, permitiendo que la planta regule la pérdida de agua por transpiración y la protegen de una radiación solar excesiva. De las 5 especies estudiadas, las 3 especies de *Phoradendron* y *Psittacanthus palmeri*, aunque no están en contacto directo con el sol, habitan en ambientes que están sujetos a menor disponibilidad de agua. Estas especies muestran algunas características anatómicas que les confieren alguna adaptación relacionada con el xeromorfismo, como la cutícula gruesa, papilosa y cutinizada así como el arreglo de los vasos en largas hileras radiales y su elevado número, en concordancia con lo que señalan Carlquist (1975) y Ashworth y Dos Santos (1997) para otras especies. *Psittacanthus calyculatus* crece de manera abundante en ambientes cercanos a las áreas urbanas donde tienen mayor disponibilidad de agua, pero como prefieren las áreas abiertas, también tienen mayor radiación solar. Las drusas, las braquiesclereidas y las fibras ofrecen protección mecánica y protegen a la planta contra la herbivoría. Aunque Fahn et al. (1986) señalan la presencia de cristales en *Viscum*, Cannon (1901) en *Phoradendron villosum* y York (1909) en *P. macrophyllum*, las drusas que observamos en las células de parénquima radial de *Phoradendron* sólo han sido documentadas previamente por Ashworth y Dos Santos (1997) en 4 especies californianas de *Phoradendron*.

Flor. Los detalles anatómicos de las flores respecto al estilo y estigma y el patrón de vascularización coinciden

en parte con lo que señalan Venturelli (1984b) y Kuijt (2003, 2009). En *Psittacanthus* todos los verticilos florales están vascularizados a excepción del cáliz. Este rasgo se describe también en *Struthanthus vulgaris* (Venturelli, 1984b) y es común en las Loranaceae. En otros géneros de Loranaceae, como *Tripodanthus* y *Struthanthus*, se señala en la pared de la antera la diferenciación de una capa intermedia de células parenquimáticas entre el endotecio y el tapete (Venturelli, 1981, 1983); no obstante, en las especies mexicanas de *Psittacanthus* que se analizaron no se distingue, posiblemente colapsó una vez que la antera maduró. La forma circular de los granos de polen de las especies de *Phoradendron* analizadas es similar a la del polen de *P. californicum* y *P. serotinum* que describe Kuijt (2003), quien además señala que estas especies tienen similitud con otras del Viejo Mundo del género *Viscum*. La forma y la ornamentación del polen de *Psittacanthus* que se describe aquí coinciden con lo que señala Kuijt (2009) y con lo que describe Venturelli (1981, 1983) en los géneros *Tripodanthus* y *Struthanthus*. El conjunto de células con paredes lignificadas que se diferencian debajo del ovario de *Psittacanthus calyculatus* corresponde a lo que Venturelli (1983) señala como pelvis en *Tripodanthus*, en alusión a su forma de vaso o cuenco. Este tejido se forma durante el proceso de formación del gametofito femenino, impide el crecimiento intrusivo del saco embrionario, se observa también en distintas etapas de desarrollo del fruto y es una característica común en Loranaceae (Venturelli, 1981, 1983).

Fruto. La estructura y la presencia y disposición de la viscina coincide en parte con lo que señala Kuijt (2003) para el género *Phoradendron*, sin embargo, la presencia de haces vasculares en la cara interna del exocarpo en *Phoradendron forestierae* no se ha señalado previamente y es algo inesperado dada la vascularización de la flor y la formación del exocarpo. La estructura interna del fruto de *Psittacanthus* no se ha documentado mucho, salvo lo poco que Kuijt (1967) analiza en *P. schiedeana*. En *Psittacanthus* se observaron 2 tipos de viscina, una estratificada y predominante que rodea y cubre la mayor parte del embrión, y otra, la vesicular que se separa hacia uno de los extremos coincidiendo con Kuijt (2009). La zona parenquimática interna de células con paredes delgadas y vacuoladas que señala Venturelli (1983) en el fruto del género *Tripodanthus* corresponde seguramente a lo que Kuijt (2009) y aquí se describe como viscina vesicular. La viscina le confiere ventajas a la planta porque le ayuda a la semilla a deslizarse a través del tracto digestivo del ave que funge como dispersor y, por otro lado, le permite a la semilla adherirse con facilidad a las ramas del hospedero y entonces podrá establecerse y generar otro individuo y/o colonizar nuevos hospederos. La cantidad de tejido viscoso

es variable entre la especie de *Psittacanthus* y la viscina de tipo vescicular provee una cápsula protectora que permanece en su lugar hasta que se forma el haustorio (Kuij, 2009). Esta cápsula se rompe durante la germinación con la emergencia de las hojas jóvenes, por lo que seguramente dicha cápsula le confiere a la planta de una ventaja para adaptarse a ambientes secos. Por otra parte, la presencia de este tejido viscido en el fruto proporciona humedad a la semilla favoreciendo su germinación.

Pruebas histoquímicas. Las pruebas histoquímicas simples revelaron la presencia de algunos compuestos. El almidón, elemento común y abundante en tallos de otros muérdagos, como *Ligaria cuneifolia* y *Viscum album* (Varela y Gurni, 1995), solamente se detectó en el tallo de *Phoradendron carneum* con presencia moderada. Los compuestos lipídicos fueron escasos en 2 de las especies mexicanas que se analizaron, contrariamente a lo descrito en el parénquima tanto foliar como caulinar de algunas especies sudamericanas y europeas como *Phoradendron mucronatum* (Dettke y Milaneze-Gutierrez, 2007), *Ligaria cuneifolia* y *Viscum album* (Varela y Gurni, 1995). Las sustancias pécticas en tallo y hoja fueron moderadas, mientras en el fruto estas sustancias son abundantes. Los compuestos fenólicos son abundantes en el parénquima foliar y caulinar de todas las especies analizadas y en el exocarpo del fruto de *Psittacanthus calyculatus*. La importancia de las sustancias pécticas y los compuestos fenólicos en la salud está ampliamente documentada y estas sustancias se asocian con las propiedades terapéuticas de muchas plantas, lo cual explica que algunas de estas especies hemiparásitas tengan un amplio uso en la medicina popular para tratar enfermedades como cáncer, diabetes, afecciones cardíacas por su acción hipocolesterolemizante, hipertensión, algunas afecciones en la piel, obesidad, entre otras (Rodríguez-Cruz et al., 2003; Varela et al., 2004; Carvantes-Badillo, 2006; Alonso-Castro et al., 2011). Por otra parte, la gran cantidad de drusas en la lámina de la hoja es un rasgo que, al menos en *Phoradendron*, podría limitar su uso medicinal, sin embargo, la presencia de drusas y de compuestos fenólicos protegen a la planta de la herbivoría.

Entre los caracteres anatómicos que permiten distinguir estos géneros destacan la abundancia de drusas, la cutícula y la epidermis lisa o papilosa, el mesofilo homogéneo y los haces vasculares de tipo colateral con grupos de fibras asociados a ambos lados, el exocarpo con haces vasculares en su capa más interna, la viscina ligeramente menor y el mucílago y los compuestos fenólicos tienen presencia moderada en *Phoradendron*, mientras que en *Psittacanthus* no hay drusas o son escasas, contiene unos cristales prismáticos con varios brazos o ramas, se observan cutícula rugosa y peridermis suberosa, el mesofilo es isobilateral, los haces vasculares no tienen fibras alrededor,

el exocarpo no muestra haces vasculares, la viscina ocupa gran parte del fruto y las sustancias pécticas y los compuestos fenólicos tienen mayor presencia.

Agradecimientos

A Robert W. Jones, quién amablemente revisó el resumen en inglés. A 3 revisores anónimos y a Teresa Terrazas, por sus observaciones que mejoraron sustancialmente este trabajo. Se reconoce y agradece el apoyo financiero de la Comisión Nacional Forestal a través de los proyectos CONAFOR-2004-C04-65 y CONAFOR-2007-AD-01.

Literatura citada

- Alonso-Castro, A. J., M. L. Villarreal, L. A. Salazar-Olivo, M. Gómez-Sánchez, F. Domínguez y A. García-Carranca. 2011. Mexican medicinal plants used for cancer treatment: pharmacological, phytochemical and ethnobotanical studies. *Journal of Ethnopharmacology* 133:945-972.
- Ashworth, V. T. E. M. 1997. Transectional anatomy of leaves and young stems of mistletoe genus *Phoradendron* Butt. (Viscaceae). *American Journal of Botany* 84:174-175.
- Ashworth, V. E. T. M. y G. Dos Santos. 1997. Wood anatomy of four Californian mistletoe species (*Phoradendron*, Viscaceae). *IAWA Journal* 18:229-245.
- Calzado-Flores, F. C., E. G. Gómez L, M. G. Sánchez S., M. A. Echávarri-Guzmán, G. Aguilar-Cuevas y A. L. Robledo H. 2005. Contribución al estudio fitoquímico de *Phoradendron tomentosum* de la región norte de Nuevo León. Centro de Investigación Biomédica del Noreste, IMSS y Departamento de Química, Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey, Campus Monterrey. *Revista Salud Pública y Nutrición* 8:1-2.
- Cannon, W. A. 1901. The anatomy of *Phradendron villosum* Nutt. I. *Bulletin Torrey of Botany Club* 28:374-390.
- Carlquist, S. 1975. Ecological factors strategies of xylem evolution. University of California Press. Berkeley, California. 259 p.
- Cervantes-Badillo, M. G. 2006. Escrutinio de compuestos bioactivos en especies americanas de muérdago. Tesis, Maestría en Biología Molecular. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, San Luis Potosí, San Luis Potosí. México. 41 p.
- Curtis P., J. 1986. Microtecnia vegetal. Trillas, México, D. F. 106 p.
- Dettke, G. A. y M. A. Milaneze-Gutierrez. 2007. Estudo anatômico dos órgãos vegetativos da hemiparasita *Phoradendron mucronatum* (DC.) Krug & Urb. (Viscaceae). *Revista Brasileira de Biociências* 5:534-536.
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy (Angiosperms). Hafner, New York. 553 p.

- Fahn, A., E. Werker y P. Baas. 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. The Israel Academy of Science and Humanities, Jerusalem. 82 p.
- Font Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. Labor, Barcelona. 1244 p.
- Fuchs, C. 1963. Fucsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plant organ. *Stain Technology* 39:41-144.
- García, R., G. 1998. La familia Loranthaceae (injeritos) del estado de Aguascalientes, México. *Polibotánica* 7:1-14.
- Geils, B. W. e I. Vázquez C. 2002. Loranthaceae and Viscaceae in North America. *In* Mistletoes of North American conifers, B. W. Geils, J. C. Tovar y B. Modoy (coords.). Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, Utah. p. 1-5.
- Geils, B. W., D. Wiens y F. G. Hawksworth. 2002. *Phoradendron* in Mexico and The United States. *In* Mistletoes of North American conifers, B. W. Geils, J. C. Tovar y B. Modoy (coords.). Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, Utah. p. 19-28.
- Holmgren, K. P., N. H. Holmgren y L. C. Barnett. 1990. Index Herbariorum. Part 1. The herbaria of the world, octava edición. New York Botanical Garden, New York. 693 p.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York. 523 p.
- Johansson, S., R. J. Gullbo, P. Lindholm, B. Ek, E. Thunberg, G. Samuelsson, R. Lansson, L. Bohlin y P. Claeson. 2003. Small, novel proteins from the mistletoe *Phoradendron tomentosum* exhibit highly selective cytotoxicity to human breast cancer cells. *Cell and Molecular Life Sciences* 60:165-175.
- Kuijt, J. 1967. On the structure and origin of the seedling of *Psittacanthus schiedeana* (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany* 45:1497-1506.
- Kuijt, J. 1986b. Viscaceae. *Flora de Ecuador* 24:13-112.
- Kuijt, J. 1986c. Loranthaceae. *Flora de Ecuador* 24:115-194.
- Kuijt, J. 2003. Monograph of *Phoradendron* (Viscaceae). *Systematic Botany Monographs* 66:1-643.
- Kuijt, J. 2009. Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae). *Systematic Botany Monographs* 86:1-361.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. Loranthaceae. *Anatomy of the dicotyledons*, vol. II. Clarendon Press, Oxford. 1498 p.
- Oliva, R. H. 1995. Revisión del género *Phoradendron* (Viscaceae) para el estado de Veracruz. Tesis, Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 121 p.
- Pöhl, E. 2006. Los muérdagos de Guatemala (Loranthaceae, Viscaceae y Eremolepidaceae): diversidad, distribución e importancia económica. *Biodiversidad de Guatemala*, vol. I. Universidad del Valle de Guatemala/ [Ed.] Cano, Guatemala.
- Radford, A. E., W. C. Dickinson, J. R. Massey y C. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row, London. 891 p.
- Roberts, N. C. 1989. Baja California plant field guide. Natural History Publishing La Jolla, California, 309 p.
- Rodríguez-Cruz, M. E., L. Pérez-Ordaz, B. E. Serrato-Barajas, M. A. Juárez-Oropeza, D. Mascher y C. Paredes. 2003. Endothelium-dependent effects of the ethanolic extract of the mistletoe *Psittacanthus calyculatus* on the vasomotor responses of rat aortic rings. *Journal of Ethnopharmacology* 86:213-218.
- Ruzin S. E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press. New York. 322 p.
- Sosa, M. M. y S. G. Tressen. 2002. Las plantas parásitas. *In* Flora del Iberá, M. M. Arbo y S. G. Tressen (eds.). Editorial Eudene. Corrientes, Argentina. p. 167-178.
- Sosa, M. M. 2003. Anatomía foliar de Loranthaceae (*sensu lato*). *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas* 2003. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes. 3 p.
- Varela, B. G. y A. A. Gurni. 1995. Anatomía foliar y caulinar comparativa del muérdago criollo y del muérdago europeo. *Acta Farmacéutica Bonaerense* 14:21-29.
- Varela, B. G., T. Fernández, C. Taira, P. Cerda, R. A. Ricco, E. Caldas, E. Alvarez, A. A. Gurni, S. Hajos y M. L. Wagner. 2001. El "muérdago criollo", *Ligaria cuneifolia* (R. et P.) Tiegh. -Loranthaceae- desde el uso popular hacia el estudio de los efectos farmacológicos. *Dominguezia* 17:31-50.
- Varela, B. G. y A. A. Gurni. 2003. Análisis micrográfico de dos hemiparásitas argentinas usadas en medicina popular y su aplicación en el control de calidad. *Acta Farmacéutica Bonaerense* 22:45-52.
- Varela B. G., T. Fernández, R. A. Ricco, P. Cerdá, S. E. Hajos, A. A. Gurni, A. Álvarez y M. L. Wagner. 2004. *Phoradendron liga* (Gill. ex H. et A.) Eichl. (Viscaceae) used in folk medicine: anatomical, phytochemical, and immunochemical studies. *Journal of Ethnopharmacology* 94:109-116.
- Varela, B. G., K. A. Borri, M. J. Ganopol y A. A. Gurni. 2008. Aplicación del índice de estomas y de la diafanización foliar en la identificación de especies de muérdagos argentinos pertenecientes a Loranthaceae. *Latin American Journal of Pharmacy* 27:28-33.
- Vázquez, I. y B. W. Geils. 2002. *Psittacanthus* in Mexico. *In* Mistletoes of North American Conifers, B. W. Geils, J. C. Tovar y B. Modoy (coords.). Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, Utah. p. 9-16.
- Venturelli, M. 1981. Embriología de *Struthanthus vulgaris* (Loranthaceae-Loranthoideae). *Kurtziana* 14:73-100.
- Venturelli, M. 1983. Estudos embriológicos em Loranthaceae: gênero *Tripodanthus*. *Kurtziana* 16:71-90.
- Venturelli, M. 1984a. Estudos sobre *Struthanthus vulgaris* Mart., aspectos anatômicos de raiz adventícia, caule e folha. *Revista Brasileira de Botânica* 7:79-89.

- Venturelli, M. 1984b. Morfologia e anatomia floral de *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae). Revista Brasileira de Botânica 7:121-128
- Wilson, C. A. y C. L. Calvin. 2003. Development, taxonomic significance and ecological role of the cuticular epitelium in the Santalales. IAWA Journal 24:129-138.
- York, H. H. 1909. The anatomy and some of the biological aspects of the "American mistletoe" *Phoradendron flavescens* (Pursh) Nutt. Texas University Bulletin 120, Sciences series 13:1-58.



Análisis estructural y de diversidad en los bosques de *Abies* de Jalisco, México

Structural and diversity analysis of *Abies* forests from Jalisco, Mexico

Ramón Cuevas-Guzmán[✉], Edgar A. Cisneros-Lepe, Enrique J. Jardel-Peláez, Enrique V. Sánchez-Rodríguez, Luis Guzmán-Hernández, Nora M. Núñez-López y Clotilde Rodríguez-Guerrero.

Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, 48900 Autlán de Navarro, Jalisco, México.

✉ rcuevas@cucsur.udg.mx

Resumen. En 24 parcelas de 0.1 ha, distribuidas en 5 áreas del estado de Jalisco, se determinaron la estructura, composición florística y diversidad de los bosques de *Abies*, y sus atributos fueron comparados entre áreas. Se registraron 64 especies, 47 géneros y 35 familias. Asteraceae, Pinaceae y Fagaceae y los géneros *Quercus*, *Pinus* y *Abies* fueron los más ricos en especies. El 56% de los individuos tuvo alturas entre 2 y 14 m; las mayores se presentaron en *Abies religiosa* var. *emarginata*, *A. guatemalensis* var. *jaliscana*, *Quercus xalapensis* y *A. religiosa* var. *religiosa*. Los mayores valores de densidad, área basal, frecuencia y valor de importancia fueron para *A. religiosa* var. *emarginata*, *A. religiosa* var. *religiosa*, *Pinus pseudostrobus* y *Podocarpus matudae*. Los individuos de las especies presentaron una distribución diamétrica en forma de “J” invertida en las 5 zonas estudiadas, mientras que la riqueza y la diversidad de especies no mostraron diferencias estadísticas significativas entre las áreas. La similitud promedio entre las parcelas de las 5 áreas mostró diferencias estadísticas significativas para 4 de ellas. Aunque muy diferentes en su composición florística, los bosques de *Abies* de Jalisco resultaron similares en riqueza, diversidad y estructura. En las 5 áreas, las comunidades mostraron buena capacidad de recuperación pues en todos los estratos se presentaron individuos altos y árboles emergentes.

Palabras clave: composición florística, estructura, índice de Simpson, índice cuantitativo de Sørensen, oyamel.

Abstract. Structure, floristic composition and diversity in *Abies* forests were determined in twenty-four 0.1 ha plots in 5 areas in Jalisco State. The resulting attributes were compared between areas. Sixty four species, 47 genera and 35 families were recorded. The families Asteraceae, Pinaceae and Fagaceae, as well as the genera *Quercus*, *Pinus* and *Abies* had the highest species richness. More than half (56%) of the individuals had a height ranging between 2 and 14 m, with *Abies religiosa* var. *emarginata*, *A. guatemalensis* var. *jaliscana*, *Quercus xalapensis* and *A. religiosa* var. *religiosa* presenting the taller trees. The highest density values, basal area, frequency and importance values were for *A. religiosa* var. *emarginata*, *A. religiosa* var. *religiosa*, *Pinus pseudostrobus* y *Podocarpus matudae*. Individuals of the species presented an inverted “J”- shaped diameter distribution, while no statistical significant differences were observed for richness and species diversity in the 5 study areas. Average similarity between plots in the 5 areas presented significant differences in 4 of the plots. Despite being quite different in floristic composition, *Abies* forests in Jalisco were similar in structure, diversity and richness. The presence of tall individuals and emergent trees in all strata suggests a good regeneration capacity in the communities of the 5 areas studied.

Key words: floristic composition, structure, Simpson index, Sørensen quantitative index, fir.

Introducción

Los bosques de *Abies* en México presentan una distribución insular, producto de la historia geológica y ecológica a la que han estado sometidos a través del tiempo (Rzedowski, 1978). Se considera que cubren entre 320 y 500 km² de la superficie de la República Mexicana (Manzanilla, 1974; Rzedowski, 1978), de los cuales se encuentran alrededor de 12 120 ha en el estado de Jalisco,

lo que representa el 0.15% de la superficie de esta entidad federativa (PRODEFO, 1999). Las mayores extensiones de *Abies* se han registrado para las serranías que circundan el valle de México, las faldas de los volcanes con mayor altitud en el Eje Neovolcánico Transversal y algunas porciones de la sierra Madre del Sur (Rzedowski, 1978). Se les considera comunidades vegetales bajas en riqueza y diversidad de especies, y poco complejas estructuralmente (Manzanilla, 1974; Calvert y Lawton, 1993).

La estructura, composición florística, diversidad, distribución y extensión geográfica de los bosques de *Abies* han sido afectadas por los aprovechamientos forestales sin

Recibido: 23 octubre 2009; aceptado: 04 mayo 2011

control, los incendios forestales frecuentes, la ganadería extensiva, la contaminación atmosférica, el crecimiento de centros de población y la conversión de zonas boscosas a terrenos de cultivo de avena, papa, maíz o pastizales, causando estos 2 últimos la eliminación de esta vegetación (Alvarado et al., 1991; Sánchez-Velásquez et al., 1991; López et al., 1998; Earle, 2002; Körner, 2002; UAAAN, 2002; Saavedra-Romero et al., 2003; Velásquez-Villatoro, 2004), y se ha sugerido que el cambio climático tendrá repercusiones sobre la distribución y extensión de los bosques de *Abies* (Fagre y Peterson, 2002). Como resultado del deterioro de estos bosques y la reducción que han experimentado sus poblaciones, varias especies mexicanas del género se encuentran actualmente catalogadas en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2010).

Los oyametales han despertado interés, por motivos diversos, como el color de su follaje o su distribución en las altas montañas cerca del límite superior de la vegetación arbórea; también por la utilidad de su madera, resinas y follaje, así como por el proceso de especiación al que ha estado sometido el grupo en diferentes refugios geográficos o el efecto potencial del cambio climático sobre esa comunidad vegetal.

Todo ello ha hecho que estos árboles sean estudiados con diversos enfoques, como el taxonómico, de distribución y de uso (Martínez, 1963; McVaugh, 1992; Nieto de Pascual-Pola et al., 1995); estructural, de diversidad y silvícola (Madrigal-Sánchez, 1967; Manzanilla, 1974; Sánchez-Velásquez et al., 1991; Ávila-Bello et al., 1994; Rendón, 1997; Villers-Ruiz et al., 1998; Jiménez, 2004; Encina-Domínguez et al., 2008), o bien, el efecto del fuego y la respuesta a variables ambientales (Ávila-Bello et al., 1994; Fulé y Covington, 1997; Sánchez-González y López-Mata, 2003).

En el estado de Jalisco hay pocas investigaciones que caractericen la composición florística, la estructura y la diversidad de los bosques de *Abies*, o sólo las hay para alguna localidad o abordando únicamente algunos de esos aspectos (Manzanilla, 1974; Figueroa-Rangel, 1991; Ramos-Herrera, 1991; Figueroa-Rangel y Moreno-Gómez, 1993). Por ello, en la presente investigación se analiza la composición florística, la estructura y la diversidad de los oyametales de 5 áreas del estado de Jalisco y se comparan entre sí.

Materiales y métodos

Área de estudio. Se hizo un muestreo dirigido a los bosques de *Abies* en el estado de Jalisco, para lo cual se seleccionaron mediante fotografía aérea y recorridos de campo 5 zonas donde se presenta esta comunidad vegetal: las sierras de Cacoma, Atenguillo, Manantlán, Cuale y el Nevado

de Colima (Fig. 1). En cada zona de estudio se establecieron 5 parcelas en diferentes sitios, que fueran lugares conservados y más o menos homogéneos en topografía, pendiente y exposición, de acuerdo con un criterio prefijado. En cada área, las parcelas estuvieron separadas de 50 a 500 m, con excepción de la sierra de Manantlán donde 2 parcelas se establecieron aproximadamente a 1.5 km de las 3 restantes, porque no fue posible contar con 5 unidades de muestreo a menor distancia. En la sierra de Cuale, por la disponibilidad de sitios con bosques de *Abies*, sólo fue posible establecer 4 unidades. Los datos de localización e información ambiental de las áreas y unidades de muestreo se presentan en el Cuadro 1.

Muestreo y obtención de datos de campo. En total se muestreó un área de 2.4 hectáreas de bosques de *Abies*, de las cuales, 0.5 correspondieron a la sierra de Cacoma, 0.5 al Nevado de Colima, 0.5 a la sierra de Manantlán, 0.4 a la sierra de Cuale y 0.5 a la sierra de Atenguillo (Fig. 1, Cuadro 1). En cada área, las parcelas midieron 60 × 48 m, y cada una estuvo dividida en 20 subparcelas de 12 × 12 m. De estas últimas, 10 se seleccionaron de manera aleatoria; 5 a cada lado de una línea que dividió la parcela en 2 partes de 24 × 60 m. En cada subparcela seleccionada se colocó una estaca central, a partir de la cual se trazó un círculo de radio= 5.64 m para obtener un área de 100 m² por subparcela, y en su conjunto de 0.1 ha por parcela (Curtis y McIntosh, 1951; Vázquez y Givnish, 1998; Cuevas-Guzmán, 2002; Cuevas-Guzmán et al., 2008). En cada círculo de 100 m² se identificó, registró y midió el diámetro a la altura del pecho (dap) (a 1.3 m arriba del suelo) y la altura de cada una de las especies leñosas con diámetro ≥ 2.5 cm. En cada parcela se registraron las coordenadas, la altitud y la pendiente. Se contaron por parcela, los árboles caídos y los muertos en pie, con dap ≥ 10 cm, así como los tocones, considerando como tocones aquellos troncos cortados con fines maderables. La incidencia de incendios y el grado de pastoreo se evaluaron con los criterios recomendados por Olvera-Vargas et al. (1996) (Cuadro 1). Se recolectaron muestras de ejemplares botánicos para corroborar las identificaciones hechas en campo. Todo el material fue procesado y depositado en el herbario ZEA del Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara.

Análisis de los datos. Para cada parcela se determinó la composición florística, el área basal, la densidad, la frecuencia y el valor de importancia, este último estimado como el promedio de los valores relativos de área basal, densidad y frecuencia multiplicado por 100 (Curtis y McIntosh, 1951; McCune y Mefford, 1999). La búsqueda de patrones en la estratificación vertical por parcela se hizo graficando los individuos de todas las especies en el eje de las abscisas vs. su altura en el eje de las ordenadas.

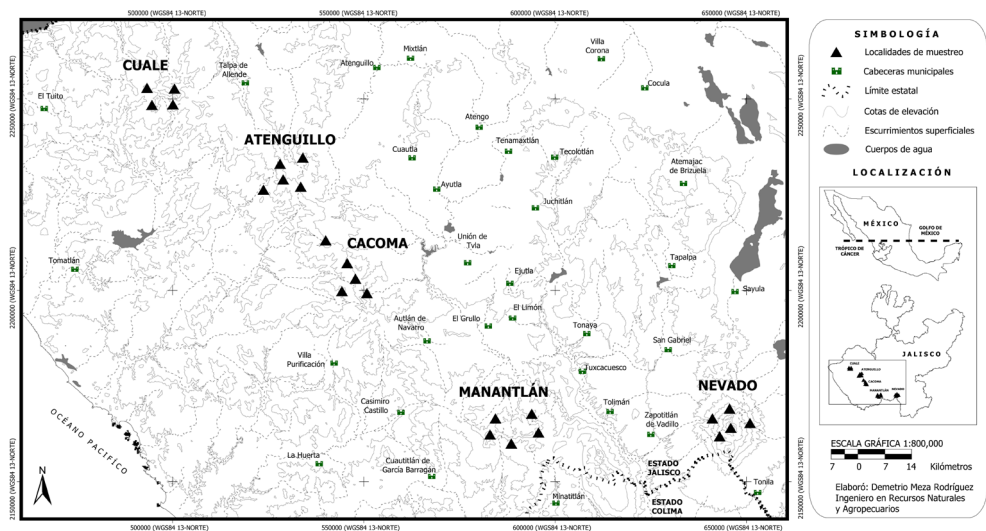


Figura 1. Localización de las áreas y unidades de muestreo de oyametales en el estado de Jalisco.

Cuadro 1. Información geográfica y ambiental de las áreas y unidades de muestreo en bosques de *Abies* de Jalisco, México

Área	Parcela	Altitud (m snm)	Coordenadas	Pen. (%)	Pedre.	Inc.	** Past	AC	AMP	Tocones	TMA (°C)	PMA (mm)	Clima
Cacoma	1	2 162	19°54'16"N y 104°32'30.2"O	42	1	1	0	0	30	6	16-18	1 500-2 000	(A)C(w ₂)
	2	2 127	19°54'18.2"N y 104°32'25.3"O	14	1	1	1	1	7	4			(w) y
	3	2 090	19°54'30.4"N y 104°32'16.5"O	21	1	0	1	2	5	7			C(w ₂)
	4	2 100	19°55'59.2"N y 104°32'32.3"O	65	2	1	3	1	1	4			(w)
	5	2 370	20°00'58.1"N y 104°36'28.9"O	22	1	1	4	6	1	4			
Nevado	6	2 906	19°36'5.1"N y 103°38'13.6"O	8	1	0	1	1	1	9	8-12	1 200	C(w ₂) y
	7	2 980	19°35'57.2"N y 103°38'11.5"O	42	1	0	1	3	3	21			C(E)(w ₂)
	8	3 015	19°35'54.4"N y 103°38'11.0"O	48	1	0	1	0	14	9			
	9	2 900	19°36'27.4"N y 103°38'14.0"O	17	1	0	1	2	2	12			
	10	2 930	19°36'19.8"N y 103°38'2.1"O	28	1	0	1	1	4	11			
Manantlán	11	2 750	19°33'24"N y 104°6'8.4"O	8	1	2	4	1	11	9	16-18	1 200	(A)C(w ₂)
	12	2 700	19°33'48.3"N y 104°6'31.9"O	15	1	3	2	1	13	9			(w) y
	13	2 700	19°33'30.0"N y 104°07'38.0"O	17	1	4	4	12	11	0			C(w ₂)
	14	2 450	19°33'40.7"N y 104°11'8.1"O	21	1	2	1	0	5	1			(w)
	15	2 450	19°33'37.0"N y 104°11'12.0"O	22	1	1	1	2	3	2			
Cuale	16	2 435	20°21'12.6"N y 105°00'23.9"O	57	4	3	1	4	1	6	16-20	1 500-2 000	(A)C(w ₂)
	17	2 435	20°21'14.0"N y 105°00'24.6"O	36	5	2	4	5	3	0			(w) y
	18	2 434	20°21'15.6"N y 105°00'18.0"O	57	4	2	4	2	7	0			C(w ₂)
	19	2 160	20°22'4.1"N y 105°1'59.8"O	64	4	3	3	1	10	1			(w)
Atenguillo	20	2 162	20°11'23.5"N y 104°42'28.1"O	41	1	0	2	1	5	6	16-18	1 200-1 500	(A)C(w ₂)
	21	2 210	20°10'20.4"N y 104°42'0.6"O	11	1	1	1	0	28	10			(w) y
	22	2 279	20°10'22.0"N y 104°41'54.5"O	19	1	1	1	0	5	16			C(w ₂)
	23	2 200	20°10'38.8"N y 104°41'54.8"O	17	1	1	1	1	16	9			(w)
	24	2 280	20°10'16.8"N y 104°41'42.5"O	22	1	1	1	0	21	12			

Nevado, Nevado de Colima; Exp., exposición; Pen., pendiente; Pedre., pedregosidad; Inc., incendios; Past., pastoreo; AC, árboles caídos; AMP, árboles muertos en pie. de *Incendios*: 0, nulo; 1, ligero; 2, moderado; 3, fuerte; 4, severo (según criterios de Olvera et al. [1996] para evaluar la incidencia). *Pastoreo*: 0, nulo; 1, ligero; 2, moderado; 3, fuerte; 4, severo. *Pedregosidad*: 1, 0-20%; 2, 21-40%; 3, 41-60%; 4, 61-80%; 5, > 80%. TMA, temperatura media anual; PMA = precipitación media anual.

Esto permitió dividir en 5 estratos: I (2-7 m de altura), II (8-14 m), III (15-25 m), IV (26-30 m), y V (>30 m). Se obtuvo la altura promedio del dosel como la sumatoria de la altura de todos los individuos de una parcela, un área o las 2.4 ha de bosque muestreado, dividido entre el número total de individuos, excluyéndose del análisis las especies de bejucos. Se obtuvo la riqueza de especies, géneros, y familias, y el índice de Simpson, considerado como uno de los más apropiados cuando la dominancia de la comunidad corresponde a una o pocas especies (Magurran, 2004). La diversidad beta se calculó con el índice cuantitativo de Sørensen (Magurran, 2004). Empleando los datos estructurales de composición florística y diversidad se hizo una comparación dentro y entre áreas. Para la comparación de la riqueza de familias, géneros y especies y el índice de Simpson, se utilizaron 4 parcelas de cada área para contar con las mismas unidades de muestreo y de superficie, y se realizó un análisis de varianza. Para el análisis de los atributos estructurales y la similitud promedio entre parcelas y áreas, se consideraron todas las unidades de muestreo. Se aplicó un análisis de varianza mediante el procedimiento GLM con la prueba del rango estudentizado de Tukey y con una $\alpha = 0.05$. Ambos procedimientos se corrieron con el programa SAS versión 8.0 (SAS, 1999).

Resultados

Composición florística. En las 24 parcelas se registraron 64 especies, 47 géneros y 35 familias. Las familias con más especies fueron Asteraceae, Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Lauraceae y Solanaceae y los géneros más diversos fueron *Quercus*, *Pinus*, *Abies* y *Eupatorium* (Cuadro 2). El número de familias, géneros y especies varió de 9-21, 12-24 y 14-28 por área, registrándose los valores más bajos para el Nevado de Colima y los mayores para Cacoma y Manantlán, aunque es de considerar que en Cuale únicamente se registró lo de 4 parcelas (Cuadro 3). Las familias más ricas por área fueron Pinaceae, Asteraceae y Fagaceae, pero en Manantlán Betulaceae se colocó también entre las primeras. Los géneros más diversos por área fueron *Quercus*, *Pinus* y *Senecio*, aunque en Manantlán *Clethra* sobresalió por su número de especies (Cuadro 2). En general, las familias y los géneros más diversos mostraron coincidencia entre las áreas (Cuadro 2 y 3). Se registraron 42 especies de árboles (66%), 8 de arbusto-árboles (12%), 11 de arbustos (17%) y 3 de bejucos (5%) (Cuadro 2).

Estructura vertical. De los 5 estratos reconocidos en las 2.4 ha de bosque muestreado, el que presentó el mayor porcentaje de individuos fue el estrato I con 34%, y el que tuvo menos fue el IV con 7% (Cuadro 3). El promedio del dosel osciló entre 14 y 15 m de altura. Más de la mitad (54%) de los individuos presentaron alturas entre 2 y 14

m (Cuadro 3). Las especies con mayor altura fueron *Abies religiosa* var. *emarginata* con 51 m, *A. guatemalensis* var. *jaliscana* con 47 m, *Quercus xalapensis* con 47 m, *A. religiosa* var. *religiosa* con 43 m, *Q. candicans* con 43 m, *Q. laurina* con 40 m, *Clethra fragrans* con 38 m, *Q. scytophylla* con 38 m y *Q. martinezii* con 37 m.

En las 5 áreas estudiadas, *A. religiosa* var. *emarginata*, *A. religiosa* var. *religiosa*, *A. guatemalensis* var. *jaliscana*, *Pinus pseudostrobus*, *Q. laurina*, *Q. scytophylla* y *Q. martinezii* presentaron individuos en todos los estratos, aunque en estado maduro fueron exclusivos de los estratos III al V. *Desmodium sumichrasti*, *Rumfordia floribunda*, *Senecio angulifolius*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Cestrum terminale*, *Eupatorium mairitianum*, *S. barba-johannis* y *Leandra subseriata* fueron especies exclusivas del estrato I. *Podocarpus matudae*, *Arbutus xalapensis*, *Cleyera integrifolia*, *Clethra fragrans*, *Cornus disciflora*, *Ostrya virginiana*, *Persea hintonii*, *Pinus douglasiana*, *Symplocos citrea* y *Ternstroemia lineata* subsp. *lineata* presentaron individuos desde el estrato I al III. *Eupatorium mairitianum*, *Lippia umbellata* y *Xylosma flexuosa* tuvieron individuos en los estratos I y II (Cuadro 4).

En las 5 áreas boscosas, el mayor porcentaje de individuos se registró para los estratos I y II, donde en promedio se encontró entre el 47.9 y 59.2% de los individuos, mientras que los estratos con menos individuos fueron el IV y V (Cuadro 3).

En las 5 áreas se registraron especies de los géneros *Abies*, *Pinus*, *Quercus* como las de mayor altura, acompañadas de otras especies latifoliadas, como *Clethra fragrans*, *Cornus disciflora*, *Magnolia iltisiana*, *Buddleja cordata* e *Ilex brandegeana* (Cuadro 4).

Estructura cuantitativa. En total se registraron 1 847 individuos de plantas leñosas con diámetro ≥ 2.5 cm en las 2.4 ha. Las mayores densidades, áreas basales, frecuencias y valores de importancia fueron las de *A. religiosa* var. *emarginata*, *A. religiosa* var. *religiosa*, *P. pseudostrobus*, *Podocarpus matudae*, *Q. laurina*, *Symplocos citrea*, *Q. scytophylla* y *A. guatemalensis* var. *jaliscana*. Las especies que presentan los valores más bajos para esos atributos fueron *Celastrus pringlei*, *Cinnamomum pachypodum*, *Eupatorium areolare*, *E. lasioneuron*, *Fraxinus uhdei* y *Rhamnus hintonii*, entre otras (Cuadro 4).

El área basal y la densidad por hectárea variaron de 48.5 a 60.5 m² y de 608 a 954 individuos, registrándose los menores valores en el Nevado de Colima y los mayores en Atenguillo (Cuadro 4). Las mayores áreas basales y densidades se registraron en las especies de *Abies*, *Pinus* y *Quercus* en las 5 áreas estudiadas, aunque cada especie con alguna particularidad (Cuadro 4). En Cacoma, sobresalieron *Euphorbia schlechtendalii* y *Symplocos citrea* por sus altas densidades, aunque mostraron valores bajos de área

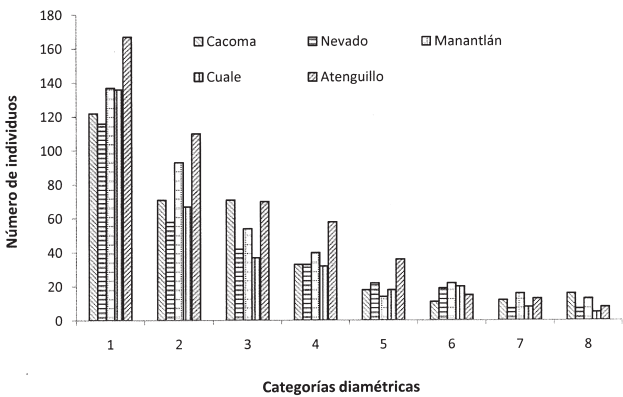


Figura 2. Distribución de las categorías diamétricas en las cinco áreas. 1= 2.5-10.5 cm; 2= 10.6-20.5 cm; 3= 20.6-30.5 cm; 4= 30.6-40.5 cm; 5= 40.6-50.5 cm; 6= 50.6-60.5 cm; 7= 60.6-70.5 cm; 8 > 70.5 cm. Nevado= Nevado de Colima.

basal, patrón presentado por otras especies arbustivas como *Senecio angulifolius* en Manantlán y *Desmodium sumichrastii* en Cuale (Cuadro 4). Entre 3 y 5 especies en cada área de estudio comprendieron del 62 al 85% del valor de importancia y las especies de *Abies* en Cacoma, el Nevado de Colima y Atenguillo registraron más del 50% del valor de importancia en cada área. El valor de importancia de *Abies* en Cuale y Manantlán varió del 24.7 al 29% (Cuadro 4). En Cuale sobresalió el valor de importancia de *Pinus strobiformis* y en Atenguillo el de *Podocarpus matudae*, registrándose estas especies como exclusivas de cada una de las áreas señaladas (Cuadro 4). No se encontraron diferencias significativas ($\alpha= 0.05$) para el área basal y la densidad, entre las áreas y las parcelas dentro de cada área.

En las 5 áreas se observó un comportamiento muy similar respecto a la distribución de las categorías diamétricas,

Cuadro 2. Catálogo de taxones registrados en las unidades de muestreo de las 5 áreas en los bosques de *Abies* de Jalisco, México

Nombre científico	Acrónimo	Biotipo	Cacoma	Nevado	Manantlán	Cuale	Atenguillo
ANACARDIACEAE							
<i>Toxicodendron radicans</i> L. Kuntze	Toxrad	Bejuco	0	0	0	0	1
AQUIFOLIACEAE							
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	Ilebra	Árbol	1	0	0	0	1
ASTERACEAE							
<i>Eupatorium areolare</i> DC.	Eupare	Arbusto-árbol	1	0	0	0	0
<i>E. lasioneuron</i> Hook et Arn.	Euplas	Arbusto-árbol	0	0	0	1	0
<i>E. mairetianum</i> DC.	Eupmai	Arbusto-árbol	0	1	1	0	1
<i>Perymenium alticola</i> McVaugh	Peralt	Arbusto-árbol	0	0	0	1	0
<i>Podachaenium eminens</i> (Lag.) Sch. Bip.	Podemi	Árbol	0	0	1	0	0
<i>Rumfordia floribunda</i> DC.	Rumflo	Arbusto	1	1	1	1	1
<i>Senecio angulifolius</i> DC.	Senang	Arbusto	0	1	1	1	0
<i>S. barba-johannis</i> DC.	Senbar	Arbusto	0	1	1	0	0
BETULACEAE							
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	Alnjor	Árbol	0	0	1	0	1
<i>Carpinus tropicalis</i> (J.D. Sm.) Lundell	Cartro	Árbol	0	0	1	0	0
<i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch	Ostvir	Árbol	0	0	1	1	1
BUDDLEJACEAE							
<i>Buddleja cordata</i> Kunth	Budcor	Árbol	0	1	1	0	0
BUXACEAE							
<i>Sarcococca conzattii</i> Standl.	Sarcon	Arbusto	1	0	0	0	0
CAESALPINIACEAE							
<i>Senna multifoliolata</i> (P. G. Wilson) Irwin y Barneby	Senmul	Arbusto	0	0	0	0	1
CAPRIFOLIACEAE							
<i>Viburnum hartwegii</i> Benth.	Vibhar	Árbol	0	1	0	0	0
CELASTRACEAE							
<i>Celastrus pringlei</i> Rose	Celpri	Bejuco	1	0	0	0	0
CLETHRACEAE							
<i>Clethra hartwegii</i> Britton	Clehar	Árbol	1	0	1	0	1
<i>C. fragrans</i> L.M. González y R. Ramírez	Clefra	Árbol	1	0	1	1	0
CORNACEAE							
<i>Cornus disciflora</i> Moc. y Sessé ex DC.	Cordis	Árbol	1	1	1	0	0
ERICACEAE							

Cuadro 2. Continúa

Nombre científico	Acrónimo	Biotipo	Cacoma	Nevado	Manantlán	Cuale	Atenguillo
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Arbxal	Árbol	1	0	1	1	1
EUPHORBIACEAE							
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Eupsch	Arbusto-árbol	1	0	0	0	0
FABACEAE							
<i>Desmodium sumichrastii</i> (Schindl.) Standl.	Dessum	Arbusto	0	0	0	1	
<i>Lupinus stipulatus</i> J. Agardh	Lupsti	Arbusto	0	1	0	0	0
FAGACEAE							
<i>Quercus candicans</i> Née	Quecan	Árbol	1	0	0	0	1
<i>Q. laurina</i> Humb. y Bonpl.	Quelau	Árbol	1	1	1	1	0
<i>Q. martinezii</i> C. H. Muller	Quemar	Árbol	1	0	0	0	1
<i>Q. obtusata</i> Humb. y Bonpl.	Queobt	Árbol	0	0	0	0	1
<i>Q. scytophylla</i> Liebm.	Quescy	Árbol	0	0	0	1	0
<i>Q. xalapensis</i> Humb. y Bonpl.	Quexal	Árbol	0	0	1	0	0
FLACOURTIACEAE							
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	Xylfle	Arbusto-árbol	1	0	0	0	1
GARRYACEAE							
<i>Garrya laurifolia</i> Hartweg ex Benth.	Garlau	Árbol	0	0	0	1	0
LAMIACEAE							
<i>Salvia mexicana</i> L.	Salmex	Arbusto	0	0	1	0	0
LAURACEAE							
<i>Cinnamomum pachypodum</i> (Nees) Kosterm.	Cinpac	Árbol	0	0	1	0	0
<i>Litsea glaucescens</i> Kunth	Litgla	Arbusto-árbol	0	0	0	1	0
<i>Persea hintonii</i> C.K. Allen	Perhin	Árbol	1	0	0	0	1
MAGNOLIACEAE							
<i>Magnolia iltisiana</i> A. Vázquez	Magilt	Árbol	1	0	0	0	0
MELASTOMATAACEAE							
<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.	Leasub	Arbusto	1	0	0	0	0
OLEACEAE							
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	Frauhd	Árbol	1	0	0	0	0
ONAGRACEAE							
<i>Fuchsia encliandra</i> Steud.	Fucenc	Arbusto	0	0	0	1	1
PINACEAE							
<i>Abies guatemalensis</i> Rehder var. <i>jaliscana</i> Martínez	Abiguj	Árbol	0	0	0	1	0
<i>A. religiosa</i> (Kunth) Schltdl. y Cham. var. <i>emarginata</i> Loock et Martínez ex Martínez	Abirem	Árbol	1	0	1	0	1
<i>A. religiosa</i> (Kunth) Schltdl. y Cham. var. <i>religiosa</i>	Abirer	Árbol	0	1	1	0	0
<i>Pinus devoniana</i> Lindl.	Pindev	Árbol	1	0	0	0	0
<i>P. douglasiana</i> Martínez	Pindou	Árbol	1	1	0	0	1
<i>P. herrerae</i> Martínez	Pinher	Árbol	0	0	0	1	0
<i>P. pseudostrobus</i> Lindl.	Pinpse	Árbol	0	1	1	1	1
<i>P. strobiformis</i> Engelm.	Pinstr	Árbol	0	0	0	1	0
PODOCARPACEAE							
<i>Podocarpus matudae</i> Lundell	Podmat	Árbol	0	0	0	0	1
RHAMNACEAE							
<i>Rhamnus hintonii</i> M. C. Johnst. y L. A. Johnst.	Rhahin	Árbol	1	0	0	0	0
SABIACEAE							
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	Melden	Árbol	1	0	1	0	0
SALICACEAE							
<i>Salix paradoxa</i> Kunth	Salpar	Árbol	0	1	0	0	0
SOLANACEAE							
<i>Cestrum terminale</i> Francey	Cester	Arbusto-árbol	0	1	1	0	1

Cuadro 2. Continúa

<i>Nombre científico</i>	<i>Acrónimo</i>	<i>Biotipo</i>	<i>Cacoma</i>	<i>Nevado</i>	<i>Manantlán</i>	<i>Cuale</i>	<i>Atenguillo</i>
<i>Solanum brevipedicellatum</i> Roe	Solbre	Árbol	0	0	1	0	0
<i>S. chrysotrichum</i> Schltdl.	Solchr	Arbusto	1	0	0	0	0
STYRACACEAE							
<i>Styrax argenteus</i> C. Presl.	Styarg	Árbol	0	0	1	0	0
<i>S. ramirezii</i> Greenm.	Styram	Árbol	0	0	0	1	0
SYMPLOCACEAE							
<i>Symplocos citrea</i> Lex.	Symcit	Árbol	1	0	1	1	1
THEACEAE							
<i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy	Cleint	Árbol	1	0	1	0	1
<i>Ternstroemia lineata</i> DC. subsp. <i>lineata</i>	Terlin	Árbol	1	0	1	1	0
TILIACEAE							
<i>Tilia americana</i> L. var. <i>mexicana</i> (Schltdl.) Hardin	Tilame	Árbol	0	0	0	1	0
VERBENACEAE							
<i>Lippia umbellata</i> Cav.	Lipumb	Árbol	0	0	1	1	1
VITACEAE							
<i>Vitis blancoi</i> Munson	Vitbla	Bejuco	1	0	0	0	1

Nevado, Nevado de Colima; 0, ausente; 1, presente.

Cuadro 3. Riqueza, estructura y diversidad por parcela de 0.1 ha y por área, incluyendo los promedios por parcela, en los bosques de *Abies* de Jalisco, México

<i>Parcela</i>	<i>Especies</i>	<i>Géneros</i>	<i>Familias</i>	<i>% de individuos en los estratos verticales</i>					<i>AB (m² 0.1 ha⁻¹)</i>	<i>D (ind. 0.1 ha⁻¹)</i>	<i>Simpson</i>
				I	II	III	IV	V			
1	9	8	7	16	36.8	47.2	0	0	4.852	106	1.41
2	9	9	8	11	29.7	52.7	3.3	3.3	5.446	91	2.53
3	16	15	14	31.8	6.1	40.9	12.1	9.1	6.384	67	2.94
4	10	9	9	57.4	25	5.9	0	11.8	5.582	69	5.7
5	5	5	4	4.8	33.3	42.9	0	19	5.176	21	1.68
Cacoma	28	24	21	24.2	26.2	37.9	3.1	8.6	5.488	70.8	2.8
6	7	7	6	31.3	25	25	8.3	10.4	4.850	48	3.02
7	7	6	4	63.3	32.9	2.5	1.3	0	2.124	79	1.38
8	4	3	2	0	31.7	41.5	17.1	9.8	7.985	41	1.5
9	9	9	7	53.1	10.9	12.5	20.3	3.1	4.366	64	2.87
10	6	6	5	29.2	12.5	34.7	6.9	16.7	4.940	72	1.85
Nevado	14	12	9	35.4	22.6	23.2	10.8	8	4.853	60.8	2.1
11	6	6	5	21.6	53.6	19.6	4.1	1	5.655	97	2.28
12	5	5	4	15.5	17.2	32.8	25.9	8.6	7.200	58	2.24
13	6	6	5	23.3	45.6	27.8	2.2	1.1	4.337	90	2.75
14	14	13	11	39.7	5.2	24.1	12.1	19	8.172	58	6.98
15	20	19	15	66.3	8.1	15.1	0	10.5	4.192	86	10.81
Manantlán	28	24	16	33.3	25.9	23.9	8.9	8	5.912	77.8	5
16	9	9	6	33.3	9.3	38.9	11.1	7.4	4.555	54	4.66
17	10	9	9	34.9	14.3	20.6	3.2	27	5.379	63	5.6

Cuadro 3. Continúa

Parcela	Especies	Géneros	Familias	% de individuos en los estratos verticales					AB (m ² 0.1 ha ⁻¹)	D (ind. 0.1 ha ⁻¹)	Simpson
				I	II	III	IV	V			
18	14	13	10	67.4	14.1	4.3	0	14.1	6.111	92	5.19
19	9	7	6	22.8	25.4	38.6	10.5	2.6	4.142	114	4.4
Cuale	22	19	15	39.6	15.8	25.6	6.2	12.8	5.047	80.8	5
20	11	11	10	67.1	8.6	11.4	1.4	11.4	7.221	144	2.15
21	7	7	6	17.6	18.4	41.6	11.2	11.2	9.221	125	1.95
22	7	7	6	27.3	16.7	37.9	10.6	7.6	4.771	66	2.11
23	11	10	8	28.8	31.8	36.4	1.5	1.5	3.402	67	4.5
24	7	7	6	8.1	14.9	55.4	17.6	4.1	5.624	75	1.29
Atenguillo	24	21	18	29.8	18.1	36.5	8.5	7.2	6.048	95.4	2.4

Nevado, Nevado de Colima. *Estratos*: I, arbustos (2-7 m de altura); II, árboles bajos (8-14 m); III, árboles medianos a altos (15-25 m); IV, árboles altos (26-30 m), y V, emergentes (> 30 m). AB, área basal; D, densidad.

Cuadro 4. Especies por área y sus atributos estructurales, incluyendo sus valores de importancia y el número de individuos por estrato de altura, en bosques de *Abies* de Jalisco, México

Cacoma					Estratos					Estratos				
Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V	Acrónimo	AB	D	F	VI (%)
Abirem	35.251	426	40	51.65	19	63	106	9	16	Pindev	0.696	4	1	0.86
Arbxal	0.357	2	1	0.57	0	1	0	0	0	Pindou	4.275	16	5	4.62
Celpri	0.003	2	1	0.35		Bejuco				Quecan	2.317	12	6	3.5
Clehar	0.354	2	1	0.56	0	0	0	1	0	Quelau	0.314	2	1	0.54
Cleint	1.704	24	7	3.95	0	5	7	0	0	Quemar	4.323	26	10	6.39
Clefra	0.254	2	1	0.5	0	0	1	0	0	Rhahin	0.002	2	1	0.35
Cordis	1.208	10	2	1.71	2	0	2	0	1	Rumflo	0.019	12	3	1.34
Eupare	0.004	2	1	0.35	1	0	0	0	0	Sarcon	0.001	2	1	0.35
Eupsch	0.047	48	12	5.34	24	0	0	0	0	Solchr	0.007	2	1	0.35
Frauhd	0.002	2	1	0.35	1	0	0	0	0	Symcit	0.440	34	8	3.9
Ilebra	0.618	2	1	0.72	0	0	1	0	0	Terlin	0.442	6	3	1.31
Leasub	0.022	14	4	1.44	7	0	0	0	0	Vitbla	0.002	1	1	0.35
Magilt	1.663	10	3	2.24	0	2	1	0	2	Xylfle	0.093	26	9	3.57
Melden	0.391	6	3	1.28	0	3	0	0	0	Total	54.880	707	132	100
Perhin	0.071	10	4	1.53	3	2	0	0	0					
Nevado					Estratos					Estratos				
Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V	Acrónimo	AB	D	F	VI (%)
Abirer	28.913	412	46	56.51	63	51	50	24	18	Quelau	14.874	84	24	22.16
Budcor	0.459	4	2	1.15	0	0	2	0	0	Rumflo	0.021	32	5	3.3
Cester	0.002	2	1	0.42	1	0	0	0	0	Salpar	0.385	6	3	1.51
Cordis	0.010	2	1	0.42	0	1	0	0	0	Senang	0.0152	14	5	2.31
Eupmai	0.005	4	2	0.83	2	0	0	0	0	Senbar	0.002	2	1	0.42
Lupsti	0.014	14	5	2.31	7	0	0	0	0	Vibhar	0.095	4	2	0.9
Pindou	0.094	4	2	0.89	0	2	0	0	0	Total	48.521	608	109	100
Pinpse	3.631	24	10	6.87	3	2	2	3	2					
Manantlán					Estratos					Estratos				
Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V	Acrónimo	AB	D	F	VI (%)
Abirem	7.472	58	10	8.98	0	5	14	3	7	Ostvir	0.422	4	2	0.87

Cuadro 4. Continúa

Manantlán										Estratos									
Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V	Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V
Abirer	6.367	254	25	0.18	20	78	28	0	1	Pinpse	22.229	164	30	26.41	10	12	29	19	12
Alnjor	2.547	8	4	2.69	0	0	2	0	2	Podemi	0.007	4	1	0.4	2	0	0	0	0
Arbxal	2.050	32	8	4.35	10	6	0	0	0	Quelau	10.589	34	13	10.4	1	1	6	6	3
Budcor	0.400	8	2	1.02	1	1	2	0	0	Quexal	3.106	4	2	2.38	0	0	1	0	1
Cartro	0.021	6	1	0.5	3	0	0	0	0	Rumflo	0.013	18	4	1.69	9	0	0	0	0
Cester	0.042	30	4	2.22	15	0	0	0	0	Salmex	0.002	2	1	0.31	1	0	0	0	0
Cinpac	0.354	2	1	0.51	0	0	1	0	0	Senang	0.076	48	6	3.47	24	0	0	0	0
Clehar	0.002	2	1	0.31	1	0	0	0	0	Senbar	0.022	14	4	1.52	7	0	0	0	0
Cleint	0.227	2	1	0.44	0	0	1	0	0	Solbre	0.007	2	1	0.32	1	0	0	0	0
Clefra	1.100	4	2	1.25	1	0	0	0	1	Styarg	0.001	2	1	0.31	1	0	0	0	0
Cordis	0.251	2	1	0.46	0	0	1	0	0	Symcit	0.417	16	7	2.52	4	2	2	0	0
Eupmai	0.120	30	5	2.49	14	1	0	0	0	Terlin	0.826	22	6	2.78	5	4	2	0	0
Lipumb	0.027	2	1	0.33	1	0	0	0	0	Total	59.116	776	146	100	131	112	91	28	27
Melden	0.418	2	2	0.86	0	2	0	0	0										
Cuale										Estratos									
Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V	Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V
Abiguj	21.663	130	53	24.75	3	3	17	4	25	Pinher	1.607	15	5	3.82	0	0	12	3	0
Arbxal	1.825	25	20	4.17	3	7	0	0	0	Pinpse	3.342	15	7	5.45	0	2	7	5	1
Clefra	2.028	20	18	3.86	0	4	3	0	1	Pinstr	3.162	45	10	9.15	7	16	18	4	0
Dessum	0.113	115	38	8.44	46	0	0	0	0	Quelau	3.714	13	9	5.97	7	1	4	1	0
Euplas	0.001	2.5	2.5	0.35	1	0	0	0	0	Quescy	11.581	63	21	19.22	21	11	19	3	9
Fucenc	0.021	2.5	2.5	0.36	1	0	0	0	0	Rumflo	0.011	8	5	2.04	8	0	0	0	0
Garlau	0.051	5	5	0.72	0	2	0	0	0	Senang	0.005	3	2	0.8	3	0	0	0	0
Lipumb	0.005	7.5	5	0.8	3	0	0	0	0	Styram	0.553	3	2	1.16	0	2	1	0	0
Litgla	0.010	5	5	0.7	2	0	0	0	0	Symcit	0.015	1	1	0.36	1	0	0	0	0
Ostvir	0.255	13	10	1.65	2	2	1	0	0	Terlin	0.378	22	9	4.69	17	5	0	0	0
Peralt	0.004	7.5	7.5	1.04	3	0	0	0	0	Tilame	0.124	2	1	0.53	0	1	0	1	0
										Total	50.468	523	138	100	128	56	82	21	36
Atenguillo										Estratos									
Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V	Acrónimo	AB	D	F	VI (%)	I	II	III	IV	V
Abirem	46.308	500	47	54.35	20	32	128	36	34	Pindou	0.907	2	1	0.81	0	0	0	0	1
Alnjor	0.116	4	2	0.69	0	0	2	0	0	Pinpse	0.913	24	9	3.52	2	5	5	0	0
Arbxal	1.393	24	9	3.78	3	5	4	0	0	Podmat	1.637	188	10	9.89	85	7	2	0	0
Cester	0.008	8	2	0.77	4	0	0	0	0	Quecan	2.596	12	5	3.06	1	1	1	1	2
Clehar	0.423	2	1	0.54	0	0	1	0	0	Quemar	1.417	16	5	2.55	1	3	3	1	0
Cleint	0.980	28	9	3.69	3	7	4	0	0	Queobt	0.046	4	1	0.63	0	0	2	0	0
Eupmai	0.061	6	3	0.97	2	1	0	0	0	Rumflo	0.001	12	4	1.39	6	0	0	0	0
Fucenc	0.003	4	1	0.38	2	0	0	0	0	Senmul	0.009	6	2	0.7	3	0	0	0	0
Ilebra	1.524	2	1	1.15	0	0	0	0	1	Symcit	1.256	78	12	6.32	19	16	4	0	0
Lipumb	0.017	2	1	0.32	0	1	0	0	0	Toxrad	0.013	10	5	1.56	Bejuco				
Ostvir	0.235	2	1	0.44	0	0	1	0	0	Vitbla	0.004	2	1	0.31	Bejuco				
Perhin	0.182	4	1	0.48	0	1	1	0	0	Xylffe	0.011	14	5	1.7	7	0	0	0	0
										Total	60.480	954	138	100	158	79	158	38	38

Nevado, Nevado de Colima; AB, área basal, expresada en m² en 0.5 ha, con excepción de Cuale donde se muestrearon 0.4 ha; D, densidad, expresada como número de individuos en 0.5 ha, con excepción de Cuale; F, frecuencia; VI, valor de importancia. *Estratos*: I, arbustivo, 2-7 m de altura, II, árboles bajos de 8-14 m; III, medianos a altos de 15-25 m; IV, altos de 26-30 m, y V, emergentes > 30 m. El total por área para AB y D corresponden a m² y número de individuos llevados a 1 ha. Para el significado de los acrónimos véase el Cuadro 2.

con una concentración del 54 a 63% en las categorías de 2.5-20.5 cm, y una disminución muy notoria hacia las categorías diamétricas mayores (Fig. 2).

Riqueza y diversidad. Se registraron 64 especies en toda la superficie muestreada. El número de especies por área osciló entre 14 y 28, consignándose la mayor riqueza para Manantlán, Cacoma y Cuale. No se encontraron diferencias significativas ($\alpha=0.05$) entre áreas y dentro de ellas, para la riqueza de especies, géneros, familias e índice de Simpson, aunque se observa una tendencia a una menor riqueza y diversidad en el Nevado de Colima (Cuadros 1, 3).

El índice cuantitativo de Sørensen mostró que la similitud entre las parcelas de una misma área varió de 0 al 79%, como ocurrió en la sierra de Manantlán. El índice de similitud promedio mayor se registró para el Nevado de Colima (61%) y el más bajo en Manantlán (28%). El índice de similitud promedio mayor fue entre Cacoma y Atenguillo (44%) y el Nevado de Colima y Manantlán (31%), superando en los 2 casos los índices promedio de sus propias parcelas. Los más bajos se presentaron entre

el Nevado de Colima-Cacoma (1%), Cacoma-Cuale (2%), Nevado de Colima-Atenguillo (1%) y Cuale-Atenguillo (2%) (Cuadro 5).

No hubo diferencias significativas en la similitud promedio entre parcelas de la misma área, pero sí las hubo entre áreas (Cuadro 6). Entre parcelas, 4 áreas mostraron diferencias significativas y sólo Atenguillo y Cacoma no las tuvieron. Entre parcelas de distintas áreas, las mayores diferencias se dieron entre el Nevado de Colima-Atenguillo, Nevado de Colima-Cacoma, Cacoma-Cuale, Manantlán-Atenguillo y Cuale-Atenguillo (Cuadro 6).

Discusión

Composición florística. La observación de que Asteraceae, Pinaceae y Fagaceae hayan resultado las familias con más especies coincide con lo registrado para los bosques de *Abies* por otros autores (Rzedowski y McVaugh, 1966; Rzedowski, 1978; Sánchez-González y López-Mata, 2003; Velásquez-Villatoro, 2004; Encina-Domínguez et

Cuadro 5. Similitud entre parcelas y entre áreas a través del índice cuantitativo de Sørensen. Los valores arriba de la diagonal corresponden a la similitud entre parcelas de las mismas y diferentes áreas. Los valores por debajo de la diagonal corresponden a los valores promedios de similitud entre las parcelas de la misma área y entre parcelas de las diferentes áreas. Nevado = Nevado de Colima

		Cacoma					Nevado					Manantlán					Cuale				Atenguillo										
		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	P15	P16	P17	P18	P19	P20	P21	P22	P23	P24						
Cacoma	P1		0.61	0.53	0.21	0.27	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.21	0.15	0.00	0.01	0.01	0.01	0.22	0.75	0.51	0.38	0.76						
	P2			0.58	0.25	0.30	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.24	0.17	0.00	0.01	0.01	0.01	0.28	0.51	0.56	0.56	0.70						
	P3				0.46	0.39	0.00	0.01	0.02	0.05	0.00	0.02	0.00	0.01	0.30	0.30	0.07	0.03	0.05	0.02	0.30	0.46	0.65	0.58	0.59						
	P4			0.39		0.36	0.02	0.03	0.01	0.06	0.01	0.01	0.01	0.01	0.33	0.28	0.05	0.02	0.04	0.01	0.15	0.28	0.30	0.51	0.40						
	P5						0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.43	0.24	0.03	0.00	0.02	0.01	0.21	0.23	0.39	0.39	0.35						
Nevado	P6							0.44	0.61	0.45	0.65	0.43	0.40	0.43	0.17	0.03	0.00	0.07	0.13	0.04	0.00	0.00	0.07	0.02	0.00						
	P7								0.58	0.59	0.69	0.76	0.35	0.69	0.09	0.10	0.03	0.01	0.06	0.05	0.01	0.00	0.00	0.01	0.04						
	P8			0.01							0.70	0.69	0.09	0.38	0.09	0.06	0.03	0.08	0.08	0.09	0.01	0.00	0.01	0.02	0.00	0.02					
	P9								0.61			0.59	0.48	0.39	0.57	0.13	0.20	0.12	0.05	0.10	0.02	0.00	0.00	0.05	0.03	0.00					
	P10												0.67	0.29	0.69	0.06	0.04	0.00	0.06	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00					
Manantlán	P11																0.23	0.79	0.19	0.07	0.03	0.08	0.10	0.20	0.01	0.11	0.12	0.00	0.00		
	P12																		0.5	0.00	0.11	0.02	0.03	0.07	0.16	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	
	P13			0.11						0.31							0.28			0.20	0.08	0.04	0.10	0.13	0.21	0.01	0.06	0.13	0.00	0.04	
	P14																				0.46	0.04	0.08	0.07	0.14	0.19	0.23	0.52	0.35	0.30	
	P15																						0.21	0.05	0.15	0.07	0.17	0.17	0.33	0.27	0.22
Cuale	P16																														
	P17			0.02					0.05					0.10																	
	P18																														
	P19																														
Atenguillo	P20																														
	P21																														
	P22			0.44					0.01					0.13			0.02														
	P23																														
	P24																														

Cuadro 6. Similitud promedio entre las parcelas de una área *versus* las similitudes promedios con las parcelas de otras áreas en bosques de *Abies* de Jalisco, México

Área	P1ca	P2ca	P3ca	P4ca	P5ca	P6ne	P7ne	P8ne	P9ne	P10ne	P11ma	P12ma	P13ma	P14ma	P15ma	P16cu	P17cu	P18cu	P19cu	P20at	P21at	P22at	P23at	P24at	Área
At	**	**	**	SD	SD	**	**	SD	**	**	SD	SD	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	**	Ma
At	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	**	Ne
At	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	**	**	**	**	**	Cu
At	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	Ca
Ca	**	**	**	**	**	**	**	SD	**	**	SD	SD	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	Ma
Ca	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	SD	SD	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	Ne
Ca	**	**	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	SD	**	**	**	**	Cu
Ma	SD	SD	SD	SD	SD	**	SD	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	Ne
Ma	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	SD	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	Cu
Ne	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	**	**	**	**	SD	SD	SD	SD	SD	Cu

**= diferencias significativas; SD= sin diferencias significativas.

al., 2008), y muy posiblemente se deba a que son grupos taxonómicos que han desarrollado mecanismos morfológicos, anatómicos y fisiológicos que les permiten tolerar las heladas frecuentes que se presentan en algunos meses (Rzedowski, 1978). Esto también podría explicar la diversidad que presentaron *Abies*, *Quercus*, *Pinus*, *Eupatorium*, los 3 últimos con una amplia adaptabilidad ecológica y una radiación extraordinaria en México (Nixon, 1998; Styles, 1998; Rzedowski, 1998).

La mayoría de los géneros registrados en las áreas de estudio son comunes en los oyametales de otras áreas de México (Sánchez-González et al., 2004), pero por lo que se refiere a las especies, hay varias que sólo se conocen del occidente de México, son disyuntas o presentan su límite de distribución norte o sur en estas áreas de Jalisco, como *Abies religiosa* var. *emarginata*, *A. guatemalensis* var. *jaliscana*, *Clethra fragrans*, *Pinus strobiformis*, *Sarcococca conzattii*, *Eupatorium lasioneurum*, *Podocarpus matudae* y *Perymenium alticola* (Cuadro 2), lo que podría atribuirse a la distribución insular de estos bosques que, si bien, tuvieron un antecesor común, lo cual se manifiesta por los géneros que comparten, tienen marcadas diferencias en el nivel específico, posiblemente producto de las diversas fuerzas de selección y especiación a las que los grupos taxonómicos han estado sometidos.

El registro en las áreas de estudio de *Ilex brandegeana*, *Carpinus tropicalis*, *Ostrya virginiana*, *Cornus disciflora*, *Persea hintonii*, *Magnolia iltisiana*, entre otras especies (Cuadro 2), es el resultado de las bajas altitudes a las que descienden los *Abies* en el occidente de México y las mezclas que forman con el bosque mesófilo de montaña, lo cual ocasionó que en algunas parcelas estudiadas (Cuadro 3) la riqueza de especies haya estado por arriba de lo registrado en los oyametales de altitudes superiores a los 3 000 metros en otras regiones de México.

La escasez de bejucos en los oyametales estudiados es un patrón compartido con otras investigaciones en las que se señala que es poca la riqueza de bejucos en estos bosques (Rzedowski, 1978; Jiménez, 2004; Velásquez-Villatoro, 2004).

Estructura vertical. Las alturas del dosel registradas en las áreas estudiadas, entre 20 y 40 m, con individuos que pueden alcanzar hasta 50 m o más, coincide con lo que otros autores han encontrado (Rzedowski y McVaugh, 1966; Rzedowski, 1978; Cornejo-Tenorio et al., 2003; Jiménez, 2004), así también los géneros de las especies que forman parte del dosel, como *Pinus*, *Quercus*, *Clethra*, *Arbutus*, *Meliosma*, *Salix*, *Ilex*, *Magnolia* y *Podocarpus* (Rzedowski y McVaugh, 1966; Rzedowski, 1978; Ramos-Herrera, 1991; Figueroa-Rangel y Moreno-Gómez, 1993; Jiménez, 2004). La concentración de más del 55% de los individuos con alturas entre 2 y 14 m podría deberse a que

diversas de las especies registradas corresponden biológicamente a taxones de bajo porte y a que varios individuos de las especies del estrato de árboles altos y emergentes presentaban diferentes estadios de desarrollo, algunos en condición juvenil. Este resultado podría interpretarse como un indicio de que las comunidades estudiadas corresponden a bosques que han estado sujetos a aprovechamiento forestal o algún otro factor de perturbación (así manifestado por la presencia de tocones, pastoreo, incendios; Cuadro 1), y lo que reflejan es capacidad de repoblación por medio de la reincorporación de juveniles.

El promedio de altura y el porcentaje de individuos que en los diferentes estratos fue casi igual en las 5 áreas estudiadas podría deberse a que el manejo o los factores de perturbación que han estado operando sobre estas comunidades han sido parecidos, aunque en todas las áreas los bosques mostraron una buena capacidad de recuperación, la cual podrían estar favoreciendo las declaratorias de áreas naturales protegidas en las últimas 2 o 3 décadas y la protección a las especies de *Abies* en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010).

Estructura cuantitativa. Las densidades promedio registradas por 0.1 ha para las áreas de estudio y llevada a 1 ha, varió de 608 a 954 individuos con dap ≥ 2.5 cm (Cuadro 3), cifras que están por abajo de lo que consiguan Jiménez (2004) y Encina-Domínguez et al. (2008), quienes midieron plantas con dap a partir de 1 cm y 5 cm, respectivamente. La densidad registrada está por arriba de lo que encontró Manzanilla (1974), aunque este autor midió especies con dap ≥ 10 cm. El área basal promedio por 0.1 ha y extrapolada a 1 ha varió de 49 a 60 m², cifra inferior a la registrada por Jiménez (2004) para los bosques de *Abies hickelii* en Oaxaca y de dimensiones comparables para los bosques naturales y con explotación, y menor a la que obtuvo Manzanilla (1974) para los bosques vírgenes, aunque superior a lo registrado por Encina-Domínguez et al. (2008) para los bosques de Zapalinamé, Coahuila.

Abies religiosa var. *emarginata*, *A. religiosa* var. *religiosa*, *Pinus pseudostrobus*, *Podocarpus matudae*, *Quercus laurina*, *Symplocos citrea*, *Q. scytophylla* y *A. guatemalensis* var. *jaliscana* presentaron las mayores densidades, áreas basales y valores de importancia (Cuadro 4). Las especies registradas coinciden en general con los mayores atributos estructurales de otras investigaciones en este tipo de vegetación (Ramos-Herrera, 1991; Figueroa-Rangel y Moreno-Gómez, 1993; Ávila-Bello y López-Mata, 2001; Jiménez, 2004). Seguramente la predominancia de estas especies tiene que ver con su historia de vida que les ha permitido desplegar mecanismos fisiológicos, anatómicos y morfológicos para establecerse y desarrollarse en ambientes de alta montaña.

La ausencia de diferencias significativas en las variables área basal y densidad, entre áreas y parcelas dentro de cada área, es un indicador de la similitud estructural que presentan los bosques estudiados. Esta similitud se reafirma por las estructuras diamétricas de las comunidades de cada área, las cuales fueron muy similares con una concentración entre el 54 y 63% en categorías entre 2.5 y 20.5 cm (Fig. 2), lo cual se considera un patrón típico de comunidades que están en proceso de recuperación (Jardel-Peláez, 1986; Figueroa-Rangel y Olvera-Vargas, 2000) y se acentúa aún más por la presencia de especies que biológicamente son de porte pequeño y quedan incluidas en estas categorías diamétricas.

Riqueza y diversidad. Las 64 especies, representantes de 47 géneros y 35 familias, de individuos con dap ≥ 2.5 cm, registradas en las parcelas de muestreo, supera al número de taxones consignados en otras investigaciones para los bosques de oyamel (Nieto de Pascual-Pola, 1995; Sánchez-González y López-Mata, 2003; Velásquez-Villatoro, 2004; Jiménez, 2004). El número de especies registradas por parcela de 0.1 ha en las 5 áreas estudiadas fue de 4-20 especies, lo cual queda dentro de las amplitudes registradas en otras investigaciones para superficies de 0.1 ha, no obstante que difieren los diámetros a la altura del pecho a partir de los cuales se consideran los individuos (Velásquez-Villatoro, 2004).

Aunque no se encontraron diferencias significativas respecto a la riqueza de especies y la diversidad entre áreas y parcelas dentro de las áreas, el Nevado de Colima presentó una tendencia a disminuir el número de especies y su diversidad, lo cual podría estar reflejando un gradiente de altitud, temperatura y humedad, pues es en esta área donde se han registrado las temperaturas mínimas extremas más bajas, mayor radiación potencial, menor humedad disponible y en general la mayor perturbación (Cuevas-Guzmán et al., 2008; Cuadro 1). Se ha registrado que algunos de estos factores son de mucha importancia en la disminución de la riqueza y la diversidad de especies (Rzedowski, 1978; Vázquez-García y Givnish, 1998; Körner, 2002).

La razón por la cual el índice de similitud cuantitativo de Sørensen es más alto en la zona de Manantlán podría atribuirse a que las parcelas se establecieron a lo largo de una mayor amplitud altitudinal, lo que genera mayor heterogeneidad ambiental que se expresa en similitudes altas entre parcelas que comparten más o menos las mismas condiciones ambientales, y bajas entre las que contrastan, como ocurrió entre las parcelas 11, 12 y 13 y las parcelas 14 y 15 (Cuadro 5). Las parcelas 14 y 15 se localizan a 2 450 m de altitud, donde los *Abies* se encuentran mezclados con especies latifoliadas, mientras que las parcelas 11-13 se ubican a mayor altitud en la sierra de Manantlán, entre 2 700 y 2 750 m, donde los oyametales tienden a ser más monoespecíficos.

También podría ser ésta la causa de que Manantlán presente el índice de similitud promedio más bajo.

La razón por la cual el Nevado de Colima registró el índice de similitud promedio más alto se atribuye a la baja heterogeneidad ambiental que presentan los bosques de oyamel en esta área, lo que se manifiesta en una baja variación en la composición de especies y su abundancia. El índice de similitud promedio mayor fue para Cacoma y Atenguillo (44%) (Cuadro 5), y fueron las únicas áreas que no mostraron diferencias significativas entre las similitudes promedio de sus parcelas. Este resultado podría atribuirse a su cercanía y a que son parte de la misma sierra que forma un continuo, con gradientes ambientales con menos variación dentro de ellas, respecto a las otras áreas estudiadas. Las similitudes promedio entre áreas variaron del 1 al 44%, señalando que el número de especies compartidas en los bosques de *Abies* de las áreas muestreadas es bajo, lo cual se corrobora con las comparaciones de las similitudes promedio entre las parcelas de las 5 áreas, ya que en todas hubo diferencias significativas ($\alpha = 0.05$), con excepción de Cacoma y Atenguillo (Cuadro 6). Las mayores diferencias del área del Nevado de Colima con las otras 4 y mayor similitud con Manantlán es un patrón que ya había sido registrado por Cuevas-Guzmán et al. (2008) a través de una clasificación en la cual un grupo de oyametales de Manantlán se agrupó con el Nevado de Colima y otro con Cacoma y Atenguillo, mientras que el Nevado de Colima quedó muy separado de Cacoma, Atenguillo y Cuale.

Conclusiones y recomendaciones. Los bosques de oyamel de las 5 áreas estudiadas en el estado de Jalisco fueron similares en su estructura, riqueza y diversidad. En las 5 áreas las comunidades mostraron una concentración de individuos jóvenes en categorías diamétricas y alturas pequeñas; este patrón permite deducir un proceso de recuperación de las especies de los estratos de árboles altos y emergentes. Los incidentes de perturbaciones que se manifiestan en todas las áreas por el hallazgo de tocones, árboles caídos, rastros de incendios y ganadería, testifican el uso de que son y han sido objeto estas comunidades vegetales, las cuales por su repoblación en todas las áreas muestran buena capacidad de recuperación.

Las diferencias en la similitud promedio entre áreas son indicativas de la alta diversidad beta de los bosques de *Abies* en el estado de Jalisco, pues 4 áreas muestran diferencias estadísticas significativas y sólo Cuale y Atenguillo mostraron una composición florística similar.

Los bosques de oyamel de Jalisco, por la distribución insular que presentan, los factores de perturbación a que han estado sometidos y el efecto esperado del cambio climático sobre ellos, demandan de un monitoreo continuo que garantice la generación de alternativas para su conservación.

Los bosques de oyamel debieran ser decretados áreas de conservación y de recarga de mantos acuíferos y su manejo debiera ser única y exclusivamente aquel que garantice la integridad del ecosistema y mantenga la diversidad beta.

Agradecimientos

Esta investigación fue respaldada económicamente a través del fondo de investigación del Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara. El segundo autor recibió aportación económica mediante una beca otorgada por el Programa de Apoyo a la Investigación de la Universidad de Guadalajara para miembros del Sistema Nacional de Investigadores. Se reconoce el apoyo de campo proporcionado por Francisco J. Santana Michel y Germán Guzmán Sánchez; la elaboración del mapa de la zona de estudio a Demetrio Meza, y la traducción del resumen al inglés a Carlos Palomera García. Dos revisores anónimos proporcionaron recomendaciones y sugerencias que mejoraron sustancialmente el artículo.

Literatura citada

- Alvarado, R. D., L. I. de Bauer y J. Galindo. 1991. Declinación y muerte del bosque de oyamel (*Abies religiosa*) en el sur del Valle de México. *Agrociencia* 3:123-143.
- Ávila-Bello, C. H., J. Aguirre-Rivera y E. García-Moya. 1994. Variación estructural del bosque de *Abies hickelii* Flous & Gaussen en relación con factores ambientales en el Pico de Orizaba, México. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 3:5-17.
- Ávila-Bello, C. H. y L. López-Mata. 2001. Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* Flous & Gaussen en México. *Interciencia* 26:244-251.
- Calvert, W. H. y R. O. Lawton. 1993. Comparative phenology of variation in size, weight, and water content of eastern North American monarch butterflies at five overwintering sites in Mexico. In *Biology and conservation of the monarch butterfly*, S. B. Malcolm and M. P. Zalucki. (eds.). Los Ángeles, California. p. 299-307.
- Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:43-62.
- Cuevas-Guzmán, R. 2002. Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis, doctorado Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México. 140 p.
- Cuevas-Guzmán, R., L. M. Martínez-Rivera, A. Cisneros-Lepe, E. V. Sánchez-Rodríguez y L. Guzmán-Hernández. 2008. Ordenación y clasificación de los oyametales del estado de

- Jalisco, México. In Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México, L. R. Sánchez, J. Galindo y F. Díaz (eds.). Mundi-Prensa, México, D. F. p. 212-227.
- Curtis, J. T. y R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32:476-496.
- Earle, J. C. 2002. *Abies* (Plin. Ex Tourn.) Miller 1754. Disponible en: <http://www.conifers.org/pi/ab/index.htm>; última consulta 07.VII.2002.
- Encina-Domínguez, J. A., F. J. Encina-Domínguez, E. Mata-Rocha y J. Valdés-Reyna. 2008. Aspectos estructurales, composición florística y caracterización ecológica del bosque de oyamel de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83:13-24.
- Fagre, D. y D. L. Peterson. 2002. Modelling and monitoring ecosystem responses to climate change in three North American mountain ranges. In *Mountain biodiversity a global assessment*, C. Körner y E. M. Spehn (eds.). Parthenon, New York. p. 249-259.
- Figuería-Rangel, B. L. 1991. Estructura y distribución de las poblaciones de *Abies* spp., en cerro Grande, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara, Jalisco. 90 p.
- Figuería-Rangel, B. L. y S. Moreno-Gómez. 1993. Estructura y sucesión en poblaciones de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. et Cham., y *Abies religiosa* var. *emarginata* Loock et Martínez ex Martínez, en la sierra de Manantlán, Jalisco. *Agrociencia* 3:49-63.
- Figuería-Rangel, B. L. y M. Olvera-Vargas. 2000. Dinámica de la composición de especies en bosques de *Quercus crassipes* Humb. & Bonpl., en Cerro Grande, Sierra de Manantlán, México. *Agrociencia* 34:91-98.
- Fulé, P. Z. y W. W. Covington. 1997. Fire regimes and forest structure in the sierra Madre Occidental, Durango, México. *Acta Botanica Mexicana* 41:43-79.
- Jardel-Peláez, E. J. 1986. Efecto de la explotación forestal en la estructura y regeneración del bosque de coníferas de la vertiente oriental del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biotica* 11:247-270.
- Jiménez R., J. L. 2004. Estructura del bosque de *Abies hickelii* Flous & Gaussen en Santa María Yavesía, Distrito de Ixtlán, Oaxaca, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 74 p.
- Körner, C. 2002. Mountain biodiversity, its causes and function: an Overview. In *Mountain biodiversity a global assessment*, Ch. Körner y E. M. Spehn (eds.) Parthenon, New York. p.3-20.
- López, M. A., J. Velázquez, A. V. González y V. M. Cetina. 1998. Estado nutricional de *Abies religiosa* en un área con problemas de contaminación ambiental. *Agrociencia* 32:53-59.
- Madrigal-Sánchez, X. 1967. Contribución al conocimiento de la ecología de los bosques de oyamel [*Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. & Cham] en el Valle de México. *Boletín Técnico* 18. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, D. F. 94 p.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford. 256 p.
- Manzanilla, H. 1974. Investigaciones epidométricas y silvícolas en bosques mexicanos de *Abies religiosa*. Dirección General de Información y Relaciones Públicas, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D. F. 165 p.
- Martínez, M. 1963. *Las pináceas mexicanas*, tercera edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 400 p.
- McCune, B. y M. J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Ver. 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 237 p.
- McVaugh, R. 1992. Gymnosperms and Pteridophytes. *Flora Novo-Galiciana* 17:467 p.
- Nieto de Pascual-Pola, C., L. I. Zamora-Martínez y M. C. Zamora. 1995. Estudio monográfico del género *Abies* en México. Libro de resúmenes del XIII Congreso Mexicano de Botánica. Universidad Autónoma del Estado de Morelos y Sociedad Botánica de México, del 5 al 11 de noviembre de 1995. Cuernavaca, Morelos. p. 160.
- Nieto de Pascual-Pola, C. 1995. Estudio sinecológico del bosque de oyamel de la cañada de Contreras, Distrito Federal. *Revista Ciencia Forestal en México* 77:3-34.
- Nixon, K. C. 1998. El género *Quercus* en México. In *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comp.). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 433-447.
- Olvera-Vargas, M., S. Moreno-Gómez y B. L. Figuería-Rangel. 1996. Sitios permanentes para la investigación silvícola. Universidad de Guadalajara, Jalisco. 60 p.
- PRODEFO (Programa de Desarrollo Forestal de Jalisco). 1999. Superficie de recursos forestales del estado de Jalisco (según región COPLADE, Municipio y Área Natural de Conservación). Programa de Desarrollo Forestal de Jalisco, Guadalajara. 158 p.
- Ramos-Herrera, M. J. 1991. Estudio de la distribución del género *Abies* en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 102 p.
- Rendón, S. E. 1997. Diagnóstico de las mariposas monarca hibernantes que intentaron alimentarse y la estructura del rodal del bosque donde se agrupó la colonia del Llano del Toro en la sierra Chincua, Mich., durante la temporada de hibernación 1993-1994. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 54 p.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. In *Diversidad biológica de México:*

- orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 129-145.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9: 1-123.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y de Pesca). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación., Segunda sección, 30 de diciembre, México, D. F. 77 p.
- Saavedra-Romero, L. de L., D. Alvarado-Rosales, J. Vargas-Hernández y T. Hernández-Tejeda. 2003. Análisis de la precipitación pluvial en bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schltdl. & Cham., en el sur de la ciudad de México. Agrociencia 37:57-64.
- Sánchez-González, A. 2004. Análisis sinecológico, florístico y biogeográfico de la vegetación del norte de la sierra Nevada, México. Tesis, doctorado Colegio de Posgraduados, Montecillo, Estado de México. 153 p.
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 74:47-71.
- Sánchez-González, A., L. López-Mata y D. Granados-Sánchez. 2004. Semejanza florística entre los bosques de *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. y Schltdl. de la Faja Volcánica Transmexicana. Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía 56:62-76.
- Sánchez-Velásquez, L. R., M. R. Pineda-López y A. Hernández-Martínez. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schlecht. & Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. Acta Botanica Mexicana 16:45-55.
- SAS Institute. 1999. SAS/STAT User's Guide, Release 8.0 edition, SAS Institute, Cary, Carolina del Norte. 3884 p.
- Styles, B. T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. In Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comp.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 385-408.
- UAAAN (Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro). 2002. Restauración ambiental de la sierra Plegada de Coahuila. Informe técnico. Comisión Federal de Electricidad/ Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/ Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro/ Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, UAAAN, Saltillo, Coahuila.
- Vázquez, J. A. y T. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. Journal of Ecology 86: 999-1020.
- Velásquez-Villatoro, M. 2004. La sucesión ecológica una opción para recuperar áreas de pinabete (*Abies guatemalensis* Rehder) en Guatemala. Memorias del Simposio Internacional sobre Restauración Ecológica. Grupo Cubano de Restauración Ecológica, Empresa Nacional para la Protección de la Flora y la Fauna, Jardín Botánico de Villa Clara, del 17-21 de noviembre de 2004. Cuba. [Formato en CD].
- Villers-Ruiz, L., L. García del Valle y J. López-Blanco. 1998. Evaluación de los bosques templados de México: una aplicación en el Parque Nacional Nevado de Toluca. Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía 36:7-19.



Species composition and abundance of solpugids (Arachnida: Solifugae) in ecotopes of the transitional coastal desert of Chile

Composición de especies y abundancia de solífugos (Arachnida: Solifugae) en ecotopos del desierto costero transicional de Chile

Daniel Eugenio Valdivia¹✉, Jaime Pizarro-Araya², Raúl Briones³, Andrés A. Ojanguren-Affilastro⁴ and Jorge Cepeda-Pizarro²

¹Laboratorio de Aracnología, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

²Laboratorio de Entomología Ecológica, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile.

³División Manejo Ecosistémico, Bioforets S.A. - Casilla 70-C, Concepción-Chile.

⁴División Aracnología, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Avenida Ángel Gallardo 470, 1405 DJR Buenos Aires, Argentina.

✉ danielvaldivia@udec.cl

Abstract. Using pitfall traps, the species composition and abundance of solpugids were studied in several ecotopes of Chile's transitional coastal desert. The study was conducted in the area around Punta de Choros (29°15'S, 71°26'W) and in Los Choros Archipelago (29°32'S, 67°61'W), in 2005 and 2006. Five species were recorded: *Procleobis* sp.; *Sedna pirata* Muma, 1971 (Ammotrechidae); *Mummucia* sp.; *Mummucia variegata* (Gervais, 1849) (Mummuciidae); and *Ammotrechelis goetschi* Roewer, 1934 (Daesiidae). Solpugid abundance was higher on the continent (65%) than on the islands (35%). The ANOSIM used to evaluate any difference in species richness between ecotopes revealed no significant differences ($R=0.097$, $p=0.13$). The similarity dendrogram obtained from the Bray-Curtis matrix indicates that there are 3 groups of ecotopes: steppe, dune, and a miscellaneous group. From the data it is inferred that the diversity and abundance of solpugids in the ecotopes studied may be related to plant structure and to the pedological conditions of the habitat.

Key words: arachnids, coastal deserts, epigeal arthropods, soil biodiversity, Chile.

Resumen. Mediante trampas de intercepción se estudió la composición específica y la abundancia de solífugos en diversos ecotopos del desierto costero transicional de Chile. El trabajo se llevó a cabo tanto en el sector de Punta de Choros (29°15'S, 71°26'O) como en el archipiélago de Los Choros (29°32'S, 67°61'O), durante los años 2005 y 2006. Se registró la presencia de 5 especies: *Procleobis* sp.; *Sedna pirata* Muma, 1971 (Ammotrechidae), *Mummucia* sp.; *Mummucia variegata* (Gervais, 1849) (Mummuciidae) y *Ammotrechelis goetschi* Roewer, 1934 (Daesiidae). En el sector continental se observó mayor abundancia que en el sector insular (65% y 35%, respectivamente). El ANOSIM aplicado para evaluar la diferencia en la riqueza específica entre ecotopos, no mostró diferencias significativas ($R=0.097$; $p=0.13$). El dendrograma de similitud generado a partir de la matriz Bray-Curtis mostró 3 agrupaciones de ecotopos: estepario, dunario y asociación mixta de ecotopos. De los datos se infiere que la diversidad y abundancia de solpúgidos en los ecotopos estudiados puede estar relacionada con la estructura de la vegetación y con las condiciones pedológicas del hábitat.

Palabras clave: arácnidos, desiertos costeros, artrópodos epígeos, biodiversidad edáfica, Chile.

Introduction

The order Solifugae is considered a meso-diverse taxon with almost 1 100 species described worldwide (Harvey, 2002, 2003; Shultz, 2007). Solpugids inhabit mainly arid and semiarid ecosystems, such as those found in Atacama, Chile (Cepeda-Pizarro et al., 2005); Paracas,

Peru (Catenazzi et al., 2009); El Monte, Argentina (Flores et al., 2004); and New Mexico, USA (Muma, 1979; Brookhart and Brantley, 2000; Duval and Whitford, 2009). In northern Chile, the ecosystems located in the transitional desert coastal (i.e., 25-32° Lat S, TDC hereafter) are noteworthy in terms of their biological diversity, endemism, and the prospective conservation of their biota (Rundel et al., 1991; Cepeda-Pizarro et al., 2005). Among the arthropods found in the TDC, only a small number of taxa have attracted researchers' attention.

Recibido: 28 abril 2010; aceptado: 02 junio 2011

For example, the orders of Arachnida that have received the most study are Scorpiones (Ojanguren-Affilastro, 2002; Agosto et al., 2006; Ojanguren-Affilastro et al., 2007) and Acari (Covarrubias et al., 1964, 1976; Cepeda-Pizarro, 1989; Cepeda-Pizarro et al., 1992a, 1992b, 1996). Research on Solifugae, in turn, is limited to 2 contributions, namely Cepeda-Pizarro et al. (2005) who studied the effect of the El Niño Southern Oscillation (ENSO) on the soil-arthropod assemblage and Valdivia et al. (2008) who examined the arthropod density-activity in coastal dunes.

From the point of view of biological diversity and endemism, one of the most important coastal ecosystems of the TDC is the Pingüino de Humboldt National Reserve, formed by the islands of Choros (29°32'S, 67°61'W) and Damas (29°13'S, 71°31'W). These islands, along with Gaviota Island (29°15'S, 71°28'W), form the Los Choros Archipelago (Castro and Brignardello, 2005). Most of the available biological knowledge about the archipelago is limited to the avifauna (Luna-Jorquera et al., 2000; Simeone et al., 2003, 2004; Mattern et al., 2004) and vascular plants (Arancio and Jara, 2007). Only recently work has been done on arthropods in this zone (Pizarro-Araya and Flores, 2004; Alfaro et al., 2009). Presently, there is no information on the solpugid fauna of the archipelago so the objectives of this study were (1) to document the species composition of the assemblages of Solifugae found on the above mentioned islands and on the continental land in front of these islands; (2) to document the relative abundance of the species, and (3) to compare the assemblage structure of the island and continental ecotopes.

Materials and methods

Study area and ecotopes. The study was conducted in the Los Choros archipelago and on the continental area facing it, including the Punta de Choros peninsula and the El Apolillado beach (29°15'S, 71°26'W) (Fig. 1; Table 1). The study area is located almost 114 km north of La Serena (29°54'S, 71°15'W). The area has a Mediterranean climate with numerous cloudy days and morning fog (Di Castri and Hajek, 1976). Air temperature is mild, with a narrow temperature range due to the proximity of the Pacific Ocean (Armesto et al., 1993). Dry years (on average less than 25 mm of annual precipitation) and wet years (more than 175 mm) occur in irregular cycles. These cycles are thought to be related to the El Niño Southern Oscillation (ENSO) (Novoa and Villaseca, 1989; Cepeda-Pizarro et al., 2005). In general, the landscape is characterized by a coastal steppe made up of smaller units (ecotopes hereafter) that can be created by the presence of water (e.g., arroyos, small wetlands), or may be pedological in nature (e.g., sand dunes, stony patches), or geomorphologic features (e.g., plains, alluvial fans). The geomorphological details of the study area are described by Castro and Brignardello (2005). Plant characteristics are described by Marticorena et al. (2001) and Arancio and Jara (2007). For this study, 13 sites representing the ecotopes found in the study area were selected. Four sites were located on the continent and the remaining 9 on the islands (Table 1).

Field techniques. Solpugids were collected using pitfall traps set up at the study sites (Table 1) where 2 plots (4×5 m each) were set up. Each plot contained a grid of 20 pitfall traps each separated by 1 m. The trap consisted of

Table 1. Study ecotopes located in the continental and island ecosystems of the transitional coastal desert of Chile

<i>Ecosystem</i>	<i>Ecotope</i>	<i>Abbreviation</i>	<i>Coordinates</i>	<i>Altitude (m.a.s.l)</i>
Continent	Coastal Steppe	CS	29°15'S, 71°26'W	17
	Coastal Dune	CD	29°16'S, 71°23'W	18
	Coastal Wetland	CW	29°18'S, 71°21'W	2
	Interior Coastal Steppe	ICS	29°19'S, 71°19'W	23
	Coastal Steppe Choros	CSCh	29°32'S, 67°61'W	32
	Interior Stony Choros	IStCh	29°28'S, 67°59'W	44
	Coastal Stony Choros	CStCh	29°29'S, 67°58'W	31
Archipelago	North Coastal Steppe Damas	NCSD	29°13'S, 71°31'W	18
	Interior Coastal Steppe Damas	ICSD	29°14'S, 71°31'W	3
	South Coastal Steppe Damas	SCSD	29°14'S, 71°31'W	2
	Coastal Dunes Gaviota	CDG	29°15'S, 71°28'W	5
	Interior Dunes Gaviota	IDG	29°15'S, 71°28'W	10
	Coastal Steppe Gaviota	CSG	29°15'S, 71°26'W	3

a plastic jar filled to two thirds with a preserving liquid as described in Cepeda-Pizarro et al. (2005). Traps were left for 3 days during each of 4 months in 2005 and 2006. The specimens captured were retrieved, cleaned, preserved and stored in the collection of the Laboratorio de Entomología Ecológica of the Universidad de La Serena (LEULS, La Serena, Chile) and in the Laboratorio de Aracnología at the Universidad de Concepción (Concepción, Chile).

Data analysis. Richness and species diversity: Species were identified using Muma (1971) and Maury's works (1977, 1984, and 1987). Maximum-S was estimated using the bootstrapping technique (Manly, 1997) with 1 000 iterations with PAST 1.68 computer software (Hammer et al., 2001).

Assemblage structure. The level of structure was determined by applying a non-metric multidimensional scaling ordination analysis (nMDS) (Field et al., 1982; Clarke, 1993) to the Bray-Curtis and Jaccard similarity matrices (Bray and Curtis, 1957). For this analysis the clusters were determined by adjusting convex hull graphs and Kruskal's stress value (Kruskal, 1964; Johnson and Wichern, 1992). To assess the statistical significance of the differences between the sites sampled, a one-way ANOSIM based on the distances of the Bray-Curtis index was used (Clarke, 1993). Significance was evaluated by running 50 000 permutations of the observed values. To corroborate the existence of structure, an *a posteriori* pair-wise ANOSIM tests were conducted, corrected by Bonferroni p-values.

Results

Species presence and diversity of the Solifugae assemblage. Three hundred and eighty three specimens were captured throughout the study belonging to the families Ammotrechidae (genera *Procleobis* and *Sedna*), Daesiidae (genus *Ammotrechelis*), and Mummuciidae (genus *Mummucia*). A total of 5 species were collected, 3 of

which were identified to the species level (*Ammotrechelis goetschi* Roewer, 1934; *Mummucia variegata* (Gervais, 1849), and *Sedna pirata* Muma, 1971), and 2 to the genus level (*Procleobis* sp. and *Mummucia* sp.). All of the species were recorded for the continent, but only 2 of them were found in the archipelago (namely, *A. goetschi* and *M. variegata*). Diversity was higher in the continental ecotopes than in the insular ones. On the continent, the ecotopes with the highest richness were the steppe type (Table 2). The S-values for all of the sites sampled were lower than expected by chance (Fig. 2).

Relative abundance of the Solifugae assemblage. The continental ecotopes provided the 65% of the total captures and the insular, 35%. Among the continental ecotopes, the highest abundance was recorded at the wetland site (37.6%), while the lowest abundance was recorded for the sand habitat (5.2%). In the insular ecotopes, the largest number of captures was made at the interior steppe site (Damas island) (27% of total captured at the insular sites). In contrast, the smallest number of captures occurred at the stony and coastal steppe sites (2.2% in both cases). On the whole, 2 species numerically dominated the assemblage. These were *A. goetschi* (43.8% of total captures) and *M. variegata* (52.5% of total captures). Whereas abundance of *A. goetschi* was concentrated in the wetland ecotope (93.8% of total captured in the site), that of *M. variegata* was, in general, evenly distributed. The abundance of the remaining species was quite low and restricted to a few sites (Table 2). For the islands, Choros Island accounted for 14.36% of the total captures, followed by Damas Island (13.32%) and Gaviota Island (7.31%).

Assemblage structure. The ANOSIM found no statistical differences between sampled sites ($R = 0.097$; $p = 0.13$; $R = 0.032$; $p = 0.63$). Sites were grouped independently of whether they were continental or insular (Figs. 3 and 4). The similarity dendrogram displayed 3 clusters with a similarity greater than 70% (Fig. 3). These clusters were (1) a grouping of steppe-type ecotopes (i.e., ICS, ICSD,

Table 2. Richness and relative abundance of Solifugae for ecotopes located in the continental and island ecosystems of the transitional coastal desert of Chile

	Continent						Archipelago						Total	
	Ch						Dam			Gav				
Species	CS	CD	CW	ICS	CStCh	IStCh	CStCh	NCSD	ICSD	SCSD	CDG	IDG	CSG	
<i>Ammotrechelis goetschi</i>	13	1	135	5	0	1	0	1	9	2	0	0	1	168
<i>Procleobis</i> sp.	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Sedna pirata</i>	5	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Mummucia variegata</i>	28	19	7	27	30	21	3	10	28	1	5	16	6	201
<i>Mummucia</i> sp.	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Richness (S)	5	2	3	4	1	2	1	2	2	2	1	1	2	5
Abundance (N)	48	20	144	37	30	22	3	11	37	3	5	16	7	383

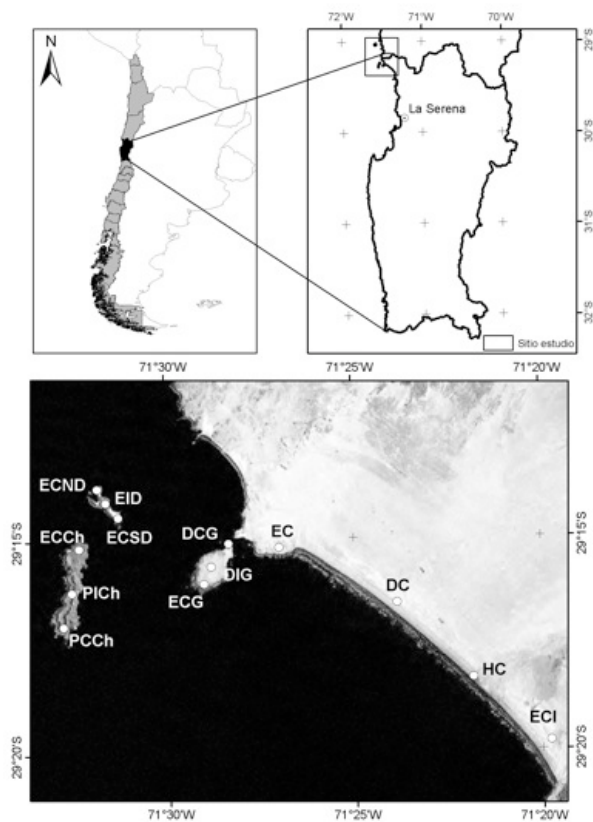


Figure 1. Study area (29°21' S, 71°10' W). Location of the continental and insular ecotopes studied. CS (Coastal steppe), CD (Coastal Dune), CW (Coastal Wetland), ICS (Interior coastal steppe), CSCh (Coastal steppe Choros), IStCh (Interior stony Choros), CStCh (Coastal stony Choros), NCNSD (North coastal steppe Damas), ICSD (Interior coastal steppe Damas), SCSD (South coastal steppe Damas), CDG (Coastal dunes Gaviota), IDG (Interior Dunes Gaviota), CSG (Coastal steppe Gaviota).

CS, CSCh), (2) a mixed grouping of ecotopes, mainly of the dune type (i.e., NCSD, IDG, CD, IStCh), and (3) a miscellaneous grouping formed by CStCh, CDG, and CSG. Two units remained at the root of the dendrogram (CEG and CW). The nMDS and the adjustments of the convex hull graphs showed that solpugid diversity is only structured in the steppe ecotopes, with a high degree of overlap of the observed communities among the different sites (e.g., stony and coastal) (Figs. 4A, 4B). The Kruskal stress value showed, in general, a low degree of structure (Fig. 4). The analysis of similarities (ANOSIM) using the Bray-Curtis ($R = 0.6926$, $p = 0.00024$) and Jaccard indices ($R = 0.4628$, $p = 0.00238$) showed significant differences among sites, though the paired ANOSIM tests detected no significant differences between pairs of them. Between ecosystems (continent versus insular), the analysis of similarities found no significant differences (Bray-Curtis: $R = -0.1178$, $p = 0.7859$; Jaccard: $R = 0.03125$, $p = 0.5535$).

Discussion

Although there are reports in the literature supporting the efficiency of pitfall traps as trapping devices for ground arthropods in arid environments (Pietruszka, 1980; Cepeda-Pizarro, 1989; de los Santos et al., 2000, 2002a, 2002b), they do have some limitations that should be kept in mind. For instance, it is well known that capture success depends on the density and activity of the target species, as well as the efficiency of the trap to attract or facilitate their capture and prevent their escape (Gist and Crossley, 1973; Hinds and Rickard, 1973; Adis, 1979). Since no behavioral information exists for individuals of this group, and for the purposes of this study it was assumed that the efficiency of pitfall trapping was equivalent for all the species belonging

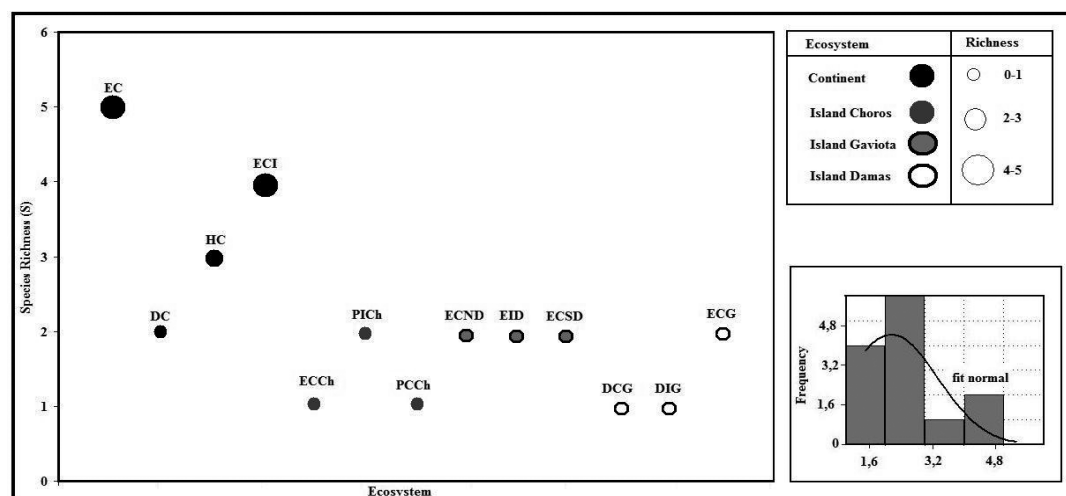


Figure 2. Species richness (S) per ecotope.

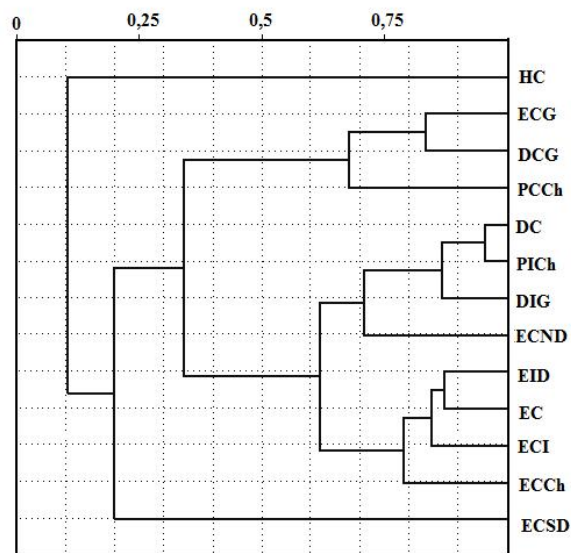


Figure 3. Similarity dendrogram (Bray-Curtis index).

to the assemblage. Any bias was assumed to be minimal, thus sampling reflects species diversity and the abundance of solpugids accordingly.

Species presence and the diversity of the Solifugae assemblage. The southern limit of distribution of *S. pirata*, *A. goetschi* and *M. variegata* is presently set at 32° S (Muma, 1971; Cekalovic, 1975). Therefore, the presence of these species at our study sites is not surprising. For the specimens identified as *Mummucia* sp. and *Procleobis* sp., it is necessary to confirm their identity with further taxonomical analyses, which is beyond the scope of this study. Given that the presence of the genus *Mummucia* in the area is represented by *M. variegata* (Muma, 1971; Cekalovic, 1975), it is probable that *Mummucia* sp. is a record of a species new to this area. The genus *Procleobis* is represented in South America by *P. patagonicus* (Holmberg) from Argentina (Maury, 1977). The specimen of *Procleobis* captured in this study is the first record for TDC, and it is probably also a new species. Of the 5 species found in this study, 4 of them are restricted to the transitional desert of Chile (Muma, 1971) while *M. variegata* has a broader distribution that includes Peru and Bolivia (Harvey, 2003).

Taking into account the findings in the continental ecotopes, the species diversity of solpugids seems to be related to the vegetation and pedological characteristics of the ecotopes (e.g., steppe type versus dune type ecotopes), in agreement with what has been reported for solpugids from other areas (Valdivia et al., 2008; Xavier and Rocha, 2001) and other arthropod taxa inhabiting arid environments (Goloboff, 1995; Jerez, 2000; Pizarro-

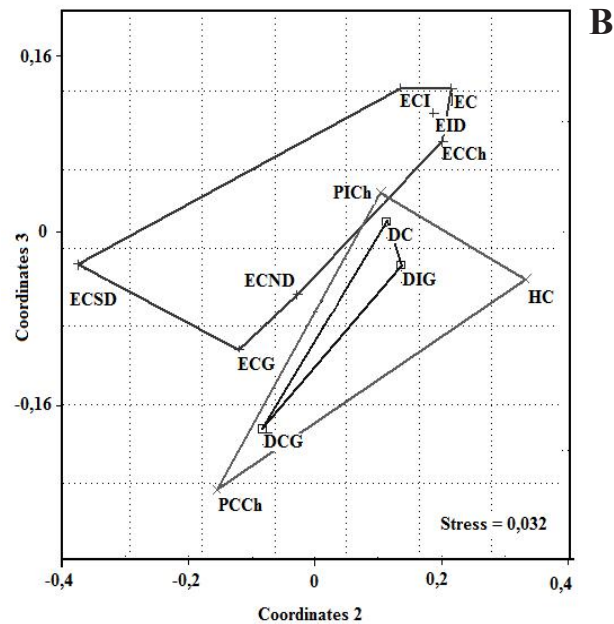
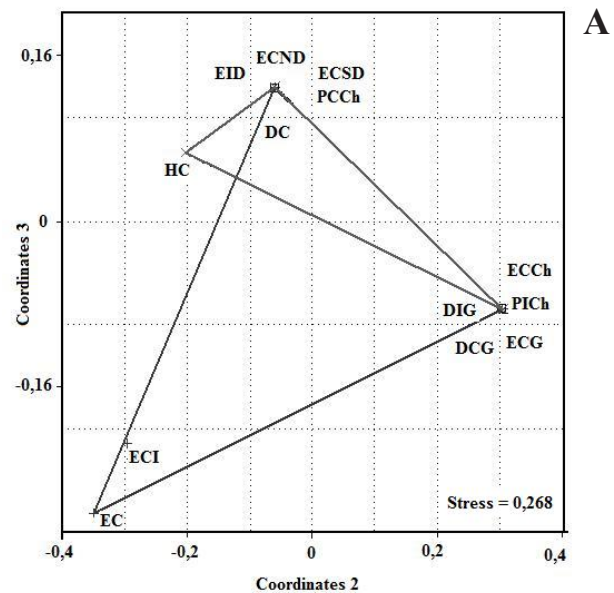


Figure 4. NMDS and Kruskal's stress value. (A): based on the Jaccard similarity index; (B) based on the Bray-Curtis similarity index. The lines enclosing each group are the convex hulls.

Araya and Jerez, 2004; Agosto et al., 2006; Pizarro-Araya et al., 2008). The field observations carried out in this study indicated that this association would be similar to that described for other mummucids and ammontrechids (Crawford, 1988; Rogers et al., 1988; Dean and Griffin, 1993; Brookhart and Brantley, 2000; Xavier and Rocha, 2001). In turn, while some species are apparently less

restricted in their habitat requirements (e.g., *M. variegata*), most of them seem to be quite specific (e.g., *A. goetschi*). *Relative abundance of the Solifugae assemblage between ecosystems*. The differences observed between the continental and insular ecotopes can be explained by: (1) the level of isolation of the insular systems and the extinction rate (Walter, 2004); and (2) the size of the islands given that they are rather small, ranging in surface area -from 56 ha (Damas Island) to 322 ha. (Choros Island); and (3) man-made pressure. Until recently, the islands were intensively used by local people as fishing areas, guano extraction and to obtain forage for goats. Although 2 of the islands are now protected with restricted human access, they are attractive areas for tourism due to the rich marine fauna that surrounds them, including dolphins and whales (Ribeiro et al., 2007).

Abundance was the greatest in the wetland ecotope and this abundance seems to be related to good shelter and food availability. Although these are small and some are seasonal, wetland sites are quite important in the study area. By offering plant cover for shelter, adequate moisture conditions and food, these sites may favor the presence of invertebrates in an environment that otherwise would be very difficult to colonize. According to previous studies (e.g., Dean and Griffin, 1993; Xavier and Rocha, 2001; Martins et al., 2004; Rocha and Carvalho, 2006), this relationship may be related to the presence of a greater diversity of microhabitats, to a greater abundance of prey or both. On the whole, the insular ecotopes appear to be harsher environments for solpugids than the continental ones. Due to the man-made pressure and island size, the island ecotopes have less protective plant cover and these sites are more exposed to the saline oceanic winds, which are frequently quite strong.

The assemblages were numerically dominated by 2 species (*A. goetschi* and *M. variegata*). Together they accounted for 96.3% of the total captures. The distribution of these species among the ecotopes was quite different. Whereas *A. goetschi* had a rather narrow habitat preference, almost fully restricted to the continental wetland, *M. variegata* was present in both the insular and the continental ecotopes. With few exceptions, the abundance distribution of *M. variegata* was even among ecotopes. From these observations, it is assumed that of the 5 species that make up the solpugid assemblage, *M. variegata* is the most adapted to the prevailing environmental conditions. Since sites were also different with respect to their pedological features (ranging from mobile dunes to sandy or gravelly soil) the data reinforces the idea that the pedological features of the ecotope are also an important factor to the species distribution and abundance of solpugids. For instance, sites with stable sands (e.g.,

fossil dunes, which are common in the area) or sandy soils such as those of the steppe-type ecotopes, had a higher abundance and diversity than sites with gravelly soils (e.g., reg-type soils) or mobile sands (e.g., erg-type soils). Pedological conditions may affect body hydration, oxygen supply, oviposition, egg-protection, protective excavation, feeding activity, and even skin corrosion (Crawford, 1981; Wallwork, 1982; Dean and Griffin, 1993). For instance, according to Muma (1966a, 1966b), less compact substrates (e.g., sandy soils) facilitate excavation and thus egg and juvenile protection. This may explain the presence of *Procleobis* sp., *Sedna pirata*, and *Mummucia* sp. in the continental ecotopes, where stabilized dunes predominate (Castro and Brignardello, 2005). The insular ecotopes, in addition to offering more exposed sites as mentioned, have pedological conditions that may prevent excavation, especially for large solpugids, thus favoring the smaller species. This may explain the clear numerical dominance of *M. variegata* on the islands. *M. variegata* is about 0.7 cm long, compared to *A. goetschi* which is 5 cm long.

The assemblage structure of solpugids in the area seems to be driven by site exposure, pedological features, and food availability; however, no tight grouping was found. Based on the community analysis data, assemblages would seem to be rather loose. Unfortunately, the literature is lacking in this area and there are no other studies available for comparison. However, this characteristic of the assemblages is not surprising since most of the biological communities studied in deserts exhibit this configuration (Shmida et al., 1986; Polis, 1991).

Acknowledgements

We are grateful to Mark S. Harvey (Department of Terrestrial Invertebrates, Western Australian Museum, Australia), Alexander V. Gromov (Laboratory of Entomology, Institute of Zoology, Kazakhstan), and Richard Dean (Percy FitzPatrick Institute of African Ornithology, University of Cape Town, South Africa) for providing bibliographical material, and Luis Letelier (Departamento de Biología, Universidad de La Serena, Chile) for GIS assistance and GPS data. We thank Antonio de los Santos Gómez (Departamento de Ecología, Universidad de Laguna, Spain) for feedback on the manuscript. We also thank the members of the Systematics of Solpugids project, NSF, BSI, Grants 0640219 and 0640245 (on which the authors are external collaborators), for their support with bibliographical material. This research was funded by projects FPA-04-007-2005 and FPA-04-015-2006 (CONAMA, Coquimbo Region, Chile), DIULS-PF07101 of the Universidad de La Serena, La Serena, Chile (J.P.A.). This study is part

of the “Ecology and taxonomic diversity of arthropods and vertebrates of the transitional coastal desert of Chile” program (Departamento de Biología, Universidad de La Serena, Chile).

Literature cited

- Adis, J. 1979. Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zoologischer Anzeiger* 202:177-184.
- Agusto, P., C. I. Mattoni, J. Pizarro-Araya, J. Cepeda-Pizarro and F. López-Cortés. 2006. Comunidades de escorpiones (Arachnida: Scorpiones) del desierto costero transicional de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79:407-421.
- Alfaro, F. M., J. Pizarro-Araya and G. E. Flores. 2009. Epigean tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Choros Archipelago (Coquimbo Region, Chile). *Entomological News* 120:125-130.
- Arancio, G. and P. Jara. 2007. Flora de la Reserva Nacional Pingüino de Humboldt. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile. 71 p.
- Armesto, J. J., P. E. Vidiella and J. R. Gutiérrez. 1993. Plant strategies in the Chilean coastal desert. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:271-282.
- Bray, R. J. and J. L. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Brookhart, J. O. and S. L. Brantley. 2000. Solpugids (Arachnida) of the Sevilleta National Wildlife Refuge, New Mexico. *Southwestern Naturalist* 45:443-449.
- Castro, C. and L. Brignardello. 2005. Geomorfología aplicada a la ordenación territorial de litorales arenosos. Orientaciones para la protección, usos y aprovechamiento sustentables del sector de Los Choros, Comuna de la Higuera, IV Región. *Revista de Geografía Norte Grande (Chile)* 33:33-58.
- Catenazzi, A., J. O. Brookhart and P. E. Cushing. 2009. Natural history of coastal Peruvian solifuges with a redescription of *Chinchippus peruvianus* and an additional new species (Arachnida, Solifugae, Ammotrechidae). *Journal of Arachnology* 37:151-159.
- Cekalovic, T. 1975. Catálogo sistemático de los Solifugae de Chile (Arachnida). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* XLIX:131-137.
- Cepeda-Pizarro, J. 1989. The relationships between abiotic factors and the abundance patterns of soil microarthropods on a desert watershed. *Pedobiologia* 33:76-86.
- Cepeda-Pizarro, J., J. Pizarro-Araya and H. Vásquez. 2005. Composición y abundancia de artrópodos epigeos del Parque Nacional Llanos de Challe: impactos del ENOS de 1997 y efectos del hábitat pedológico. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:635-650.
- Cepeda-Pizarro, J., J. R. Gutiérrez, L. Valderrama and H. Vásquez. 1996. Phenology of the edaphic microarthropods in a Chilean coastal desert site and their response to water and nutrient amendments in the soil. *Pedobiologia* 40:352-363.
- Cepeda-Pizarro, J., M. A. Rojas, M. B. Maldonado, J. Vilches and N. Pereira. 1992a. Effect of season, substrate quality, litter quality and soil conditions on edaphic microarthropods in a coastal desert site of north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 65:65-74.
- Cepeda-Pizarro, J., M. A. Rojas, M. B. Maldonado, J. Vilches and N. Pereira. 1992b. A litter-bag study of mite densities (Actinedida and Oribatida) in *Atriplex* litter and soil of a desert site in northern Chile. *Journal of Arid Environments* 23:177-188.
- Clarke, A. E. 1993. Vertical disintegration and spatial aspects of production subcontracting. Abstracts of the Association of American Geographers 1993 Annual Meeting, Atlanta, USA.
- Covarrubias, R., I. Rubio and F. Di Castri. 1964. Observaciones ecológico-cuantitativas sobre la fauna edáfica de zonas semiáridas del Norte Chico de Chile. *Boletín de Producción Animal (Chile) Serie A*:1-109.
- Covarrubias, R., I. Rubio and F. Di Castri. 1976. Densidad edáfica en comunidades naturales e intervenidas del Norte Chico de Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 14:15-23.
- Crawford, C. S. 1981. Biology of desert invertebrates. Springer-Verlag, New York. 314 p.
- Crawford, C. S. 1988. Surface-active arthropods in a desert landscape: influences of microclimate, vegetation, and soil surface on assemblage structure. *Pedobiologia* 32:373-385.
- de los Santos, A., J. P. de Nicolas and F. Ferrer. 2002a. Habitat selection and assemblage structure of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) along environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments* 52:63-85.
- de los Santos, A., E. J. Alonso, E. Hernandez and A. M. Perez. 2002b. Environmental correlates of darkling beetle population size (Col. Tenebrionidae) on the Cañadas of Teide in Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments* 50:287-308.
- de los Santos, A., L. A. Gómez-González, C. Alonso, C. D. Arbelo and J. P. de Nicolás. 2000. Adaptative trends of darkling beetles (Col. Tenebrionidae) on environmental gradients on the island of Tenerife (Canary Islands). *Journal of Arid Environments* 45:85-98.
- Dean, W. R. J. and E. Griffin. 1993. Seasonal activity patterns and habitats in Solifugae (Arachnida) in the southern Karoo, South Africa. *South African Journal of Zoology* 28:91-94.
- Di Castri, F. and E. R. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Imprenta-Editorial de la Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 129 p.
- Duval, B. D. and W. G. Whitford. 2009. Camel spider (Solifugae) use of prairie dog colonies. *Western North American Naturalist* 69:272-276.
- Field, J. G., K. Clarke and R. Warwick. 1982. A practical strategy

- for analyzing multispecies distributions. *Marine Ecology Progress Series* 8:37-52.
- Flores, G. E., S. J. Lagos and S. Roig-Juñent. 2004. Artrópodos epigeos que viven bajo la copa del algarrobo (*Prosopis flexuosa*) en la Reserva Telteca (Mendoza, Argentina). *Multequina* (Argentina) 13:71-90.
- Gist, C. and D. A. Crossley. 1973. A method for quantifying pitfall trapping. *Environmental Entomology* 2:951-952.
- Goloboff, P. A. 1995. A revision of the South American spiders of the family Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae). Part I: Species from Peru, Chile, Argentina, and Uruguay. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 224:1-189.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electrónica* 4:1-9.
- Harvey, M. S. 2002. The neglected cousins: What do we know about the smaller Arachnid orders? *Journal of Arachnology* 30:357-372.
- Harvey, M. S. 2003. Catalogue of the Smaller Arachnid Orders of the World. Amblypygi, Uropygi, Schizomida, Palpigradi, Riciniclei and Solifugae. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia. 385 p.
- Hinds, W. T. and W. H. Rickard. 1973. Correlations between climatological fluctuations and a population of *Philolithus densicollis* (Horn) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Animal Ecology* 42:341-351.
- Jerez, V. 2000. Diversidad y patrones de distribución geográfica de insectos coleópteros en ecosistemas desérticos de la región de Antofagasta, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:79-92.
- Johnson, R. and D. Wichern. 1992. Applied multivariate statistical analysis. Prentice Hall, New York, USA. 642 p.
- Kruskal, J. B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29:1-27.
- Luna-Jorquera, G., S. Garthe, F. G. Sepúlveda, T. Weichler and J. A. Vásquez. 2000. Population size of Humboldt Penguins assessed by combined terrestrial and at-sea counts. *Waterbirds* 23:506-510.
- Manly, B. F. J. 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in Biology. 2nd edition. Chapman and Hall, London, UK. 424 p.
- Marticorena, C., F. A. Squeo, G. Arancio and M. Muñoz. 2001. Catálogo de la flora vascular de la IV Región de Coquimbo. *In Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación. Región de Coquimbo*, F. A. Squeo, G. Arancio and J. R. Gutiérrez (eds.). Ediciones de la Universidad de La Serena, La Serena, Chile. p. 105-142.
- Martins, E. G., V. Bonato, G. Machado, R. Pinto-Da Rocha and L. S. Rocha. 2004. Description and ecology of a new species of sun spider (Arachnida: Solifugae) from the Brazilian Cerrado. *Journal of Natural History* 38:2361-2375.
- Mattern, T., U. Ellenberg, G. Luna-Jorquera and D. Lloyd. 2004. Humboldt Penguin census on Isla Chañaral, Chile: Recent increase or past underestimate of penguin numbers? *Waterbirds* 27:368-376.
- Maury, E. A. 1977. Notas sobre la sistemática y distribución geográfica de *Procleobis patagonicus* (Holmberg, 1876) (Solifugae, Ammotrechidae, Saronominae). *Physis, Sección C* (Argentina) 36:283-293.
- Maury, E. A. 1984. Las familias de solífugos americanos y su distribución geográfica (Arachnida, Solifugae). *Physis, Sección C* (Argentina) 42:73-80.
- Maury, E. A. 1987. Consideraciones sobre algunos solífugos de Chile (Solifugae: Ammotrechidae, Daesiidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 44:419-432.
- Muma, M. H. 1966a. Egg deposition and incubation for *Eremobates durangonus* with notes on the eggs of other species of Eremobatidae (Arachnida: Solpugida). *Florida Entomologist* 49:23-31.
- Muma, M. H. 1966b. Burrowing habits of North American Solpugida (Arachnida). *Psyche* 73:251-260.
- Muma, M. H. 1971. The Solpugids (Arachnida, Solpugida) of Chile, with descriptions of a new family, new genera, and new species. *American Museum Novitates* 2476:1-23.
- Muma, M. H. 1979. Arid-grassland solpugid population variations in southwestern New Mexico. *Florida Entomologist* 62:320-328.
- Novoa, R. and S. Villaseca. 1989. Mapa agroclimático de Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Santiago, Chile. 221 p.
- Ojanguren-Affilastro, A. A. 2002. Nuevos aportes al conocimiento del género *Brachistosternus* en Chile, con la descripción de dos nuevas especies (Scorpiones, Bothriuridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile) 73:37-46.
- Ojanguren-Affilastro, A. A., P. Augusto, J. Pizarro-Araya and C. I. Mattoni. 2007. Two new scorpion species of genus *Brachistosternus* (Scorpiones: Bothriuridae) from northern Chile. *Zootaxa* 1623:55-68.
- Pietruszka, R. D. 1980. Observations on seasonal variation in desert arthropods in central Nevada. *Great Basin Naturalist* 40:292-297.
- Pizarro-Araya, J. and G. E. Flores. 2004. Two new species of *Gyriosomus* Guérin-Ménéville from Chilean coastal desert (Coleoptera: Tenebrionidae: Nycteliini). *Journal of the New York Entomological Society* 112:121-126.
- Pizarro-Araya, J. and V. Jerez. 2004. Distribución geográfica del género *Gyriosomus* Guérin-Ménéville, 1834 (Coleoptera: Tenebrionidae): Una aproximación biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:491-500.
- Pizarro-Araya, J., J. Cepeda-Pizarro and G. E. Flores. 2008. Diversidad taxonómica de los artrópodos epigeos de la Región de Atacama (Chile): estado del conocimiento. *In Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios*

- para su Conservación: Región de Atacama, F. A. Squeo, G. Arancio and J. R. Gutiérrez (eds.). Ediciones Universidad de La Serena, La Serena. Chile. p. 257-274.
- Polis, G. A. 1991. (ed.). The ecology of desert communities. The University of Arizona Press. Arizona. 456 p.
- Ribeiro S., F. A. Viddi, J. K. Cordeiro and T. R. O. Freitas. 2007. Fine-scale habitat selection of Chilean dolphins (*Cephalorhynchus eutropia*): interactions with aquaculture activities in southern Chiloe Island, Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:119-128.
- Rocha, L. S. and M. C. Carvalho. 2006. Description and ecology of a new solifuge from Brazilian Amazonia (Arachnida, Solifugae, Mummuciidae). *Journal of Arachnology* 34:163-169.
- Rogers, L. E., N. E. Woodley, J. K. Sheldon and P. A. Beedlow. 1988. Diets of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) within a shrub-steppe ecosystem. *Annals of the Entomological Society of America* 81:782-791.
- Rundel, P. W., M. O. Dillon, B. Palma, H. A. Mooney, S. L. Gulmon and J. R. Ehleringer. 1991. The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso* 13:1-49.
- Shmida, A., M. Evanaria and I. Noy-Meir. 1986. Hot desert ecosystems: an integrated view. *In* Hot deserts and arid shrublands B. Ecosystems of the World 12b. Chapter 10, M. Evanari, I. Noy-Meir and F. W. Goodwall (eds.). Elsevier New York. p. 379-387.
- Shultz, J. W. 2007. A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150:221-265.
- Simeone, A., G. Luna-Jorquera and R. P. Wilson. 2004. Seasonal variations in the behavioural thermoregulation of roosting. *Journal Ornithology* 145:35-40.
- Simeone, A., G. Luna-Jorquera, M. Bernal, S. Garthe, F. Sepúlveda, R. Villablanca, U. Ellenberg, M. Contreras, J. Muñoz and T. Ponce 2003. Breeding distribution and abundance of seabirds on island off north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:323-333.
- Valdivia, D. E., J. Pizarro-Araya, J. Cepeda-Pizarro and A. A. Ojanguren-Affilastro. 2008. Diversidad taxonómica y denso-actividad de solífugos (Arachnida: Solifugae) asociados a un ecosistema desértico costero del centro norte de Chile. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 67:1-10.
- Wallwork, J. A. 1982. Desert soil fauna. Westfield College. Univeristy of London. Praeger Special Studies. Praeger Scientific. New York. 296 p.
- Walter, H. S. 2004. The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography* 31:177-197.
- Xavier, E. and L. S. Rocha. 2001. Autoecology and description of *Mummucia mauryi* (Solifugae, Mummuciidae), a new solifuge from Brazilian semi-arid Caatinga. *Journal of Arachnology* 29:127-134.



Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns

Efecto de una tormenta de nieve sobre la interacción colibrí-planta: los patrones espacio-temporales se recobran rápido

Román Díaz-Valenzuela^{1,2} and Raúl Ortiz-Pulido^{1,3} ✉

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 69, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.

²Laboratorio de Vertebrados, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Universidad de Alicante, 03080 Alicante, España.

³Current address: Laboratorio de Ecología de la Conducta, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala-UNAM, Carretera Tlaxcala-Puebla km 1.5, Colonia Xicohtencatl S/N, 90070 Tlaxcala, Tlaxcala, México.

✉raulortizpulido@yahoo.com

Abstract. The global climatic change could cause, in some places, appearance of meteorological phenomena considered rare. If we understand the effect of these phenomena on birds we can understand how birds respond to weather changes. We report here the effect of a severe snowfall on hummingbird activity, flower abundance and hummingbird-plant interaction in a temperate forest of central Mexico. During our study we registered 1 hummingbird species (*Hylocharis leucotis*) and 7 plant species (*Fuchsia thymifolia*, *F. microphyla*, *Salvia amarissima*, *S. elegans*, *Cestrum roseum*, *Penstemon campanulatus* and *Lonicera mexicana*). Before the sudden climatic phenomena we registered 66 records of hummingbirds, 8 700 flowers, and 6 hummingbird visits to flowers. During the phenomena, there were zero hummingbird records, 160 flowers and zero visits. A month after the event there were 67 hummingbirds records, 1 825 flowers and 13 visits. Hummingbird activity recovered rapidly after the snowstorm, but 6 of 7 plants species lost all their flowers, except for *L. mexicana*, which received all hummingbird visits a month after the climatic event.

Key words: bird pollinated flowers, global climate change, hummingbirds, ornithophilous plant species, snowstorm effect, sudden changes in the average state of the time.

Resumen. El cambio climático global podría causar fenómenos meteorológicos considerados como raros. Si entendemos el efecto de estos fenómenos en las aves podríamos comprender como las aves responden a este tipo de cambios en el tiempo. Aquí documentamos el efecto de una nevada severa sobre la actividad de colibríes, la abundancia floral y la interacción colibrí-planta en un bosque templado del centro de México. Durante nuestro estudio registramos 1 especie de colibrí (*Hylocharis leucotis*) y 7 especies de plantas (*Fuchsia thymifolia*, *F. microphyla*, *Salvia amarissima*, *S. elegans*, *Cestrum roseum*, *Penstemon campanulatus* y *Lonicera mexicana*). Antes de la nevada registramos 66 avistamientos de colibríes, 8 700 flores y 6 visitas de colibríes a las flores. Durante el fenómeno hubo cero registros de colibríes, 160 flores y cero visitas. Un mes después del evento climático hubo 67 registros de colibríes, 1 825 flores y 13 visitas. La actividad de los colibríes se recuperó rápido después de la nevada, pero 6 de 7 especies de plantas perdieron todas sus flores, exceptuando a *L. mexicana*, que recibió todas las visitas de colibríes 1 mes después del evento climático inusual.

Palabras clave: flores polinizadas por colibríes, cambio climático global, colibríes, plantas ornitofílicas, efecto de nevada, cambios repentinos en el estado del tiempo.

Introduction

The Earth's climatic system is changing (Peterson et al., 2002; Watkinson et al., 2004). The evidence suggests that it could be a global climatic change (Ordano, 2003; Watkinson et al., 2004), and among the consequences are sudden changes in the average state of the weather

(SuCAST) which in turn will cause apparition of meteorological phenomena considered rare in some places. Among these SuCAST will be droughts, low temperatures, hurricanes and severe snowstorms (e.g., Watkinson and Gill, 2002; Watkinson et al., 2004). The effect of these phenomena on the fauna could be long or short term. A drought, for example, can affect a locality for months or years, while a hurricane or a severe snowstorm can have immediate catastrophic effects (Rotenberry et al., 1993).

Recibido: 25 octubre 2010; aceptado: 02 marzo 2011

There is evidence that birds are sensitive to SuCAST (e.g., Kalela, 1949; Knopf and Sedgwick, 1987; DeSante et al., 1993; Peterson et al., 2001; Tejeda-Cruz and Sutherland, 2005). However, SuCAST has been only hypothetically related to fauna (e.g., Wagner, 1946; Inouye et al., 1991; Gass et al., 1999). SuCAST, depending on their intensity, duration and affected area, can influence in different ways avian populations (e.g., Pickett and White, 1985; Rotenberry et al., 1993).

The hummingbird-plant interaction is an excellent model to understand how SuCAST influence birds, both directly, through mortality due to changes in temperature, and indirectly, through loss of food sources. Both SuCAST effects has been hypothesized, but never tested in field (Wagner, 1946; Inouye et al., 1991; Gass et al., 1999). The hummingbird-plant interaction could be affected by such events since the abundance and distribution of hummingbirds dependent on the flower / nectar availability in the environment (Stiles, 1977, 1978; Ortiz-Pulido and Díaz, 2001; Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008) and SuCAST affects such flower availability (Wagner, 1946; Gass et al., 1999).

Hummingbirds pollinate close to 15% of angiosperm plants in many vegetation types in America (Buzato et al., 2000). Therefore, a SuCAST influencing hummingbirds will affect the reproductive success of the plants visited by them, and in turn will affect other animals that depend on flowers and fruits.

Here we report how a SuCAST affected the activity of a hummingbird species, the abundance of flowers visited by this species and the interaction between these in a temperate forest located in central Mexico. We present data on hummingbird activity, flower abundance, and interaction between both groups, before, during, an after the SuCAST.

Materials and methods

This study was conducted in the El Chico National Park located near Pachuca City, Hidalgo, Mexico (98°42'33"W, 20°11'22"N, 2 900-3 080 m a.s.l.). The climate is semi-cold subhumid with summer rains (COEDE-UAEH, 2004), with a mean annual precipitation of 1 030 mm, mean annual temperature of 14.3°C, and mean temperature of the coldest month of 12.1°C (National Water Commission, unpublished data). The place is dominated by a dense temperate forest, with a 20-40 m canopy, and 2 lower vegetation strata: a scarce herbaceous, and a shrub cover (Calderón and Rzedowski, 2001). In the El Chico National Park there are reports of 7 hummingbird species and at least 20 plant species whose flowers are visited by them (Villada, 1873; Arregui, 2004;

Mauricio, 2005; Martínez-García, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008; Ortiz-Pulido et al., 2008).

On January 1, 2008, there was an intense snowstorm, accompanied by wind and rain (Mota-López, 2008). It left an accumulated snow layer of approximately 20 cm deep. The temperature varied between -6° and 3°C during 3 days. This type of phenomena is uncommon in the place. During the last 50 years it has been reported only 3 times (1978, 1997, and 2008); however for the first 2 events there is no technical information about their magnitude (Sergio Alarcón Martínez, National Water Commission Hidalgo, com. pers.). During the 2008 snowstorm, close to 50% of the trees (*Abies religiosa*, Pinaceae) lost many of their branches in a surveyed area of 12 ha (RVD, pers. obs.). The snow remained in the area for at least 15 days.

The only hummingbird species recorded during the 2008 SuCAST was the White-eared Hummingbird (*Hylocharis leucotis*), which is a resident species. At the locality, this species has been recorded foraging throughout the year on flowers of *Castilleja tenuiflora*, *C. moranensis*, *Penstemon barbatus*, *P. roseus*, *P. campanulatus* (Fam. Scrophulariaceae), *Fuchsia thymifolia*, *F. microphylla* (Onagraceae); *Macromeria pringlei* (Boraginaceae), *Salvia elegans*, *S. amarissima*, *Stachys coccinea*, *Stachys sp.*, *Scutellaria caerulea*, *Prunella vulgaris* (Labiatae), *Solanum nigrescens*, *Cestrum roseum* (Solanaceae), *Lonicera mexicana* (Caprifoliaceae), *Tillandsia violacea*, *T. erubescens* (Bromeliaceae) and *Senecio angulifolius* (Compositae) (Arregui, 2004; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido et al., 2008).

Our fieldwork was carried out before, during, an after the SuCAST, from December 2007 to February 2008. We established a 350 x 350 m plot (i.e. 12 ha) on the north face of a hill. The area was divided into 49 subplots of 50 x 50 m. We registered all visual and acoustical hummingbird records (from here, hummingbird activity), and introductions of hummingbird bills into flowers (from here, hummingbird visits) in a 25 m radius from the center of every subplot. Every subplot was surveyed from 07:00 to 12:00 h during 10 minutes every month, registering hour, hummingbird species, and hummingbird activity. Each subplot was visited 1 time during the SuCAST. To determine the avian species we used hummingbird field guides (Williamson, 2001; Howell, 2002; Ortiz-Pulido et al., 2006). To determine flower abundance we registered the number of flowers in 4 areas of 9 x 9 m (i.e. 324 m²) in every subplot. The 4 values were averaged to obtain flower abundance per subplot. This technique has proved to indicate a reliable measure for flower abundance in subplots of 50 x 50 m (Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008). We only took into account open

and mature flowers from those plant species whose flowers were visited by hummingbirds during the study period. Plant species identity was determined using a reference collection located in the Herbarium of the Universidad Autonoma del Estado de Hidalgo.

The month long relationship between hummingbird activity and flower abundance, previous, during, and after the SuCAST, was tested using a Spearman correlation test. Monthly relationships were obtained taking into account 49 samples, 1 for each subplot. Spatial autocorrelation in the response variable was tested using the Mantel test provided by the XLstat program (Addinsoft, 2007), and when spatial dependence was found, we used the Spearman correlation test modified by Dutilleul (1993). This test changes the degree of freedom (using decimal places) to achieve the best interpretation of the statistical significance of spatially explicit data (Dutilleul, 1993; Legendre et al., 2002; Rangel et al., 2006).

Results

A month before and after the 2008 SuCAST, we recorded 1 hummingbird species (White-eared Hummingbird), but none during the phenomena (the 15 days with snow on the ground). We recorded 66 hummingbird sightings before the SuCAST, zero during the climatic phenomena, and 67 afterward, for a total of 133 hummingbird sightings. From this total we were unable to identify the hummingbird species in 17 instances.

Before, during, and after the SuCAST the richness of flourishing plant species varied (Table 1), as well as the number of open-mature flowers. Before SuCAST we recorded 8 700 flowers, 160 during the phenomena, and 1 825 afterward. During SuCAST all the herbaceous flowers disappeared, except for *L. mexicana* that displayed 160 flowers (Table 1). Apparently, the SuCAST event determined the disappearance of ~98% of the flowers.

We recorded 6 hummingbird visits to flowers (4 to *F. microphylla*, 1 to *S. elegant* and 1 to *S. amarissima*) before SuCAST, zero during the phenomena and 13 visits

(all to *L. mexicana*) afterward. Before and after SuCAST there were significant correlations (Fig. 1) between hummingbird activity and flower abundance (in December $r_s=0.56$, d.f.= 45.70, $F= 21.12$, $p= 0.00003$; in February $r_s= 0.40$, df.=51.5, $F=9.70$, $p= 0.00301$). During the SuCAST we did not apply a correlation test, because there was no hummingbird activity in the 49 subplots.

Discussion

The 2008 SuCAST event was related to low levels of hummingbird activity in the El Chico National Park. This effect was most likely caused by hummingbirds dying due to the freezing conditions, and indirectly by a reduction of hummingbird food sources, that forced hummingbirds to enter into torpor, or move to other locations. Before and after the 2008 SuCAST there was a significant correlation between hummingbird activity and flower abundance. This relationship has been reported in other studies without a SuCAST context (Wagner, 1946; Wolf, 1970; Feinsinger,

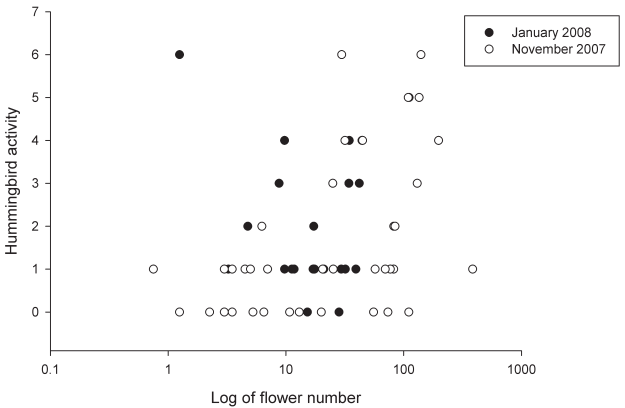


Figure 1. Correlations between flower number and hummingbird activity before (November 2007) and after (January 2008) a sudden change in the average state of the weather at El Chico National Park, Hidalgo, Mexico. Points represent sampling subplots of 50 x 50 m.

Table 1. Plant species and number of flowers by each one registered before, during and after a snowstorm in a temperate forest of central Mexico in January 1th 2008

Family	Species	December	January	February	TOTAL
Onagraceae	<i>Fuchsia thymifolia</i>	1315	0	0	1315
	<i>Fuchsia microphylla</i>	6111	0	0	6111
Labiatae	<i>Salvia amarissima</i>	82	0	0	82
	<i>Salvia elegans</i>	1046	0	0	1046
Solanaceae	<i>Cestrum roseum</i>	0	0	13	13
Scrophulariaceae	<i>Penstemon campanulatus</i>	103	0	0	103
Caprifoliaceae	<i>Lonicera mexicana</i>	43	160	1812	2015

1976; Stiles, 1977, 1978; Feinsinger and Colwell, 1978; Baltosser, 1989; Inouye et al., 1991; Gutiérrez and Rojas, 2001; Ortiz-Pulido and Díaz, 2001; Lara, 2006; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008).

Exactly how the hummingbirds responded to the phenomena we could not reliably determine. They could have suffered an increase in mortality (as suggested by Wagner, 1946; Inouye et al., 1991), made altitudinal movements to search for food (as suggested by Ornelas and Arizmendi, 1995), or employ torpor (as suggested by Bench et al., 1997). We did not record dead hummingbirds in the sampled 12 ha during the SuCAST (but we recorded 4 dead bats in the snow), did not find any evidence of altitudinal movements or detect torpor for the hummingbirds. At nearby sites of El Chico National Park at lower altitudes (approx 2 350-2 900 m a. s. l, with 3 different kinds of vegetation: xerophic shrub, Juniperus forest and oak forest) we did not register unusual variation in hummingbird relative abundance. In the lower elevation sites we conducted the same fieldwork effort reported here, and the SuCAST effects were not so severe, with hummingbird activity and flower abundance being similar to other years.

Even though the 2008 SuCAST had an immediate drastic effect on the number of hummingbird sightings, the effect remained short-term. A month after the SuCAST hummingbird activity returned to the same levels (66 previous vs. 67 after). However, the effect on the plants was more destructive. Only 1 of 7 plant species (*L. mexicana*) displayed flowers after the climatic phenomenon. Therefore the SuCAST was costly in reproductive terms for the majority of the local plant species. Nevertheless, *L. mexicana* may have benefited from the SuCAST event. It attained all the hummingbird visits after the SuCAST and perhaps profited from an increase in pollen transference. However this was not tested. All our data indicate that the plant-hummingbird interaction system underwent a rapid recovery and that *L. mexicana* was a main element providing nectar sources to hummingbirds a month after the SuCAST.

The rapid recovery detected of the plant-hummingbird interaction could be explained by the high temporal and spatial variability of the hummingbird-plant interaction systems (Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008). In nature the flower abundance varies and is an aggregated source in time and space, usually located in isolated patches with high local abundance (e.g. Baltosser, 1989; Fleming, 1992; Díaz-Valenzuela, 2008; Ortiz-Pulido y Vargas-Licona, 2008). At our study site, without the occurrence of SuCAST, it has been detected that the flower abundance in 50 x 50 m patches can change from thousands to zero within 4

days (Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008). From a local perspective, i.e., 50 x 50 m, it is possible that the change in floral density originated by the 2008 SuCAST is very similar to the variation which occurs naturally in our study site. However, from a landscape perspective, i.e., 12 ha or more, the 2008 SuCAST imposed a serious energetic challenge to hummingbirds, since the flowers of many plant species disappeared from the landscape.

In the 2008 SuCAST event, we detected that flower availability was reduced significantly in the landscape and this was related to hummingbird activity. During normal conditions, the landscape of El Chico National Park shows ~5.68 KJ/ha in floral nectar (Ortiz-Pulido and Lara, unpub. data), and a White-eared Hummingbird individual (~3.5 g) needs ~27 kJ/day to survive (based on Baltosser, 1989, and Montgomerie y Gass, 1981, estimates). In a SuCAST event, when ~98% of the flowers disappear, the available nectar energy is reduced at the landscape level. In such conditions hummingbirds either die or deal with the stressful conditions, by moving away or using torpor (as suggested by Wagner, 1946; Inouye et al., 1991; Ornelas and Arizmendi, 1995; Bench et al., 1997). The consequences at the community level are different in each case. If hummingbirds die, some community dynamics could be disrupted or will be decreased for some time. Among the disrupted community dynamics are the hummingbird-plant interactions and the seed production of hummingbird pollinated plant species. If the hummingbirds died, we hypothesized that the interactions would be re-established slowly after the SuCAST, since hummingbird species must explore and colonize the site again. Community dynamics re-start would depend, in this case, upon the response of the hummingbirds to the SuCAST. On the other hand, if hummingbirds flew away or used torpor, we hypothesized that the interaction could be re-started swiftly after the SuCAST, as individual hummingbirds would only need to return to the site and continue with their normal activities when the flowers reappear. However, there is evidence that suggests that a bird species can survive only few hours in torpor state (Bicudo et al., 2002), so torpor may only be a temporal answer for hummingbirds to SuCAST events. If hummingbirds fly away or use torpor, community dynamics re-start depends on the reaction of the plants to the SuCAST, because hummingbirds are still present in the landscape.

When a SuCAST occurs, surely some hummingbirds die, others fly away and others may endure part of the SuCAST using torpor. Unfortunately, the hummingbird primary reaction to SuCAST has not been determined yet. This study revealed evidence that indicates that hummingbird activity was reduced during a SuCAST event, but the causes remain yet unknown.

Acknowledgments

We thank the El Chico National Park Direction for permissions and their logistical support in field, Nadja Weisshaupt for the English translation and 2 anonymous reviewers, whose kind suggestions helped us to improve an early version of this paper. Financial support was given by the Programa de Mejoramiento del Profesorado (Secretaría de Educación Pública - México), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (doctoral scholarship to RDV and sabbatical scholarship to ROP) and the Consejo de Ciencia y Tecnología-Hidalgo (project Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo, segunda fase, Fomix-CONACyT-2008-95828).

Literature cited

- Addinsoft, 2007, Program XLstat v. 2007.5. Addinsoft. Barcelona, España.
- Arregui, A. L. 2004. ¿A qué nivel de la escala espacial seleccionan los colibríes su área de forrajeo? Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid, España. 27 p.
- Baltosser, W. H. 1989. Nectar availability and habitat selection by hummingbirds in Guadalupe Canyon. *Wilson Bulletin* 101:559-578.
- Bech, C., A. Abe, J. F. Steffensen, M. Berger and J.E.P.W. Bicudo. 1997. Torpor in three species of brazilian hummingbirds under semi-natural conditions. *The Condor* 99:780-788.
- Bicudo, J. E. P. W., A. C. Bianco and C. R. Vianna. 2002. Adaptive thermogenesis in hummingbirds. *The Journal of Experimental Biology* 205:2267-2273.
- Buzato, S., M. Sazima and I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32:824-841.
- Calderón, G. and J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de ecología A.C., CONABIO, Xalapa, Veracruz, México. 1406 p.
- COEDE-UAEH (Consejo Estatal de Ecología y Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo). 2004. Ordenamiento Ecológico Territorial del Valle Pachuca-Tizayuca. Consejo Estatal de Ecología-Hidalgo, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Diario oficial del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. México. Mayo 2004. 468 p.
- DeSante, D. F., O. E. Williams and K. M. Burton. 1993. The monitoring avian productivity and survivorship (MAPS) program: overview and progress. In *Status and management of neotropical migratory birds*, D. M. Finch and P. W. Stangel (eds.). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service. Fort Collins, Colorado. p. 208-222.
- Díaz-Valenzuela, R. 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí- planta, en tres niveles de las escalas espacial, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano. Tesis maestría, Universidad de Alicante-CIBIO. Alicante, España. 59 p.
- Dutilleul, P. 1993. Modifying the t-test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49:305-314.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46:257-291.
- Feinsinger, P. and R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical néctar feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar- feeding birds and mammals track their food resources? In *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*, M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (eds.). Academic Press, San Diego, California. p. 355-391.
- Gass, C. L., M. T. Romich and R. K. Suarez. 1999. Energetics of hummingbirds foraging at low ambient temperature. *Canadian Journal of Zoology* 77:314-320.
- Gutiérrez, A. and S. Rojas. 2001. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de grado, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 125 p.
- Howell, S. N. G. 2002. *Hummingbirds of North America. The photographic guide*. Princeton University Press. Princeton. 219 p.
- Inouye, D. W., W. A. Calder and N. M. Waser. 1991. The effect of floral abundance on feeder censuses of hummingbird populations. *Condor* 93:279-285.
- Kalela, O. 1949. Changes in geographic ranges in the avifauna of northern and central Europe in relation to recent changes in climate. *Bird-Banding* 20:77-103.
- Knopf, F. L. and J. A. Sedgwick. 1987. Latent population responses of summer birds to a catastrophic climatological event. *Condor* 89:869-873.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a highland temperate forest in Mexico. *Ecoscience* 13:23-29.
- Legendre, P., M. R. T. Dale, M. J. Fortin, J. Gurevitch, M. Hohn and D. Myers. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography* 25:601-615.
- Martínez-García, V. 2006. Interacciones Colibrí-Planta en tres tipos de vegetación de la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Tesis, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. México. 57 p.
- Mauricio, E. 2005. Interacción colibrí-planta: variación espacial en un matorral xerófilo de Hidalgo, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México. 58 p.
- Montgomerie, R. D. and C. L. Gass. 1981. Energy limitations of hummingbird populations in tropical and temperate communities. *Oecologia* 50:162-165.
- Mota-López, D. [online] 2008. Cubre nieve al menos siete

- municipios de Hidalgo. <<http://www.eluniversal.com.mx/notas/471512.html>> El Universal Newspaper. Pachuca, Hidalgo, México. 2 January 2008.
- Ordano, M. 2003. Cambio climático y efectos sinérgicos. *In* Conservación de aves, Experiencias en México, H. Gómez de Silva and A. Oliveras-de Ita (eds.). CIPAMEX. México D.F. p. 214-216.
- Ornelas, J. F. and M. C. Arizmendi. 1995. Altitudinal migration: implications for conservation of avian Neotropical migrants in Western Mexico. *In* Conservation of Neotropical Migratory Birds in Mexico, M. H. Wilson and S. A. Sader (eds.). Maine Agricultural and Forest Experiment Station. Orono, ME. p. 98-112.
- Ortiz-Pulido, R. and R. Díaz. 2001. Distribución y densidad de colibríes en la zona baja del centro de Veracruz, México. *Ornitología Neotropical* 12:297-317.
- Ortiz-Pulido, R. and G. Vargas-Licona. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical* 19:473-483.
- Ortiz-Pulido, R., V. Martínez-García and J. Bravo-Cadena. 2006. Colibríes, Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Dirección de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Pachuca, Hidalgo, México. 20 p.
- Ortiz-Pulido, R., E. Mauricio-López, V. Martínez-García, V. and J. Bravo-Cadena. 2008. ¿Sabes quien vive en el Parque Nacional El Chico? Colibríes. Universidad Autónoma de Estado de Hidalgo, Secretaría de Educación Pública-Hidalgo, Dirección del Parque Nacional El Chico. Pachuca, Hidalgo, México. 26 p.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, J. Bartley, R. W. Buddemeier and A. G. Navarro-Sigüenza. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144:21-30.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeier and D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626-629.
- Pickett, S. T. A. and P. S. White (eds.). 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. New York. 472 p.
- Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho and L. M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321-327.
- Rotenberry, J. T., R. J. Cooper, J. M. Wunderle and G. K. Smith. 1993. Incorporating effects of natural disturbances in managed ecosystems. *In* Status and management of Neotropical migratory birds, D. M. Finch and P. W. Stangel (eds.). U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service. Fort Collins, Colorado. p. 103-108.
- Stiles, F. G. 1977. Coadapted competitors: the flowering season of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science* 198:1177-1178.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbirds food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10:194-210.
- Tejeda-Cruz, C. and W. J. Sutherland. 2005. Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation* 7:169-179.
- Tejeda-Cruz, C. and W.J. Sutherland. 2005. Cloud forest bird responses to unusually severe storm damage. *Biotropica* 37:88-95.
- Villada, M. M. 1873. Troquilidos del Valle de México, su descripción y sinonimia adoptada por el profesor John Gould, con algunas notas sobre sus costumbres. *Naturaleza* 2:339-369.
- Wagner, H. O. 1946. Food and feeding habits of Mexican Hummingbirds. *Wilson Bulletin* 58:69-132.
- Watkinson, A. R. and J. A. Gill. 2002. Climate change and dispersal. *In* Dispersal, J. M. Bullock (ed.). Blackwell Science. Oxford. p. 410-428.
- Watkinson, A. R., J. A. Gill and M. Hulme. 2004. Flying in the face of climate change: a review of climate change, past, present and future. *Ibis* 146:S4-S10.
- Williamson, S. L. 2001. A Field Guide to Hummingbirds of North America. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin. Boston. 263 p.
- Wolf, L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor* 72:1-14.



Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas

Reanalyzing alpha diversity: alternatives to understand and compare information about ecological communities

Claudia E. Moreno¹✉, Felipe Barragán¹, Eduardo Pineda² y Numa P. Pavón¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 69-1, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.

²Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología, A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ cmoreno@uaeh.edu.mx

Resumen. El índice de entropía de Shannon y otras medidas de complejidad se utilizan frecuentemente para evaluar la diversidad de especies en comunidades ecológicas, aun cuando su comprensión es difícil y sus valores no son comparables. En este trabajo se muestra que los números efectivos de especies (medidas de diversidad verdadera) permiten obtener una interpretación intuitiva y fácilmente comparable de la diversidad de especies. Se ejemplifica su uso reanalizando los datos de 4 trabajos publicados en la Revista Mexicana de Biodiversidad (realizados en distintos ecosistemas y regiones de México, con distinta resolución taxonómica y enfocados en distintos grupos biológicos). Se utilizan modelos de estimación en los que se considera que las muestras son representaciones incompletas de las comunidades. Se explica también la manera en que las medidas de diversidad de distinto orden incorporan a las especies según su abundancia en la comunidad. Los resultados obtenidos pueden resultar de especial interés cuando los valores de diversidad se utilizan para proponer medidas para el manejo de recursos y la conservación biológica.

Palabras clave: diversidad verdadera, especies equivalentes, especies igualmente comunes, índice de Shannon, riqueza, equidad, dominancia, abundancia.

Abstract. The Shannon index of entropy and related measures of compositional complexity are often used to assess species diversity in ecological communities, even when they are difficult to understand and their values are not comparable. This paper shows that the effective numbers of species (true diversity measures) allows for a more intuitive interpretation, and offers easily comparable values of species diversity. Their use is exemplified by reanalyzing the data from 4 studies published in the Revista Mexicana de Biodiversidad (done in different ecosystems and regions of Mexico, with different levels of taxonomic resolution and different biological groups). Diversity estimation models are also used; these assume that samples are incomplete representations of communities. This paper also offers an explanation of how diversity measures of different orders incorporate species depending on their abundance in the community. This may be especially useful when the diversity values are used to support proposals for resource management and biological conservation.

Key words: true diversity, species equivalents, equally common species, Shannon index, richness, evenness, dominance, abundance.

Introducción

La diversidad de especies es un tema central tanto en ecología de comunidades como en biología de la conservación. Su estudio ha adquirido mayor relevancia en los últimos años debido a su posible relación con el funcionamiento de los ecosistemas (a través de procesos tales como la productividad y la estabilidad) y por su modificación como resultado de actividades humanas (MacLaurin y Sterelny, 2008). A pesar de su amplio uso, el concepto

de diversidad de especies no siempre es claro, y su definición y cuantificación han generado mucha polémica durante más de medio siglo. Desde la década de los 70 del siglo pasado, se habían detectado problemas semánticos, conceptuales y técnicos, ante los cuales se concluyó que la diversidad de especies se había convertido en un concepto sin sentido (Hurlbert, 1971), y que las medidas de diversidad disponibles eran simplemente respuestas para las cuales aún no se habían generado las preguntas (Poole, 1974). Esta inquietud se generó al tratar como sinónimos de la diversidad el fenómeno biológico y el valor obtenido mediante el cálculo de algún índice de complejidad (Pie-

Recibido: 17 agosto 2010; aceptado: 11 mayo 2011

lou, 1980). Actualmente no está en discusión la existencia de la diversidad de especies como una propiedad real de las comunidades ecológicas, lo cual vale la pena evaluar (Podani, 2006). Tal vez no sea una propiedad inequívoca e inherente (Molinari, 1989; Ricotta, 2005), pero los distintos significados del término diversidad pueden ser útiles bajo diferentes perspectivas.

Desde el enfoque de la ecología de comunidades, la diversidad de especies es esencialmente un concepto relacionado con la estructura de las comunidades: el recíproco de un promedio de las abundancias relativas (Hill, 1973). Por lo tanto, teóricamente, si en una comunidad todas las especies tienen exactamente la misma abundancia (*i.e.* son igualmente comunes, o equivalentes en número), entonces la diversidad debe ser proporcional al número de especies (riqueza específica). Lo que es necesario enfatizar es que las herramientas de medición aplicables al concepto de diversidad no deben confundirse con las teorías que las soportan (Hill, 1973).

Queremos o necesitamos medir la diversidad porque, como en cualquier ciencia, las medidas permiten describir los componentes del sistema bajo estudio, hacer comparaciones entre sistemas y porque representan la materia prima para generar teorías (Maclaurin y Sterelny, 2008). Así, en ecología de comunidades necesitamos medidas apropiadas de la diversidad para generar y poner a prueba teorías sobre la coexistencia de las especies, los procesos dinámicos de los ecosistemas, los determinantes históricos y el impacto de las actividades humanas, entre otros temas. De igual forma, es posible comparar la magnitud de la diversidad entre 2 o más comunidades (por ejemplo, entre diferentes tipos de hábitat, en distintos momentos de tiempo, o a través de gradientes ambientales naturales o antrópicos). Además, los cambios en la magnitud de la diversidad pueden utilizarse para justificar acciones de protección de los ecosistemas. Entonces, si contamos con una definición clara del concepto de diversidad de especies, y tenemos razones apremiantes y justificadas para evaluarlo, necesitamos medidas adecuadas de diversidad.

Sin embargo, por décadas se ha generalizado el uso de índices sin un adecuado entendimiento de sus significados; por ejemplo, aquellos desarrollados en la teoría de la comunicación (como el índice de Shannon, Ulanowicz, 2001), que mide la entropía y no necesariamente la diversidad de una comunidad (Jost, 2006). Definimos entropía como el grado de incertidumbre en la identidad de la especie a la que pertenece un individuo seleccionado al azar de la comunidad; una comunidad donde todas las especies tienen la misma abundancia tendrá alta entropía, lo que se ha traducido como una alta diversidad.

Recientemente, Jost (2006) acuñó el término diversidad verdadera (*true diversity*) para referirse de manera

particular a medidas que conservan las propiedades intuitivamente esperadas del concepto de diversidad, como la propiedad de duplicación (véase más adelante), y para diferenciar estas medidas de la plétora de índices que se pueden encontrar en la literatura bajo el nombre de diversidad y que no cumplen con estas propiedades intuitivas. Aunque el término “verdadera” sea cuestionable y puedan proponerse otros adjetivos más adecuados (véase discusión en Jost, 2009; Moreno y Rodríguez, 2011), en la literatura reciente sobre el tema ya ha sido utilizado de esta manera. De manera relativamente rápida, se ha hecho evidente el impacto que empiezan a tener los números efectivos de especies, que son las unidades de medición de la diversidad verdadera. Por ejemplo, su cálculo ha sido ya incorporado en versiones recientes de algunos de los programas computacionales gratuitos más utilizados para la evaluación de la diversidad, como EstimateS 8.2.0 (Colwell, 2009), Partition 3.0 (Veech y Crist, 2009) y SPADE (Chao y Shen, 2010), así como en paquetes para el programa R, como Vegetarian. Asimismo, estas medidas han sido incorporadas en comentarios y revisiones conceptuales recientes sobre la diversidad de especies (*e.g.* Moreno y Rodríguez, 2010; Tuomisto, 2010a, 2010b). Incluso Ellison (2010), en el papel de editor de un foro recién publicado en la revista *Ecology*, concluye que hay un acuerdo general entre los autores de dicho foro: “...si el interés se centra en describir la diversidad de un ensamblaje, entonces los números efectivos de especies deben ser las medidas de diversidad elegidas, no la entropía”.

El objetivo general de este trabajo es explicar las bases teóricas y ejemplificar el uso de los números efectivos (de especies o de cualquier otra unidad taxonómica) como medidas de diversidad en comunidades ecológicas (diversidad alfa). Se usaron los datos de 4 estudios de caso publicados en la Revista Mexicana de Biodiversidad para: 1), ejemplificar el uso e interpretación de los números efectivos cuando se requiere comparar adecuadamente la diversidad de distintas comunidades y 2), ejemplificar el uso de modelos de estimación de la diversidad en los que se acepta que las muestras son representaciones incompletas de las comunidades. Además de obtener valores más fáciles de comprender, las conclusiones de este trabajo se compararon con las de cada estudio original, resaltando con ello la importancia que tiene la selección de medidas apropiadas de diversidad, cuando los resultados se utilizan para comparar comunidades o para proponer estrategias para el manejo de recursos y la conservación biológica.

Materiales y métodos

Compilación de datos. En este trabajo se eligieron 4 artículos publicados en la Revista Mexicana de Biodi-

versidad (Cuadro 1) como casos para ejemplificar el uso y significado de los números efectivos como medidas de diversidad. Los trabajos fueron seleccionados porque en todos ellos se analiza la diversidad, incluyen los datos originales de abundancia de cada especie en cada condición estudiada, están realizados con distintos grupos biológicos, en diferentes condiciones ecológicas, y con distinta resolución taxonómica (Cuadro 1). A continuación se describe brevemente el objetivo que cada uno de estos trabajos tuvo con respecto a la diversidad de especies que aquí reanalizamos: 1) comparar la diversidad de géneros de hongos de suelo aislados de 3 predios con diferente manejo agrícola en La Laguna, Coahuila (Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia, 2007), 2) comparar la diversidad de moluscos dulceacuicolas de 5 sitios de la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, entre la época de sequía y la época de lluvias (Cózatl-Manzano y Naranjo-García, 2007), 3) comparar la diversidad de especies de lagartijas en 9 sitios de la región del Soconusco, Chiapas, a distinta altitud y con distinto tipo de vegetación: 1 pastizal inducido, 1 sitio de selva mediana, 1 de bosque mesófilo de montaña, 5 sitios de cafetal diversificado y 1 de cafetal con sombra monoespecífica de *Inga micheliana* (Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2008) y 4) describir la diversidad de mamíferos en 4 localidades del istmo de Tehuantepec, Oaxaca (López et al., 2009). Para este último caso, en este trabajo se utilizaron solamente los datos de los murciélagos capturados con redes de niebla.

Análisis de datos. Los números efectivos como medidas de diversidad. Los datos obtenidos de los trabajos antes citados se analizaron con números efectivos (medidas de diversidad verdadera). Casi todos los índices relacionados con la diversidad de especies son funciones de la ecuación 1 (Jost, 2006):

$$\sum_{i=1}^S p_i^q \quad \text{Ecuación 1}$$

donde p_i es la abundancia relativa de la especie i , es decir, la abundancia de la especie i dividida entre la suma total de abundancias de las S especies que integran la comunidad y el exponente q es el orden de la diversidad (Hill, 1973; Jost, 2006; véase párrafo posterior). Los índices de diversidad se expresan en diferentes unidades, y por lo tanto sus valores son difíciles de interpretar. Por ejemplo, el índice de entropía de Shannon se expresa en unidades llamadas *nats*, cuando la base del logaritmo empleado es e ; en *bits*, cuando la base es 2; o en *decits*, cuando la base es 10 (Tuomisto, 2010a). En este trabajo se usó una transformación que sí permite elaborar una interpretación unificada e intuitiva de la diversidad de especies, mediante el uso

de números efectivos, llamada qD (*sensu* Jost, 2006) o N_a (*sensu* Hill, 1973) a través de la ecuación 2:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)} \quad \text{Ecuación 2}$$

donde qD es la diversidad. Para una conversión sencilla de los índices comunes (índice de Shannon o de Simpson) en números efectivos, véase el cuadro 1 de Jost (2006). Por ejemplo, el tradicional índice de entropía de Shannon:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

se convierte fácilmente en una medida de diversidad al expresarlo como ${}^1D = \exp(H')$ (Jost, 2006).

El exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies; es decir, la influencia que pueden tener las especies comunes o las especies raras en la medida de la diversidad. En sentido figurado, es un indicador que determina cuántas especies son consideradas en la muestra analizada, dependiendo de su nivel de rareza (Hill, 1973; Fig. 1). Por ejemplo, la diversidad de orden cero ($q = 0$) es completamente insensible a las abundancias de las especies; por lo tanto, el valor obtenido equivale simplemente a la riqueza de especies (Fig. 1). Los valores de q menores de 1 sobrevaloran las especies raras; cuando $q = 1$, todas las especies son incluidas con un peso exactamente proporcional a su abundancia en la comunidad; los valores de q mayores a 1, toman más en cuenta las especies comunes (Hill, 1973; Fig. 1). Aunque q puede tomar cualquier valor por ser una medida continua, no es prudente utilizar cualquier número (Hill, 1973). Lo aconsejable es reconocer cuál aspecto de la distribución de frecuencias se desea analizar, dependiendo de las características del fenómeno estudiado, y, posteriormente, seleccionar alguna de las posibilidades (Fig. 1).

La diversidad medida con números efectivos cumple, entre otros requerimientos matemáticos, con la propiedad de duplicación descrita por Hill (1973) y explicada también en los trabajos de Jost (2006, 2007, 2010). Imaginemos una comunidad A con S especies cuyas abundancias relativas son $p_1 = p_1 \dots p_S$. Si dividimos a cada una de estas S especies en 2 grupos repartiendo su abundancia justo a la mitad ($p_i/2$), y luego consideramos a cada grupo como una especie distinta, tendríamos una nueva comunidad B. Intuitivamente esperaríamos que la comunidad B tenga una diversidad que fuera exactamente el doble que la diversidad de la comunidad A. Usando la medida qD , efectivamente la comunidad B tendrá el doble de diversidad

Cuadro 1. Estudios de caso de los cuales fueron obtenidos los datos para el cálculo de números efectivos en este trabajo*

<i>Estudio de caso*</i>	<i>Región geográfica</i>	<i>Grupo biológico</i>	<i>Condiciones comparadas</i>	<i>Índice de diversidad empleado</i>	<i>Comparación estadística entre índices</i>
1. Hongos de La Laguna	La Laguna, Coahuila	Géneros de hongos del suelo	Tres predios en los municipios de Matamoros y Viesca	Shannon y Simpson	Intervalos de confianza al 95% para el índice de Shannon
2. Moluscos de El Edén	Reserva ecológica El Edén, Quintana Roo	Especies de moluscos dulceacuícolas	Época de sequía y época de lluvias en 5 sitios	Shannon	Prueba pareada de rangos de Wilcoxon (Wilcoxon Matched-Pairs Signed Ranks test)
3. Lagartijas del Soconusco	Soconusco, Chiapas	Especies de lagartijas	Nueve tipos de hábitat, incluyendo cafetales, bosques primarios y un pastizal	Shannon	Prueba de t modificada por Hutcheson
4. Murciélagos del istmo	Laguna Inferior, istmo de Tehuantepec, Oaxaca	Especies de mamíferos (en este trabajo se reanalizan sólo los datos de murciélagos)	Cuatro localidades con diferentes tipos de vegetación	Shannon	Análisis de varianza (ANOVA) y prueba de Tukey-Kramer para la diversidad promedio, intervalos de confianza al 95% para la diversidad acumulada

*Referencias: estudio de caso 1, Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia (2007); estudio de caso 2, Cózatl-Manzano y Naranjo-García (2007); estudio de caso 3, Macip-Ríos y Muñoz-Alonso (2008); estudio de caso 4, López et al. (2009).

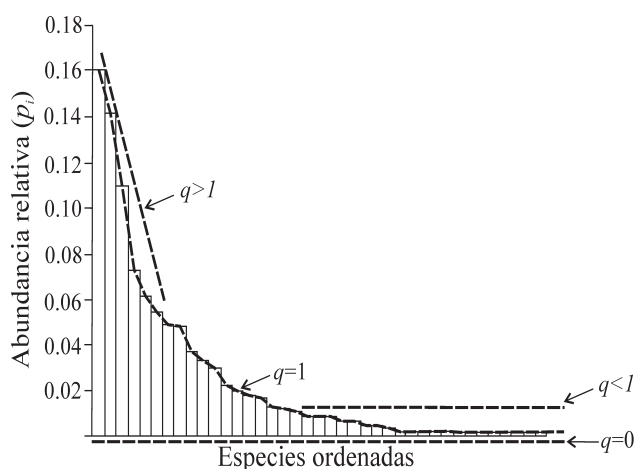


Figura 1. Distribución de las abundancias de las especies en una comunidad virtual. La más abundante a la izquierda; las más raras a la derecha. Líneas discontinuas: componentes de la comunidad considerados al evaluar la diversidad (qD) con distintos valores del parámetro q . En el caso más extremo ($q=0$), la diversidad es igual a la riqueza de especies, sin considerar las abundancias relativas; en otros casos la diversidad puede dar más peso a las especies raras ($q<1$), a las dominantes ($q>1$), o considerar a todas con un peso proporcional a su abundancia ($q=1$).

que la comunidad A (independientemente de los valores de p_i y de q). Además, el principio de replicación (Jost, 2007, 2010) dice que si tenemos N comunidades con el mismo número de especies e igualmente diversas, sin ninguna especie compartida entre ellas, la diversidad del conjunto de estas comunidades debe ser igual a N veces la diversidad de una sola comunidad. La diversidad medida con números efectivos se comporta de acuerdo con estas propiedades, mientras que con índices como el de Shannon o el de Simpson esto no ocurre (Jost, 2006, 2007). Además, se expresan en unidades que han sido llamadas especies igualmente comunes (MacArthur, 1965), número efectivo de especies (Hill, 1973; Jost, 2006; Tuomisto 2010a y b) o número de especies equivalentes (Jost, 2006; 2007). Por ejemplo, si para una determinada comunidad con 20 especies encontramos una diversidad con el índice de Shannon de 2.85 *nats*, al convertirlo en $\exp(H')$ tendríamos una diversidad una diversidad de $^1D=17.29$ especies efectivas. Esto significa que la diversidad de esa comunidad es igual a la diversidad que tendría una comunidad virtual con 17.29 especies, en la cual todas las especies tuvieran exactamente la misma abundancia. Por lo tanto, la diversidad qD expresada como un número efectivo de especies mide la

diversidad que tendría una comunidad integrada por i especies igualmente comunes ($p_1 = p_2 = p_3 = \dots p_s$). El término efectivo se utiliza igualmente en física, economía, genética y otras disciplinas. Por ejemplo, en ciencias políticas se pueden comparar los sistemas electorales entre países mediante el uso del número efectivo de partidos políticos, que pondera el número de partidos con su correspondiente participación relativa en las votaciones.

Una ventaja de expresar la diversidad de una comunidad en números de especies efectivas es que permite comparar la magnitud de la diferencia en la diversidad de 2 o más comunidades. La mayoría de los estudios que utilizan el índice de Shannon como medida de diversidad suelen comparar la diversidad entre comunidades mediante pruebas como la t modificada por Hutcheson, para comparar 2 índices de Shannon (Zar, 1999) o mediante intervalos de confianza al 95% obtenidos a través de técnicas de remuestreo (como *bootstrap*). Este tipo de pruebas estadísticas pueden ser útiles para concluir si hay diferencias significativas entre valores del índice de Shannon. Pero desde el punto de vista biológico, además de las diferencias estadísticamente significativas, resulta aún más interesante conocer la magnitud de la diferencia en la diversidad de 2 o más comunidades. Esto no es fácil de evaluar con el índice de entropía de Shannon pues su comportamiento no es lineal (véase explicación y pruebas matemáticas en Jost, 2006). En este trabajo, además de comparar estadísticamente la diversidad por medio de intervalos de confianza (obtenidos mediante estimadores, como se explica en la siguiente sección), se compara directamente qué tan diferente es la diversidad entre comunidades de la siguiente manera: si una comunidad A tiene una diversidad D_A mayor que la diversidad D_B de la comunidad B, entonces la comunidad A tendrá D_A/D_B veces más diversidad que la comunidad B. O de otra manera, si la comunidad A tiene una diversidad D_A mayor que la diversidad D_B de la comunidad B, entonces la comunidad B tendrá solamente un porcentaje $(D_B \times 100)/D_A$ de la diversidad que tiene la comunidad A.

Análisis de datos. Diversidad observada vs. diversidad estimada. Debido a que una comunidad generalmente está integrada por un gran número de especies con abundancias relativamente bajas, cuando se realiza un muestreo y cada individuo se reconoce taxonómicamente, algunas especies raras en la comunidad pueden no estar representadas en la muestra. Este es el caso más común en trabajos de campo de ecología de comunidades, porque el esfuerzo de muestreo invertido suele ser insuficiente para registrar a todas las especies por restricciones logísticas. El resultado es que la diversidad observada en la muestra suele ser menor a la diversidad que se esperaría encontrar en la comunidad. Para subsanar este problema se han generado modelos

matemáticos que permiten estimar la diversidad total de la comunidad. Algunos ejemplos de tales modelos son los estimadores de Chao, Jackknife y ACE (Chao, 1984, 1987; Moreno, 2001; Espinosa-Escalante, 2003; Chao et al., 2009; Beck y Schwanghart, 2010) los cuales se han vuelto de uso común para estimar la riqueza de especies. Si en los estudios de caso reanalizados hubiera un submuestreo de las comunidades, entonces la diversidad observada pudiera ser distinta de la diversidad esperada. Por ello, en este trabajo se calculan los valores de números efectivos con 3 valores de q (0, 1 y 2) con base en la información observada en la muestra y, además, se utilizan estimadores de estos mismos parámetros. Los estimadores utilizados consideran como medida de completitud de los inventarios la cobertura de la muestra (*sample coverage*), que representa la fracción de las abundancias totales de la comunidad que están representadas en la muestra; es decir, el número de individuos del universo del cual se obtiene la muestra, dividido entre el número de individuos observados en la muestra (Chao y Shen, 2003). Una razón para utilizar la cobertura de la muestra es que la representatividad de una muestra depende no solo del número de especies que faltan, sino también de sus abundancias promedio. Una muestra que no logra registrar el 50% de las especies parece muy mala, pero si ese 50% faltante representa solo el 1% de los individuos totales, entonces tal vez la muestra pueda considerarse aceptable, aún cuando no detecte muchas especies. Teóricamente, es imposible estimar la riqueza a partir de muestras pequeñas; sin embargo, la riqueza de especies, a una cobertura de muestra dada, es un número bien definido que puede ser estimado con la precisión que se desee. El inverso en la cobertura de la muestra es la probabilidad de descubrir una nueva especie si se añade una observación adicional (un nuevo individuo). Es decir, entre más completa (o mejor cubierta) se tenga la muestra, es menos probable que un individuo colectado en el siguiente muestreo sea de una especie no registrada. Un estimador bien conocido para esta probabilidad es la proporción de especies con un solo individuo (*singletons*) en la muestra. En teoría, los estimadores basados en la cobertura de las muestras tienen una base sólida y funcionan muy bien en simulaciones (Chao y Shen, 2003). Para cada valor de q , se han propuesto distintos estimadores; para simplificar, en este trabajo, se seleccionó solamente uno de ellos para cada orden de diversidad. Para la diversidad de orden 0 (riqueza de especies), se utilizó el estimador no-paramétrico ACE (*Abundance-based coverage estimator*, Chao y Lee, 1992). Para la diversidad de orden 1 (exponencial del índice de Shannon), se utilizó un estimador del índice de Shannon propuesto para casos donde no se tiene un conocimiento completo de la comunidad (*Bias-corrected Shannon diversity estimator*, Chao y Shen, 2003). Este estimador corrige

el sesgo del submuestreo y sus intervalos de confianza han demostrado tener una probabilidad de cobertura de muestra satisfactoria, por lo que funciona razonablemente bien aún cuando hay una fracción relativamente grande de especies faltantes (Chao y Shen, 2003; Beck y Schwanghart, 2010). Cuando se calcula el exponencial de este estimador, se obtiene una buena medida de diversidad estimada, recomendable porque no tiene sesgo cuando en la muestra se han registrado por lo menos la mitad de las especies de la comunidad (Beck y Schwanghart, 2010). Finalmente, para la diversidad de orden 2 (inverso del índice de Simpson) se utilizó el estimador MVUE (*Minimum variance unbiased estimator*, Chao y Shen, 2010). Todos estos estimadores fueron calculados para las condiciones de cada estudio de caso mediante el programa SPADE (Chao y Shen, 2010).

Resultados

Estudio de caso 1: hongos del suelo en La Laguna (Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia, 2007). La riqueza ($q = 0$) claramente diferencia al predio de Tierra Blanca como el más rico en géneros de hongos (23 géneros), pero consideró los predios de San Jorge y El Chupón con la misma riqueza (12 géneros en cada predio, Fig. 2A; Cuadro 2). Al incluir todos los géneros y su abundancia relativa en la medida de diversidad ($q = 1$), se encontró la misma tendencia descrita por los autores, pues a pesar de tener la misma riqueza, el predio San Jorge es claramente más diverso que El Chupón (Fig. 2B). Finalmente, con la medida de diversidad de orden 2 ($q = 2$) el predio San Jorge alcanza una diversidad incluso mayor que la del predio Tierra Blanca (Fig. 2C) y se observó que en este predio los géneros comunes tienen mayor equidad que los géneros comunes de Tierra Blanca (Fig. 2D).

Con la medida de diversidad de orden 1 se encontró que el predio Tierra Blanca tiene una diversidad igual a la que tendría una comunidad teórica de 6.82 géneros donde todos ellos tuvieran la misma abundancia. Por su parte, el predio San Jorge tiene una diversidad igual a la que tendría una comunidad de 5.58 géneros efectivos, y El Chupón tiene 3.30 géneros efectivos. Al expresar estas equivalencias, se concluye que el predio Tierra Blanca es 1.22 veces más diverso en géneros de hongos que el predio San Jorge. Por su parte, el predio San Jorge es 1.69 veces más diverso que el predio El Chupón, y el predio Tierra Blanca tiene más del doble (2.07 veces) de la diversidad en géneros de El Chupón. Dicho de otra manera, El Chupón tiene apenas 48.34% de la diversidad que tiene Tierra Blanca.

Estudio de caso 2: moluscos de El Edén (Cózatl-Manzano y Naranjo-García, 2007). Con la diversidad de orden 1 (Fig. 3A) se observan tendencias muy similares a las publicadas por los autores con el índice de Shannon. El

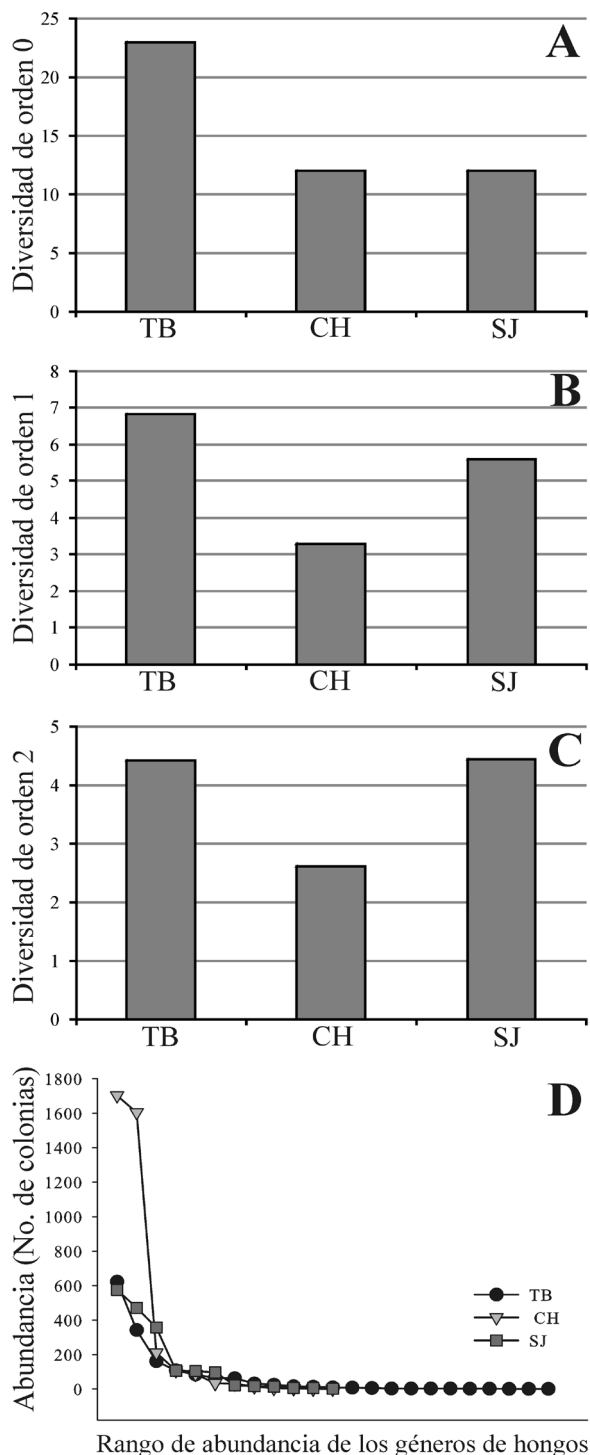


Figura 2. Diversidad de los géneros de hongos de suelo aislados de 3 predios (TB: Tierra Blanca, CH: El Chupón, y SJ: San Jorge) en La Laguna, Coahuila, por Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia (2007). A, riqueza de especies (diversidad de orden $q = 0$); B, diversidad de orden $q = 1$; C, diversidad de orden $q = 2$; D, gráfica de rango-abundancia de los hongos en los 3 predios.

Cuadro 2. Resultados del análisis de la diversidad de 4 estudios de caso. Se indican los valores del índice de Shannon originalmente publicados y los valores de números efectivos observados y estimados

<i>Estudio de caso</i>	<i>Condiciones comparadas</i>	<i>Índice de Shannon</i>	<i>Diversidad observada</i>			<i>Diversidad estimada</i>		
			⁰ D	¹ D	² D	⁰ D	¹ D	² D
1. Hongos de la Laguna	Tierra Blanca	1.89	23	6.82	4.42	25.20	6.90	4.43
	El Chupón	1.19	12	3.30	2.61	14.10	3.31	2.61
	San Jorge	1.72	12	5.58	4.44	12.00	5.59	4.45
2. Moluscos de El Edén*	1D	1.57	3	2.98	2.96	3.00	3.00	3.55
	1R	3.02	9	8.12	7.76	9.20	8.32	8.69
	2D	0.92	2	1.89	1.80	3.00	2.90	3.00
	2R	0.00	1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	3D	2.58	7	6.00	5.44	8.00	7.04	7.00
	3R	2.74	9	6.67	5.74	10.20	7.06	6.17
	4D	2.24	5	4.71	4.45	8.80	9.00	10.50
	4R	2.85	8	7.19	6.67	8.90	8.81	9.50
	5D	1.82	5	3.54	2.92	5.00	3.83	3.13
	5R	2.87	10	7.33	5.72	14.80	9.43	6.88
3. Lagartijas del Soconusco**	Cdiv. I	1.61	8	5.01	3.93	8.50	5.30	4.10
	Cdiv. II	1.57	7	4.82	3.60	7.00	4.89	3.71
	SM	1.55	7	4.70	3.35	7.50	5.48	3.67
	P	1.42	5	4.12	3.60	5.00	4.20	3.85
	Cdiv. V	1.12	5	3.07	2.62	8.90	3.41	2.72
	Cdiv. III	1.07	7	2.91	1.89	7.40	3.16	1.92
	<i>C.I. micheliana</i>	1.06	4	2.89	2.55	4.00	2.98	2.64
	BM	1.05	4	2.87	2.39	6.40	3.61	2.67
	Cdiv. IV	0.83	5	2.30	1.64	5.40	2.45	1.67
4. Murciélagos del Istmo	Montecillo Santa Cruz 1	2.00	13	7.41	5.12	14.00	7.64	5.23
	Montecillo Santa Cruz 2	1.63	11	5.24	4.14	16.50	5.63	4.22
	Las Palmas	2.23	16	9.58	8.16	21.00	9.90	8.35
	Huamuchil	1.78	10	6.16	5.21	16.30	6.71	5.46

Diversidad observada y estimada: ⁰D (riqueza de especies), ¹D y ²D (denotan medidas de diversidad de orden 0, 1 y 2, respectivamente).

* Cinco sitios en la época de sequía (D) y en la época de lluvias (R).

** Cinco cafetales diversificados (Cdiv. I, Cdiv. II, Cdiv. III, Cdiv. IV y Cdiv. V), cafetal con *Inga micheliana* (*C.I. micheliana*), selva mediana (SM), pastizal (P) y bosque mesófilo (BM).

mayor contraste en la diversidad de moluscos entre épocas se detecta en el sitio 1, en el cual durante la época de sequía la diversidad es de 2.98 especies efectivas, mientras que durante la época de lluvias la diversidad es de 8.12 especies efectivas (Fig. 3A). Es decir, durante la época de lluvias la diversidad de moluscos es 2.72 veces mayor que durante la sequía. Esta magnitud de la diferencia entre épocas también se puede expresar diciendo que en la sequía se

reduce 63.15% de la diversidad presente durante la época de lluvias, lo cual es una diferencia muy importante. En el sitio 5 la diferencia en la magnitud de la diversidad es más del doble durante la época de lluvias, mientras que en los otros sitios las diferencias no son tan marcadas. Al utilizar un estimador de la diversidad se observan cambios en los sitios 3 y 4, donde la tendencia se revierte (Fig. 3B): en el sitio 3 la diversidad resultó igual en ambas épocas,

y en el sitio 4 la diversidad fue incluso mayor durante la época de sequía, aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas considerando los intervalos de confianza al 95% (Fig. 3B).

Considerando solamente la riqueza de especies observada y la riqueza esperada de acuerdo con el estimador ACE (riqueza de especies 0D , Cuadro 2), se pudo calcular que tan completos son los inventarios de los sitios para representar la máxima riqueza potencial de acuerdo con el muestreo. El sitio 4 durante la época de sequía tuvo la menor completitud del inventario de especies (57%) (Fig. 3A), por lo que la diferencia entre la diversidad observada y la estimada en ese sitio fue muy distinta, y el intervalo de confianza al 95% para la diversidad esperada de esta comunidad es muy amplio. En el sitio 2 en sequía y en el sitio 5 en lluvias los intervalos de confianza para la diversidad estimada son también muy amplios debido a que tienen completitud de 67 y 68%, respectivamente.

Estudio de caso 3: lagartijas del Soconusco (Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2008). La diversidad observada de orden 1 mostró la misma tendencia de variación entre sitios que la encontrada usando el índice de Shannon (Fig. 4A; Cuadro 2). Con esta medida de diversidad se puede decir que las comunidades de lagartijas de esta región del Soconusco chiapaneco tienen una diversidad máxima de 5 especies efectivas. Resulta de gran interés el incremento en la diversidad de orden 1 que se obtiene en los bosques primarios (selva mediana y bosque mesófilo) al utilizar un modelo de estimación (Fig. 4B). Con la diversidad observada de orden 1 la selva mediana ocupaba el tercer lugar con mayor diversidad, y el bosque mesófilo el octavo entre los 9 sitios estudiados (Fig. 4A). Sin embargo, con la diversidad estimada la selva mediana tiene el primer lugar de diversidad y el bosque mesófilo el quinto (Fig. 4B), lo cual remarca la importancia de la

conservación de los bosques primarios para este grupo de reptiles.

Además, para complementar una visión acerca de la relación entre la altitud y la diversidad de lagartijas, podemos comparar estos bosques primarios con vegetación modificada ubicada a la misma altitud utilizando los valores de diversidad estimada de orden 1. La selva mediana, con 5.48 especies efectivas, tuvo 2.23 veces más diversidad que el cafetal diversificado IV (con 2.45 especies efectivas), aún cuando ambos sitios están ubicados a 700 m de altitud. Por los intervalos de confianza al 95% se puede decir que la diversidad de la selva mediana es estadísticamente mayor que la diversidad tanto del cafetal diversificado IV como del cafetal de *Inga micheliana* (Fig. 4B). Por su parte, la diversidad del bosque mesófilo (3.61 especies efectivas) fue ligeramente mayor que la diversidad del cafetal diversificado V (3.41 especies efectivas) que está ubicado a una altitud similar, aunque en este caso la diferencia no fue estadísticamente significativa.

Estudio de caso 4: murciélagos del istmo (López et al., 2009). Los valores de diversidad estimada de orden 1 coinciden con lo descrito por López et al. (2009) (Fig. 5B; Cuadro 2), aunque con el modelo de estimación utilizado en este reanálisis los intervalos de confianza son mucho más amplios y se puede concluir que no hay diferencias estadísticamente significativas entre sitios. La mayor diversidad de Las Palmas equivale a la diversidad que tendría una comunidad de murciélagos con 9.58 especies efectivas. Esta diversidad es 1.83 veces mayor que la diversidad del sitio menos diverso (Montecillo Santa Cruz 2, con 5.24 especies efectivas). Es decir, entre el sitio de Las Palmas (donde predomina el bosque espinoso mixto, la vegetación riparia, el pastizal y los cultivos) y el sitio de Montecillo Santa Cruz 2 (donde predominan los cultivos, el pastizal y la vegetación riparia), hay una diferencia de

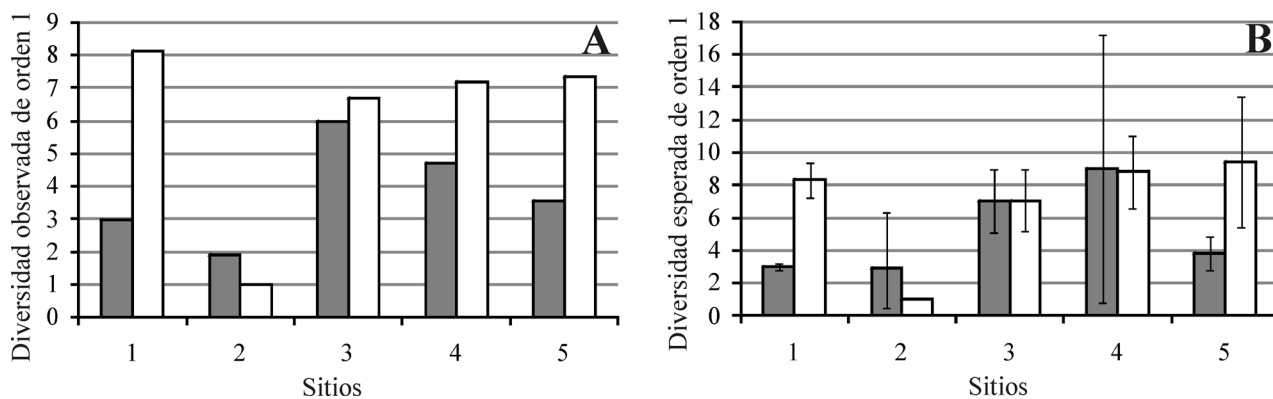


Figura 3. Diversidad (1D) observada (A) y esperada (B) de moluscos dulceacuícolas registrados por Cózatl-Manzano y Naranjo-García (2007) en 5 sitios de la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, durante la época de sequía (barra gris) y la época de lluvias (barra blanca). Las barras de error en B son intervalos de confianza al 95%.

43.13% en la diversidad. Este resultado contrasta con la interpretación a la que se puede llegar cuando únicamente se consideran los valores del índice de Shannon, ya que la diferencia en diversidad de murciélagos entre ambos sitios es apenas de 26.90%.

Al utilizar como medida la diversidad estimada de orden 2, todos los sitios resultan con un menor número de especies efectivas, pues esta medida se centra solamente en las especies más abundantes (Fig. 5C). Con la diversidad de orden 2, el sitio de Huamuchil se posiciona como el segundo sitio más diverso (Fig. 5C) y no en el tercer lugar, como con la diversidad de orden 1 (Fig. 5A), lo que se debe a que en Huamuchil la especie más abundante (*Phyllotomus discolor*) tiene menos de la mitad del número de individuos que la más abundante en cualquiera de los otros sitios, por lo que hay una mayor equidad en la distribución de abundancias entre las especies comunes (Fig. 5D).

Discusión

El uso de números efectivos permitió una mejor interpretación de la diversidad de las comunidades y las comparaciones entre sitios. Los datos del estudio de caso 1 (hongos del suelo en La Laguna) han sido especialmente útiles para ejemplificar el significado del exponente q de las medidas de diversidad, para comparar la magnitud de la diferencia en diversidad entre las comunidades estudiadas y para demostrar el uso de medidas de diversidad alfa a una resolución taxonómica distinta a la de especie. Este último punto es importante de resaltar debido a que el concepto de diversidad se puede aplicar para medir distintas clases de diversidad, dependiendo del nivel de clasificación que se

haga de las unidades de observación (Tuomisto, 2010b). En el estudio de caso 1, las unidades de observación en las comunidades son los géneros, no las especies. Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia (2007) encontraron que la diversidad de géneros de hongos, medida con el índice de entropía de Shannon, fue estadísticamente distinta (los intervalos de confianza no se traslapan) entre los 3 predios agrícolas comparados, siendo mayor en el predio Tierra Blanca, intermedia en el predio San Jorge y baja en el predio El Chupón. Estas diferencias se corroboraron en el reanálisis de este trabajo con la diversidad de orden 1 (Fig. 2B). Lo que las medidas de los números efectivos aportan, y que no es posible visualizar con el índice de Shannon, es la magnitud de las diferencias en diversidad entre los 3 predios y los elementos que determinan dichas diferencias. La baja diversidad en El Chupón se debe a que en ese predio se encontraron 2 géneros (*Penicillium* y *Fusarium*) altamente dominantes (Fig. 2D), que representan 87% de las colonias detectadas. Por otro lado, la alta diversidad de hongos en el predio San Jorge ($q = 2$) se debe a que esta medida no considera en absoluto los géneros con baja abundancia, muchos de ellos encontrados en Tierra Blanca (Fig. 2D) y se enfocó en la abundancia relativa de los géneros más comunes. Además, la diferencia en diversidad entre El Chupón y Tierra Blanca sugiere que en ambos sitios hay algunos factores que han provocado la disminución en la diversidad de géneros de hongos en 51.66%. Al comparar con el índice de entropía de Shannon, la diferencia entre estos 2 últimos predios fue de 0.698 bits, lo cual indicaría que Tierra Blanca es apenas 1.58 veces más diverso que El Chupón.

Para la diversidad de moluscos dulceacuícolas en 5 sitios de El Edén, Cózatl-Manzano y Naranjo-García

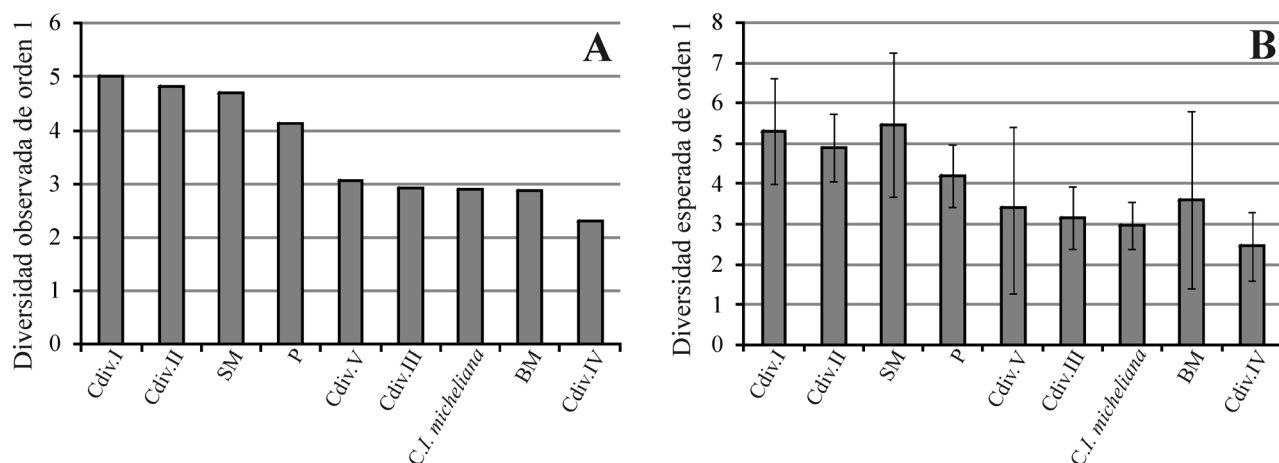


Figura 4. Diversidad (H') observada (A) y esperada (B) de lagartijas registradas por Macip-Ríos y Muñoz-Alonso (2008) en 9 sitios de la región del Soconusco, Chiapas, incluyendo 5 sitios de cafetal diversificado (Cdiv. I al V), un sitio de cafetal con sombra mono-específica de *Inga micheliana* (C.I. *micheliana*), un pastizal inducido (P), un sitio de selva mediana (SM), y un sitio de bosque mesófilo (BM). Las barras de error en B son intervalos de confianza al 95%.

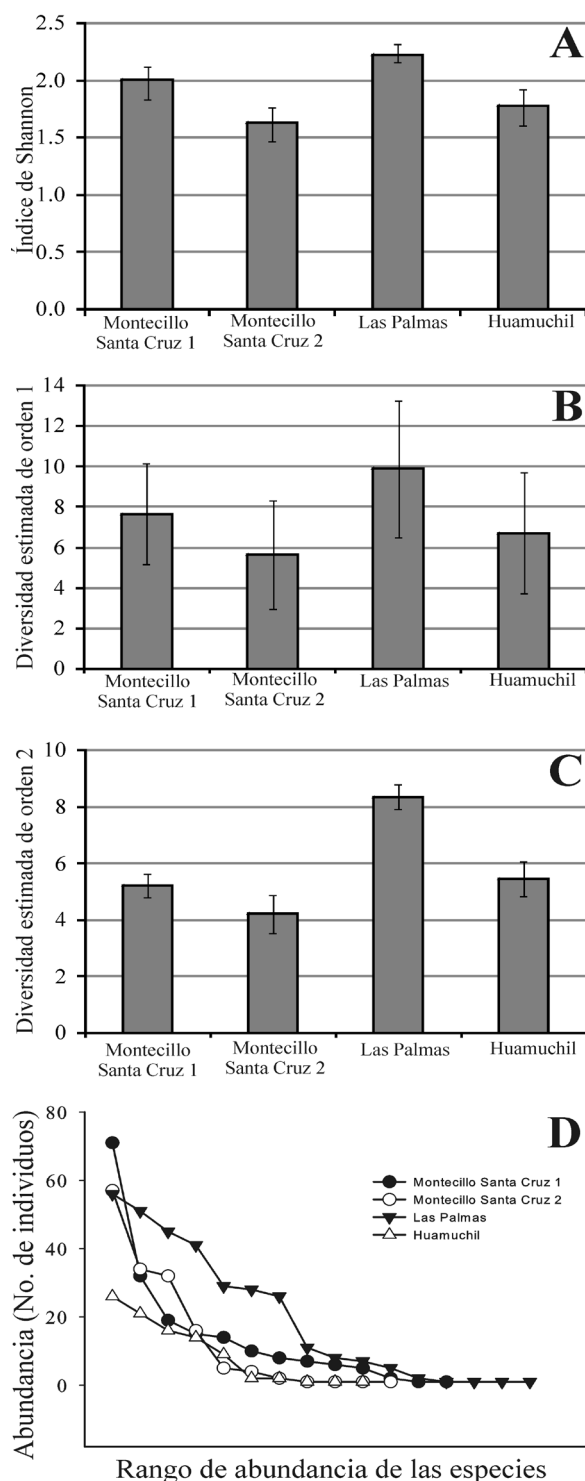


Figura 5. Índice de entropía de Shannon (A), diversidad estimada (B: 1D , C: 2D) y patrón de rango-abundancia (D) de los murciélagos capturados con redes de niebla por López et al. (2009) en 4 sitios del istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Las barras de error en A, B y C son intervalos de confianza al 95%.

(2007), utilizando el índice de Shannon con logaritmo base 2, no encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la época de sequía y la época de lluvias por lo que concluyen que el índice de Shannon “dio poca información”. Sin embargo, sólo uno de los sitios (sitio 2) tuvo menor diversidad (1 especie) durante la época de lluvias, mientras que en los otros 4 sitios, la diversidad durante esta época fue mayor (Cuadro 2).

Los autores consideraron que para estudios posteriores es recomendable realizar un esfuerzo de muestreo durante más tiempo y a intervalos más frecuentes, combinando técnicas de muestreo. Por lo anterior, utilizando la información del estudio de caso 2, en este trabajo se ha comparado la diversidad observada en las muestras con la diversidad estimada mediante modelos basados en el supuesto de que las muestras no incluyen todas las especies que existen en la comunidad. La razón de las diferencias encontradas entre los sitios radica, al parecer, en un nivel de muestreo insuficiente. Cózatl-Manzano y Naranjo-García (2007) utilizaron diferente número de cuadros de muestreo en los 5 sitios, muestreando con mayor intensidad en sitios de vegetación densa y con menor intensidad en lagunas con pocas asociaciones vegetales y substratos, pero no proporcionan información más precisa sobre su esfuerzo de muestreo. En general, si una comunidad está submuestreada, los estimadores de diversidad basados en la cobertura de la muestra darán valores notablemente más altos que los de la diversidad observada (Chao y Shen, 2003).

Macip-Ríos y Muñoz-Alonso (2008) estudiaron la comunidad de lagartijas en 9 sitios a distinta altitud y con distinto tipo de vegetación y, con base en el índice de Shannon, concluyeron que hay diferencias significativas en la diversidad de lagartijas entre 2 grupos de sitios: uno con alta diversidad, integrado por la selva mediana, el pastizal y los cafetales diversificados I y II (ubicados a baja altitud), y otro con baja diversidad, conformado por los cafetales diversificados III, IV y V (ubicados a mediana altitud), el cafetal de *Inga micheliana* y el bosque mesófilo. Además, encontraron una relación inversa significativa entre la diversidad y la altitud. En general, los autores concluyeron que sus análisis de la diversidad de lagartijas apoyan la hipótesis de que los cafetales con sombra diversificada ubicados a menos de 700 m de altitud funcionan como un refugio para la biodiversidad, por lo que se requieren estrategias adecuadas para su conservación. Sin embargo, mencionan que sus inventarios tienen una completitud baja en la selva mediana y en el bosque mesófilo (46.94% y 64.10% de acuerdo con el estimador ICE, respectivamente). En general, los resultados encontrados en este trabajo corroboran la observación de Macip-Ríos y Muñoz-Alonso (2008) en relación con la alta diversidad de lagartijas en cafetales bajo los 700 m de altitud con sombra

diversificada. Sin embargo, el uso de medidas de números efectivos de especies y de estimadores de la diversidad permitió resaltar la importancia de la conservación de los bosques primarios, especialmente de la selva mediana, pues este hábitat tiene más del doble de la diversidad de lagartijas que un cafetal diversificado ubicado a la misma altitud.

Finalmente, López et al. (2009) encontraron diferencias significativas en la diversidad promedio de murciélagos por noche en 4 localidades del istmo de Tehuantepec, utilizando el índice de Shannon. El sitio Las Palmas fue significativamente más diverso que el sitio Huamuchil, y la diversidad acumulada con el índice de Shannon fue también significativamente más alta en Las Palmas que en los otros 3 sitios (Fig. 5A). Con las medidas utilizadas en este trabajo, más allá de la significancia estadística de las diferencias, se resalta cuánta diversidad se gana o se pierde entre los sitios. Además, se describen los elementos de la estructura de las comunidades que generan las diferencias en la diversidad de especies.

Ventajas de los números efectivos de especies como alternativa para evaluar la diversidad ecológica. La confusión en torno al concepto de diversidad de especies se debe en gran parte al uso y abuso de índices que reflejan la complejidad de composición (*compositional complexity sensu* Jost, 2010), como la entropía, que miden conceptos relacionados con la diversidad, pero no la diversidad misma. Una de las críticas más frecuentes sobre el uso de medidas como el índice de entropía de Shannon es que no tienen una interpretación biológica clara (Molinari, 1989; Ricotta, 2005), por ello, en muchas ocasiones se decide analizar la diversidad de las comunidades considerando únicamente la riqueza de especies, aunque se tengan datos sobre su distribución de abundancias. En este trabajo se ha ejemplificado el uso de números efectivos de especies que permiten incorporar los datos de abundancia y cumplen con una serie de propiedades matemáticas acordes con la interpretación intuitiva del concepto biológico de diversidad (Jost, 2006), y que evitan conclusiones potencialmente erróneas en biología de la conservación (Jost, 2009).

El concepto de diversidad está ligado al concepto de equidad (*evenness*). Para un determinado número de especies, la diversidad tiene un valor mínimo cuando la abundancia está concentrada solamente en una especie mientras que todas las demás quedan con un solo individuo, y tiene un valor máximo cuando todas las especies son igualmente comunes. La abundancia (medida como número de individuos, biomasa, o cualquier otra unidad) es, sin lugar a dudas, un parámetro ligado a la riqueza de especies. En la cotidianidad es necesario estar conscientes de que, al realizar inventarios biológicos, frecuentemente hay sesgos en el muestreo: al tomar una muestra de una

comunidad con alta equidad es más probable registrar una mayor riqueza de especies que en una muestra tomada de una comunidad con muchas especies raras, aún cuando en realidad ambas comunidades tengan la misma riqueza de especies. Pero, ¿cuál es la relación matemática entre la riqueza, la diversidad y la equidad? Una aplicación reciente de los números efectivos de especies es la división del concepto de riqueza en 2 componentes independientes: la diversidad y la equidad (Jost, 2010). Estas transformaciones dan por resultado un conjunto de medidas con sentido biológico que pueden resultar útiles para elaborar un concepto unificado de la equidad (Jost, 2010).

En los estudios de caso que se analizaron se ve cómo la diversidad de distintos órdenes ($q = 0, q = 1, q = 2$) depende de ciertos componentes de la comunidad. Por ejemplo, si en la comunidad hay unas cuantas especies muy abundantes, la medida 2D se basará solamente en ellas, y no tomará en cuenta las especies raras. Por su parte, la medida 1D incluye tanto las especies comunes como las dominantes e incluso las raras (Fig. 1), y su valor será siempre mayor o por lo menos igual al valor de 2D . Estas diferencias en los distintos órdenes de la diversidad permiten utilizar diferentes medidas para explorar la influencia de los procesos ecológicos y evolutivos en la abundancia de las especies coexistentes. Algunos procesos ecológicos (tales como las tasas de nacimiento, mortalidad, inmigración y emigración) intervienen en las abundancias de las especies coexistentes y actúan bajo la influencia de distintos factores bióticos y abióticos (Begon et al., 2006). Por otro lado, los patrones de abundancia relativa han sido moldeados por procesos evolutivos de ocupación de nichos en un paisaje adaptativo (Tokeshi, 1999); por lo tanto, los patrones de diversidad que consideran distintos elementos de la distribución de abundancias de una comunidad (Fig. 1) reflejan una combinación de fuerzas histórico-evolutivas y contemporáneo-ecológicas, que actúan como determinantes de la diversidad en las comunidades ecológicas (Tokeshi, 1999).

Los autores de los 4 estudios de caso analizaron las diferencias estadísticas del índice de Shannon entre las condiciones comparadas en cada caso. Sin embargo, las diferencias significativas no necesariamente tienen relación con la magnitud real de las diferencias, o con el significado biológico del efecto que tienen las condiciones comparadas en la diversidad. En biología de la conservación puede ser importante saber si la diversidad de un sitio prístino es significativamente distinta de la diversidad de un sitio perturbado en un sentido estadístico. Pero desde luego resulta mucho más interesante saber ¿qué tanta biodiversidad se pierde o se gana como resultado de la perturbación? Se puede expresar esta magnitud como proporciones o porcentajes de diferencia,

según se ha ejemplificado en cada uno de los estudios de caso, lo cual podría sugerir ganancia o pérdida de diversidad. Resulta entonces de gran importancia seleccionar las medidas apropiadas para estudiar y entender la diversidad, particularmente cuando los valores obtenidos son un referente para proponer acciones de manejo de recursos o establecer estrategias de conservación biológica (Jost et al., 2010).

Perspectivas. Otra aplicación importante de las medidas de diversidad expresadas en números efectivos de especies es que constituyen una herramienta matemática poderosa para analizar la partición de la diversidad gamma en sus componentes alfa y beta. Si la medición de la diversidad alfa ha sido sumamente compleja, la base conceptual y metodológica del componente beta lo es aún más (Tuomisto, 2010). La propuesta de Jost (2007) de usar números efectivos en la partición de la diversidad gamma “constituye probablemente el aporte teórico más importante en la medición de la diversidad desde que Whittaker introdujo el concepto de diversidad beta en Ecología” (Ellison, 2010). Esta propuesta se basa en el teorema de la partición (Jost, 2007; 2010): si una medida de diversidad consiste de 2 componentes independientes, entonces dicha medida debe ser igual al resultado del primer componente multiplicado por el segundo componente. Siguiendo esta propuesta, cuando tenemos N comunidades con igual peso, la diversidad beta es el número efectivo de comunidades distintas en la región, que varían de 1 hasta N (Jost, 2006). Es decir, con la diversidad disponible que hay en toda la región, y considerando la diversidad alfa promedio: ¿cuántas comunidades virtuales podríamos tener que fueran completamente distintas en su composición de especies? Ese es el número efectivo o número equivalente de comunidades (*sensu* Jost, 2007) o número de unidades de composición (*compositional units sensu* Tuomisto, 2010).

La partición multiplicativa de la diversidad gamma en sus componentes alfa y beta, expresados como números efectivos, cumple con una serie de propiedades importantes que de otra manera (como en el caso de la partición aditiva del índice de Shannon) no se cumplen. Las diversidades alfa y beta deben ser independientes y nunca mayores que la diversidad gamma; alfa debe ser un promedio de la diversidad de las comunidades que integran la región; gamma debe estar completamente determinada por alfa y beta; y un valor dado debe referirse a la misma cantidad de diversidad (ya sea que venga del componente alfa, beta o gamma), de manera que los componentes puedan ser directamente comparados (Jost, 2007). Contar con métodos que cumplan estas propiedades es un punto crucial en el análisis de la diversidad regional,

pues las recomendaciones que se deriven de dicho análisis podrían ayudar a la conservación efectiva de dicha diversidad (Jost et al., 2010).

Finalmente, vale la pena resaltar la posibilidad que ofrece el uso de números efectivos para evaluar otras facetas del concepto amplio de la biodiversidad. Todas las medidas descritas en este trabajo son neutrales, en el sentido de que se basan en el supuesto de que todas las especies de una comunidad son iguales. Sin embargo, recientemente Chao et al. (2010) derivaron un conjunto de medidas de diversidad no-neutrales que toman en cuenta tanto las abundancias de las especies como sus relaciones filogenéticas, para evaluar la diversidad evolutiva de las comunidades. Así, es posible cuantificar el número efectivo de linajes distintos en un intervalo de tiempo. De forma análoga se puede evaluar también, mediante el uso de números efectivos, la diversidad funcional o la diversidad genética, entre otras facetas de la biodiversidad.

En general, las tendencias que se detectan con la diversidad de orden 1 concuerdan con las tendencias originalmente detectadas por los autores de cada estudio de caso utilizando el índice de entropía de Shannon. Sin embargo, el uso de números efectivos de especies puede ayudar a mejorar los análisis de diversidad alfa por las siguientes razones: 1) aportan mayor robustez matemática, explicada con detalle en Jost (2006); 2) la concordancia de estas medidas con lo que intuitivamente se espera de una medida de diversidad; 3) la posibilidad de integrar diferentes componentes de la comunidad en función de la abundancia relativa, al modificar el valor del parámetro q ; 4) la sencillez de expresar la diversidad en números efectivos y 5) la posibilidad de hacer comparaciones directas de cuánta diversidad se gana o se pierde de una comunidad a otra, independientemente de que haya diferencias estadísticamente significativas.

Muchos de los estudios empíricos que evalúan los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad de especies, buscan proveer la base científica sobre la cual se apoyen las decisiones de manejo y conservación de la biodiversidad. Por ejemplo, los estudios pueden llegar a sugerir cómo priorizar los recursos disponibles (económicos o humanos) entre los sitios, localidades o hábitats de una región o de un área protegida. Para evitar decisiones irreversibles, es crucial invertir parte del esfuerzo en la búsqueda y revisión de los métodos de análisis más apropiados para cada caso.

Agradecimientos

Claudia E. Moreno agradece los consejos de Anne Chao para la selección de estimadores de diversidad y sus

intervalos de confianza, así como las exhortaciones, recomendaciones y comentarios que amablemente hizo Lou Jost sobre este documento. Agradecemos a Bianca Delfosse la revisión del Abstract. Este trabajo es un resultado de los proyectos 95828 del Fondo Mixto CONACYT-HIDALGO y 84127 del Fondo Sectorial de Ciencia Básica SEP-CONACYT.

Literatura citada

- Beck, J. y W. Schwanghart. 2010. Comparing measures of species diversity from incomplete inventories: an update. *Methods in Ecology & Evolution* 1:38-44.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*, cuarta edición. Blackwell, Oxford. 738 p.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11:265-270.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43:783-791.
- Chao, A. y S. M. Lee. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87:210-217.
- Chao, A. y T. J. Shen. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics* 10:429-433.
- Chao, A. y T. J. Shen. 2010. Program SPADE (Species prediction and diversity estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw>; última consulta: 07.VII.2010.
- Chao, A., R. Colwell, C. W. Lin y N. Gotelli. 2009. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology* 90:1125-1133.
- Chao, A., C. H. Chiu y L. Jost. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:3599-3609.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8.2. <http://purl.oclc.org/estimates>; última consulta: 05.V.2010.
- Cózat-Manzano, R. y E. Naranjo-García. 2007. First records of freshwater molluscs from the ecological reserve El Edén, Quintana Roo, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:303-310.
- Ellison, A. M. 2010. Partitioning diversity. *Ecology* 91:1962-1963.
- Espinosa-Escalante, T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: ciencia y cultura* 52:53-56.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577-586.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427-2439.
- Jost, L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2:207-232.
- Jost, L., P. DeVries, T. Walla, H. Greeney, A. Chao y C. Ricotta. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16:65-76.
- López, J. A., C. Lorenzo, F. Barragán y J. Bolaños. 2009. Mamíferos terrestres de la zona lagunar del istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:491-505.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 40:510-533.
- Macip-Ríos, R. y A. Muñoz-Alonso. 2008. Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:185-195.
- MacLaurin, J. y K. Sterelny. 2008. *What is biodiversity?* The University of Chicago Press, Chicago. 224 p.
- Molinari, J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* 56:319-326.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 p.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia* 163:279-282.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2011. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia* 167:889-892.
- Pielou, E. C. 1980. Review on Grassle et al. (1979). *Biometrics* 36:742-743.
- Podani, J. 2006. With a machete through the jungle: some thoughts on community diversity. *Acta Biotheoretica* 54:125-131.
- Poole, R. W. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill, New York. 532 p.
- Ricotta, C. 2005. Trough the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica* 53:29-38.
- Samaniego-Gaxiola, J. A. y Y. Chew-Madinaveitia. 2007. Diversidad de géneros de hongos del suelo en 3 campos con diferente condición agrícola en La Laguna, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:383-390.
- Tokeshi, M. 1999. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Sciences, Oxford. 454 p.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2-22.
- Ulanowicz, R. E. 2001. Information theory in ecology. *Computers and Chemistry* 25:393-399.
- Veech, J. A. y T. O. Crist. 2009. Partition: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0. <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>; última consulta: 20.V.2010.
- Veech, J. A. y T. O. Crist. 2010. Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91:1988-1992.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*, cuarta edición. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.



Effects of human disturbance on a burrow nesting seabird

Efectos de la presencia de humanos en aves marinas que anidan en madrigueras

Yuri V. Albores-Barajas^{1,2}✉ and Cecilia Soldatini²

¹Faculty of Biological and Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow G12 8QQ, UK.

²Department of Environmental Sciences, University Ca' Foscari of Venice Campo della Celestia, Castello 2737/b. 30122 Venezia, Italy.

✉yalbores@unive.it

Abstract. During 2004, we followed 72 natural burrows to determine the effects of disturbance on breeding success of Cassin's auklets (*Ptychoramphus aleuticus*). We used distance from a human settlement or path in the analysis of disturbance. Birds whose burrows were closer to the path or the village had a higher rate of nest abandonment and lower breeding success compared to birds nesting further away from the path or the village. Also, older and more experienced individuals represented a larger proportion of the breeding population on less disturbed areas than on highly disturbed ones, probably as older individuals tend to arrive earlier at the breeding grounds, and failed breeders may change burrow sites to move away from disturbance. *P. aleuticus* are adversely affected by human activity at colonies even if birds are not handled and burrows are not opened, and this has implications for conservation, and planning of ecotourism. On the long term, this can have negative consequences for this species and others with similar characteristics.

Key words: human disturbance, *Ptychoramphus aleuticus*, breeding success, occupancy, island conservation.

Resumen. Durante el 2004 seguimos 72 nidos de la alcuela (*Ptychoramphus aleuticus*) para determinar los efectos de disturbio en el éxito reproductivo. Utilizamos la distancia del nido a áreas asentamientos humanos o al camino como medidas de disturbio. Los nidos que estaban más cerca de los asentamientos o del camino tuvieron una tasa de abandono mayor y un éxito reproductivo menor en comparación con los nidos que estaban más alejados de las fuentes de disturbio. También observamos que en las zonas menos expuestas la proporción de adultos, con mayor experiencia, era más alta, posiblemente porque los individuos con mayor experiencia llegan antes a la zona de anidación. Las alcuelas son afectadas negativamente por la presencia de los humanos y sus actividades, aunque las aves no entren en contacto directo con los humanos. A largo plazo, esto puede acarrear consecuencias graves para esta especie y otras con características similares.

Palabras clave: disturbio humano, *Ptychoramphus aleuticus*, éxito reproductivo, ocupación, conservación de islas.

Introduction

Damaging activities in the coastal zone, as elsewhere, require careful management to minimise impacts on flora and fauna and such management is best informed by a detailed knowledge of how species of interest are being affected. The rapid growth of wildlife-based tourism and recreation activities presents opportunities for significant economic benefits but also raises concerns about the potential effects on many seabird colonies (Anderson and Keith, 1980). Disturbance of wildlife is of important concern if it affects survival and breeding success, thus leading to a decrease in the population (Blanc et al., 2006). Negative effects on seabird reproduction can be through direct destruction of nests or their contents and the desertion of offspring, particularly at locations where seabirds nest

in association with or near to colonies of avian predators (Burger and Gochfeld, 1991; Fernandez-Juricic et al., 2001; Langston et al., 2007). Non-consumptive activities, such as eco-tourism, bird-watching, jogging, etc., may have impacts that are lower than those caused by extraction activities (such as hunting or egg harvests), however, in the long term, the population may be subjected to pressures that cause decreases in numbers, or a reduction in their range size (Robert and Ralph, 1975; Safina and Burger, 1983). On the other hand, disturbance can theoretically lead to an increase in a non-target population, e.g. disturbance of a predator may relax pressure on its prey.

The presence of researchers may cause disturbance too. Some authors report that this disturbance is minimal and can be neglected (Hull and Wilson, 1996), or that there is an increase in the chick loss rate but there is no statistical evidence of effects on chick growth (Gillet et al., 1975); others report that there is a reduction in chick productivity, but this effect remained just for 1 year after the disturbance

Recibido: 19 octubre 2010; aceptado: 11 abril 2011

event and then disappeared (Saffer et al., 2000). Also, birds can become adapted to human presence and the behavioral response decreases (Walker et al., 2006) after a time exposed to such “benign” disturbance, and some researchers have even suggested to increase the number of visitors to a colony of seabirds to speed up the process of habituation (Nisbet, 2000). However, species differ in their sensitivity to human disturbance and, although birds may habituate to visitors, inappropriate intrusions at poorly managed sites may result in adverse effects on breeding individuals (Beale, 2007).

In order to quantify disturbance effects, it is important to separate short term disturbance effects, such as flushing, stopping feeding, etc., from long term effects that would lead to a decrease in the population. It is difficult to analyse behavioral responses to disturbance in burrow nesting species, and these behavioral responses may not be the best method when studying the effects of disturbance on birds (Gill et al., 2001). Therefore the approach we used to test effects of human disturbance was to test for differences in breeding success between sites with different levels of exposure to disturbance within a single colony. We studied the effect that human presence, in terms of ecotourism, research, or fishermen presence, may have on a breeding seabird colony, of *Ptychoramphus aleuticus* (Cassin's auklet), on the San Benito Islands located on the Pacific coast of Mexico. The effects were considered in terms of breeding success reduction and site selection.

Materials and methods

Study site and species. The San Benito Islands are located on the central west coast of Baja California, in the Mexican Pacific. They comprise 3 islands, East, Middle and West, with the west island hosting a temporary fishing camp.

Ptychoramphus aleuticus is a burrow nesting alcid that is distributed from the Aleutian islands in Alaska to the Baja California Peninsula in Mexico. Its conservation status is “Least Concern” (IUCN, 2009). In the northern part of its range, Cassin's auklets lay 1 single egg per breeding season, while in the southern part of the range they can lay 2 single-egg broods.

From the 6th of February to the 26th of May in 2004, 72 natural burrows were followed using an infrared camera mounted on a plastic probe (for detailed description see Keitt et al., 2003). The infrared camera was introduced into the burrow and the contents were recorded every 5 days. The examination of the burrow took an average of 2 minutes. Only occupied burrows, with an egg inside, were selected as we wanted to establish breeding success and not percentage of occupied natural burrows. It was possible to differentiate the first from the second brood as

a second egg was observed either in presence of another egg or when a new egg was laid after a fledging.

Burrow clusters were selected at 3 distances from the fishing village and from the path that is regularly frequented by fishermen and by tourists; the later coming on boats from San Diego, following the migration of the grey whale, and who stop at the island for a walk to see the local fauna for 6-8 hours. Nine burrow clusters were selected (Fig. 1). Within each cluster we selected 8 occupied burrows. Each burrow was marked with a stick and flag for easy identification. In total, 24 burrows were used for each of 3 disturbance levels: burrows in the low disturbance group were located more than 100 m from the path (triangles on Fig. 1), medium disturbed burrows were located between 50 and 90 m from the path (stars on Fig. 1) and highly disturbed burrows were at a distance closer than 30 m from the path or the village (circles on Fig. 1). We are confident that these study groups experience strongly different levels of human disturbance as the human activity in the settlement and on the paths has been consistent for several years, and very few fishermen or tourists deviate from the paths, so that burrows away from the path remain undisturbed.

Due to the nocturnal habits of the *P. aleuticus*, it is relatively easy to catch them at night using a headlamp, as they are disoriented by the light and stay on the ground. We caught birds in the areas of the burrow clusters, assuming the individual would breed on that cluster. We recorded

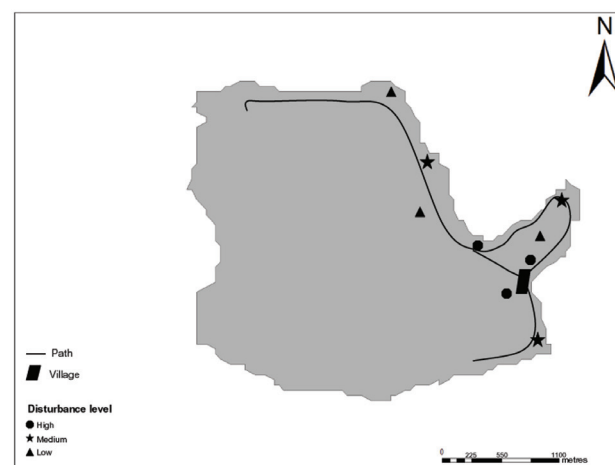


Figure 1. Distribution of the burrow clusters followed during this study. High disturbance areas are represented with diamonds, while medium disturbance zones are represented with stars and low disturbed areas with triangles. The path followed by tourists and fishermen as well as the fishing camp are also marked. Most of the burrow clusters on the island are located in this areas as he rest is occupied by hills.

eye colour of the birds caught as an estimate of their age (Manuwal, 1978). Physical characteristics of the burrows (depth, orientation of the tunnel, vegetation cover at the entrance) and the burrow cluster (soil type, distance from the sea, slope) were recorded as these factors have been reported to affect breeding success of burrow nesting seabirds (Thompson and Furness, 1991; Velando and Freire, 2003).

Analysis was done using contingency tables to test for differences within broods, and ANOVA's at a significance level of 0.05 to test for differences among the different levels of disturbance. Multiple regression analysis was used to estimate the effects of the physical characteristics of the burrow on the breeding output of the pair occupying that burrow. Statistical packages used for these analyses were SPSS and Statistica (StatSoft, 2003).

Results

The physical characteristics of the burrows did not have an influence on the breeding output and there were no differences in the depth of the burrow for each level of disturbance ($R^2 = 0.04$, $p = \text{NS}$). Most of the birds in the low disturbance group were older breeders (at least 3 years old), and a significantly higher proportion of older individuals was recorded in low disturbance areas while there was a close to equality proportion of older and younger breeders (<3 years old) in areas with high disturbance ($N=47$, $p < 0.001$) (Fig. 2). There were no significant differences in hatching success at different levels of disturbance ($F_{2,69} = 0.74$, $p = 0.39$), but burrows in more disturbed areas had significantly lower breeding success ($F_{2,69} = 4.47$, $p = 0.01$; Fig. 3).

When comparing the first and the second broods, most of the pairs in the first brood fledged a chick, while the vast majority of pairs that attempted a second brood failed ($\chi^2 = 13.71$, $p = 0.001$). In the first brood there were no significant differences between the different levels of disturbance when comparing the number of eggs abandoned ($\chi^2 = 21.5$, $p = 0.51$) or chick mortality ($\chi^2 = 13/78$, $p = 0.87$), but fledging success was lower in the most disturbed areas ($\chi^2 = 27.4$, $p = 0.051$).

Discussion

We did not find any differences in hatching success between the 3 levels of disturbance, but there were differences in fledging success. Chicks may have been more susceptible to disturbance, as they were subjected to it every day, while adults alternated incubation and experience disturbance every other day only during the incubation period. We found more abandoned burrows

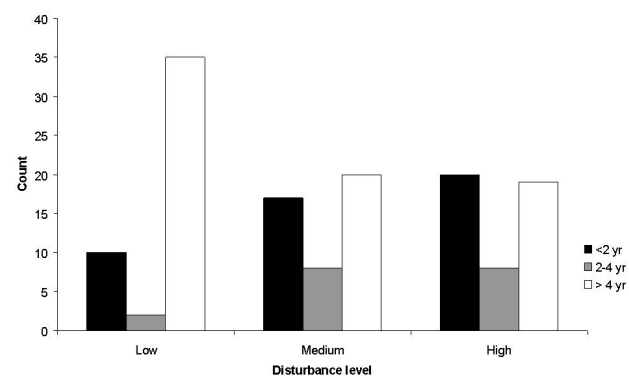


Figure 2. Hatching and fledging success (mean \pm S.E.). There are no differences in hatching success, but fledging success is significantly lower in the highly disturbed burrows, closer to the path or the village.

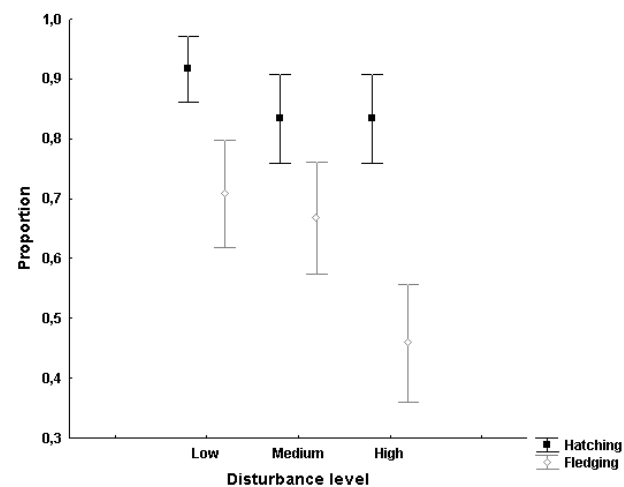


Figure 3. Age distribution according to disturbance level. Most of the immature-eye coloured birds are in burrows where disturbance is high, while on undisturbed burrows the proportion is equal.

with a chick on highly disturbed areas. On a subsequent experimental study (Albores-Barajas et al., 2009), the effects of disturbance appeared to be cumulative and observed only at the end of the season. A similar occurrence may take place for burrows on highly disturbed areas, where we observed the differences only on fledging success, but not on hatching success.

As in many other studies (Roberts and Evans, 1993; Klein et al., 1995; Gutzwiller et al., 1998; Fernandez-Juricic et al., 2003; Taylor and Knight, 2003; Mullner et al., 2004; Laursen et al., 2005), we found an influence of the distance at which birds exhibited a response to the disturbing source. However, experienced birds may cope with this by breeding in burrow clusters further away from the path (Fig. 2). As in other studies, older and more

experienced individuals were found in better quality sites (Forbes et al., 2000; Pyle et al., 2001). We infer that birds tend to return to the same burrow if they were successful, or will move to a different one if they fail, as observed in shearwaters (Thompson and Furness, 1991). Older and more experienced breeders tend to arrive earlier in the season compared to first time breeders (Greig et al., 1983; Forslund and Part, 1995; Mauck et al., 2004), having a wider option of burrows available. The fact that older and more experienced individuals occupy the majority of the burrows on the low disturbance area may suggest that *P. aleuticus* choose to breed far from human disturbance, while younger individuals are prone to use the burrows closer to the disturbance source. The lack of an effect of the physical characteristic of the nesting grounds on breeding success (Velando and Freire, 2001; Velando and Freire, 2003) suggests that *P. aleuticus* individuals cope with disturbance by staying further away from the disturbance source, rather than digging a deeper burrow or choosing a certain soil composition.

Habituation to walkers has been reported for several species (Nisbet, 2000). For instance, Burger (1998) found that common terns were not too responsive if people remained on marked paths; however, birds showed a strong response if people left the path. Nisbet (2000) even recommends a higher exposure of seabird colonies to disturbance in order to speed up the process of habituation.

Tourism is expected to increase in the near future along the peninsula of Baja California, and a part of the tourist flow will be directed towards the San Benito Islands. Although habituation is a possibility, we feel that the management scheme recommended for Patagonian natural areas (Yorio et al., 2001) could be adapted to this area. The most important aspect, above all, is to have sound scientific information at the base of the management decisions (Velarde and Anderson, 1994). Therefore, we recommend that a better control of the number of visitors is imposed on the island, either by keeping some areas with larger numbers of burrows off limits, or by closing the island during the breeding season, as both of which have a positive effect for breeding birds.

Aknowledgements

This study was conducted as part of the research required for the degree of PhD for Y.V.A, funded by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Mexico. We are grateful to Robert W. Furness for his support and comments on the MS; to Grupo de Ecología y Conservación de Islas, for all their support during the development of this study and to PNA Cedros for their logistic support in the field.

Literature cited

- Albores-Barajas, Y. V., C. Soldatini and R. W. Furness. 2009. Are Burrow Nesting Seabird Chicks Affected by Human Disturbance? *Waterbirds* 32:572-578.
- Anderson, D. W. and J. O. Keith. 1980. The human influence on seabird nesting success - conservation implications. *Biological Conservation* 18:65-80.
- Beale, C. M. 2007. Managing visitor access to seabird colonies: a spatial simulation and empirical observations. *Ibis* 149(s1):102-111.
- Blanc, R., M. Guillemain, J. Mouronval, D. Desmonts and H. Fritz. 2006. Effects of non-consumptive leisure disturbance to wildlife. *Revue d'Ecologie- La terre et la vie* 61:117-133.
- Burger, J. 1998. Effects of motorboats and personal watercraft on flight behavior over a colony of common terns. *Condor* 100:528-534.
- Burger, J. and M. Gochfeld. 1991. Human disturbance and birds-tolerance and response distances of resident and migrant species in India. *Environmental Conservation* 18:158-165.
- Fernandez-Juricic, E., M. D. Jimenez and E. Lucas. 2001. Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: implications for park design. *Environmental Conservation* 28:263-269.
- Fernandez-Juricic, E., A. Sallent, R. Sanz and I. Rodriguez-Prieto. 2003. Testing the risk-disturbance hypothesis in a fragmented landscape: Nonlinear responses of House Sparrows to humans. *Condor* 105:316-326.
- Forbes, L. S., M. Jajam and G. W. Kaiser. 2000. Habitat constraints and spatial bias in seabird colony distributions. *Ecography* 23:575-578.
- Forslund, P. and T. Part. 1995. Age and Reproduction in Birds - Hypotheses and Tests. *Trends in Ecology & Evolution* 10:374-378.
- Gill, J. A., K. Norris and W. J. Sutherland. 2001. Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance? *Biological Conservation* 97:265-268.
- Gillet, W. H., J. L. Hayward Jr. and J. F. Stout. 1975. Effects of human activity on egg and chick mortality in a glaucous-winged gull colony. *Condor* 77:492-495.
- Greig, S. A., J. C. Coulson and P. Monaghan. 1983. Age-Related Differences in Foraging Success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Animal Behaviour* 31:1237-1243.
- Gutzwiller, K. J., H. A. Marcum, H. B. Harvey, J. D. Roth and S. H. Anderson. 1998. Bird tolerance to human intrusion in Wyoming montane forests. *Condor* 100:519-527.
- Hull, C. L. and J. Wilson. 1996. The effect of investigators on the breeding success of royal, *Eudyptes schlegeli*, and rockhopper penguins, *E. chrysocome*, at Macquarie Island. *Polar Biology* 16:335-337.
- IUCN. 2009. "IUCN Red List of Threatened Species." Version 2009.1. Retrieved from www.iucnredlist.org; 2.VII.2009.

- Keitt, B. S., B. R. Tershy and D. A. Croll. 2003. Breeding biology and conservation of the Black-vented Shearwater *Puffinus opisthomelas*. *Ibis* 145:673-680.
- Klein, M. L., S. R. Humphrey and H. F. Percival. 1995. Effects of ecotourism on distribution of waterbirds in a wildlife refuge. *Conservation Biology* 9:1454-1465.
- Langston, R. H. W., D. Liley, G. Murison, E. Woodfield and R. T. Clarke. 2007. What effects do walkers and dogs have on the distribution and productivity of breeding European Nightjar *Caprimulgus europaeus*? *Ibis* 149(s1):27-36.
- Laursen, K., J. Kahlert and J. Frikke. 2005. Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* 11:13-19.
- Manuwal, D. A. 1978. Criteria for Aging Cassin Auklets. *Bird-Banding* 49:157-161.
- Mauck, R. A., C. E. Huntington and T. C. Grubb. 2004. Age-specific reproductive success: Evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58:880-885.
- Mullner, A., K. E. Linsenmair and M. Wikelski. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological Conservation* 118:549-558.
- Nisbet, I. C. T. 2000. Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies - Commentary. *Waterbirds* 23:312-332.
- Pyle, P., W. J. Sydeman and M. Hester. 2001. Effects of age, breeding experience, mate fidelity and site fidelity on breeding performance in a declining population of Cassin's auklets. *Journal of Animal Ecology* 70:1088-1097.
- Robert, H. C. and C. J. Ralph. 1975. Effects of human disturbance on the breeding success of gulls. *Condor* 77:495-499.
- Roberts, G. and P. R. Evans. 1993. Responses of foraging sanderlings to human approaches. *Behaviour* 126:29-43.
- Saffer, V. M., J. S. Bradley, R. D. Wooller and C. E. Meathrel. 2000. The effect of human activity on the growth rates of short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris* chicks. *Emu* 100:49-53.
- Safina, C. and J. Burger. 1983. Effects of human disturbance on reproductive success in the black skimmer. *Condor* 85:164-171.
- StatSoft, I. 2003. STATISTICA (data analysis software system), version 6.
- Taylor, A. R. and R. L. Knight. 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecological Applications* 13:951-963.
- Thompson, K. R. and R. W. Furness. 1991. The influence of rainfall and nest-site quality on the population-dynamics of the Manx Shearwater *Puffinus puffinus* on Rhum. *Journal of Zoology* 225:427-437.
- Velando, A. and J. Freire. 2001. How general is the central-periphery distribution among seabird colonies? Nest spatial pattern in the European Shag. *Condor* 103:544-554.
- Velando, A. and J. Freire. 2003. Nest site characteristics, occupation and breeding success in the European Shag. *Waterbirds* 26:473-483.
- Velarde, E. and D. W. Anderson. 1994. Conservation and management of seabird island in the Gulf of California: setbacks and successes. *In* Seabirds on islands: threats, case studies and action plans, D. N. Nettleship, J. Burger and M. Gochfeld (eds.). BirdLife International. Cambridge. p. 229-243.
- Walker, B. G., P. D. Boersma and J. C. Wingfield. 2006. Habituation of adult magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conservation Biology* 20:146-154.
- Yorio, P., E. Frere, P. Gandini and A. Schiavini. 2001. Tourism and recreation at seabird breeding sites in Patagonia, Argentina: current concerns and future prospects. *Bird Conservation International* 11:231-245.



Human population, economic activities, and wild bird conservation in Mexico: factors influencing their relationships at two different geopolitical scales

Población humana, actividades económicas y conservación de aves silvestres en México: factores que influyen sus relaciones en dos escalas geopolíticas diferentes

Xavier López-Medellín¹✉, Adolfo G. Navarro-Sigüenza² and Gerardo Bocco³

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701. Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

²Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, Coyoacán 04510 México, D.F., México.

³Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, 58190 Morelia, Michoacán, México.

✉ xlmmedellin@oikos.unam.mx

Abstract. Population growth poses threats to biodiversity, specifically to sensitive species. Therefore, an understanding of the conflict between biodiversity and human population is needed to enable long-term planning of development and conservation policies by state and federal governments and society based on limitations and potentials of environments. We used a geopolitical approach to analyze data on human demography, economic activities, natural vegetation, avian diversity, and protected areas of the 32 states of Mexico and the 30 districts of the state of Oaxaca. Using factor analysis, we identified the biodiversity-rich geopolitical units that have a large human population and are developing intense economic activities. We then carried out a series of linear regressions between the resulting factors to test whether they were related, suggesting areas where conservation conflicts may exist, and found that relations between human activities and natural resources vary from region to region. These results help us identify geopolitical units that require detailed studies of the interactions between population and natural resources, and also highlight the importance of using geopolitical scales as study units, where most conservation and development policies are determined, to inform local stakeholders and decision makers.

Key words: biodiversity, sustainability, Oaxaca, poverty.

Resumen. El crecimiento humano representa amenazas para la biodiversidad, especialmente para especies sensibles. Se necesita conocer a fondo el conflicto que representa el crecimiento de la población para la biodiversidad y llevar a cabo políticas y acciones a largo plazo de actividades de desarrollo y conservación evaluadas por gobiernos federales y estatales, basándose en las limitaciones y potenciales de los ecosistemas. Utilizamos una aproximación geopolítica para analizar variables de demografía humana, actividades económicas, superficie de vegetación, diversidad de aves y áreas protegidas de los 32 estados de México y los 30 distritos de Oaxaca. Mediante un análisis de factores, identificamos las entidades geopolíticas con más biodiversidad con alta población humana y que desarrollan intensamente actividades económicas. Posteriormente realizamos regresiones lineales entre los factores para analizar su interrelación, lo que sugiere áreas en las que la conservación está amenazada, encontrando que estas relaciones varían en cada región. Estos resultados identifican las unidades geopolíticas que requieren un estudio detallado de la interacción entre población y recursos naturales y resaltan la importancia de utilizar una escala geopolítica, que es el nivel donde se determinan la mayor parte de las políticas de conservación y desarrollo, para proveer información detallada a usuarios y tomadores de decisiones.

Palabras clave: biodiversidad, sustentabilidad, Oaxaca, pobreza.

Introduction

Human activities have interfered with natural ecosystems in several ways throughout history and are one of the main causes of flora and fauna extinctions (Ehrlich,

1995; Soulé and Sanjayan, 1998; Thompson and Jones, 1999; Waide et al., 1999; Seabloom et al., 2002). Climate change, pollution, and resource over-exploitation are involved in the decline of natural populations worldwide (Iñigo-Elías and Ramos, 1991; Ehrlich, 1995; Maurer, 1996; Ehrlich and Ceballos, 1997; Ceballos and Márquez, 2000). It is estimated that the number of threatened bird species per country has increased by 30% due to human

Recibido: 16 abril 2010; aceptado: 30 mayo 2011

population growth (Kerr and Currie, 1995; McKinney, 2002) and recent estimates suggest that human population will reach 9 billion people within the next fifty years (Lutz et al., 2001). To satisfy the demands of this increasing population, economic activities are growing at accelerated rates with serious environmental consequences (Kerr and Currie, 1995; Tilman et al., 2001; Seabloom et al., 2002; Luck et al., 2004; Vázquez and Gaston, 2006). Furthermore, the resources needed by about half of the human population are mainly obtained from inter-tropical developing countries, which experience the most drastic negative land use conversions (Velázquez et al., 2003).

Among such economic activities, cattle grazing and agriculture in particular remove millions of hectares of natural vegetation, and where practiced without appropriate methods, they cause severe pollution of soil, air, and water (Soulé, 1991; Ehrlich, 1995; Tilman et al., 2001). Human activities are more intensely practiced on soils that harbor a myriad of ecosystems due to their high productivity (Cincotta et al., 2000; Araújo, 2003; Burguess et al., 2007). Such activities reach the highest conversion rates in the tropics, where growing deforestation fragments habitats and limits the distribution of species at alarming rates (Brooks et al., 1999; Waide et al., 1999; Balmford et al., 2001; Seabloom et al., 2002; Velázquez et al., 2003; Ricketts et al., 2005). Since human activities normally implicate vegetation removal, a serious balance between development and conservation must be evaluated to reduce natural risks while sustaining healthy economic activities (Tilman et al., 2001; Vázquez and Gaston, 2006).

Agriculture and cattle grazing are the most important causes of natural habitat transformation and soil degradation in Mexico (Ceballos, 1993; Ehrlich and Ceballos, 1997). Between 1976 and 2000, 90 000 ha of temperate forests, 265 000 ha of tropical forests and 195 000 ha of scrublands were transformed to human use areas, representing a deforestation rate of 0.25%, 0.76% and 0.33% per ecosystem respectively (Maas et al., 2004). Since population increase demands higher production from these activities, a full understanding of the relationships between natural resources and human activities is needed. This will help to identify areas where conservation conflicts are likely to be severe and thus, plan the development and activities in a sustainable fashion (Waide et al., 1999; Seabloom et al., 2002; Velázquez et al., 2003; Luck et al., 2004; Vázquez and Gaston, 2006).

Several studies have explored human activities and their impacts on the environment (e.g. Bawa and Dayanandan, 1997; Peterson et al., 2000; Balmford et al., 2001; Chown et al., 2003; Burguess et al., 2007). These studies focus on very large (e.g. nationwide) areas, using coarse geographic scales for their analyses. In such cases, grids are displayed

over the study region and values for biodiversity and human activities are given per cell. All these analyses conclude that the interactions among environmental and socio-economic variables vary depending on the studied region and the geographical scale of the analysis, and recommend examining such interactions at finer geographic scales to allow a more detailed identification of the resulting effects of the interaction between human population and natural resources at local levels (Peterson et al., 2000; Balmford et al., 2001; Chown et al., 2003). Since such studies based their analyses on grids, they do not consider geopolitical limits; therefore they do not account for administrative and economic boundaries. This is important because geopolitical and geoeconomic entities (e.g. country, states, or municipalities: areas defined by political boundaries) are administered by different levels of government, each with its own environmental and economic attributions, priorities, policy formulations, and monitoring and conservation activities. Sometimes economic development and natural resource conservation policies are difficult to apply, because different governmental levels and institutions follow their own objectives and/or agendas. The development of a common vision among such levels is fundamental for the successful protection of the environment and the sustainable development of the country. This endeavor can be fostered by scientific studies that integrate both geopolitical perspectives in their analysis to strengthen policy and decision making.

In this study we explore the relationships between geographic, socio-economic, and environmental variables at 2 geopolitical levels in Mexico. The results allowed us to categorize the states of Mexico and the districts of the state of Oaxaca according to their biodiversity features and the dimension of economic activities practiced in each one. This study aims to identify areas of conservation conflicts in the light of development and human population. By applying the same methodology to different geopolitical scales we intend to evaluate the effectiveness of this methodology to strengthen the general knowledge of the states considered a priority for conservation in Mexico, as well as particular regions within the state of Oaxaca.

We selected the state of Oaxaca because it was the only one that had information on avian species geospatially located, as a result of an extensive research and data collection made by Navarro and collaborators. This allowed us to identify the number of bird species per each district. We decided to use the districts of Oaxaca, rather than municipalities, because there are a total of 570 municipalities in the state (almost 25% of all municipalities in the country), so it represented a very large number for the analysis, therefore since the state is also divided into 30 districts we used these units for our state level analysis.

Materials and methods

Variables related to land surface, human demography, primary economic activities, natural vegetation, avian richness, and protected areas were incorporated into a data matrix. We selected a total of 16 variables for the national level that includes the 32 states of Mexico (Fig. 1) and 13 variables for the state level that includes the 30 districts of the state of Oaxaca (Fig. 2) (Table 1).

We performed Factor Analysis based on a correlation matrix using Statistica software v. 5.5 to reduce the number of variables and to generate a new set of non-correlated ones. National data were analyzed independently from the state of Oaxaca data. According to the Kaiser criterion (Johnson, 1998), the factors with eigenvalues higher than 1 were selected. To maximize the loadings in each factor, we used a Varimax rotation that distributes the variance in data across the selected factors. Factors were labeled according to the variables with highest loadings on each. Variables with low loading values were included in the analyses as independent variables. We then performed a series of linear regressions using the factor scores to explore relations between factors and independent variables. Finally, with these results we compared each experimental unit (states in the national analysis and districts in the state analysis) according to the factors that represent opportunities and threats for the conservation of natural resources.

Total and natural vegetation surface variables at the state and district levels are expressed in square kilometers. These were obtained from the official government information source, the National Institute of Statistics, Geography and Informatics (INEGI) (<http://www.inegi.gob.mx>).



Figure 1. States of Mexico.

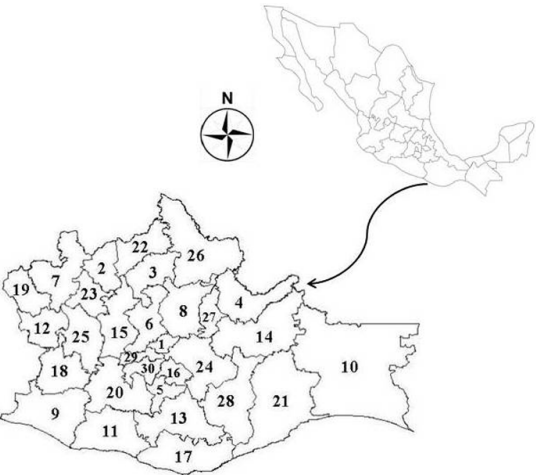


Figure 2. Districts of the state of Oaxaca.

Table 1. Variables included in the analyses at both, the national and state level

National level	State level
State surface	Total surface
% of national territory	% of district surface in the total state surface
Cropland surface	Cropland surface
% of the state used for cropland	% of the district surface used for cropland
Cattle production	Cattle production
Total population	Total population
Rural population	Population density
Rural population density	Total bird species
Poverty index	Endemic to Mexico bird species
Natural vegetation surface	Endangered bird species by Mexican laws
% of state territory covered by natural vegetation	Natural vegetation surface
Protected area surface	% of the district surface with natural vegetation
% of state territory protected	Poverty index
Total bird species	Public investment for agriculture and cattle grazing activities
Endemic to Mexico bird species	
Endangered bird species to Mexican laws	

The human population data included in the analyses corresponds to the 2003 census (INEGI). For the national analysis we used total population, rural population, and population density. For the state analysis, we included total population and population density; rural population data were not available. In both analyses we included a poverty index developed in 2000 by the National Council of Population (CONAPO, 2001), which involves different variables that measure human livelihood such as the availability of water, electricity and sanitation, education, housing materials, number of rooms and inhabitants, income, etc.

The cropland surface in square kilometers and cattle production in tons were incorporated in both geopolitical analyses using data from censuses by INEGI (INEGI, 2003).

Besides the natural vegetation surface, we considered avian population information as a means to measure biodiversity in each unit for both geopolitical analyses. This information represents the total number of birds species recorded and was obtained from an unpublished database compiled by Adolfo Navarro and collaborators of the georeferenced bird records of Mexico based on scientific collections, recent literature, and intensive field work. The information on the number of endemic species was obtained from González-García and Gómez de Silva (2002), and the number of endangered bird species was obtained from the 2001 national list of endangered species (DOF, 2002).

The amount of land area in hectares of each state that was declared as natural protected area by the federal government until 2006 (regardless of their category) was obtained from the National Commission of Natural Protected Areas (CONANP <http://www.conanp.gob.mx>). We also included a variable representing the percentage of each state's surface that was protected. The information on protected areas in Oaxaca was not available at the district level; therefore it was not included in the state analysis.

Information on avian species richness at the state level included in this analysis is based on more than 20 000 bird records from 736 species (67% of the avifauna of Mexico). Of this total, 61 species are endemic to Mexico and 195 species are included on the national endangered list, which makes Oaxaca the state with more endangered bird species in the country (Navarro et al., 2004).

Results

National analysis. We selected 4 factors that explained 72.3% of the variance in the data (Table 2). Factor 1 was labeled "Natural vegetation factor", since variables of state land area (ST_AREA), the percentage of the surface of

the state in relation to the national surface (NAT%ST_A), natural vegetation surface (NAT_VEG), and the percentage of natural vegetation surface in relation to the surface of the state (%NATVEG) were highly correlated between them, showing higher loading values. Factor 2 was labeled "Cattle and human factor" because the high loading variables were cattle and meat production (CATTLE and MEAT) and human population (TOT_POP). The third factor was influenced by the poverty index (POV_IND), rural population (RUR_POP), and endangered species (ENDANGRD), so we labeled it "Poverty and endangered species factor". Finally the fourth factor, labeled "Protected areas factor" was represented by the surface of protected areas (PA) and the percentage of protected area of each state (%PA). Four of the original variables (cropland surface (CROPLND), total species (TOTAL_SP), and endemic species (ENDEMIC) presented low values of loadings in all factors and therefore were analyzed as independent variables of the FA (Table 3).

The factors and independent variables considered as opportunities for conservation were natural vegetation, total species, and endemic species. Those considered as threats to conservation were the cattle and human factor, poverty and endangered species factor, and cropland surface. The protected areas factor was analyzed independently to determine if the protection scheme is suitable to cope with the state's present environmental situation.

Five linear regressions between factors and independent variables were found to be significant (Table 4). Among these, poverty and endangered factor vs. Endemic species correlated marginally, where states with many endemic species like Oaxaca, Guerrero, Puebla, and Michoacán also have high levels of poverty and endangered species (Fig. 3A). The protected areas factor was negatively related to endemic species, indicating that some states with high avian endemism like Oaxaca, Guerrero, Michoacán, and Sinaloa have less protected surface (Fig. 3B). Total bird species and endemic species were also correlated, indicating that some states with many wild bird species, like Oaxaca, Puebla, Michoacán, Sinaloa, Jalisco, Nayarit, and Veracruz also have many endemic species. Other states like Guerrero, Colima, or Estado de México have fewer

Table 2. Eigenvalues and percentage of the variance explained by the first 4 factors resulting from FA in the national analysis

Factor	Eigenval	% total	Cumul.	Cumul.
		Variance	Eigenval	%
1	5.834533	29.17266	5.83453	29.17266
2	4.722973	23.61486	10.55751	52.78753
3	2.266249	11.33125	12.82375	64.11877
4	1.638992	8.19496	14.46275	72.31374

Table 3. Loadings and communalities for each variable in the FA for the national analysis

Loadings	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Communalities	From 1 Factor	From 2 Factors	From 3 Factors	From 4 Factors	Multiple R-Square
ST_AREA	0.961281	0.017394	0.119602	0.074443		0.238781	0.872569	0.921812	0.942557	0.999246
NAT% ST_A	0.959457	0.014527	0.111579	0.066903		0.245463	0.866950	0.917231	0.936687	0.999032
ENDANGRD	0.144257	0.011768	0.886036	-0.085378		0.053655	0.452303	0.889272	0.907226	0.948403
HARVEST	0.010324	0.685583	0.042038	-0.048274		0.153670	0.209196	0.329907	0.472748	0.729103
ENDEMIC	0.037233	0.281957	0.360074	0.411524		0.194112	0.320086	0.320214	0.356909	0.596084
TOTAL_SP	0.42066	0.247975	0.562637	0.216018		0.122132	0.601716	0.758443	0.761770	0.930265
NAT_VEG	0.957026	-0.05852	-0.063215	0.026412		0.381650	0.821739	0.907662	0.929705	0.996205
% NATVEG	0.766086	-0.16883	-0.15953	-0.346534		0.564450	0.724133	0.742673	0.762853	0.923029
PA	0.258048	-0.143722	-0.156915	-0.722509		0.346699	0.347735	0.354735	0.643846	0.928036
%PA	-0.130806	-0.173358	-0.20978	-0.762324		0.169885	0.308691	0.340994	0.692557	0.920541
CROPLND	0.20111	0.399453	0.560649	0.342194		0.253932	0.741701	0.753097	0.760900	0.939163
TOT_POP	-0.119895	0.749521	0.18472	0.096546		0.378020	0.442960	0.534697	0.619029	0.855710
RUR_POP	-0.114223	0.406514	0.800741	0.157587		0.449480	0.713551	0.820052	0.832217	0.971917
POV_IND	-0.193032	-0.16502	0.847707	0.025656		0.120214	0.204776	0.749380	0.751285	0.933486
MEAT	-0.059091	0.958054	0.084393	0.13159		0.458764	0.556759	0.824691	0.947362	0.993260
CATTLE	-0.117619	0.95341	0.037746	0.124047		0.474371	0.531976	0.812245	0.940592	0.993465
EXP..VAR	5.028476	3.65276	3.301703	2.479809						
PRP.TOTL	0.251424	0.182638	0.165085	0.12399						

Table 4. Results from regressions at the national and state levels

Regressions at the national level	R ²	p	GL
Poverty and endangered factor vs. Endemic species	0.13	0.05	31
Protected areas factor vs. Endemic species	0.15	0.03	31
Total bird species vs. Endemic species	0.2	0.01	31
Cropland surface vs. Total species	0.05	<0.0001	31
Cropland surface vs. Endemic species	0.19	0.01	31
Regressions at the state level			
Factor 1 vs. Cattle production	0.27	0.003	29
Natural vegetation factor vs. Endemic species	0.18	0.02	29

total species but a high number of endemics (Fig. 3C). Finally, there is a relationship between cropland surface vs. total species, where states such as Oaxaca, Veracruz, and Chiapas are clear outliers because of their many avian species and a large surface area transformed to cropland (Fig. 3D); and cropland surface vs. endemic species, where Oaxaca, Jalisco, Sinaloa, and Michoacán are among the states with high avian endemism as well as large surfaces of cropland (Fig. 3E).

Oaxaca state analysis. Three factors accounting for 69.2% of the total variance in the data were selected (Table 5). Factor 1 contained the following correlated variables: total surface of the district (DIST_AREA), percentage of the district in relation to state's surface (%_OF_ST), cropland

surface (CROPLND), percentage of cropland in relation to district surface (%_OF_Dist), total bird species (TOTAL_SP), and endangered species (ENDANGRD). This factor implies that the districts with the largest territorial surfaces and large croplands also have high avian biodiversity but many endangered species.

The high loading variables in the second factor, labeled "Population and poverty factor", were total population (TOT_POP), population density (POP_DENS), and poverty index (POV_IND). Finally factor 3, labeled "Natural vegetation factor", was represented by the natural vegetation surface (NAT_VEG) and its percentage from the total district surface (%NATVEG). Two independent variables were found: cattle production units (CATTLE_UTS) and endemic species (ENDEMIC) (Table 6).

Two regressions between the factors and the independent variables were statistically significant (Table 4). The regression between Factor 1 and Cattle production shows the largest districts with much cropland surfaces, high biodiversity, and threatened species like Juchitán, Tuxtepec, and Jamiltepec are also large producers of cattle (Fig. 4A). The other significant relationship was between the natural vegetation factor and the endemic species, where Miahuatlán, Ixtlán, and Yautepec districts showed more vegetation-covered areas and high values of avian endemism (Fig. 4B).

Discussion

Different studies have analyzed the relation between humans and the natural environments by

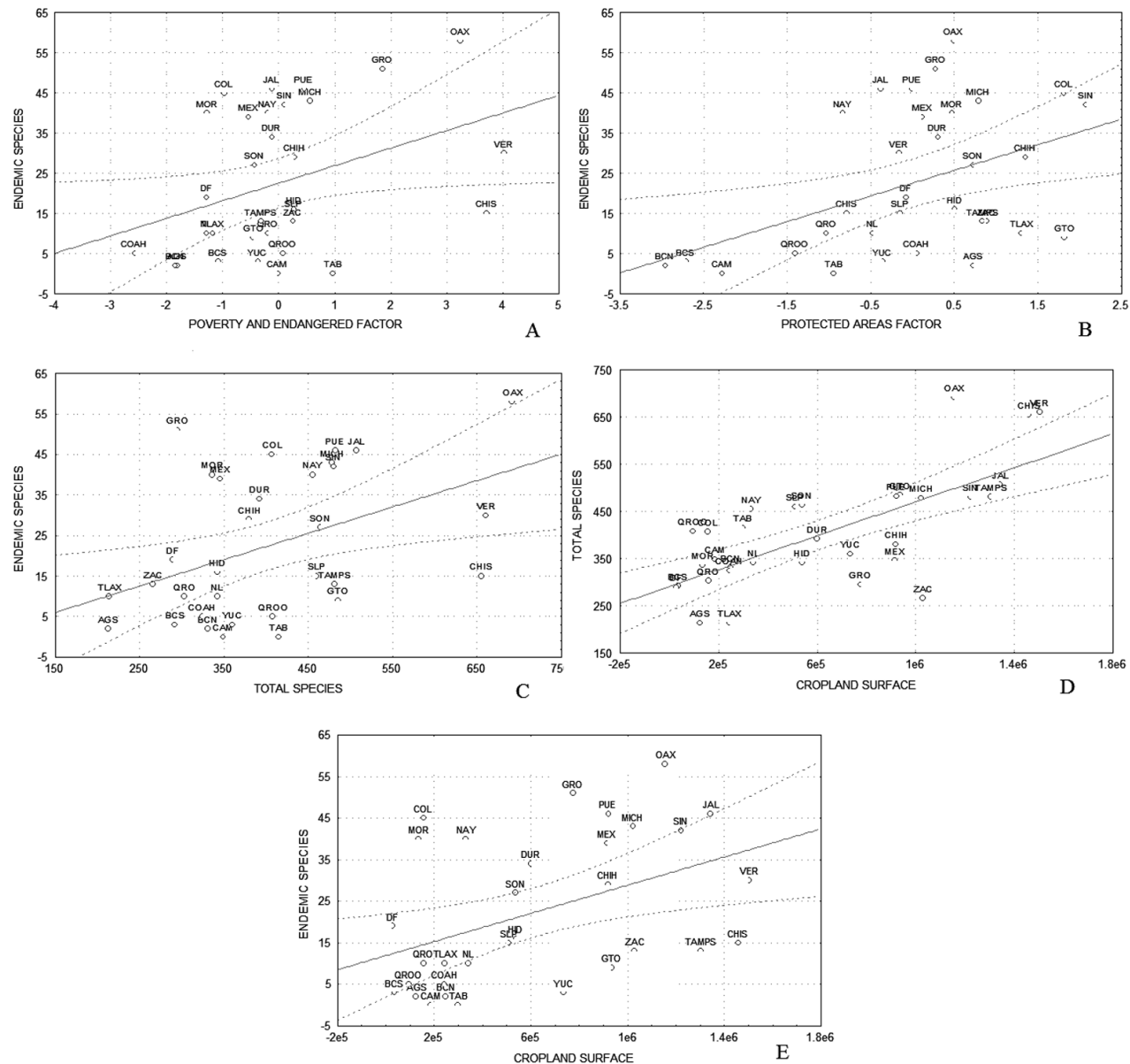


Figure 3. Linear regressions of the National analysis: A, poverty and endangered factor and Endemic species ($R^2=0.13$, $p=0.05$, $GL=31$); B, protected areas factor and Endemic species ($R^2=0.14$, $p=0.02$, $GL=31$); C, total bird species and Endemic species ($R^2=0.20$, $p=0.01$, $GL=31$); D, cropland surface and Total species ($R^2=0.05$, $p<0.0001$, $GL=31$); E, cropland surface and endemic species ($R^2=0.19$, $p=0.01$, $GL=31$).

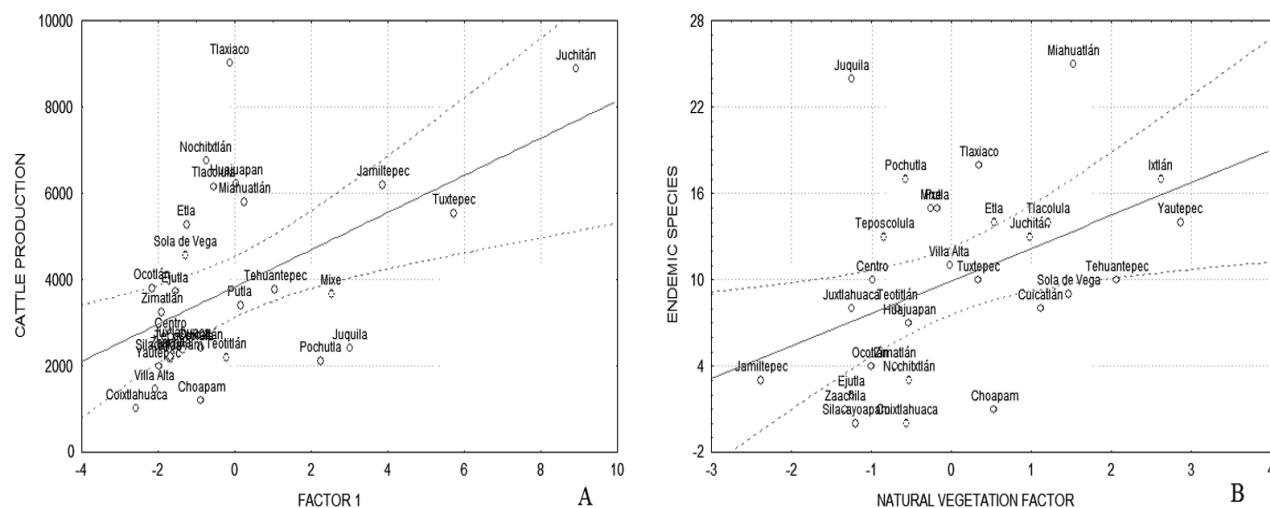
Table 5. Eigenvalues and percentage of the variance explained by the first 3 factors resulting from FA in the state analysis

Factor	Eigenval	% total	Cumul.	Cumul.
		Variance	Eigenval	%
1	6.736364	44.90909	6.73636	44.90909
2	2.017711	13.4141	8.75407	58.3605
3	1.63168	10.87787	10.38575	69.23837

placing grids over a region and recording human and environmental variables in each cell of the grid (e.g. Balmford et al., 2001; Chown et al., 2003; Vázquez and Gaston 2006; Burgess et al., 2007). Most of these studies conclude that although national studies are necessary to start prioritizing conservation actions, finer-scale analyses are needed to identify areas where local conservation actions are necessary.

Table 6. Loadings and communalities for each variable in the FA for the state analysis

Loadings	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Communalities	From 1 Factor	From 2 Factors	From 3 Factors	Multiple R-Square
DIST_AREA	0.810810	0.012493	0.404649		0.920874	0.922792	0.922879	0.928454
%_OF ST	0.747294	0.215470	0.381458		0.920874	0.922792	0.922879	0.928454
CROPLND	0.961121	0.034781	0.055634		0.737587	0.739822	0.926127	0.924548
%_OF DIST	0.736325	0.201605	-0.383989		0.111349	0.111788	0.677105	0.740796
NAT_VEG	0.381754	0.029296	0.786437		0.260135	0.795336	0.825816	0.823340
%NATVEG	0.310400	0.186233	0.677285		0.045549	0.764764	0.765149	0.733571
TOT_POP	0.675117	-0.665576	0.042243		0.248930	0.264763	0.267929	0.473048
POP_DENS	-0.104770	-0.895252	-0.184193		0.003019	0.293426	0.434162	0.430764
CATTLE_UTS	0.519590	-0.157481	0.100569		0.458309	0.467354	0.636403	0.722730
POV_IND	0.087522	0.671119	-0.149301		0.542156	0.543058	0.697207	0.798348
TOTAL_SP	0.849489	-0.125614	0.379630		0.765125	0.798737	0.826118	0.905137
EDEMIC	0.306012	-0.080467	0.426414		0.168948	0.173954	0.175523	0.522355
ENDANGRD	0.841377	-0.084608	0.336311		0.766046	0.782821	0.817075	0.891113
Expl.Var	6.092754	1.884303	2.408697					
Prp.Totl	0.406184	0.125620	0.160580					

**Figure 4.** Linear regressions of the State analysis: A, factor 1 and cattle production ($R^2=0.27$, $p=0.003$, $GL=29$); B, natural vegetation factor and endemic species ($R^2=0.18$, $p=0.02$, $GL=29$).

In this study we used 2 different geopolitical scales to define our sample units at both national and state levels; such administrative boundaries are where most development and conservation policies take place. This kind of approach is critical to obtain a general overview of the environmental scenario, both nation- and statewide, and to set detailed conservation priorities with a more realistic human dimension that incorporates the ecosystem management and the political will and perception of environmental problems.

However, due to the social and environmental heterogeneity that prevails in Mexico, the relations

between human activities, population, and natural variables yielded different results according to the geographical and geopolitical place where they were practiced. Likewise, different ecosystems react differently to the same threat depending on the location (Harcourt et al., 2001; SEMARNAT, 2002). As a consequence, conservation priorities are difficult to rate due to the contrasting social and cultural systems, the economic and political powers, and the biological conditions and environmental regulations of the country. Still, this study allowed us to group entities from 2 different geopolitical levels, according to both realistic information on their natural resources (bird richness and

natural vegetation) and the intensity of human population and development. Once the states have been identified as a priority for conservation, an independent analysis of each one is needed in order to indicate regions where conflicts between conservation and human development are likely to be severe *The states of Mexico*. The national analysis showed that the total surfaces of all states were related to the natural vegetation present in them (Factor 1), with the largest states having more natural vegetation. However, the majority of these larger states are located in the north, a region mostly covered by xeric vegetation. In contrast, the central and southern states of Mexico have a more complex geography, diverse climates, ecosystems with a wider variety of vegetation types, and higher biodiversity (Challenger, 1998). It is estimated that 70% of the vegetation communities in Mexico are distributed over less than 5% of the total surface of the country (Velázquez et al., 2003).

The bird distribution in Mexico is influenced by different factors, including its geographic position between 2 bio-geographic zones, Nearctic and Neotropical, which provides Mexico with mixed characteristics from both (Navarro and Sánchez-González, 2003), and a complex topography that harbors several and distinct ecosystems, concentrating the highest avian richness in the central-southern tropical regions (Escalante et al., 1998). The significant relationship between total bird species and endemic species identifies states like Jalisco and Oaxaca as priorities for conservation, since the limited distribution of endemic species makes them more vulnerable to extinction (González-García and Gómez de Silva, 2002; Luck et al., 2003).

Bawa and Dayanandan (1997) related deforestation with socio-economic variables such as cattle grazing, grassland area, agriculture, and urban expansion, and found that habitat degradation processes were closely related to such activities in Latin America. Our study confirms this relationship, since some states with high values of human population are associated with high cattle production (Factor 2). This has serious implications for the conservation of ecosystems, as both urban expansion and cattle grazing are related to ecosystem loss.

Agricultural activities transform thousands of hectares of natural vegetation into cropland. These activities weaken the soil by removing nutrients, making it less suitable for agriculture, and where practiced without previous proper land evaluation, its continuous misuse results in degraded soils that are destined for cattle grazing or complete abandonment (Carabias, 1990). In some developing countries such as Mexico, human settlements expand towards areas that are more suitable for agriculture, with high soil fertility and more natural diversity, representing

real and critical threats for the conservation of natural resources (Balmford et al., 2001; Luck et al., 2003). Our analysis agreed with this scenario, since cropland surface was highly related to both total and endemic species. Some of the states that practice intense agricultural activities, like Veracruz, Chiapas, and Oaxaca, also have considerable avian species as well as endemic species, and this must be taken into account for conservation activities and the planning of human activities.

Poverty is another human issue that has been related to environmental degradation and extinctions in developing countries (Kerr and Currie, 1995). We found a similar pattern in our study, since the poverty index and rural population were related to the number of endangered species in the same factor (Factor 3). Rural regions like Veracruz, Oaxaca, and Chiapas have higher rates of poverty and more endangered species. Some of these states also have high bird richness and endemism, implying high risks to the conservation of avian populations, since poverty is related to unsustainable exploitation of natural resources (Kerr and Currie, 1995).

Protected areas are surfaces with diverse natural ecosystems that have special relevance to conservation and are legally protected. Kerr and Currie (1995) considered that protected areas can help reduce biodiversity loss by maintaining habitats free from human disturbance. The linear regressions performed in the national analysis showed that some states with higher avian endemism like Oaxaca, Guerrero, and Michoacán do not have enough protected surfaces to protect their native biodiversity.

When we attempted to classify the states in terms of the opportunities and threats they have to the conservation of natural resources, a general national overview was quite clear; however, it was difficult to rank the states according to their conservation problems. For example, states like Michoacán and Durango showed the same conservation opportunities (high avian endemism and avian richness, large surfaces of natural vegetation, as well as many endangered species), but Michoacán presented more threats to conservation (high cattle production, large agriculture surfaces, and high poverty), than Durango. Therefore Michoacán can be considered a higher conservation priority than Durango, since the former has high biodiversity facing severe threats, while the latter has high biodiversity but did not present as many of the threats considered in this study (Fig. 5).

The districts of Oaxaca. At this geopolitical level, the factor analysis grouped many variables into the same factor (Factor 1): district surface, cropland, total birds, and endangered birds, probably because at a finer geographical scale, a more homogeneous distribution of territorial surface, natural resources, and human activities



Figure 5. Overall states that need actions to the conservation of their natural resources. Darker states: *Veracruz, Puebla, Michoacán, and Jalisco* are the most endangered. Lighter states: *Oaxaca, Guerrero, Colima, Nayarit, and Sinaloa* are endangered to a lesser degree.

is apparent. Luck and collaborators (2003) relate the presence of human populations to biodiversity-rich areas, probably due to the soil fertility that harbors natural ecosystems and at the same time is suitable for agriculture practices, which has serious implications for conservation. This relation was found in the state analysis, because total bird species and cropland surface were included in the same factor. Also, as mentioned by Chown et al. (2003), the relationships among population distribution, human activities and species richness may change significantly with the reduction of the geopolitical scale being analyzed. Our study also agrees with this, since we detected that area is more related to human activities, total bird species, and endangered species at the district level than at the national level.

Oaxaca is one of the states with the highest bird richness and endemism in Mexico. This is a result of a complex local topography that creates diverse landscapes and ecosystems (Navarro et al., 2004). The inclusion of bird richness and endangered species with the practice of agricultural activities in the same factor highlights some districts that are a priority for conservation due to the habitat fragmentation imposed by agriculture practices.

Population and poverty variables were grouped in the same factor with opposing loads, suggesting that when population increases poverty diminishes. However, since rural population data are not available for the districts of Oaxaca, we only used total population. It is important to note that in Oaxaca a clear contrast exists between population distribution and poverty levels. While the majority of the population is rural, some districts like Centro, Juchitán, and Huajuapán concentrate most of the urban population with higher welfare standards and therefore present lower

poverty levels. In contrast, the population in districts like Cuicatlán, Juquila, and Choapam is mostly rural and has very high levels of poverty. Such poverty is the result of a complex relation among geographical, political, social, and economic issues that make Oaxaca one of the poorest states in the country. It is estimated that less than 2% of the population in the state has access to education, housing or regular economic income or lives in cities with complete services (www.oaxaca.gob.mx). The population in these high-poverty districts has to work on farms with inadequate sanitary and working conditions, a situation that exerts a strong pressure on the environment and enhances poverty levels, since they generally lack proper poverty alleviation programs (Leff, 1990; FNUAP, 1991).

Due to the biogeographical location and the physical features of Oaxaca, it is one of the most biodiverse regions of the world, and includes all the vegetation types present in Mexico (Velázquez et al., 2003). An interesting issue that was revealed from the state analysis was that the natural vegetation is not distributed in the larger geopolitical units as in the national analysis. The districts with more natural vegetation like Miahuatlán, Tehuantepec, and Yautepec are located in the southeastern mountain ranges, identified as a physiographic region by CONABIO (www.conabio.gob.mx). In this study we found that natural vegetation is significantly related to the presence of endemic species, and the relevant districts in both terms represent a clear priority for conservation actions, since recent estimates suggest that by the year 2022, only a minor part of the state (22%) will remain covered by the native natural vegetation (Velázquez et al., 2003).

Another major threat to conservation is cattle grazing, one of the most profitable activities in Oaxaca. Most of the cattle production in the state is done by small producers that free their animals to graze on the natural vegetation (Villegas-Durán et al., 2001). We found a significant relation between Factor 1 and cattle production, and because this factor includes agricultural activities (cropland surface), the relationship with cattle production indicates a high human pressure on natural resources, since both activities are fragmenting habitat and removing natural vegetation (Table 4). The application of inadequate policies has encouraged conversion of natural vegetation to croplands and cattle grazing areas, therefore, these areas are in need of proper management in order to plan such economic activities, but also to perform activities of environmental conservation and/or restoration.

At this smaller scale we grouped the districts according to the opportunities and threats to conservation as we did in the national analysis. The districts of Miahuatlán and Ixtlán presented more opportunities for conservation (large natural vegetation surfaces, high avian richness, and

many endemic and endangered species); however, while Miahuatlán showed more threats to biodiversity (large cropland surface, high cattle production, large population, and high poverty), Ixtlán did not present major threats to conservation in relation to the variables included in this study. According to our results, we tried to arrange the rest of the districts according to their different opportunities and threats to conservation. Thus districts like Juchitán and Tehuantepec presented the same opportunities for conservation (large natural vegetation surface, high avian richness, and many endangered species); however the former presented many more threats to conservation (large cropland surface, high cattle production, and large population) than the latter, which only had a large population. Therefore Juchitán can be considered a priority district where conservation actions are urgently needed (Fig. 6).

The integrated analysis of environmental and socio-economic variables to explore conservation priorities, both nation- and statewide, is useful to identify areas with high biodiversity (in our case avian richness and natural vegetation) that might face conservation threats due to intense anthropogenic activity. Using geopolitical units is a relevant issue since these are the levels in which laws and rules are applied, executed, and enforced. Such laws regulate the environmental, economic, and demographic activities and must work in a consistent manner, so as to offer major benefits to all sectors involved. These kind of exploratory studies are necessary to identify the areas that need planning of the economic activities, as well as proper actions to preserve the natural environments.

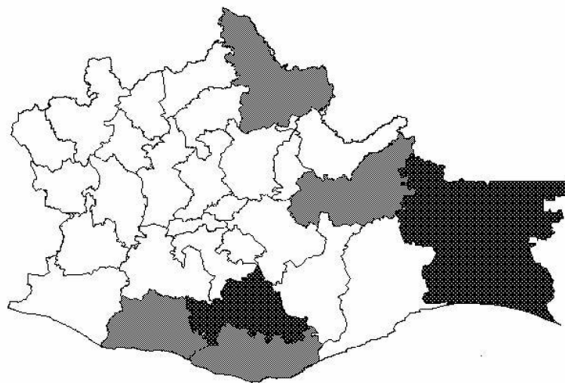


Figure 6. Oaxaca overall priority districts that need actions to the conservation of their natural resources. Darker districts: *Miahuatlán* and *Juchitán* are the most endangered. Lighter districts: *Pochutla*, *Juquila*, *Mixe*, and *Tehuantepec* are endangered in a lesser degree.

An important issue that is worth mentioning is the lack of precise and localized environmental information on biodiversity at both national and state levels in Mexico. It is imperative to broaden scientific fieldwork that generates local biological information to strengthen the natural knowledge and provide data to support environmental policies.

Finally, future investigations should consider widening these types of exploratory approaches by including different taxa and other socioeconomic variables, in order to further understand the patterns of interaction between humans and the natural environments. This scientific approach may assist both state and national decision-makers to define effective priorities for long term conservation of natural resources.

Acknowledgments

We are grateful for the data provided by the personnel at Instituto Nacional de Ecología (INE), Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Comisión de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), and Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). E Wehncke was very helpful with the data and analysis of results and LB Vazquez, RA Medellín, and N Jacobson made important comments that helped improve this manuscript.

Literature cited

- Araújo, M. B. 2003. The coincidence of people and biodiversity in Europe. *Global Ecology & Biogeography* 12:5-12.
- Balmford, A., J. L. Moore, T. M. Brooks, N. Burgess, L. A. Hansen, J. C. Lovett, S. Tokumine, P. Williams and I. Woodward. 2001. People and biodiversity in Africa. *Science* 293:1591-1592.
- Bawa, K. S. and S. Dayanandan. 1997. Socioeconomic factors and tropical deforestation. *Nature* 386:562-563.
- Brooks, T. M., S. L. Pimm and J. O. Oyugi. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology* 13:1140-1150.
- Burgess, N. D., A. Balmford, N. J. Cordeiro, J. Fjeldsa, W. Küper, C. Rahbek, E. W. Sanderson, J. P. W. Scharlemann, J. Henning-Sommer and P. H. Williams. 2007. Correlations among species distributions, human density and human infrastructure across the high biodiversity tropical mountains of Africa. *Biological Conservation* 134:164-177.
- Carabias, J. 1990. Las políticas de producción agrícola, la cuestión alimentaria y el medio ambiente. In *Medio Ambiente y Desarrollo en México*, E. Leff (ed.). Centro en Investigaciones Interdisciplinarias en Humanidades, UNAM. 766 p.

- Ceballos, G. 1993. La extinción de especies. *Ciencias*. Núm. Especial 7:5-10.
- Ceballos, G. and L. Márquez. 2000. Las aves de México en peligro de extinción. CONABIO-UNAM-FCE. México. 430 p.
- Cincotta, R. P., J. Wisniewski and R. Engelman. 2000. Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404:990-992.
- CONAPO (Consejo Nacional de Población). 2001. México en cifras. México.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO-IB-Sierra Madre. 847 p.
- Chown, S. L., B. J. van Rensburg, K. J. Gaston, A. S. L. Rodríguez and A. S. Van Jaarsveld. 2003. Energy, species richness, and human population size: conservation implications at a national scale. *Ecological Applications* 13:1233-1241.
- DOF. 2002. NOM-059-ECOL-2001. Norma Oficial Mexicana sobre la protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categoría de riesgo y especificación es para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo de 2002.
- Ehrlich, P. R. 1995. The scale of the human enterprise and biodiversity loss. In *Extinction rates*, J. H. Lawton and R. M. May (eds.). Oxford University Press. Oxford. p. 214-226.
- Ehrlich, P. R. and G. Ceballos. 1997. Población y medio ambiente: ¿Qué nos espera? *Ciencia* 48:19-30
- Escalante, P., A. G. Navarro and A. Townsend Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. In *Diversidad Biológica de México*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa. (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 792 p.
- Fondo de Población de las Naciones Unidas (FNUAP). 1991. La población, los recursos y el medio ambiente. Los desafíos críticos. Fondo de Población de las Naciones Unidas. London, UK.
- González-García, F. and H. Gómez de Silva-Garza. 2002. Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación. In *Conservación de aves. Experiencias en México*, H. Gómez de Silva and A. Oliveras (eds.). CIPAMEX. p. 150-194.
- Harcourt, A. H., S. A. Parks and R. Woodroffe. 2001. Human density as an influence on species/area relationships: double jeopardy for small African reserves? *Biodiversity and Conservation* 10:1011-1026.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2003. Anuario de Estadísticas por Entidad Federativa 1995-2002. México, D.F. 688 p.
- Iñigo-Elias, E. and M. Ramos. 1991. The psittacine trade in México. In *Neotropical wildlife use and conservation*, J. Robinson and K. Redford (eds.). The University of Chicago Press. p. 380-392.
- Johnson, D. E. 1998. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. Thomson Eds. 566 p.
- Kerr, J. T. and D. J. Currie. 1995. Effects of human activity on global extinction risk. *Conservation Biology* 9:1528-1538.
- Leff, E. 1990. Medio Ambiente en México. Prefacio. In *Medio Ambiente y Desarrollo en México*, E. Leff (ed.). Centro en Investigaciones Interdisciplinarias en Humanidades, UNAM. 766 p.
- López-Medellín, X. 2003. Evaluación del comercio de aves canoras y de ornato en México 1970-2001. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 83 p.
- Luck, G. W., T. H. Ricketts, G. C. Daily and M. Imhoff. 2004. Alleviating spatial conflict between people and biodiversity. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 101:182-186.
- Lutz, W., W. Sanderson and S. Scherbov. 2001. The end of world population growth. *Nature* 412:543-545.
- Mas, J. F., A. Velázquez, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, C. Alcántara, G. Bocco, R. Castro, T. Fernández and A. Pérez-Vega. 2004. Assessing land use/cover changes: a nationwide multidata spatial database for México. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5:249-261.
- Maurer, B. A. 1996. Relating human population growth to the loss of biodiversity. *Biodiversity Letters* 3:1-5.
- McKinney, M. L. 2002. Why larger nations have disproportionate threat rates: area increases endemism and human population size. *Biodiversity and Conservation* 11:1317-1325.
- Navarro, A. G. and L. A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las aves. In *Conservación de aves. Experiencias en México*, H. Gómez de Silva and A. Oliveras (eds.). CIPAMEX. p. 24-85.
- Navarro, A. G., E. A. García-Trejo, A. T. Peterson and V. Rodríguez-Contreras. 2004. Aves. In *Biodiversidad de Oaxaca*, A. J. García-Mendoza and M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología-UNAM – Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la naturaleza – World Wildlife Fund, México. p. 391-421.
- Peterson, T., S. L. Egbert, V. Sánchez-Cordero and K. P. Price. 2000. Geographic analysis of conservation priority: endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 93:85-94.
- Ricketts, T. N., E. Dinerstein, T. Boucher, T. M. Brooks, S. H. M. Butchart, M. Hoffmann, J. F. Lamoreux, J. Morrisno, M. Parr, J. D. Pilgrim, A. S. L. Rodrigues, W. Sechrest, G. E. Wallace, K. Berlin, J. Bielby, N. D. Burgess, D. R. Church, N. Cox, D. Knox, C. Loucks, G. W. Luck, L. W. Master, R. Moore, R. Naidoo, R. Ridgely, G. E. Schatz, G. Shire, H. Strand, W. Wettengel and E. Wikramanayake. 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

- 51:18497-18501.
- Seabloom, E. W., A. P. Dobson and D. M. Stoms. 2002. Extinction rates under non random patterns of habitat loss. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 99:11229-11234.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Informe de la situación del Medio Ambiente en México 2002.
- Soulé, M. E. 1991. Conservation: tactics for a constant crisis. *Science* 253:744-750.
- Soulé, M. E. and M. A. Sanjayan. 1998. Conservation targets: Do they help? *Science* 279:2060-2061.
- Thompson, K. and A. Jones. 1999. Human population density and prediction of local plant extinction in Britain. *Conservation Biology* 13:185-189.
- Tilman, D., J. Fargione, B. Wolff, C. D'Antonio, A. Dobson, R. Howarth, D. Schindler, W. H. Schlesinger, D. Simberloff and D. Swackhamer. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292:281-284.
- Vázquez, L. B. and K. J. Gaston. 2006. People and mammals in México: Conservation conflicts at a national scale. *Biodiversity & Conservation*. 15:2397-2414.
- Velázquez, A., E. Durán, I. Ramírez, J. F. Mas, G. Bocco, G. Ramírez and J. L. Palacio. 2003. Land use-cover changes processes in highly biodiverse areas: the case of Oaxaca, Mexico. *Global Environmental Change* 13:175-184.
- Villegas-Durán, G., A. Bolaños Medina and L. Olguín Prado. 2001. La ganadería en México. *Textos Monográficos*: 5. Economía. Instituto de Geografía-UNAM. Plaza y Valdés. 158 p.
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday and R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:257-300.




Diversidad y distribución del género *Salvia* (Lamiaceae) en Michoacán, México

Diversity and distribution of the genus *Salvia* (Lamiaceae) in Michoacan, Mexico

Guadalupe Cornejo-Tenorio  y Guillermo Ibarra-Manríquez

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro 8701, Col. San José de la Huerta 58190 Morelia, Michoacán, México.

 gcornejo@oikos.unam.mx

Resumen. Se presenta la riqueza y distribución de las especies de *Salvia* en los municipios del estado de Michoacán con datos florísticos y ecológicos para cada especie. Con base en trabajo de campo y revisión de ejemplares depositados en los herbarios CIMI, EBUM, ENCB, F, IEB, INIF, MEXU y MO, se registraron 64 especies nativas de *Salvia* en Michoacán. El 67.2% de éstas son endémicas de México y 4 (6.2%) del área de estudio. *Salvia iodantha* Fernald y *S. mexicana* L. fueron las especies con más ejemplares herborizados (140 y 134, respectivamente). Los bosques que albergan el mayor número de especies (40) fueron el de *Pinus-Quercus* y el de *Quercus*, en un intervalo altitudinal de 1 500 a 3 000 m. Morelia fue el municipio con más especies registradas (34). En cuanto a las formas de crecimiento, predominan las hierbas perennes o arbustos (86%). El 76.5% de las especies tiene flores azules y/o moradas. La floración se presenta todo el año, con una actividad máxima en octubre. Se sugiere que en un futuro cercano se incremente la exploración florística del género *Salvia* en Michoacán, especialmente en sus áreas protegidas y en la sierra Madre del Sur.

Palabras clave: endemismo, floración, riqueza de especies, salvias, tipos de vegetación.

Abstract. This paper presents the richness and distribution by municipality of *Salvia* species in the state of Michoacán, floristic and ecological data are included. Based on herbarium specimens deposited in CIMI, EBUM, ENCB, F, IEB, INIF, MEXU, and MO, as well as collecting trips, 64 native species of *Salvia* were recognized in the study area. Endemic species to Mexico and Michoacán reached 67.2% and 6.2%, respectively. *Salvia iodantha* Fernald and *S. mexicana* L. were species with most herbarium specimens (140 and 134, respectively). The vegetation types with most species (40) were *Pinus-Quercus* and *Quercus* forests. The highest number of species occurred between 1 500 and 3 000 m. The municipality with the most *Salvia* species recorded was Morelia (34 species). Perennial herbs and shrubs were the most common growth forms (86%). Blue and/or purple flowers are displayed by 76.5% of species. Flowering occurs year-round, with a peak in October. We suggest that in the near future increases floristic exploration of genus *Salvia* in Michoacán, especially in their protected areas and in the Sierra Madre del Sur.

Key words: endemism, flowering, salvias, species richness, vegetation types.

Introducción

Salvia (tribu *Menthae*) es el género más diverso de la familia Lamiaceae, con cerca de 1000 especies distribuidas alrededor del mundo (Walker et al., 2004; Wester y Claßen-Bockhoff, 2007). En Centro y Sudamérica está representado por cerca de 500 especies (Epling, 1939; Standley y Williams, 1973; Walker y Elisens, 2001). México es considerado como una de las áreas con mayor diversidad del género en el mundo (Ramamoorthy, 1984; Walker et al., 2004), con aproximadamente 300 especies, que en un porcentaje importante (85-88%) son endémicas (Ramamoorthy, 1984; Dieringer et al., 1991; Ramamoorthy y Elliott, 1998). Villaseñor (2004) indica que *Salvia* es el segundo género más diverso en la República Mexicana

(292 especies), superado marginalmente por *Mammillaria* (Cactaceae), que tiene 306. De acuerdo con la clasificación de Bentham (1876), el género *Salvia* se divide en 4 subgéneros: *Calosphace*, *Leonia*, *Salvia* y *Sclarea*. Las especies mexicanas de *Salvia* se incluyen dentro del subgénero *Calosphace*, con excepción de 3, distribuidas en el NE de México del subgénero *Leonia* (sección *Heterosphace*) y 12 bajacalifornianas que pertenecen a la sección *Audibertia* (Epling, 1938, 1939; Walker y Elisens, 2001; Walker et al., 2004). Hasta el momento no se ha definido claramente a qué subgénero pertenece esta última sección, ya que está relacionada con especies del Viejo Mundo de los subgéneros *Leonia* y *Salvia*, pero también con las especies americanas del subgénero *Calosphace* (Bentham, 1876; Epling, 1938; Walker et al., 2004).

La mayor diversidad de especies del género *Salvia* se presenta en las zonas montañosas de México,

Recibido: 14 junio 2010; aceptado: 30 noviembre 2010

principalmente en las del centro-sur del país (Espejo y Ramamoorthy, 1993). En consecuencia, los bosques templados y en particular los de coníferas y encinares, son los tipos de vegetación que albergan la mayor proporción de especies de *Salvia* (Ramamoorthy y Lorence, 1987). No obstante, también se encuentran en los bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, zonas áridas y desérticas (Dávila et al., 1993; Fernández et al., 1998; Ramamoorthy y Elliot, 1998).

Las formas de crecimiento en *Salvia* incluyen hierbas anuales y perennes, arbustos y raramente arbustos trepadores; las flores presentan cáliz y corola bilabiados, el ovario se divide en 4 lóculos y el estilo es ginobásico (Ramamoorthy, 2001). La característica diagnóstica de *Salvia* respecto a los otros géneros de Lamiaceae es la presencia de 2 estambres (Wood y Harley, 1989; Pool, 2001; Ramamoorthy, 2001; Pool, 2007), en los cuales la parte estéril del conectivo funciona como una palanca, lo que permite que el polen se adhiera a la cabeza o cuerpo de los polinizadores, principalmente abejas o colibríes (Walker y Sytsma, 2007; Wester y Claßen-Bockhoff, 2007).

Aunque Fernald (1900) fue el primero en hacer un compendio de las salvias mexicanas y centroamericanas, la obra clásica que ofrece una revisión completa del subgénero *Calosphace*, es la de Epling (1939), en la cual se citan 229 especies para México, agrupadas en 52 secciones. Estudios complementarios que describen nuevas especies o que incluyen información de la distribución geográfica de especies ya conocidas son los de Epling (1940, 1941, 1944, 1947, 1951, 1960), Epling y Mathias (1957), Epling y Játiva (1963, 1966, 1968), Ramamoorthy (1984), Espejo y Ramamoorthy (1993), Walker y Elisens (2001), Klitgaard (2007), Turner (2008, 2008a, 2008b, 2009, 2009a) y recientemente Bedolla-García et al. (2011).

A pesar de la sobresaliente diversidad de *Salvia*, son pocos los estudios que ofrecen información monográfica actualizada de sus especies, como el de Espejo y Ramamoorthy (1993), quienes hacen una revisión de la sección *Sigmoideae* y aportan información detallada de 11 especies, todas endémicas de México. Recientemente, Turner ha revisado varias secciones del género. Para la sección *Farinaceae* se documentan 14 especies de *Salvia*, de las cuales 13 son endémicas del país (Turner, 2008a). Este autor presenta información muy general de 14 especies de la sección *Scorodonia* y 28 de la sección *Uliginosae*, todas con distribución en México; en estos estudios propone 7 nuevas especies (Turner, 2009, 2009a). Posteriormente, para la sección *Peninsularis* incluye 3 especies, de las cuales 2 son nuevas para la ciencia (Turner, 2010). Por otro lado, en la flora fanerogámica del Valle de México, Ramamoorthy (2001) presenta claves y descripciones para las 33 especies de *Salvia*. Finalmente, Domínguez et al. (2002)

documentan la diversidad y distribución de 75 especies de *Salvia* para el estado de Chiapas.

Una estrategia para avanzar en el conocimiento florístico de un género diverso como *Salvia*, es restringir su estudio a entidades políticas que sobresalgan por su diversidad. En 1998, Ramamoorthy y Elliot indican que los estados mexicanos con mayor riqueza de salvias son Oaxaca (63 especies), Guerrero (51), Puebla (50), Jalisco (49) y Michoacán (48). Otras publicaciones enlistan mayor número de especies para el estado de Michoacán, particularmente Rodríguez y Espinosa (1996) que registraron 72 especies y Carranza (2005), quien estima que existen 75.

Estas diferentes estimaciones acerca de la riqueza de especies de *Salvia* en Michoacán justifican la revisión del género en esta entidad. El presente trabajo tiene los siguientes objetivos: *i*) cuantificar la riqueza de especies de *Salvia* de Michoacán e incluir los sinónimos respectivos para cada especie; *ii*) determinar su distribución municipal, así como el tipo de vegetación e intervalo altitudinal donde éstas se encuentran; *iii*) documentar forma de crecimiento, tamaño, color de flores y fenología de la floración de las especies y *iv*) indicar la presencia de las especies en cada una de las áreas naturales protegidas de Michoacán.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estado de Michoacán se localiza entre los 20°23'37"-17°53'50" N y 100°03'32"-103°44'49" O, con una superficie de 58 667 km² y altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 3 850 m (Correa, 2004). La división política del estado está constituida por 113 municipios (Vargas y Ortiz, 2004) y fisiográficamente se ubica dentro de las provincias morfotectónicas denominadas Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur (Ferrusquía, 1998). La primera está dominada por cuerpos volcánicos del Cenozoico medio al tardío y sedimentarios clásticos del Cenozoico tardío. La mayor parte de esta provincia es una meseta volcánica, siendo la Meseta Tarasca la porción más alta en el estado de Michoacán. Por otra parte, la sierra Madre del Sur presenta topografía escarpada y una fisiografía compleja, compuesta principalmente por cuerpos metamórficos del Paleozoico, sedimentarios y volcánicos del Mesozoico. Antaramián (2005) menciona que los climas predominantes son el tropical lluvioso, con lluvias en verano (Aw), el seco o árido (BS), el templado con lluvias en verano (Cw) y el templado con lluvias todo el año (Cf). Los principales tipos de vegetación para Michoacán son: bosque tropical caducifolio y subcaducifolio, bosque de coníferas, bosque de *Quercus*, bosque espinoso, matorral subtropical, bosque mesófilo de montaña, vegetación acuática y subacuática, pastizal y otros tipos de vegetación (Palacio-Prieto et al., 2000; Rzedowski, 2004; Carranza, 2005a).

La recopilación de información se basó en la consulta de ejemplares de los herbarios CIMI, EBUM, ENCB, F, IEB, INIF, MEXU y MO. Asimismo, se revisaron material y ejemplares tipo de algunos herbarios virtuales (CAS, K, LA en UC, LL, MICH, NY, TEX y UC). También se revisaron diversas obras florísticas y taxonómicas para obtener la distribución de las especies y la sinonimia (Epling, 1939, 1940, 1941, 1944; Standley y Williams, 1973; Martínez et al., 1987; Wood y Harley, 1989; Espejo y Ramamoorthy, 1993; Medina y Rodríguez, 1993; Pérez-Calix, 1996; Rodríguez y Espinosa, 1996; Fernández et al., 1998; Harley y Paton, 1999; Medina et al., 2000; Ramamoorthy, 2001; Pool, 2001; Cornejo et al., 2003; Pool, 2007; Turner, 2008a, 2008b, 2009, 2009a; Bedolla-García et al., 2011). Además, para observar las especies in vivo y tomar fotografías digitales se exploraron algunas localidades de Michoacán. Se estandarizó la información sobre los tipos de vegetación contenida en las etiquetas de los ejemplares de herbario, siguiendo la clasificación de Rzedowski y McVaugh (1966) y Rzedowski (1978). Los autores de los

nombres científicos se abreviaron de acuerdo con Villaseñor et al. (2008).

Resultados

Con base en la revisión de 1 492 ejemplares de herbario se reconocieron 64 especies y 2 variedades de *Salvia* para Michoacán, agrupadas en 29 secciones, todas pertenecientes al subgénero *Calosphace* (Cuadro 1). El 67.2% de éstas son endémicas de México y 17 (26.6%) presentan una distribución hasta Centro y Sudamérica. Únicamente 4 especies (6.2%) son endémicas de Michoacán y se registraron en los siguientes municipios: *S. indigocephala* Ramamoorthy (Coalcomán), *S. nigriflora* Epling (Coalcomán, Uruapan y Zitácuaro), *S. purepecha* Bedolla, Lara et Zamudio (Chilchota, Tangancicuaro y Zacapu) y *S. synodonta* Epling (Chinicuila).

El número de ejemplares de las 10 especies de *Salvia* más recolectadas comprende el 54% del total revisado (Cuadro 2). A pesar de que estos taxones pueden consi-

Cuadro 1. Secciones y especies de *Salvia* presentes en Michoacán, México

Sección*	Especies**
<i>Albolanatae</i> (1/1)	<i>S. leucantha</i> ³
<i>Angulatae</i> (25/9)	<i>S. cyanantha</i> ² , <i>S. fluviatilis</i> ² , <i>S. languidula</i> ² , <i>S. leptostachys</i> ² , <i>S. longispicata</i> ² , <i>S. rhyacophila</i> ² , <i>S. remissa</i> ² , <i>S. tiliifolia</i> ³ , <i>S. uruapana</i> ²
<i>Blakea</i> (4/2)	<i>S. patens</i> ² , <i>S. viscidifolia</i> ²
<i>Briquetia</i> (4/3)	<i>S. atropaenulata</i> ² , <i>S. mexicana</i> var. <i>mexicana</i> ² , <i>S. mexicana</i> var. <i>minor</i> ² , <i>S. synodonta</i> ¹
<i>Carnea</i> (4/1)	<i>S. carnea</i> ³
<i>Cucullatae</i> (1/1)	<i>S. clinopodioides</i> ²
<i>Curtiflorae</i> (3/1)	<i>S. longistyla</i> ²
<i>Dusenostachys</i> (8/1)	<i>S. concolor</i> ³
<i>Erythrostachys</i> (4/2)	<i>S. regla</i> ³ , <i>S. sessei</i> ²
<i>Farinaceae</i> (14/1)	<i>S. reptans</i> ³
<i>Fernaldia</i> (1/1)	<i>S. albo-caerulea</i> ²
<i>Fulgentes</i> (7/4)	<i>S. dichlamys</i> ² , <i>S. fulgens</i> ² , <i>S. microphylla</i> ³ , <i>S. pulchella</i> ³
<i>Glareosae</i> (4/2)	<i>S. hirsuta</i> ² , <i>S. reflexa</i> ³
<i>Incanatae</i> (2/1)	<i>S. elegans</i> ²
<i>Iodanthae</i> (4/2)	<i>S. arbuscula</i> ² , <i>S. iodantha</i> ²
<i>Lavanduloideae</i> (13/5)	<i>S. agnes</i> ² , <i>S. helianthemifolia</i> ² , <i>S. lavanduloides</i> ³ , <i>S. stricta</i> ² , <i>S. subobscura</i> ²
<i>Membranaceae</i> (13/2)	<i>S. lasiocephala</i> ³ , <i>S. mocinoi</i> ³
<i>Microsphace</i> (6/1)	<i>S. misella</i> ³
<i>Nigriflorae</i> (1/1)	<i>S. nigriflora</i> ¹
<i>Nobiles</i> (3/1)	<i>S. gesneriflora</i> ²
<i>Polystachyae</i> (13/2)	<i>S. plurispicata</i> ² , <i>S. polystachia</i> ³ , <i>S. purepecha</i> ¹
<i>Potiles</i> (1/1)	<i>S. hispanica</i> ³
<i>Purpureae</i> (6/2)	<i>S. curviflora</i> ² , <i>S. purpurea</i> ³
<i>Scorodonia</i> (14/3)	<i>S. breviflora</i> ² , <i>S. keerlii</i> ² , <i>S. melissodora</i> ²
<i>Sigmoideae</i> (11/4)	<i>S. chalarothyrsa</i> ² , <i>S. nepetoides</i> ² , <i>S. ramamoorthyana</i> ² , <i>S. thyrsiflora</i> ²
<i>Skeptostachys</i> (1/1)	<i>S. grvida</i> ²
<i>Sphacelioides</i> (2/2)	<i>S. acerifolia</i> ¹ , <i>S. subhastata</i> ²
<i>Uliginosae</i> (28/5)	<i>S. assurgens</i> ² , <i>S. indigocephala</i> ¹ , <i>S. laevis</i> ² , <i>S. prunelloides</i> ² , <i>S. setulosa</i> ²
<i>Uricae</i> (2/1)	<i>S. amarissima</i> ³

*Sección: número de especies en cada una (en México /en Michoacán). **Especie: ¹ especies con distribución restringida al estado de Michoacán, ² especies endémicas de México, ³ especies con distribución hasta Centro y Sudamérica.

derarse como los más abundantes, se distribuyen en un número relativamente pequeño de los 113 municipios michoacanos (16 a 34). En 18 de éstos (15.9%) se registraron más de 10 especies, mientras que en 34 (30%) no se ha recolectado ninguna especie de *Salvia* (Fig. 1). El 78.5% de los ejemplares revisados provienen de 24 municipios (Fig. 2), siendo Morelia el que presentó el mayor número de especies (34) y de ejemplares recolectados (213).

Los tipos de vegetación que presentaron más especies de *Salvia* fueron los bosques de *Pinus-Quercus* y de *Quercus*, ambos con 40 especies, mostrando también el mayor número de ejemplares recolectados (Fig. 3). Las categorías

Cuadro 2. Especies de *Salvia* con mayor número de ejemplares de herbario y número de municipios del estado de Michoacán donde se han recolectado

Especie	Ejemplares (%)	Municipios (%)
<i>S. iodantha</i>	140 (9.4)	34 (30)
<i>S. mexicana</i>	134 (9.0)	34 (30)
<i>S. elegans</i>	106 (7.1)	24 (21)
<i>S. fulgens</i>	79 (5.3)	24 (21)
<i>S. polystachia</i>	77 (5.2)	26 (23)
<i>S. laevis</i>	61 (4.1)	19 (17)
<i>S. purpurea</i>	59 (4.0)	23 (20)
<i>S. lavanduloides</i>	55 (3.6)	21 (18)
<i>S. thyrsoflora</i>	51 (3.4)	18 (16)
<i>S. clinopodioides</i>	44 (2.9)	16 (14)

de vegetación menos diversas fueron el bosque de *Abies* (18) y la vegetación riparia (9). El intervalo altitudinal en el que se recolectaron cerca del 70% de los ejemplares revisados y donde habitan aproximadamente el 90% de las especies de *Salvia* va de 1 500 a 3 000 m (Fig. 4). Las especies con el mayor intervalo de altitud fueron *S. amarissima* Ortega (150 a 2 700 m) y *S. misella* Kunth (50 a 2 100 m) (Apéndice 1).

La mayoría de las especies son hierbas perennes o arbustos (55) y un bajo número son hierbas anuales (9). El grupo de especies con flores azules y/o moradas (incluye las de color púrpura o violeta) fue el más numeroso (49), el de flores de color lila (fucsia o rosa oscuro), rosa, rojo y/o guinda (rojo oscuro) está formado por 12 especies, en tanto que las flores blancas sólo se han detectado en *S. assurgens* Kunth y *S. leucantha* Cav. y las amarillas en *S. subhastata* Epling (Apéndice 1; Figs. 5, 6). Es importante destacar que los colores o tonalidades de las flores pueden variar marcadamente dentro de una especie, como es el caso de *S. gesneriflora* Lindl. et Paxton (con flores generalmente rojas, raramente blancas), *S. iodantha* (de color guinda, rosa y raramente blanco), *S. purpurea* Cav. (lilas, moradas, raramente blancas) y *S. polystachia* Cav. (azules, moradas y raramente blancas). Finalmente, de acuerdo con las fechas en que se recolectaron los ejemplares de herbario, el periodo de floración de las especies de *Salvia* se extendió a lo largo de todo el año, con su

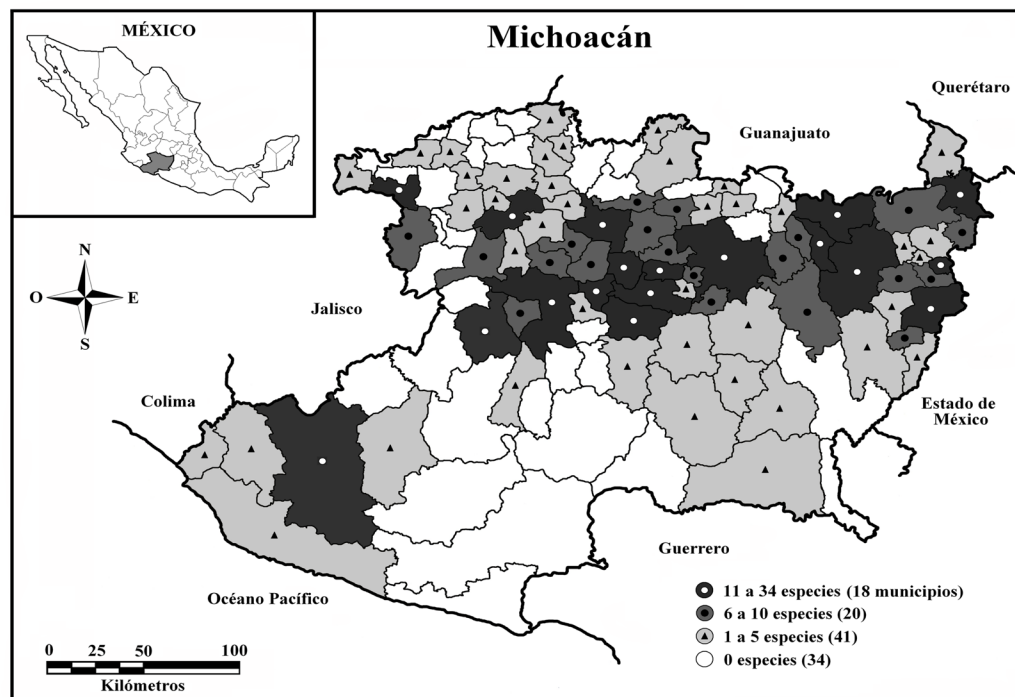


Figura 1. Número de especies de *Salvia* por entidad municipal.

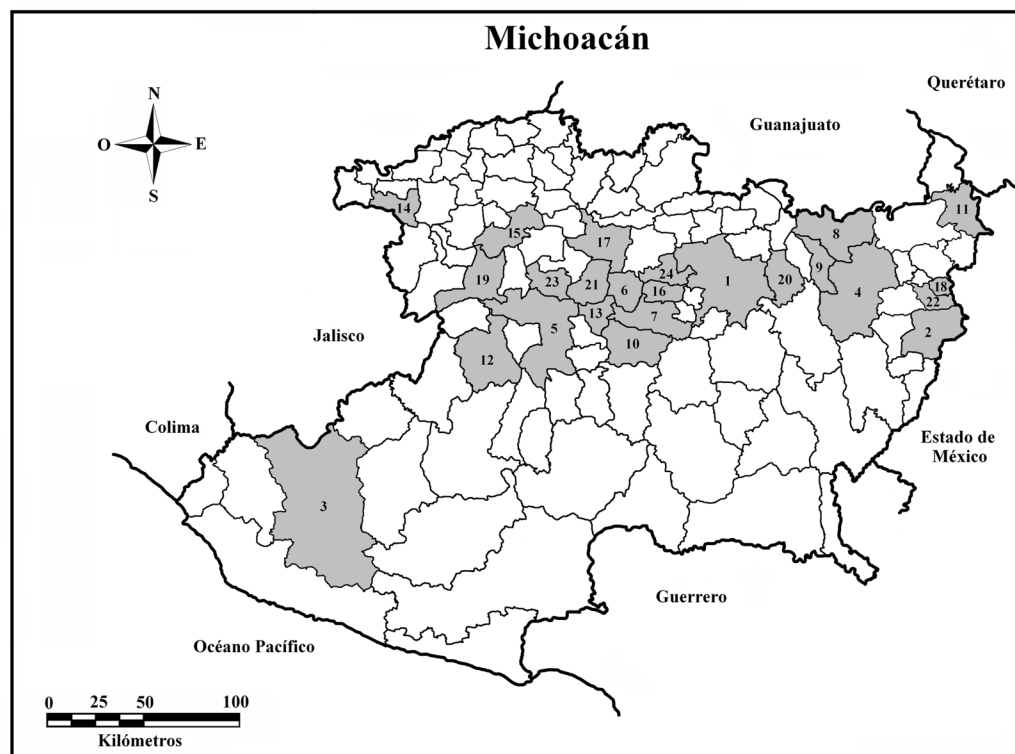


Figura 2. Municipios de Michoacán donde se han recolectado 10 o más especies de *Salvia*, numerados (1-24), de acuerdo con su mayor a menor riqueza de especies (número de especies/número de ejemplares recolectados en cada municipio), 1. Morelia (34/213), 2. Zitácuaro (29/88), 3. Coalcomán (22/41), 4. Hidalgo (20/46), 5. Uruapan (20/38), 6. Erongarícuaro (18/65), 7. Pátzcuaro (18/80), 8. Zinapécuaro (18/79), 9. Queréndaro (16/28), 10. Salvador Escalante (16/53), 11. Contepec (15/87), 12. Tancitaro (14/31), 13. Tingambato (14/27), 14. Jiquilpan (13/34), 15. Tangancícuaro (13/28), 16. Tzintzuntzan (12/22), 17. Zacapu (12/33), 18. Angangueo (11/50), 19. Los Reyes (11/15), 20. Charo (10/13), 21. Nahuatzen (10/38), 22. Ocampo (10/33), 23. Paracho (10/13), 24. Quiroga (10/17).

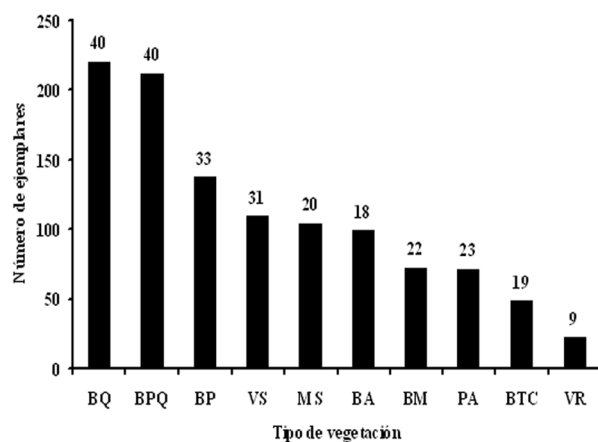


Figura 3. Número de ejemplares de herbario de especies de *Salvia* recolectados en distintos tipos de vegetación en el estado de Michoacán. Sobre las barras, el número de especies. BA, bosque de *Abies*; BM, bosque mesófilo de montaña; BP, bosque de *Pinus*; BPQ, bosque de *Pinus-Quercus*; BQ, bosque de *Quercus*; BTC, bosque tropical caducifolio; MS, matorral subtropical; PA, pastizal; VR, vegetación riparia; VS, vegetación secundaria.

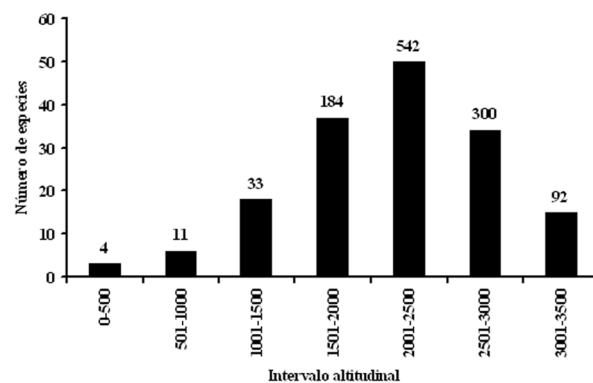


Figura 4. Distribución altitudinal de las especies de *Salvia* en Michoacán. Sobre las barras se indica el número de ejemplares de herbario.

máximo en el mes de octubre, que corresponde al periodo de lluvias (Fig. 7).

Con base en los ejemplares de herbario consultados, las áreas naturales protegidas de Michoacán albergan el siguiente número de especies de *Salvia* (número y porcen-

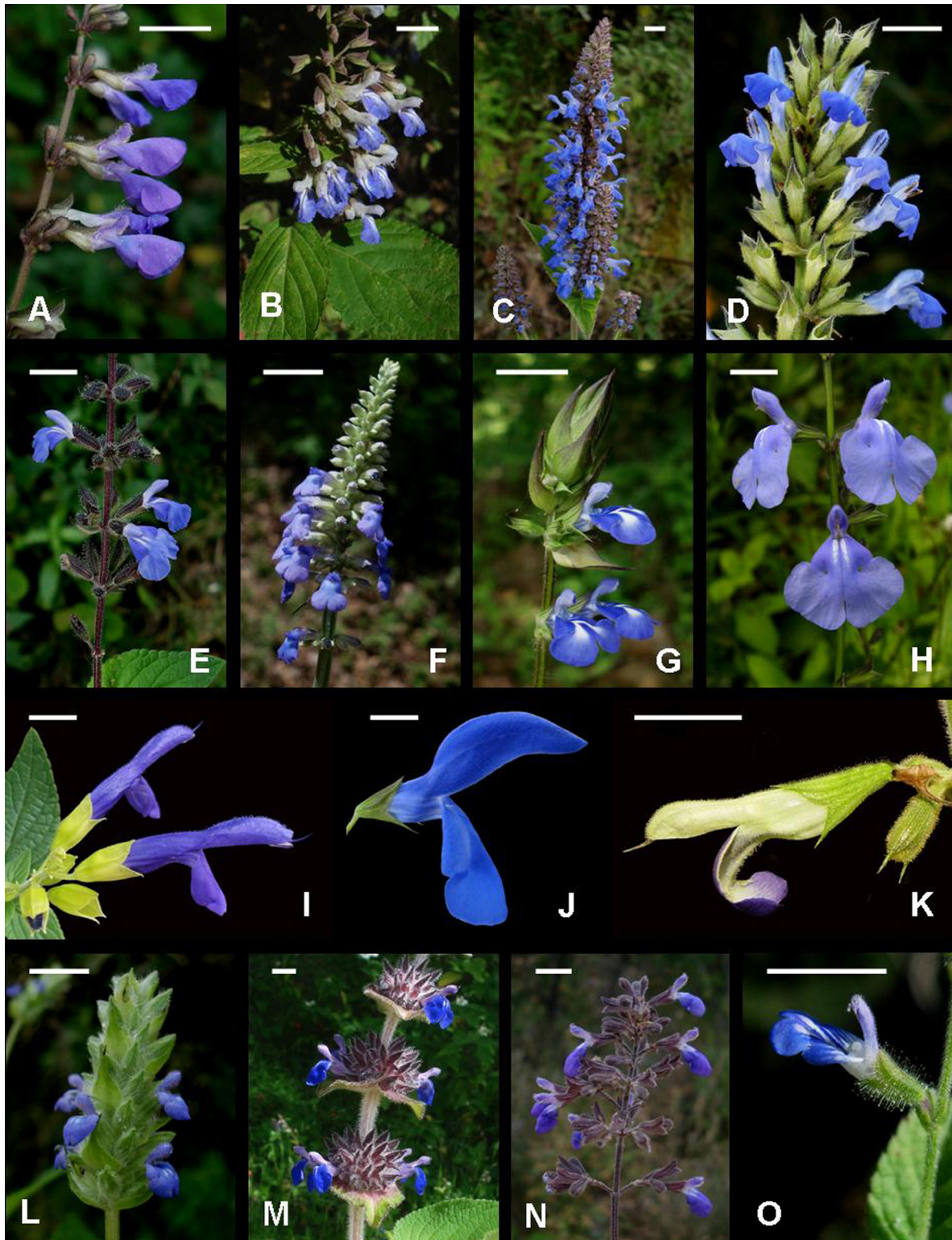


Figura 5. Algunas especies de *Salvia* con flores azules y/o moradas, que se encuentran en el estado de Michoacán. A, *S. nepetoides*; B, *S. plurispicata*; C, *S. polystachia*; D, *S. longispicata*; E, *S. amarissima*; F, *S. lavanduloides*; G, *S. laevis*; H, *S. reptans*; I, *S. mexicana* var. *mexicana*; J, *S. patens*; K, *S. albo-caerulea*; L, *S. hispanica*; M, *S. clinopodioides*; N, *S. thyrsoiflora*; O, *S. misella*. Escala: 1 centímetro.

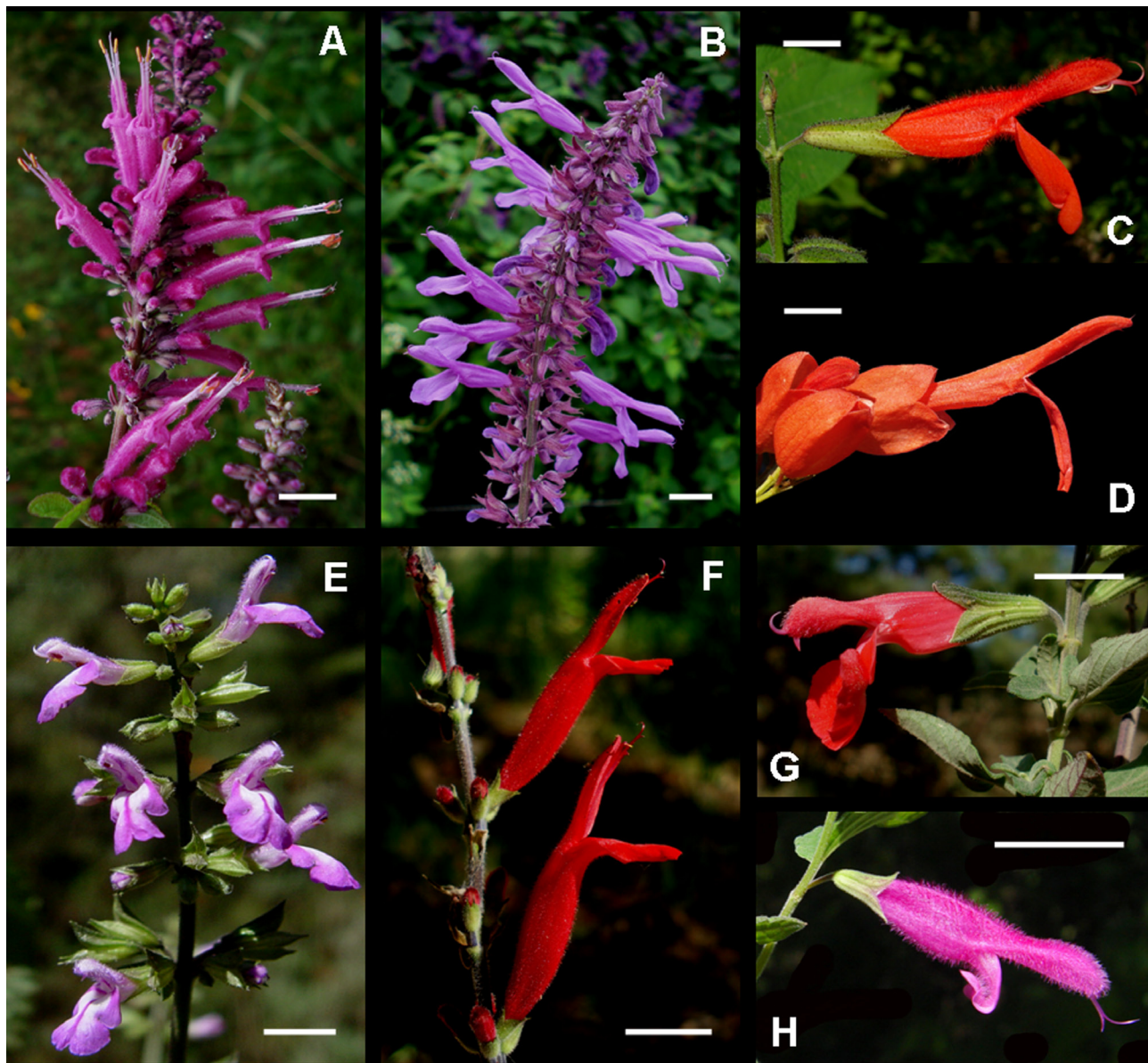


Figura 6. Algunas especies de *Salvia* con flores de color lila, rojo y/o rosa, que habitan en el estado de Michoacán. A, *S. iodantha*; B, *S. purpurea*; C, *S. fulgens*; D, *S. sessei*; E, *S. carnea*; F, *S. elegans*; G, *S. microphylla*; H, *S. curviflora*. Escala: 1 centímetro.

taje de especies): *i*) Zona de Protección Forestal Cuenca del Río Chiquito de Morelia (27 especies, 42.2%); *ii*) Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (22, 34.4%); *iii*) Parque Nacional Pico de Tancitaro (18, 28.1%); *iv*) Zona de Protección Forestal Los Azufres (9, 14.1%); *v*) Parque Nacional Barranca del Cupatitzio (3, 4.7%) y *vi*) Parque Nacional Cerro Garnica (3, 4.7%).

Discusión

Ramamoorthy y Elliott (1998) indican que el género *Salvia* en Michoacán está representado por 48 especies,

de las cuales 12 son endémicas de esta entidad. Esta cifra contrasta con las 72 especies que mencionan Rodríguez y Espinosa (1996) y las 75 especies estimadas por Carranza (2005). La cifra obtenida en el presente estudio (64 especies y 2 variedades) es producto de una cuidadosa revisión de material de herbario y literatura. Las diferencias respecto a la riqueza de *Salvia* obedecen principalmente al escaso material de herbario, una incorrecta identificación de las especies o la inclusión de sinónimos (Apéndice 1).

Una situación similar ocurre con las salvias de Chiapas, ya que Ramamoorthy y Elliott (1998) indican que existen 35 especies, mientras que Domínguez-Vázquez

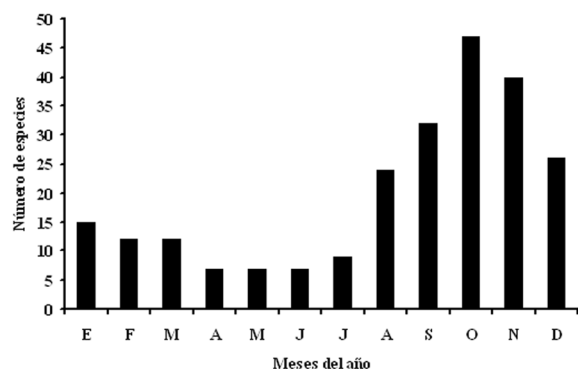


Figura 7. Fenología floral de las especies de *Salvia* en el estado de Michoacán.

et al. (2002) registran 75. Sin embargo, en esta última publicación se incluyen varios sinónimos, por ejemplo (nombre válido entre paréntesis) *S. riparia* Kunth (*S. misella*), *S. querceto-pinorum* Epling et Játiva (*S. inconspicua* Benth.), *S. hyptoides* M. Martens et Galeotti (*S. lasiocephala* Hook. et Arn.), *S. gracilis* Benth. (*S. carnea* Kunth) o *S. oxyphylla* Brandegees (*S. purpurea*). En consecuencia, la lista de salvias para Chiapas es de 64 especies, de las cuales 24 (37.5%) se comparten con Michoacán.

El 36.3% de los municipios de Michoacán tuvieron registros de 1 a 5 especies de *Salvia* y en 30% no existen ejemplares de herbario, lo que refleja la falta de exploración florística en la entidad. A pesar de esto, la distribución de las especies michoacanas no está del todo sesgada si se considera que un porcentaje importante de los municipios con mayor número de especies se encuentran ubicados dentro de la provincia morfotectónica Faja Volcánica Transmexicana, donde se localiza una superficie importante de los bosques de encino y de coníferas, los cuales albergan la mayor cantidad de especies de *Salvia*. Estos tipos de vegetación también se localizan en la sierra Madre del Sur y es necesario incrementar el conocimiento florístico de los municipios localizados en esta región, pues se podrían encontrar hallazgos interesantes para el género. Por ejemplo, en el municipio de Coalcomán se tienen ejemplares recolectados durante los años de 1938-1939 por George B. Hinton y que no se han vuelto a registrar en Michoacán, como *S. chalarothyrsa* Fernald, *S. cyanantha* Epling, *S. indigocephala* y *S. viscidifolia* Epling, así como en el municipio contiguo de Chinicuila (*S. languidula* Epling, *S. subobscura* Epling y *S. synodonta*). Es importante señalar que de este conjunto de especies, 2 son endémicas del estado, lo que reitera la necesidad de una mejor exploración florística. Sin embargo, debido a la inseguridad actual que se presenta

en este sistema montañoso, esta tarea, por el momento, continuará pendiente.

Otro aspecto a considerar es el hecho de que la parte norte de Michoacán es la mejor explorada en términos botánicos, con cerca del 90% del total de los ejemplares recolectados en el estado (Rzedowski, 2004), patrón al cual parece ajustarse *Salvia*. Además, a partir del establecimiento del proyecto Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, esta zona ha recibido especial interés en cuanto a su exploración florística, pues durante la década de 1981-1990 se recolectaron alrededor de 790 ejemplares del género. Esta cifra representa 53% del total de ejemplares consultados en el presente estudio y de ese periodo a la fecha se ha registrado una nueva especie de *Salvia* en la entidad (Bedolla-García et al. 2011) y se ha avanzado en la recolección de especies en municipios donde no se tenía registrada su presencia.

Está bien documentado que las especies de *Salvia*, y en general las labiadas, se encuentran principalmente en los bosques templados (Ramamoorthy y Lorence, 1987; Ramamoorthy y Elliot, 1998; Domínguez-Vázquez et al., 2002), aunque también se ha observado que prosperan en ambientes perturbados y en vegetación secundaria derivada de estos bosques. Incluso hay especies que se encuentran preferentemente en hábitats perturbados, como *S. longispicata* M. Martens et Galeotti, *S. reptans* Jacq. y *S. tiliifolia* Vahl. En el presente estudio, la categoría de vegetación secundaria ocupa el cuarto lugar en riqueza de especies y en número de ejemplares recolectados (Fig. 3). La presencia de órganos subterráneos, como estolones, rizomas y tubérculos, hacen que cerca del 92% de las salvias mexicanas sean plantas perennes (Ramamoorthy y Elliot, 1998). En Michoacán, su porcentaje es del 86%, lo que aunado a su plasticidad para establecerse en sitios abiertos o perturbados, podría hacerlas menos susceptibles a los constantes cambios que está sufriendo la cobertura vegetal en esta entidad, en la cual cerca del 42% está afectada por actividades humanas (Palacio-Prieto et al., 2000).

La gran diversidad que presenta *Salvia* en cuanto a tamaño, forma y color de la corola, desempeña un papel muy importante en la biología de la polinización y en el mantenimiento de la variación del género (Dieringer et al., 1991; Wester y Claßen-Bockhoff, 2007). De las especies michoacanas, la mayor proporción (76.5%) presenta flores azules o moradas, lo que sugiere su polinización por abejas, mientras que las que tienen flores rojas (18.7%), lo sería por colibríes. Estos probables vectores de polinización se basan en lo que proponen Dieringer et al. (1991), quienes indican que las especies de *Salvia* con flores azules, moradas o blancas son visitadas y polinizadas por abejas, mientras que en las especies con flores

rojas, estos insectos sólo son robadores de néctar, ya que hacen incisiones en la base de la corola para obtenerlo. Sin embargo, en el estudio de Wester y Claßen-Bockhoff (2007) se menciona que el color no es el único atributo para definir el síndrome de polinización, ya que especies con flores tubulares azules o moradas son polinizadas por colibríes.

La floración de las salvias de Michoacán mostró una marcada estacionalidad (Fig. 7), ya que generalmente después del periodo de reproducción su parte aérea desaparece y rebrota al inicio de las lluvias (mayo-junio). En consecuencia, las flores aparecen a mediados de la temporada lluviosa y dependiendo de las especies, este evento fenológico puede variar en su duración (Apéndice 1). Las especies que se incluyen en el presente estudio se localizan en distintos tipos de vegetación, pero es interesante que las observaciones de fenología en algunos bosques templados de Michoacán (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007; Cortés, 2010), muestran un patrón muy similar al anterior, con una correlación positiva entre la precipitación y la floración, principalmente en las hierbas anuales y perennes. Sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados con respecto a este complejo enfoque de investigación que permitan determinar los factores abióticos o bióticos que están influyendo en la fenología del género *Salvia*.

La conservación *in situ* es uno de los mecanismos posibles para mantener interacciones, así como la diversidad genética y fenotípica de las especies. Al respecto, se han desarrollado diversas estrategias, entre las que destacan las áreas naturales protegidas. En Michoacán, el 65% de las salvias se han registrado en 6 de estas áreas, siendo *S. mexicana* L. var. *minor* Benth. la única presente en 5 de éstas, mientras que *S. elegans* Vahl, *S. gesneriflora*, *S. iodantha*, *S. plurispicata* Epling y *S. polystachia* se localizan en 4 (Apéndice 1). A pesar de que en el área de estudio existen 42 áreas naturales federales (Villaseñor et al., 2005), en su mayoría no cuentan con listados o colectas de ejemplares que permitan certificar la presencia de especies de *Salvia*, lo que demanda esfuerzos futuros para resolver esta carencia de información y tener un panorama más claro acerca de la adecuada conservación de las especies michoacanas.

Dada la creciente pérdida de cobertura boscosa, es relevante considerar la conservación *ex situ* como otra forma de preservar las especies de *Salvia*. Afortunadamente, este grupo de plantas presenta varias ventajas para su cultivo, por lo que esta medida de conservación para algunas poblaciones selectas puede ser viable. Además, *Salvia* es un género con gran potencial ornamental (Sutton, 1999) que ha sido explotado principalmente en otros países y poco reconocido en México. Las especies de *Salvia*

que comúnmente se cultivan en Michoacán son la chía, *S. hispanica* L., (Cahill, 2003) y los mirtos, *S. leucantha* y *S. microphylla* Kunth (G. Cornejo-Tenorio, observación personal). Estas especies se utilizan principalmente como plantas comestibles, medicinales y de ornato, pero otras que pueden cultivarse por sus vistosas flores son *S. clinopodioides* Kunth, *S. fulgens* Cav., *S. patens* Cav. o *S. sessei* Benth. (Figs. 5, 6).

Se espera que el estudio de las salvias michoacanas promueva el desarrollo de trabajos biogeográficos, ecológicos y sistemáticos en otras regiones de México que ayuden a delimitar con más claridad algunas especies complejas, como *S. carnea*, *S. polystachia*, *S. microphylla* y *S. lavanduloides* Kunth. Asimismo, es necesario promover estrategias que fomenten su conservación futura, especialmente en aquellos municipios que presentan una alta diversidad y/o endemismo, tales como Coalcomán, Morelia y Zitácuaro.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios CIMI, EBUM, ENCB, F, IEB, INIF, MEXU y MO, por permitirnos la revisión del material. Se reconoce también el apoyo en el trabajo de campo del Biól. Nahú González Castañeda y la valiosa ayuda que el editor asociado Dr. Lauro López Mata aportó en el proceso de revisión de este trabajo. El manuscrito fue mejorado por las atinadas sugerencias de los revisores anónimos.

Literatura citada

- Antaramián, H. E. 2005. Clima. In La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, D. F. p. 25-28.
- Bedolla-García, B. Y., S. I. Lara-Cabrera y S. Zamudio. 2011. Dos nuevas especies de *Salvia* (Lamiaceae) del centro occidente de México. Acta Botanica Mexicana 95:51-63.
- Bentham, G. 1876. Labiatae. In Genera Plantarum, vol. 2, G. Bentham y J. D. Hooker (eds.). Reeve, London. p. 1160-1196.
- Cahill, J. P. 2003. Ethnobotany of chia, *Salvia hispanica* L. (Lamiaceae). Economic Botany 57:604-618.
- Carranza, G. E. 2005. Angiospermas. In La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, D. F. p. 73-75.

- Carranza, G. E. 2005a. Vegetación. In La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, D. F. p. 38-45.
- Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 73:43-62.
- Cornejo-Tenorio, G. y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. Interciencia 32:445-452.
- Correa, P. G. 2004. Situación geográfica. In Atlas geográfico del estado de Michoacán, C. V. Durán y P. F. Sevilla (eds.). Secretaría de Educación en el estado de Michoacán/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/ EDDISA. México, D. F. p. 29-32.
- Cortés, F. J. 2010. Fenología reproductiva y síndrome de dispersión de la flora de un bosque templado en Michoacán, México. Tesis, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán. 89 p.
- Dávila, A. P., R. J. L. Villaseñor, L. R. Medina, R. A. Ramírez, T. A. Salinas, J. Sánchez-Ken y L. P. Tenorio. 1993. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 195 p.
- Dieringer, G., T. P. Ramamoorthy y L. P. Tenorio. 1991. Floral visitors and their behavior to sympatric *Salvia* species (Lamiaceae) in Mexico. Acta Botanica Mexicana 13:75-83.
- Domínguez-Vázquez, G., B. Berlin, R. A. E. Castro y E. J. I. Estrada-Lugo. 2002. Revisión de la diversidad y patrones de distribución de Labiatae en Chiapas. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 73:39-80.
- Epling, C. 1938. The Californian salvias. Annals of the Missouri Botanical Garden 25:95-188.
- Epling, C. 1939. A revision of *Salvia* subgenus *Calosphace*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetalis 110:1-383.
- Epling, C. 1940. Supplementary notes on American Labiatae. Bulletin of the Torrey Botanical Club 67:509-534.
- Epling, C. 1941, 1944, 1947. Supplementary notes on American Labiatae-II, III, IV. Bulletin of the Torrey Botanical Club 68:552-568; 71:484-497; 74:512-518.
- Epling, C. 1951, 1960. Supplementary notes on American Labiatae-V, VII. Brittonia 7:129-142; 12:140-150.
- Epling, C. y C. Játiva. 1963, 1966, 1968. Supplementary notes on American Labiatae-VIII, IX, X Brittonia 15:366-376; 18:255-265; 20:295-313.
- Epling, C. y M. E. Mathias. 1957. Supplementary notes on American Labiatae-VI. Brittonia 8:297-313.
- Espejo, S. A. y T. P. Ramamoorthy. 1993. Revisión taxonómica de *Salvia* sección *Sigmoideae* (Lamiaceae). Acta Botanica Mexicana 23:65-102.
- Fernald, M. L. 1900. A synopsis of the Mexican and Central American species of *Salvia*. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 35:489-556.
- Fernández, N. R., J. C. Rodríguez, S. M. L. Arreguín y J. A. Rodríguez. 1998. Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. Polibotánica 9:1-151.
- Ferrusquía, V. I. 1998. Geología de México: una sinopsis. In Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 3-108.
- Harley, R. M. y A. J. Paton. 1999. *Salvia* (Lamiaceae). In Catalogue of the vascular plants of Ecuador, vol. 75, P. M. Jørgensen y S. León-Yáñez (eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. p. 523-525.
- Klitgaard, B. B. 2007. Three new species in *Salvia* subgenus *Calosphace* (Lamiaceae) from Mesoamerica. Novon 17:206-211.
- Martínez, M. E., C. G. Ibarra, V. A. Hernández y F. Lorea-Hernández. 1987. Contribución al conocimiento de la flora y la vegetación de la región de Los Azufres, Michoacán. Trace 12:22-37.
- Medina-García, C. y L. S. Rodríguez. 1993. Estudio florístico de la cuenca del río Chiquito de Morelia, Michoacán, México. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario IV. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán. 71 p.
- Medina, G. C., F. Guevara-Féfer, R. M. A. Martínez, P. Silva-Sáenz, M. A. Chávez-Carbajal y R. I. García. 2000. Estudio florístico en el área de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. Acta Botanica Mexicana 52:5-41.
- Palacio-Prieto, J., L. G. Bocco, A. Velásquez, J. F. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y F. González-Medrano. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM 43:183-203.
- Pérez-Calix, E. 1996. Flora y vegetación de la cuenca del lago de Zirahuén, Michoacán, México. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario XIII. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán. 73 p.
- Pool, A. 2001. *Salvia* (Lamiaceae). In Flora de Nicaragua, vol. 85, W. D. Stevens, C. U. Ulloa, A. Pool y O. M. Montiel (eds.). Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. p. 1179-1186.
- Pool, A. 2007. *Salvia* (Lamiaceae). In Manual de plantas de Costa Rica, B. E. Hammel, M. H. Grayum, C. Herrera y N. Zamora

- (eds.). Missouri Botanical Garden/ Instituto Nacional de Biodiversidad/ Museo Nacional de Costa Rica. St. Louis, Missouri. p. 68-69.
- Ramamoorthy, T. P. 1983. Solution to a blue-headed problem in *Salvia* (Lamiaceae). *Taxon* 32: 466.
- Ramamoorthy, T. P. 1984. Notes on *Salvia* (Labiatae) in Mexico, with three new species. *Journal of the Arnold Arboretum* 65:135-143.
- Ramamoorthy, T. P. y D. H. Lorence. 1987. Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of *Salvia* (Lamiaceae). *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle Paris*, 4. ème série 9, section B, Adansonia 2:167-175.
- Ramamoorthy, T. P. y M. Elliott. 1998. Lamiaceae de México: diversidad, distribución, endemismo y evolución. *In* Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 501-526.
- Ramamoorthy, T. P. 2001. *Salvia* L. *In* Flora fanerogámica del Valle de México, G. Calderón de Rzedowski y J. Rzedowski (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán. p. 632-644.
- Rodríguez, L. S. y G. J. Espinosa. 1996. Listado florístico del estado de Michoacán. Sección III (Angiospermae: Connaraceae- Myrtaceae, excepto Fagaceae, Gramineae, Krameriaceae y Leguminosae). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo Complementario X. Instituto de Ecología, Pátzcuaro, Michoacán. 296 p.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 2004. Flora y vegetación silvestres. *In* Atlas geográfico del estado de Michoacán, C. V. Durán y P. F. Sevilla (eds.). Secretaría de Educación en el estado de Michoacán/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/ EDDISA. México, D. F. p. 61-66.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9:1-123.
- Standley, P. C. y L. O. Williams. 1973. Labiatae. Flora of Guatemala. *Fieldiana Botany* 24:237-317.
- Sutton, J. 1999. The gardener's guide to growing salvias. Timber, Portland, Oregon. 160 p.
- Turner, B. L. 2008. A new species of *Salvia* (Lamiaceae) from Guerrero, Mexico. *Phytologia* 90:141-143.
- Turner, B. L. 2008a. Recension of *Salvia* sect. *Farinaceae* (Lamiaceae). *Phytologia* 90:163-175.
- Turner, B. L. 2008b. *Salvia acerifolia* (Lamiaceae), a new species from Michoacán, México. *Phytologia* 90:138-140.
- Turner, B. L. 2009. Recension of the Mexican species of *Salvia* (Lamiaceae), section *Scorodonia*. *Phytologia* 91:256-269.
- Turner, B. L. 2009a. Recension of the Mexican species of section *Uliginosae* of *Salvia* (Lamiaceae). *Phytologia* 91:440-466.
- Turner, B. L. 2010. Recension of the Mexican species of *Salvia* (Lamiaceae), sect. *Peninsularis*. *Phytologia* 92:20-26.
- Vargas, U. G. y P. G. Ortiz. 2004. Evolución territorial en Michoacán: de la intendencia al estado (1786-1918). *In* Atlas geográfico del estado de Michoacán, C. V. Durán y P. F. Sevilla (eds.). Secretaría de Educación en el estado de Michoacán/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/ EDDISA. México, D. F. p. 17-20.
- Villaseñor, G. L. A., J. S. Robles del Valle, C. L. A. Briseño y G. A. Amador. 2005. Áreas Naturales Protegidas. *In* La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, D. F. p. 177-186.
- Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:105-135.
- Villaseñor, J. L., E. Ortiz y R. Redonda-Martínez. 2008. Catálogo de autores de plantas vasculares de México, segunda edición. Instituto de Biología, UNAM/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 69 p.
- Walker, J. B. y W. J. Elisens. 2001. A revision of *Salvia* section *Heterosphace* (Lamiaceae) in Western North America. *Sida* 19:571-589.
- Walker, J. B., K. J. Sytsma, J. Treutlein y M. Wink. 2004. *Salvia* (Lamiaceae) is not monophyletic: Implications for the systematics, radiation, and ecological specializations of *Salvia* and tribe Mentheae. *American Journal of Botany* 91:1115-1125.
- Walker, J. B. y K. J. Sytsma. 2007. Staminal evolution in the genus *Salvia* (Lamiaceae): Molecular phylogenetic evidence for multiple origins of the staminal lever. *Annals of Botany* 100:375-391.
- Wester, P. y R. Claßen-Bockhoff. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany* 100:1-21.
- Wood, J. R. I. y R. M. Harley. 1989. The genus *Salvia* (Labiatae) in Colombia. *Kew Bulletin* 44:211-278.

Apéndice 1. Lista de especies de *Salvia* presentes en el estado de Michoacán, México. Nombre de la especie y ejemplares tipo; entre paréntesis, sinónimos y ejemplares tipo. Forma de crecimiento, altura y color de las flores; entre paréntesis, periodo de floración, tipo de vegetación, altitud (m snm), y en su caso, siglas del área natural protegida donde se registró. Municipios y ejemplares recolectados (uno por municipio). Nota. Para algunas especies no se cuenta con toda la información. *Abreviaturas de tipos de vegetación.* BA, bosque de *Abies*; BM, bosque mesófilo de montaña; BP, bosque de *Pinus*; BPQ, bosque de *Pinus-Quercus*; BQ, bosque de *Quercus*; BTC, bosque tropical caducifolio; MS, matorral subtropical; PA, pastizal; VR, vegetación riparia y VS, vegetación secundaria. *Abreviaturas de Áreas Naturales Protegidas.* PNBC, Parque Nacional Barranca del Cupatitzio; PNCG, Parque Nacional Cerro Garnica; PNPT, Parque Nacional Pico de Tancitaro; RBMM, Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca; ZPFR, Zona de Protección Forestal Cuenca del Río Chiquito de Morelia; ZPFAZ, Zona de Protección Forestal Los Azufres.

Salvia acerifolia B.L. Turner, C. P. Cowan et al. 5646, holotipo TEX!. Imagen en Turner (2008b). Hierba perenne con flores moradas (septiembre; VR; 880 m). Coahuayana, C. P. Cowan et al. 5646.

Salvia agnes Epling, Y. Mexia 1582a, isotipos CAS!, NY!. Hierba perenne con flores azules (octubre; BP). Coalcomán, G. B. Hinton 15258 (ENCB).

Salvia albo-caerulea Linden. Arbusto de 1.5 a 2.5 m, flores blancas con el labio inferior azul o morado (septiembre-abril; BA, BM, BP, BPQ y BQ; 2000 a 2800 m; PNPT y RBMM). Indaparapeo, J. Rzedowski 42350 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, C. Medina 3686 (IEB); Queréndaro, J. Rzedowski 39464 (IEB); Salvador Escalante, E. Pérez 890 (EBUM, IEB); Tancitaro, I. García et al. 4511 (CIMI, IEB); Tangancicuaro, L. Torres 840 (EBUM, IEB); Tingambato, M. Cruz 38 (IEB); Zitácuaro, G. B. Hinton 13448 (F, MO).

Salvia amarissima Ortega (S. amara Jacq.; S. circinnata Cav.; S. hirsuta Sessé et Moc. non Jacq.). Hierba perenne de 0.4 a 1.5 m, flores azules o moradas (agosto-noviembre; BPQ, BQ, BTC, MS y PA; 150 a 2700 m; RBMM). Álvaro Obregón, E. Carranza e I. Silva 7041 (IEB); Aquila, P. Tenorio 9214 (IEB); Coalcomán, J. C. Soto y G. Silva 1895 (IEB); Coeneo, H. Díaz 2938 (IEB); Contepec, G. Ibarra y G. Cornejo 4889 (IEB); Huandacareo, J. Rzedowski 39312 (IEB); Indaparapeo, J. C. Soto et al. 6433 (IEB, MEXU); Jiquilpan, B. Ceja 125 (CIMI); Morelia, G. Cornejo et al. 2169 (IEB); Pátzcuaro, H. Díaz 5232 (IEB, MEXU); Tuxpan, J. C. Soto y G. Silva 5428 (MEXU, MO); Villa Jiménez, J. Rzedowski 40166 (IEB); Zacapu, J. N. Labat 1249 (MEXU).

Salvia arbuscula Fernald. Arbusto de 0.7 a 2 m, flores moradas (febrero-abril; BPQ; 1000 a 2400 m). Coalcomán, G. B. Hinton 13722, J. C. Soto y G. Silva 3924 (MO).

Salvia assurgens Kunth. Hierba perenne de 20 a 90 cm, flores blancas (mayo-noviembre; BM, BP, BPQ, BQ, MS, PA y VR; 1900 a 2650 m; ZPFR). Acuitzio, H. Díaz 2298 (IEB); Charo, T. P. Ramamoorthy et al. 4533 (MEXU); Chilchota, J. L. Reveal y R. M. Harley 4138 (MEXU, MO); Coeneo, H. Díaz 2523 (IEB, MEXU); Huaniqueo, P. Silva 1227 (EBUM, IEB); Lagunillas, J. M. Escobedo 976 (IEB, MEXU); Marcos Castellanos, I. García 2805 (CIMI); Morelia, J. Rzedowski 39933 (IEB); Nahuatzen, E. García y E. Pérez 2813 (EBUM, IEB); Ocampo, R. Torres y M. Ramírez 13094 (IEB, MEXU); Paracho, M. Pérez 123 (IEB, MEXU); Pátzcuaro, S. Zamudio 3989 (IEB); Quiroga, J. Rzedowski 43555 (IEB); Salvador Escalante, J. M. Escobedo 50 (IEB, MEXU); Tingambato, H. Díaz y E. Pérez 5911 (IEB, MEXU); Tzintzuntzan, J. Rzedowski 38892 (IEB, MEXU); Zacapu, E. Molseed y H. Rice 228 (MEXU); Zitácuaro, R. Torres y M. Ramírez 13007 (IEB, MEXU).

Salvia atropaenulata Epling, Y. Mexia 9056, holotipo LA! en UC, isotipos F!, MO!, NY!. Hierba perenne de 2 m, flores azules (septiembre; BP; 3200 m; RBMM). Zitácuaro, G. B. Hinton et al. 13234 (F).

Salvia breviflora Moc. et Sessé (S. nelsonii Fernald; S. albicans Fernald, C. G. Pringle 8430, isotipo K!). Arbusto de 1.5 a 3 m, flores azules o moradas (marzo, agosto-noviembre; BQ, BTC y MS; 1200 a 2200 m). Churintzio, J. N. Labat 1093 (EBUM); Juárez, J. Rzedowski 27978 (MO); Jungapeo, J. C. Soto y A. Román 6223 (IEB); Tuxpan, G. Davidse y J. Davidse 9784 (MO).

Salvia carnea Kunth (S. gracilis Benth.; S. membranacea Benth.; S. purpurascens M. Martens et Galeotti, H. Galeotti 683, isotipo K!; S. simulans Fernald, C. G. Pringle 8927, isotipos CAS! F!, K!, MO!, NY!). Hierba perenne de 0.2 a 2 m, flores rosas o lilas (casi todo el año; BA, BM, BP y BPQ; 2400 a 3400 m; PNCG y RBMM). Angangueo, G. Cornejo y G. Ibarra 259 (IEB); Ocampo, J. C. Soto 6947 (F, IEB); Queréndaro, J. C. Soto et al. 6346 (MEXU); Senguio, J. Rzedowski 48329 (IEB, MEXU); Tlalpujahua, J. Rzedowski 46205 (IEB, MEXU); Zitácuaro, G. B. Hinton 13233 (IEB, MO).

Salvia chalarothyrsa Fernald, C. G. Pringle 8856, isotipos F!, MO!, NY!. Hierba perenne o arbusto de 1 m, flores azules o moradas (septiembre-diciembre; BPQ, BQ, BTC; 1020 a 1200 m). Coalcomán, J. C. Soto 10959 (MEXU).

Salvia clinopodioides Kunth (S. patzcuarensis Sessé et Moc.). Hierba perenne de 0.3 a 1.2 m, flores azules o moradas (julio-noviembre; BM, BP, BPQ, BQ, PA, VR y VS; 1500 a 3150 m; PNCG, PNPT y ZPFR). Cherán, I. García 3347 (CIMI); Hidalgo, J. C. Soto y E. Martínez 5451 (MEXU); Lagunillas, G. Cornejo y G. Ibarra 3235 (IEB); Los Reyes, J. N. Labat 132 (MEXU); Morelia, G. Cornejo et al. 3030 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, C. Medina 2927 (EBUM); Ocampo, J. C. Soto y G. Silva 10377 (MEXU); Paracho, E. García 3163 (EBUM, IEB, MEXU); Pátzcuaro, H. Díaz 1503 (IEB); Salvador Escalante, J. García 1506 (MEXU); Tancitaro, I. García et al. 4234 (CIMI); Tangancicuaro, L. Torres 373 (EBUM); Tingambato, J. Caballero y C. Mapes 428 (IEB, MEXU); Tzitzio, E. Martínez et al. 4735 (MEXU); Uruapan, C. G. Pringle 13161 (F, MEXU); Zitácuaro, G. B. Hinton 13350 (F).

Salvia concolor Lamb. ex Benth. Arbusto de 1 a 2 m, flores azules (septiembre; BP; 2650 a 3100 m; RBMM). Angangueo, M. E. García e I. García 2002 (IEB); Salvador Escalante, E. Pérez 192 (IEB).

Salvia curviflora Benth., C. J. Graham 97, holotipo K!. Hierba perenne de 0.3 a 2 m, flores rosas (septiembre-diciembre; BQ y VS; 2000 a 2600 m; RBMM). Contepec, G. Cornejo y M. A. Salinas 1469 (IEB); Huaniqueo, P. Silva 1082 (EBUM, IEB); Tlalpujahua, J. Rzedowski 42280 (IEB).

Apéndice 1. Continúa

- Salvia cyanantha*** Epling, *G. B. Hinton 15350*, holotipo LA! en UC, isotipos F!, MO!. Hierba perenne con flores azules (octubre; VR; 2 250 m). Coalcomán, *G. B. Hinton et al. 15350* (F, MO).
- Salvia dichlamys*** Epling, *G. B. Hinton 914*, holotipo K!, isotipos MO!, NY!. Hierba perenne de 0.2 a 1 m, flores moradas o guindas (junio-enero; BM, BP, BPQ y BQ; 1500 a 2600 m; ZPFRC). Coeneo, *J. S. Martínez 2130* (IEB); Morelia, *J. Rzedowski 44898* (IEB); Nahuatzen, *A. Martínez 710* (IEB); Paracho, *A. Martínez 738* (IEB); Tancitaro, *Wm. C. Leavenworth 394* (F); Zinapécuaro, *J. Santos 2140* (IEB); Zitácuaro, *J. C. Soto 6513* (IEB).
- Salvia elegans*** Vahl. Hierba perenne o arbusto de 0.3 a 2.5 m, flores rojas o guindas (casi todo el año; BA, BM, BP, BPQ, BQ y VS; 2100 a 3300 m; PNPT, RBMM, ZPFLA y ZPFRC). Anganguo, *G. Cornejo et al. 1438* (IEB); Cherán, *X. Madrigal s.n.* (INIF); Coalcomán, *G. B. Hinton et al. 12773* (F); Contepec, *G. Ibarra et al. 4560* (IEB); Epitacio Huerta, *E. Pérez y S. Zamudio 3313* (IEB); Hidalgo, *J. C. Soto y S. Aureoles 7431* (IEB); Huiramba, *H. Díaz 3401* (IEB); La Piedad, *J. Rzedowski 45930* (IEB); Lagunillas, *G. Cornejo et al. 2560* (IEB); Los Reyes, *X. Madrigal s.n.* (INIF); Maravatio, *H. Díaz y J. Santos 4320* (IEB); Morelia, *E. Sánchez et al. 282* (IEB); Nahuatzen, *A. Martínez 388* (IEB); Nuevo Parangaricutiro, *I. García y J. A. Machuca 4577* (CIMI, IEB); Ocampo, *G. Cornejo y G. Ibarra 90* (EBUM, IEB); Paracho, *A. Martínez 215* (IEB); Pátzcuaro, *H. Díaz 3503* (IEB); Queréndaro, *S. Zamudio 13975* (IEB); Quiroga, *C. López 1144* (EBUM, IEB); Salvador Escalante, *S. Zamudio 6021* (IEB); Tancitaro, *I. García et al. 4463* (CIMI, IEB); Tangancicuaro, *L. Torres 118* (EBUM); Zinapécuaro, *J. Santos 1242* (IEB); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al. 11810* (F, MO).
- Salvia fluviatilis*** Fernald, *C. G. Pringlei 6850*, isotipos F!, MEXU!, MICH!. Hierba perenne de 0.5 a 1 m, flores azules o moradas (octubre-diciembre; BM, BPQ, BQ y MS; 1300 a 2300 m). Chilchota, *S. A. Reisfield 1280* (ENCB, MEXU); Coalcomán, *J. C. Soto 11024* (IEB); Erongaricuaro, *J. Caballero y C. Mapes 20* (IEB, MEXU); Hidalgo, *J. C. Soto et al. 6267* (IEB, MEXU); Juárez, *J. C. Soto y G. Silva 3162* (MEXU); Morelia, *T. P. Ramamoorthy 2600* (MEXU); Quiroga, *S. A. Reisfield 1278* (MO); Salvador Escalante, *M. González s.n.* (MEXU); Zitácuaro, *I. García 2677* (CIMI).
- Salvia fulgens*** Cav. (*S. cardinalis* Kunth; *S. incana* M. Martens et Galeotti). Hierba perenne o arbusto de 0.3 a 3 m, flores rojas (casi todo el año, preferentemente de julio a febrero; BA, BM, BP, BPQ, BQ, BTC, PA y VS; 2000 a 3400 m; PNPT, RBMM y ZPFLA). Anganguo, *J. Martínez et al. 1282* (IEB); Charo, *S. Zamudio y H. Díaz 3860* (IEB); Contepec, *G. Ibarra y G. Cornejo 4294* (IEB); Erongaricuaro, *H. Díaz 1694* (CIMI, IEB); Hidalgo, *E. Carranza 275* (IEB); Huaniqueo, *P. Silva 1198* (EBUM, IEB); Huiramba, *H. Díaz y S. Zamudio 2620* (IEB); Lagunillas, *G. Ibarra y G. Cornejo 5186* (IEB); Los Reyes, *L. Torres 491* (EBUM, IEB); Maravatio, *H. Díaz y J. S. Martínez 4322* (IEB); Morelia, *S. Zamudio 6679* (IEB); Ocampo, *G. Ibarra et al. 4735* (IEB); Paracho, *A. Mancera 11-13* (INIF); Pátzcuaro, *E. Pérez 686* (IEB); Queréndaro, *S. Zamudio 13969* (IEB); Quiroga, *H. Díaz y S. Zamudio 2803* (EBUM, IEB); Salvador Escalante, *J. C. Soto 10782* (IEB); Tancitaro, *I. García y J. Nava 2919* (CIMI, IEB); Tangancicuaro, *L. Torres 221* (EBUM, IEB); Tlalpujahua, *S. Zamudio 5800* (IEB); Zacapu, *A. Martínez 97* (IEB); Zinapécuaro, *E. Carranza 327* (EBUM, IEB); Ziracuaretiro, *S. Zamudio 5526* (IEB); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al. 13172* (F).
- Salvia gesneriflora*** Lindl. et Paxton. Hierba perenne, arbusto o raramente arbusto trepador de 0.7 a 10 m, flores rojas, raramente blancas (casi todo el año, preferentemente de octubre-marzo; BA, BM, BP, BPQ, BQ y VS; 2000 a 3300 m; PNPT, RBMM, ZPFLA y ZPFRC). Anganguo, *P. Balderas 147* (IEB); Charo, *J. Santos 2065* (CIMI, EBUM); Hidalgo, *S. Zamudio 5047* (IEB); Huiramba, *J. Ceja et al. 501* (IEB); Indaparapeo, *J. Santos 1257* (CIMI, IEB); Morelia, *L. Villanueva 137* (EBUM); Nahuatzen, *E. García y E. Pérez 3665* (EBUM, IEB); Paracho, *E. García y E. Pérez 3563* (EBUM, IEB); Pátzcuaro, *H. Díaz 1641* (IEB); Queréndaro, *J. Santos 1295* (CIMI, EBUM, IEB); Quiroga, *C. López 1127* (EBUM, IEB); Salvador Escalante, *S. Zamudio 6029* (CIMI, EBUM, IEB); Tancitaro, *Wm. C. Leavenworth 660a* (F, MO); Tangancicuaro, *J. Rzedowski y R. McVaugh 655* (IEB); Tingambato, *M. Cruz 44* (IEB); Uruapan, *G. B. Hinton et al. 15502* (MO); Zinapécuaro, *J. Santos 1230* (CIMI, IEB); Zitácuaro, *M. A. Chávez 3717* (EBUM).
- Salvia grvida*** Epling, *G. B. Hinton 12355*, isotipos F!, LL!, MICH!. Arbusto de 1 a 3 m, flores de color lila, morado o rojo (marzo, octubre-diciembre; BA, BM, BP, BPQ; 2100 a 2700 m; PNPT). Aguililla, *R. McVaugh 22821* (CIMI); Coalcomán, *G. B. Hinton et al. 12799* (CIMI); Tancitaro, *I. García et al. 4400* (CIMI); Uruapan, *G. B. Hinton et al. 15677* (CIMI, IEB, MEXU).
- Salvia helianthemifolia*** Benth. Hierba perenne de 30 a 60 cm, flores azules o moradas (mayo-junio, septiembre-febrero; BA, BM, BPQ y BQ; 2600 a 3300 m; RBMM y ZPFLA). Anganguo, *J. C. Soto 1966* (MEXU); Hidalgo, *M. J. Jasso 732* (IEB); Senguio, *J. Rzedowski 48258* (EBUM, IEB); Tlalpujahua, *J. Rzedowski 46206* (IEB); Zinapécuaro, *S. Zamudio 5087* (EBUM).
- Salvia hirsuta*** Jacq. (*S. cryptanthos* Schult.; *S. phlomoides* Cav.; *S. sideritidis* Vahl). Hierba anual de 30 a 50 cm, flores azules (abril, agosto-octubre; BQ y VS; 1900 a 2700 m; RBMM). Churintzio, *J. Labat 1722* (IEB); Contepec, *G. Ibarra y G. Cornejo 4891* (IEB); Hidalgo, *J. C. Soto y A. Román 6476* (IEB); Huetamo, *J. Rzedowski 39178* (IEB); Morelia, *Bro. G. Arsène 5821* (MO).
- Salvia hispanica*** L. (*S. chia* Fernald, *E. Palmer 334*, isotipo K!; *S. hispanica* var. *chionocalyx* Fernald, *C. G. Pringle 88374*, isotipos LL!, MEXU!, MICH!; *S. hispanica* var. *intonsa* Fernald; *S. hispanicum* L.; *S. neohispanica* Briq.; *S. prismatica* Cav.; *S. schiedeana* Stapf.; *S. tetragona* Moench). Hierba anual de 0.3 a 1.5 m, flores azules o moradas (septiembre-noviembre; BP, BPQ, BQ, BTC, MS, PA y VS; 1500 a 2500 m; ZPFRC). Aguililla, *J. M. Escobedo 2236* (IEB); Coalcomán, *G. B. Hinton et al. 12384* (F); Coeneo, *J. L. Reveal y R. M. Harley 4147* (F, MO); Charo, *K. M. Peterson y C. R. Broome 350* (IEB); Erongaricuaro, *J. Rzedowski 39088* (IEB); Huaniqueo, *H. Díaz 6465* (IEB); La Piedad, *J. Rzedowski 45918* (IEB); Morelia, *G. Cornejo y G. Ibarra 3065* (IEB); Tzintzuntzan, *J. Rzedowski 49104* (IEB); Uruapan, *J. Cahill 2994* (CIMI, F, MO); Zacapu, *J. Rzedowski 45833* (IEB).

Apéndice 1. Continúa

- Salvia indigocephala*** Ramamoorthy (*S. cyanicephala* Epling). Hierba perenne de 1 m, flores azules (diciembre; BQ; 2400 m). Coalcomán, G. B. Hinton et al. 12792 (F, K, LA en UC, LL, MEXU, MICH, MO, TEX).
- Salvia iodantha*** Fernald, C. G. Pringle 8039, isotipos F!, MEXU!, MICH!, NY! (*S. michoacana* Fernald, C. G. Pringle 3946, isotipo NY!). Hierba perenne o arbusto de 0.5 a 3 m, flores lilas, rosas, guindas o raramente blancas (septiembre-abril; BA, BM, BP, BPQ, BQ, MS, PA y VS; 1800 a 3150 m; PNPT, RBMM, ZPFLA y ZPFRFC). Acuitzio, J. Rzedowski 53583 (IEB); Angangueo, J. C. Soto 6127 (MO); Ario, A. Vargas s.n. (INIF); Aporo, J. Santos 1792 (IEB); Cherán, E. García y E. Pérez 3391 (EBUM, IEB); Coalcomán, G. B. Hinton et al. 12359 (F); Coeneo, E. Pérez 2500 (IEB); Erongaricuaró, H. Díaz 1870 (IEB); Hidalgo, J. C. Soto y S. Aureoles 7367 (IEB); Huaniqueo, P. Silva 439 (IEB); Jiquilpan, G. Tapia e I. García 2068 (IEB); Lagunillas, G. Cornejo et al. 2444 (IEB); Madero, F. Takaki y J.L. Martínez s.n. (INIF); Morelia, G. Cornejo et al. 2054 (IEB); Nahuatzen, A. Martínez 537 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, C. Medina 3050 (EBUM); Ocampo, J. C. Soto 3795 (MO); Paracho, I. García 1712 (CIMI); Pátzcuaro, H. M. Hernández 39 (EBUM); Queréndaro, J. Santos 1872 (IEB); Quiroga, C. López 707 (EBUM, IEB); Salvador Escalante, S. Zamudio 6017 (CIMI, IEB); Tacámbaro, J. C. Soto 565 (EBUM, MO); Tancítaro, I. García et al. 4500 (CIMI); Tangancicuaró, L. Torres 141 (EBUM, IEB); Tingambato, J. Caballero y C. Mapes 922 (IEB); Tuxpan, R. Torres y M. Ramírez 13729 (IEB); Tzintzuntzan, H. Díaz 1619 (IEB); Tzitzio, E. Martínez y R. Torres 437 (F); Uruapan, G. G. Hinton et al. 15703 (IEB, MO); Villa Jiménez, E. Pérez y E. García 2058 (IEB); Zacapu, A. Martínez 367 (EBUM, IEB); Zinapécuaro, E. Carranza 318 (EBUM, IEB); Zitácuaro, G. B. Hinton et al. 13568 (F).
- Salvia keerlii*** Benth., Keerl s.n., holotipo K!. Hierba perenne o arbusto de 1.2 a 2.5 m, flores azules (agosto-octubre; BTC y VS; 2100 a 2350 m). Contepec, S. Zamudio y R. M. Murillo 4964 (IEB); Villa Jiménez, J. Rzedowski 40152 (IEB).
- Salvia laevis*** Benth., C. J. Graham s.n., holotipo K! (*S. comosa* Peyr.; *S. comosa* var. *hypoglaucha* Fernald; *S. hypoglaucha* Briq., C. G. Pringle 4155, isotipo NY!). Hierba perenne de 15 a 70 cm, flores azules o moradas (junio-enero; BA, BM, BP, BPQ, BQ, PA y VS; 1500 a 3200 m; RBMM y ZPFRFC). Charo, J. C. Soto y E. Martínez 5486 (MEXU); Contepec, G. Cornejo et al. 711 (IEB); Epitacio Huerta, J. Rzedowski 44619 (IEB, MEXU); Erongaricuaró, M. E. Molina y S. Zamudio 134 (IEB); Hidalgo, S. Zamudio 4174 (MEXU); Jiquilpan, B. Ceja 21 (CIMI); Los Reyes, J. N. Labat 928 (MEXU); Maravatío, J. Santos 1592 (IEB); Morelia, G. Cornejo y N. González 2896 (IEB); Ocampo, R. Torres y M. Ramírez 13095 (EBUM, IEB, MEXU); Paracho, M. Pérez 127 (IEB); Pátzcuaro, J. M. Escobedo 1155 (IEB, MEXU); Salvador Escalante, J. M. Escobedo 1502 (MEXU); Tangancicuaró, L. Torres 342 (CIMI, EBUM, IEB, MEXU); Tingambato, J. M. Escobedo 390 (EBUM, IEB, MEXU); Tzintzuntzan, E. Mayo 349 (IEB); Zinapécuaro, M. J. Jasso 201 (IEB, MEXU); Ziracuaretiro, S. Zamudio 5525 (IEB, MEXU); Zitácuaro, R. Torres y M. Ramírez 13980 (IEB, MEXU).
- Salvia languidula*** Epling, G. B. Hinton 10351, holotipo LA! en UC, isotipos F!, LL!, MEXU!. Arbusto con flores azules (noviembre; 360 m). Chinicuila, G. B. Hinton et al. 12598 (MEXU).
- Salvia lasiocephala*** Hook. et Arn., Beechey s.n., lectotipo K! (*S. hyptioides* M. Martens et Galeotti, Galeotti 664, isotipo K!). Hierba anual de 15 a 80 cm, flores azules (septiembre-noviembre; BQ, BTC, MS, PA y VS; 600 a 2200 m; ZPFRFC). Carácuaro, J. C. Soto 1170 (MO); Coeneo, E. Pérez y E. García 1869 (EBUM, IEB); Erongaricuaró, J. Rzedowski 39070 (IEB); Huetamo, J. C. Soto y G. Silva 3264 (MO); Indaparapeo, J. Rzedowski 49063 (IEB); Los Reyes, I. García y A. Linares 6788 (IEB); Maravatío, J. Rzedowski 51018 (IEB); Morelia, Bro. G. Arsène 6000 (MO); Tzintzuntzan, J. M. Escobedo 529 (IEB); Uruapan, E. Martínez et al. 5260 (IEB); Villa Jiménez, J. Rzedowski 40723 (IEB); Zinapécuaro, J. Santos 1101 (IEB); Zitácuaro, G. B. Hinton et al. 13433 (MO).
- Salvia lavanduloides*** Kunth (*S. humboldtiana* Roem. et Schult.). Hierba perenne de 0.5 a 1.5 m, flores azules o moradas (casi todo el año, preferentemente de octubre-marzo; BA, BM, BP, BPQ, BQ, MS, PA y VS; 1500 a 3000 m; RBMM y ZPFRFC). Acuitzio, A. M. Delgado 65 (EBUM); Charapan, I. García y L. Vargas 2587 (CIMI); Contepec, G. Ibarra et al. 4521 (IEB); Cotija, I. García 1602 (CIMI); Erongaricuaró, J. Espinosa 1954 (EBUM, IEB); Lagunillas, G. Ibarra y G. Cornejo 5211 (IEB); Los Reyes, I. García y N. Romero 2532 (CIMI, INIF); Morelia, G. Cornejo et al. 1972 (IEB); Nahuatzen, A. Martínez 768 (EBUM); Nuevo Parangaricutiro, C. Medina 2667 (EBUM); Ocampo, J. C. Soto 6299 (IEB); Paracho, I. García 1715 (CIMI); Pátzcuaro, J. Espinosa 1298 (IEB); Quiroga, S. Zamudio y H. Díaz 5019 (IEB); Tacámbaro, J. C. Soto 570 (EBUM); Tangancicuaró, L. Torres 77 (EBUM); Tlazazalca, E. Pérez y E. García 1923 (EBUM, IEB); Tzintzuntzan, R. Olivo 78 (IEB); Zacapu, J. Cahill 2990 (CIMI); Zinapécuaro, P. Silva y R. García 1676 (EBUM); Zitácuaro, M. A. Chávez 3672 (EBUM).
- Salvia leptostachys*** Benth. Hierba anual de 30 a 80 cm, flores azules o moradas (septiembre-octubre; BQ, BTC y VS; 1400 a 2000 m; ZPFRFC). Erongaricuaró, J. Rzedowski 39092 (IEB); Juárez, J. C. Soto et al. 6079 (MO); Morelia, Bro. G. Arsène 2543 (MO); Villa Jiménez, J. Rzedowski 40728 (IEB).
- Salvia leucantha*** Cav. (*S. bicolor* Sessé et Moc.; *S. discolor* Kunth). Hierba perenne o arbusto de 0.7 a 1.5 m, flores blancas con el cáliz morado (junio-diciembre; BPQ y cultivada; 2200 a 2400 m; ZPFRFC). Morelia, C. Medina 650 (IEB); Pátzcuaro, J. M. Escobedo 744 (IEB).
- Salvia longispicata*** M. Martens et Galeotti, H. Galeotti 706, isotipo K! (*S. jaliscana* Briq., C. G. Pringle 1798, isotipos F!, MO!, NY!; *S. molina* Fernald, C. G. Pringle 8504, isotipo F!). Hierba perenne de 0.6 a 2 m, flores azules o moradas (mayo, julio-diciembre; BPQ, BQ, BTC, MS, PA y VS; 1300 a 2500 m; PNPT y ZPFRFC). Aguililla, E. Martínez et al. 5371 (F, IEB); Erongaricuaró, J. Rzedowski 39093 (IEB); Jungapeo, J. C. Soto 8570 (IEB); Morelia, J. Rzedowski 40413 (IEB); Pátzcuaro, J. M. Escobedo 39 (IEB); Queréndaro, J. Rzedowski 41889 (IEB); Tancítaro, Wm. C. Leavenworth 349 (F); Tingambato, J. C. Soto 10790 (IEB);

Apéndice 1. Continúa

- Tzintzuntzan, *J. Rzedowski* 40510 (IEB); Uruapan, *G. B. Hinton et al.* 15485 (MO); Villa Jiménez, *J. Rzedowski* 40726 (IEB); Zacapu, *J. L. Reveal y R. M. Harley* 4139 (MO); Zamora, *C. G. Pringle* 8504 (MO); Zitácuaro, *J. C. Soto* 6635 (IEB).
- Salvia longistyla*** Benth., *C. J. Graham* 96, holotipo K! (*S. aristulata* M. Martens et Galeotti; *S. rectiflora* Vis.; *S. tubiformis* Klotzsch). Hierba perenne o arbusto de 0.5 a 2.5 m, flores rojas (octubre-abril; BM, BP, BPQ, BQ, MS, VR y VS; 1500 a 2700 m; PNBC y ZPFRFC). Chilchota, *J. Cahill* 2992 (F, MEXU, MO); Erongarícuaro, *J. M. Escobedo* 1882 (IEB, MEXU); Hidalgo, *T. P. Ramamoorthy et al.* 4829 (MEXU); Morelia, *J. Rzedowski* 41752 (IEB); Queréndaro, *J. Rzedowski* 50607 (IEB, MEXU); Salvador Escalante, *E. Pérez* 332 (IEB); Tingambato, *G. Cornejo et al.* 3314 (IEB); Uruapan, *S. Ontiveros y P. Silva* 369 (EBUM); Zináparo, *S. Zamudio et al.* 13289 (IEB); Zinapécuaro, *E. Carranza* 3706 (F, IEB, MEXU); Ziracuaretiro, *S. Zamudio* 11268 (IEB); Zitácuaro, *I. García* 2681 (CIMI).
- Salvia melissodora*** Lag. (*S. dugesii* Fernald; *S. scorodoniaefolia* Poir.; *S. scorodoniaefolia* var. *crenaea* Fernald, *Hartweg* 164, isotipo K!). Arbusto de 0.4 a 3 m, flores azules (julio-octubre; BTC y VS; 1500 a 2000 m). Cotija, *I. García* 1674 (CIMI, IEB); Jiquilpan, *B. Ceja* 125 (CIMI); Jungapeo, *L. Paray* 1497 (ENCB); Villa Jiménez, *J. Labat* 455 (MEXU); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al.* 13045 (F, MO).
- Salvia mexicana*** L. var. *mexicana*. Hierba perenne de 0.5 a 2 m, flores azules o moradas (julio-enero; BA, BP, BPQ, BQ, BTC y VS; 1400 a 3000 m; PNPT y RBMM). Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 12394 (F); Contepec, *G. Ibarra et al.* 4558 (IEB); Juárez, *I. García* 2696 (CIMI, IEB); Jungapeo, *R. Torres y M. Ramírez* 13447 (CIMI, IEB); Madero, *I. Viveros s.n.* (INIF); Tancítaro, *Wm. C. Leavenworth y H. Hoogstraal* 4045 (F); Tzitzio, *G. Cornejo et al.* 3308 (IEB); Uruapan, *T. C. Frye y E. M. Frye* 3053 (F); Zitácuaro, *R. Torres y M. Ramírez* 13431 (CIMI, IEB).
- Salvia mexicana*** L. var. *minor* Benth., *G. Andrieux* 148, holotipo K!. Hierba perenne de 0.3 a 2 m, flores azules o moradas (junio-febrero; BA, BM, BP, BPQ, BQ, BTC, MS, PA, VR y VS; 1850 a 3000 m; PNBC, PNPT, RBMM, ZPFLA y ZPFRFC). Acuitzio, *H. Díaz* 1297 (IEB); Ario, *A. Vargas s.n.* (INIF); Charapan, *I. García y A. L. Vargas* 2594 (CIMI); Charo, *G. Cornejo et al.* 3304 (IEB); Cherán, *A. Martínez* 2 (IEB); Chilchota, *A. Martínez* 154 (IEB); Coeneo, *H. Díaz* 2950 (IEB); Contepec, *E. Pérez y E. García* 2537 (IEB); Erongarícuaro, *M. E. Molina y S. Zamudio* 290 (IEB); Hidalgo, *E. Martínez et al.* 4740 (IEB); Huaniqueo, *P. Silva* 340 (IEB); Irímbo, *J. Santos* 1762 (CIMI, IEB); Jiquilpan, *J. L. Villalpando* 556 (CIMI); Lagunillas, *G. Cornejo et al.* 3253 (IEB); Madero, *J. C. Soto* 4709 (MO); Maravatio, *S. Zamudio* 5392 (IEB); Morelia, *E. Sánchez et al.* 142 (IEB); Nahuatzen, *A. Martínez* 766 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, *J. M. Porter y V. W. Steinmann* 13873 (IEB); Ocampo, *R. Torres y M. Ramírez* 13558 (IEB); Pátzcuaro, *E. Pérez* 868 (IEB); Quiroga, *C. López* 1142 (CIMI, IEB); Salvador Escalante, *E. Pérez* 750 (CIMI, IEB); Tancítaro, *I. García et al.* 4506 (CIMI, IEB); Tingambato, *C. Mapes* 15 (IEB); Tzintzuntzan, *R. Olivo* 64 (IEB); Tzitzio, *E. Martínez et al.* 4774 (F, IEB); Uruapan, *X. Madrigal* 2734 (IEB); Zacapu, *J. L. Reveal y R. M. Harley* 4140 (MO); Zinapécuaro, *M. J. Jasso* 285 (IEB); Zitácuaro, *K. M. Peterson y C. R. Broome* 344 (IEB).
- Salvia microphylla*** Kunth (*S. gasterantha* Briq.; *S. grahamii* Benth.; *S. obtusa* M. Martens et Galeotti; *S. odoratissima* Sessé et Moc.). Hierba perenne o arbusto de 0.3 a 2 m, flores rojas o rosas (mayo-enero; BA, BP, BPQ, BQ, PA, VS y cultivada; 1900 a 3000 m; PNPT, RBMM y ZPFRFC). Angangueo, *M. Mejía s.n.* (IEB); Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 15285 (MO); Coeneo, *P. X. Ramos* 110 (IEB); Erongarícuaro, *M. E. Molina* 357 (IEB); Lagunillas, *J. M. Escobedo* 967 (IEB); Los Reyes, *M. T. Martínez* 71 (IEB); Morelia, *C. Medina* 1289 (IEB); Pátzcuaro, *H. Díaz* 1884 (IEB); Salvador Escalante, *J. M. Escobedo* 380 (IEB); Senguio, *M. Mejía* 48 (IEB); Talpupujhua, *J. Rzedowski* 42254 (IEB); Tzintzuntzan, *J. Caballero y C. Mapes* 1056 (IEB); Uruapan, *G. B. Hinton et al.* 15451 (MO); Zinapécuaro, *I. García* 3369 (IEB); Zitácuaro, *J. C. Soto y G. Silva* 5377 (MO).
- Salvia misella*** Kunth (*S. lateriflora* Fernald, *E. Palmer* 320, isotipo K!; *S. obscura* Benth.; *S. platycheila* A. Gray, *E. Palmer* 7, isotipo MO!; *S. privoides* Benth., *Sinclair s.n.*, holotipo K!; *S. riparia* Kunth). Hierba anual de 0.3 a 1.8 m, flores azules o moradas (junio-marzo; BPQ, BTC, MS, PA y VS; 50 a 2100 m; PNPT y ZPFRFC). Aguillilla, *E. Martínez et al.* 5345 (MO); Aguila, *G. B. Hinton et al.* 12637 (F, MO); Chinicuila, *G. Cornejo et al.* 3328 (IEB); Coalcomán, *G. Cornejo et al.* 3325 (IEB); Erongarícuaro, *J. Rzedowski* 39112 (IEB); Jiquilpan, *M. G. Martínez* 275 (CIMI); La Piedad, *I. García* 5659 (CIMI, IEB); Morelia, *G. Cornejo et al.* 3129 (IEB); Pajacuarán, *M. Rodríguez* 201 (CIMI); Parácuaro, *R. Torres et al.* 1545 (F); Tangancícuaro, *I. García y J. Nava* 5974 (CIMI); Tingambato, *A. Martínez* 483 (IEB); Tuxpan, *R. Torres y M. Ramírez* 13490 (IEB); Tzitzio, *G. Cornejo et al.* 3309 (IEB); Uruapan, *G. B. Hinton et al.* 15630 (IEB); Venustiano Carranza, *M. T. Figueroa* 63 (CIMI); Villamar, *M. Rodríguez* 932 (CIMI); Zinapécuaro, *J. M. Escobedo* 2013 (IEB); Ziracuaretiro, *H. Díaz* 3528 (IEB); Zitácuaro, *J. C. Soto y G. Silva* 5364 (MEXU).
- Salvia mocinoi*** Benth., *Mociño y Sessé s.n.*, isotipo F! (*S. lophantha* Benth., *Skinner s.n.*, holotipo K!; *S. rubiginosa* Benth., *J. Linden* 130, lectotipo K!; *S. saltuensis* Fernald, *C. G. Pringle* 8035, isotipos F!, K!). Hierba perenne de 1 a 2.5 m, flores azules o moradas (octubre-abril; BA, BM, BP, BPQ y BQ; 1750 a 2600 m; PNPT y ZPFRFC). Hidalgo, *J. C. Soto y S. Aureoles* 7417 (IEB); Indaparapeo, *J. Rzedowski* 45659 (IEB); Madero, *I. Viveros s.n.* (INIF); Morelia, *C. Medina* 1527 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, *F. Takaki y A. Mancera s.n.* (INIF); Queréndaro, *J. Santos* 1906 (IEB); Tancítaro, *I. García* 4507 (IEB); Tangancícuaro, *L. Torres* 747 (IEB); Uruapan, *G. B. Hinton et al.* 15726 (MO); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al.* 13520 (F).
- Salvia nepetoides*** Kunth. Hierba perenne de 0.6 a 2 m, flores azules o moradas (septiembre-marzo; BM, BP, BPQ, BQ y VS; 2000 a 2500 m; ZPFRFC). Charo, *J. Rzedowski* 42419 (IEB); Hidalgo, *E. Martínez* 4780 (IEB); Indaparapeo, *J. Rzedowski* 42303 (IEB); Morelia, *J. Rzedowski* 45636 (IEB); Paracho, *E. García y E. Pérez* 3568 (IEB); Queréndaro, *J. Rzedowski* 41883 (IEB); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al.* 13519 (MO).

Apéndice 1. Continúa

- Salvia nigriflora*** Epling, *G. B. Hinton* 13956, holotipo LA! en UC, isotipos LL!, MO!, NY!. Hierba perenne de 0.5 a 1 m, flores azules o moradas (julio-octubre; BP, BPQ, BQ; 1200 a 2400). Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 13916 (MO); Uruapan, *Wm. C. Leavenworth y H. Hoogstraal* 1269 (F); Zitácuaro, *H. M. Hernández y A. Chacón* 181 (MO).
- Salvia patens*** Cav. (*S. decipiens* M. Martens et Galeotti; *S. grandiflora* Née ex Cav.). Hierba perenne de 0.3 a 1.5 m, flores azules (julio-noviembre; BP, BPQ, BQ y PA; 1800 a 3400 m; RBMM y ZPFLA). Contepec, *G. Cornejo et al.* 937 (IEB, MEXU); Epitacio Huerta, *J. Rzedowski* 44574 (IEB); Hidalgo, *S. Zamudio* 4178 (IEB, MEXU); Maravatío, *J. Santos* 1594 (IEB, MEXU); Queréndaro, *A. Espejo y A. R. López* 4223 (IEB, MEXU); Senguio, *I. García* 2885 (IEB); Zinapécuaro, *H. Díaz* 4214 (IEB).
- Salvia plurispicata*** Epling. Hierba perenne de 0.5 a 1.8 m, flores azules o moradas (octubre-marzo; BA, BM, BP, BPQ y MS; 2000 a 3200 m; PNPT, RBMM, ZPFLA y ZPFR). Angangueo, *M. A. Salinas et al.* 286 (IEB); Hidalgo, *S. Zamudio* 5049 (IEB); Los Reyes, *L. Torres* 567 (IEB); Maravatío, *H. Díaz y J. S. Martínez* 4304 (IEB); Morelia, *J. Rzedowski* 39515 (IEB); Ocampo, *G. Cornejo y G. Ibarra* 91 (IEB); Queréndaro, *S. Zamudio* 13977 (IEB); Tancitaro, *I. García y J. A. Machuca* 4541 (CIMI, IEB); Tangancicuaro, *L. Torres* 99 (IEB); Tingambato, *H. Díaz* 5214 (IEB); Talpujahua, *J. Rzedowski* 46204 (IEB); Uruapan, *G. B. Hinton et al.* 15527 (MO); Zinapécuaro, *J. Rzedowski* 42358 (IEB); Zitácuaro, *J. C. Soto y G. Silva* 3825 (MO).
- Salvia polystachia*** Cav. (*S. caesia* Willd.; *S. cataria* Briq.; *S. compacta* Kuntze; *S. lilacina* Fernald, *C. G. Pringle* 13279, isotipos CAS!, FI!, MICH!; *S. linearifolia* Lag.; *S. menthiformis* Fernald; *S. polystachya* M. Martens et Galeotti, nom. illeg. hom.; *S. polystachya* Ortega, nom. illeg. hom.; *S. polystachya* Ortega subsp. *compacta* (Kuntze) Alziar; *S. polystachya* Ortega subsp. *durantiana* Briq.; *S. polystachya* Ortega var. *albicans* Fernald). Hierba perenne de 0.5 a 2 m, flores azules, moradas, raramente blancas (agosto-enero; BM, BP, BPQ, BQ, BTC, MS, VR y VS; 1100 a 2800 m; PNBC, PNPT, RBMM y ZPFR). Acuitzio, *H. Díaz* 1523 (IEB); Ario, *A. Vargas s.n.* (INIF); Chavinda, *R. E. Flores* 347 (CIMI); Chinicuila, *G. B. Hinton et al.* 12535 (F); Chucándiro, *E. Carranza* 5970 (IEB); Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 12660 (MO); Contepec, *G. Ibarra et al.* 4520 (IEB); Cotija, *I. García* 1605 (CIMI, IEB); Epitacio Huerta, *J. Rzedowski* 50204 (IEB); Erongaricuaro, *J. Espinosa* 2340 (IEB); Hidalgo, *H. H. Iltis et al.* 698 (IEB); Jiquilpan, *B. Ceja* 153 (CIMI); Juárez, *J. C. Soto* 11885 (F, MO); Jungapeo, *R. Torres y M. Ramírez* 13482 (EBUM, IEB); La Piedad, *I. García* 5614 (CIMI, IEB); Morelia, *G. Cornejo et al.* 2158 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, *C. Medina* 3585 (IEB); Pátzcuaro, *J. Espinosa* 1920 (EBUM, IEB); Tacámbaro, *J. Kishler* 161 (MO); Tingambato, *F. Takaki s.n.* (INIF); Tuxpan, *R. Torres* 13143 (EBUM, IEB); Uruapan, *J. Cahill* 2995 (MO); Venustiano Carranza, *M. Rodríguez* 913 (CIMI); Zacapu, *A. Grimaldo* 326 (IEB); Zinapécuaro, *J. Santos* 1018 (IEB); Zitácuaro, *R. Torres y M. Ramírez* 13594 (IEB).
- Salvia prunelloides*** Kunth (*S. rhombifolia* Sessé et Moc.; *S. trichandra* Briq., *C. G. Pringle* 4200, isotipos K!, MO!). Hierba perenne de 10 a 40 cm, flores azules o moradas (julio-diciembre; BA, BP, BQ, PA y VS; 1800 a 3200 m; RBMM y ZPFLA). Angangueo, *G. Cornejo et al.* 22 (EBUM, IEB); Cherán, *M. Pérez* 160 (IEB, MEXU); Contepec, *G. Cornejo et al.* 485 (MEXU); Hidalgo, *S. Zamudio* 5600 (IEB, MEXU); Los Reyes, *M. E. Motte* 322a (MEXU); Nahuatzen, *E. García y E. Pérez* 2861 (IEB); Salvador Escalante, *J. M. Escobedo* 1055 (IEB); Tingambato, *H. Díaz y E. Pérez* 5910 (IEB); Uruapan, *W. C. Leavenworth y H. Hoogstraal* 1000 (F); Zinapécuaro, *M. J. Jasso* 1260 (IEB).
- Salvia pulchella*** DC. (*S. ancistrocarpha* Fernald, *C. G. Pringle* 8674, isotipos FI!, K!, LL!, MO!, NY!). Hierba perenne de 2 m, flores rojas (octubre; VS; 2300 m). Contepec, *S. Zamudio y R. M. Murillo* 4967 (IEB, MEXU).
- Salvia purepecha*** Bedolla, Lara et Zamudio, *A. Martínez* L. 293, holotipo IEB!. Hierba perenne de hasta 1.5 m, flores azules (octubre-noviembre; BPQ y VS; 1950 a 2193 m). Chilchota, *A. Martínez* L. 293 (IEB); Tangancicuaro, *B. Bedolla-García et al.* 52 (EBUM, IEB); Zacapu, *H. Díaz* 4537 (IEB).
- Salvia purpurea*** Cav. (*S. affinis* Cham. et Schltdl.; *S. farinosa* M. Martens et Galeotti; *S. graciliflora* M. Martens et Galeotti; *S. oxyphylla* Brandege, *C. A. Purpus* 6874, isotipo MO!; *S. purpurea* var. *pubens* A. Gray, *Palmer* 662, isotipo MO!). Hierba perenne o arbusto de 0.5 a 3 m, flores lilas, moradas, raramente blancas (septiembre-diciembre; BA, BP, BPQ, B, BTC, MS y VS; 1500 a 2700 m; ZPFR). Carapan, *J. Cahill* 2993 (MO); Charo, *J. L. Reveal y R. M. Harley* 4150 (F, MO); Cherán, *A. Martínez* 1 (IEB); Chilchota, *J. Cahill* 2993 (CIMI); Chucándiro, *E. Carranza* 5979 (IEB); Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 12482 (MO); Cotija, *I. García* 1680 (CIMI); Erongaricuaro, *J. Espinosa* 1951 (EBUM); Hidalgo, *G. L. Webster y G. J. Breckon* 16160 (MO); Huaniqueo, *P. Silva* 197 (EBUM, IEB); Jiquilpan, *I. García* 2068 (CIMI); Morelia, *C. Medina* 2213 (EBUM); Pátzcuaro, *H. Díaz* 1029 (IEB); Purépero, *A. Martínez* 43 (IEB); Queréndaro, *S. Zamudio* 13991 (IEB); Quiroga, *J. Caballero y C. Mapes* 42 (IEB); Talpujahua, *A. Martínez* 248 (IEB); Tlazazalca, *E. Pérez y E. García* 1921 (EBUM, IEB); Tuxpan, *R. Torres y M. Ramírez* 13713 (CIMI, EBUM, IEB); Tzintzuntzan, *J. Rzedowski* 49088 (EBUM, IEB); Villamar, *R. Flores* 560 (CIMI); Zacapu, *A. Grimaldo* 413 (IEB); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al.* 13439 (F, MO).
- Salvia ramamoorthyana*** Espejo, *J. L. Reveal y R. M. Harley* 4106, isotipos CAS!, FI!, NY!, TEX!. Arbusto con flores azules. Cherán, *Ripley y Barneby* 14844 en Espejo y Ramamoorthy (1993).
- Salvia reflexa*** Hornem. (*S. aspidophylla* Roem. et Schult.; *S. lanceaefolia* Poir.; *S. lanceolata* Brouss.; *S. trichostemoides* Pursh). Hierba anual de 40 a 60 cm, flores azules o moradas (julio-septiembre; MS y PA; 1700 a 2200 m; ZPFR). José Sixto Verduzco, *E. Pérez y E. García* 1661 (EBUM, IEB, MEXU); Morelia, *V. M. Huerta* 138 (IEB).
- Salvia regla*** Cav. (*S. crenata* M. Martens et Galeotti; *S. deltoidea* Pers.). Arbusto de 1 a 2 m, flores rojas (agosto-noviembre; BQ, PA y VR; 2200 a 2400 m). Huaniqueo, *H. Díaz* 6157 (IEB); Villa Jiménez, *E. Pérez y E. García* 1534 (EBUM, IEB).
- Salvia remissa*** Epling, *Y. Mexia* 1559, holotipo UC!, isotipos CAS!, MICH!, MO!, NY!. Arbusto de 1 a 2 m, flores azules (septiembre-

Apéndice 1. Continúa

- diciembre; 1180 a 2380 m). Coalcomán, *G. B. Hinton* 12128 (ENCB, F), 12480 (ENCB, F, MEXU).
- Salvia reptans*** Jacq. (*S. angustifolia* Cav.; *S. leptophylla* Benth.; *S. linearis* Sessé et Moc.; *S. linifolia* M. Martens et Galeotti; *S. virgata* Ortega). Hierba perenne de 0.2 a 1 m, flores azules o moradas (junio-noviembre; BP, BPQ, BQ, MS, PA y VS; 1600 a 2500 m; ZPFRC). Charo, *J. C. Soto y E. Martínez* 5538 (MO); Coeneo, *P. X. Ramos* 126 (IEB); Contepec, *S. Zamudio* 12036b (IEB); Hidalgo, *J. C. Soto y L. Cortés* 2359 (MO); Indaparapeo, *S. Zamudio* 4095 (IEB); Jacona, *J. C. Soto et al.* 2430 (MO); Jiquilpan, *B. Ceja* 107 (CIMI); Maravatio, *J. Santos* 1423 (CIMI, EBUM); Marcos Castellanos, *I. García* 1926 (EBUM, IEB); Morelia, *C. Medina* 754 (EBUM); Pátzcuaro, *C. G. Pringle* 4163 (F, MO); Puruándiro, *H. Díaz* 1121 (IEB); Quiroga, *C. López* 988 (EBUM, IEB); Tlazazalca, *E. Pérez y E. García* 1371 (EBUM, IEB); Tzintzuntzan, *J. Rzedowski* 38881 (IEB); Zacapu, *J. L. Reveal y R. M. Harley* 4144 (IEB); Zinapécuaro, *M. J. Jasso* 1275 (IEB); Zitácuaro, *G. B. Hinton et al.* 13043 (F).
- Salvia rhyacophila*** (Fernald) Epling (*S. tiliifolia* var. *rhyacophila* Fernald, *C. G. Pringle* 8381, isotipos F!, K!, LL!, MO!). Hierba anual de 0.5 a 0.7 m, flores azules (septiembre-diciembre; BPQ y BTC; 1600 m; ZPFRC). Morelia, *T. P. Ramamoorthy y D. Lorence* 2580 (MEXU); Susupuato, *J. Rzedowski* 49017 (IEB); Tuzantla, *F. González* 5084 (MEXU).
- Salvia sessei*** Benth. (*S. calyciniflata* Sessé et Moc.; *S. fastuosa* Sessé et Moc.; *S. roezlii* Scheidw.; *S. semperflorens* La Llave). Arbusto de 2 a 4 m, flores rojas (julio-enero; BPQ, BQ, BTC, MS, PA y VS; 1400 a 2800 m). Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 12812 (F, MO); Cotija, *I. García et al.* 2620 (CIMI); Jacona, *K. Peterson et al.* 750 (F, MO); Jiquilpan, *M. G. Martínez* 334 (CIMI); Juárez, *I. García* 2695 (CIMI); Jungapeo, *S. Ontiveros y P. Vargas* 69 (EBUM); Madero, *J. C. Soto* 4684 (MO); Morelia, *A. Mancera* 201 (INIF); Tacámbaro, *V. W. Steinmann y E. Carranza* 2665 (IEB); Tuxpan, *G. Ibarra y G. Cornejo* 5153 (IEB); Villamar, *I. García* 1170 (CIMI); Zitácuaro, *Wm. C. Leavenworth* 1917 (MO).
- Salvia setulosa*** Fernald, *C. G. Pringle* 8403, isolectotipo K!, MEXU!. Hierba perenne de 0.6 a 1 m, flores azules o moradas (septiembre-noviembre; BM y BPQ; 2200 a 3150 m; PNCG). Charo, *S. A. Reisfield* 1275 (MEXU); Hidalgo, *T. P. Ramamoorthy et al.* 4828 (MEXU); Indaparapeo, *J. Rzedowski* 54244 (IEB); Queréndaro, *J. C. Soto y E. Martínez* 5475 (MEXU); Tzitzio, *E. Martínez et al.* 4783 (F, IEB, MEXU).
- Salvia stricta*** Sessé et Moc. (*S. elongata* Kunth). Hierba perenne de 0.3 a 1 m, flores azules o moradas (agosto-abril; BA, BP, BPQ, BQ y PA; 2000 a 3200 m; PNPT y RBMM). Anganguero, *G. Cornejo y G. Ibarra* 126 (EBUM, IEB); Contepec, *G. Ibarra et al.* 4374 (IEB); Erongaricuaro, *H. Díaz* 1708 (MEXU); Jiquilpan, *I. García et al.* 2660 (CIMI); Lagunillas, *E. Sánchez et al.* 415 (IEB, MO); Morelia, *G. Cornejo et al.* 2232 (IEB); Nahuatzen, *E. García y E. Pérez* 3365 (EBUM, IEB); Queréndaro, *S. Zamudio* 14020 (IEB); Salvador Escalante, *E. Pérez* 654 (IEB); Tancitaro, *I. García* 5070 (CIMI, IEB); Tangancicuaro, *F. Takaki y A. Mancera s.n.* (INIF).
- Salvia subhastata*** Epling, *E. Langlassé* 570, holotipo K!, isotipo F!. Hierba perenne a arbusto de 1.2 m, flores amarillas (octubre; BTC-BPQ; 1350 m). Chinicuila, *J. C. Soto et al.* 11076 (MEXU).
- Salvia subobscura*** Epling, *G. B. Hinton* 12570, isotipos F!, K!, LL!, NY!, TEX!. Hierba perenne de 1 m, flores azules (noviembre; BP; 1350 m). Chinicuila, *G. B. Hinton et al.* 12570 (NY).
- Salvia synodonta*** Epling, Hierba perenne de 1.5 m, flores azules (noviembre; 560 m). Chinicuila, *G. B. Hinton et al.* 12576 (MO).
- Salvia thyrsiflora*** Benth. (*S. dasycalyx* Fernald, *E. Langlassé* 779, isotipo K!). Hierba perenne o arbusto de 0.4 a 4 m, flores azules o moradas (octubre-marzo; BM, BP, BPQ, BQ, MS y VS; 1700 a 2800 m; PNPT y ZPFRC). Aguililla, *J. C. Soto et al.* 8087 (MEXU); Cherán, *A. Martínez* 519 (CIMI, IEB); Chilchota, *A. Martínez* 908 (CIMI, IEB); Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 12769 (F); Cotija, *I. García* 1813 (IEB); Erongaricuaro, *J. Espinosa* 2050 (EBUM, IEB); Jiquilpan, *M. Rodríguez* 1104 (CIMI); Madero, *J. C. Soto* 4765 (MO); Morelia, *V. M. Huerta* 375 (EBUM, IEB); Nahuatzen, *A. Martínez* 728 (IEB); Nuevo Parangaricutiro, *C. Medina* 3655 (IEB); Pátzcuaro, *H. Díaz* 3504 (IEB); Salvador Escalante, *M. González* 726 (MO); Tancitaro, *J. Cahill* 3001 (MO); Tingambato, *A. Martínez* 687 (IEB); Tzitzio, *E. Martínez et al.* 4780 (F); Uruapan, *I. García* 3147 (CIMI); Zacapu, *A. Martínez* 669 (IEB).
- Salvia tiliifolia*** Vahl (*S. fimbriata* Kunth; *S. obvallata* Epling). Hierba anual de 0.2 a 1.2 m, flores azules o moradas (septiembre-noviembre; BPQ, BQ, BTC, PA, VR y VS; 1600 a 2400 m; PNPT y ZPFRC). Chilchota, *Asteinza s.n.* (INIF); Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 12398 (F, MO); Copándaro, *J. S. Blanco* 268 (EBUM); Erongaricuaro, *M. E. Molina* 348 (IEB); Hidalgo, *S. Zamudio y R. M. Murillo* 3913 (ENCB, IEB); Jacona, *F. Guevara y P. Reyes* 14220 (EBUM); Morelia, *Bro. G. Arsène* 3162 (MO); Pátzcuaro, *E. Martínez et al.* 5249 (IEB); Puruándiro, *A. Martínez* 133 (IEB); Queréndaro, *M. Díaz* 70 (EBUM); Tzintzuntzan, *H. Díaz* 1393 (IEB); Venustiano Carranza, *M. Rodríguez* 905 (CIMI); Zitácuaro, *J. C. Soto y G. Silva* 5388 (MO).
- Salvia uruapana*** Fernald, *C. G. Pringle* 13280, isotipos CAS!, LL!, MEXU!, MICH!, TEX! (*S. tiliifolia* var. *cinerascens* Fernald). Hierba anual de 0.3 a 1.5 m, flores azules o moradas (agosto-noviembre; BQ, BTC, MS, PA y VS; 950 a 2300 m). Aguililla, *E. M. Martínez et al.* 5346 (EBUM, F, IEB, MO); Huaniqueo, *H. Díaz* 6438 (IEB); Indaparapeo, *J. Rzedowski* 49058 (IEB); Jiquilpan, *M. R. Zavala* 8 (CIMI); Morelia, *H. Díaz* 3116 (IEB); Nocupétaro, *J. C. Soto* 10697 (IEB); Tangancicuaro, *I. García y J. Nava* 5975 (CIMI); Turicato, *J. C. Soto* 4822 (MO); Tuxpan, *R. Torres* 13123 (IEB); Uruapan, *J. Cahill* 3003 (F); Villamar, *M. Rodríguez* 587 (CIMI); Ziracuaretiro, *J. C. Soto* 10849 (IEB).
- Salvia viscidifolia*** Epling, *G. B. Hinton* 10725, holotipo LA! en UC, isotipo K!. Hierba perenne con flores azules (julio-octubre; BP y PA; 2100 a 2500 m). Coalcomán, *G. B. Hinton et al.* 13989 (MO).

Apéndice 1. Continúa

Especies excluidas

Se anota nombre de la especie, colecta de referencia, herbario donde se revisó el ejemplar y/o fuente bibliográfica, así como el motivo de la exclusión.

- Salvia albiflora* M. Martens et Galeotti, *G. B. Hinton 13054*, Epling (1940). No se encontró el ejemplar en los herbarios revisados.
- Salvia capillosa* Epling, *G. B. Hinton et al. 13020* (MEXU, UC), Epling (1940). El ejemplar depositado en UC (holotipo) contiene una etiqueta de corrección de Carl Epling y Carlos D. Játiva del 17 de noviembre de 1968 con el nombre de *S. amarissima*.
- Salvia cyanicephala*, *G. B. Hinton et al. 19792* (MEXU), Rodríguez y Espinosa (1996). Ramamoorthy (1983) señala que es sinónimo de *S. indigocephala*.
- Salvia filifolia* Ramamoorthy, *S. Zamudio 3913* (ENCB, IEB), Rodríguez y Espinosa (1996). Identificación errónea, el nombre correcto es *S. laevis*.
- Salvia galinsogifolia* Fernald, *G. B. Hinton 13292*, Epling (1940). No se encontró el ejemplar en los herbarios revisados.
- Salvia gracilis*, varios ejemplares de referencia, Rodríguez y Espinosa (1996), Medina et al. (2000), Cornejo-Tenorio et al. (2003). De acuerdo con Wood y Harley (1989) es sinónimo de *S. carnea*.
- Salvia guadalajarensis* Briq., *J. Martínez 1456, 1599* (IEB, MEXU). Identificación errónea, el nombre correcto es *S. helianthemifolia*.
- Salvia hyptoides*, varios ejemplares de referencia, Rodríguez y Espinosa (1996). Pool (2001) indica que es sinónimo de *S. lasiocephala*.
- Salvia inconspicua* Benth., varios ejemplares de referencia, Rodríguez y Espinosa (1996). Identificaciones incorrectas, *G. Arsène 2837* (EBUM, MO) es *S. nepetoides*, *G. Arsène 5297* (MEXU, MO) es *S. iodantha*, mientras que los ejemplares de *J. C. Soto 2008* (MEXU) y de *M. Mtz. Solórzano* (EBUM) no se encontraron en los herbarios.
- Salvia littae* Vischer, *J. Brunhuber 203* (MEXU), Rodríguez y Espinosa (1996). No se localizó el ejemplar.
- Salvia occidentalis* Sw., *J. C. Soto 314* (MEXU), Rodríguez y Espinosa (1996). Identificación incorrecta, se trata de *S. misella*.
- Salvia pruinosa* Fernald, *L. Paray 1497* (ENCB), Rodríguez y Espinosa (1996). Identificación errónea, el nombre correcto es *S. melissodora*.
- Salvia prunifolia* Fernald, *W. Schwabe et al. s.n.* (MEXU), Rodríguez y Espinosa (1996). El ejemplar no se encontró en el herbario; además Turner (2009a) indica que este nombre es sinónimo de *S. sinaloensis* Fernald.
- Salvia remota* Benth., *J. Caballero et al. 923* (IEB), Rodríguez y Espinosa (1996). Determinación incorrecta, se trata de *S. lavanduloides*.
- Salvia riparia*, varios ejemplares de referencia, Rodríguez y Espinosa (1996). Pool (2001) señala que es sinónimo de *S. misella*.
- Salvia sanctae-luciae* Seem., *I. Viveros s.n.*, *F. Takaki y A. Mancera s.n.* (INIF), Rodríguez y Espinosa (1996). Determinaciones erróneas, el nombre correcto es *S. mocinoi*.
- Salvia seemannii* Fernald, *R. McVaugh 9885* (MEXU), Rodríguez y Espinosa (1996). Identificación incorrecta, el nombre correcto es *S. plurispicata*.
- Salvia stachyoides* Kunth, *J. Rzedowski 45973* (IEB), Rodríguez y Espinosa (1996). Epling (1939) indica que este nombre es sinónimo de *S. longifolia* Willd. Sin embargo, el ejemplar corresponde a *S. stricta*.
- Salvia tricuspida* M. Martens et Galeotti, *F. Barkley 2651* (MEXU), Rodríguez y Espinosa (1996). Identificación errónea, el nombre correcto es *S. polystachia*.
- Salvia xalapensis* Benth., *S. A. Reisfield 1280* (ENCB), Rodríguez y Espinosa (1996). Identificación incorrecta, se trata de *S. fluviatilis*.



Patrones biogeográficos de los tenebriónidos epigeos (Coleoptera: Tenebrionidae) del Área Natural Protegida Península Valdés, Argentina: implicaciones para su conservación

Biogeographic patterns of epigean tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) from Protected Natural Area Península Valdés, Argentina: implications for its conservation

Rodolfo Carrara¹✉, Germán H. Cheli² y Gustavo E. Flores¹

¹Laboratorio de Entomología, Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA, CRICYT), Casilla de Correo 507, 5500 Mendoza, Argentina.

²Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, CENPAT-CONICET, Bvd. Brown 2915, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

✉ rcarrara@mendoza-conicet.gob.ar

Resumen. Se realizó un estudio sobre los patrones biogeográficos de los tenebriónidos epigeos (Coleoptera: Tenebrionidae) que habitan el Área Natural Protegida Península Valdés (Chubut, Argentina), basado en datos de colecciones y material recolectado en viajes a la zona. Se presenta una lista exhaustiva de las especies en la que se consigna el grado de adaptación a la aridez de cada una de ellas; un análisis de la calidad del inventario y la estimación de la riqueza total de especies; una evaluación de los patrones de distribución y riqueza, y la identificación de áreas de significativa mayor riqueza o *hotspots*. Los resultados indicaron que 25 especies con diferente grado de adaptación a la aridez habitan la península, aunque se estima que la riqueza total del área debería ser de 27. Además, se reconoció que los rangos de distribución de los tenebriónidos siguen una distribución log-normal y que sólo 3 especies son endémicas. Espacialmente, la riqueza se distribuyó de forma agregada en la península y se determinaron 10 *hotspots*. Finalmente, considerando que en la península Valdés están permitidas actividades productivas que originan una importante degradación del hábitat, se examina la implicancia de los resultados para la conservación de los tenebriónidos epigeos.

Palabras clave: lista de especies, adaptaciones a la aridez, endemismos, riqueza de especies, efecto península, efecto del dominio medio, degradación de hábitat, áreas prioritarias de conservación.

Abstract. We conducted a study of the biogeographic patterns of epigean tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) that inhabit the Protected Natural Area Península Valdés (Chubut, Argentina), based on data obtained from collections and collecting trips. We present a comprehensive species list, where we detail the degree of adaptation to aridity shown by each species, an analysis of the quality of the inventory, an estimation of total species richness, and an evaluation of distribution and richness patterns, with the identification of areas of significantly greater richness or “hotspots”. The results indicated that 25 species with different degrees of adaptation to aridity inhabit the peninsula, although it was estimated that the total richness of the area should be 27 species. In addition, it was recognized that the species range sizes follow a log-normal distribution and that only three species are endemic. The spatial distribution of richness was aggregate within the peninsula and we can identify 10 “hotspots”. Finally, considering that in the Península Valdés are allowed productive activities that cause significant habitat degradation, we discuss the implications that have these findings for epigean tenebrionids conservation.

Key words: species list, adaptations to aridity, endemism, species richness, peninsula effect, mid domain effect, habitat degradation, priority areas for conservation.

Introducción

El Área Natural Protegida Península Valdés (ANP-PV) constituye una de las mayores unidades de conservación de ecosistemas áridos de América del Sur y fue declarada patrimonio de la humanidad por la UNESCO en 1999. A pesar de la importancia que tiene este sitio para la con-

servación ambiental, el conocimiento de su biodiversidad es parcial. De acuerdo con las investigaciones que se han desarrollado en el ANP-PV, existe un importante inventario de la flora (Bertiller et al., 1981; Beeskow et al., 1987) y fauna de vertebrados (Pardiñas et al., 2003; Roig et al., 2009; Nabte et al., 2009), pero es escaso el conocimiento de la fauna de invertebrados que la habita. Particularmente es necesario aumentar el estudio sobre la diversidad de invertebrados, ya que estos organismos dominan en casi

Recibido: 16 septiembre 2010; aceptado: 13 diciembre 2010

todos los ambientes sobre la Tierra y proveen diversos beneficios y servicios al ecosistema (Cheli et al., 2010).

La forma de mejorar el conocimiento de los invertebrados que habitan el ANP-PV, además de desarrollar estudios que releven las especies presentes en ella, es realizar trabajos que profundicen sobre sus patrones biogeográficos, ya que esta información contribuye al desarrollo de acciones precisas para la protección de la diversidad (Peterson et al., 2000). En los ambientes áridos, uno de los grupos más representativos de invertebrados es el de los insectos (Polis, 1991); sin embargo, para el ANP-PV existe un único estudio que ha tenido como objeto su diversidad (Cheli et al., 2010). En esa investigación se describió la composición y estructura de la comunidad de insectos que habitan la península a escala local, por lo que nos ofrece un conocimiento preliminar del número total de especies que habitan el ANP-PV pero no provee información acerca de los patrones regionales de distribución y riqueza de los mismos.

De acuerdo con los resultados obtenidos por Cheli et al. (2010), se pudo observar que una de las familias de insectos con mayor abundancia en número de especies e individuos dentro del ANP-PV fue Tenebrionidae (Coleoptera). Este hallazgo es semejante a los resultados de Flores et al. (2004) y Cepeda-Pizarro et al. (2005a, b) en los que esta familia de coleópteros también ha sido una de las más abundantes en otros ecosistemas áridos de América del Sur, desempeñando un papel clave en el ciclado de nutrientes y como indicadores de procesos de degradación de hábitat (Cepeda-Pizarro et al., 2005a). Específicamente, existe una clara distinción entre aquellos tenebriónidos de hábitos arborícolas y los de hábitos terrestres (Aalbu et al., 2002a), siendo los terrestres (*i.e.*, epigeos) los que conforman el grupo numérica y funcionalmente dominante de invertebrados de los ambientes áridos (Koch, 1961; Crawford y Seely, 1987; Cepeda-Pizarro et al., 2005b). Esta dominancia de los tenebriónidos epigeos se debe a que han desarrollado adaptaciones fisiológicas, etológicas y morfológicas para sobrevivir a condiciones de aridez (Cloudsley-Thompson, 2001). Las principales de estas adaptaciones son los hábitos nocturnos o, cuando son diurnos, el ocultarse entre el sustrato durante las horas de mayor radiación solar; los tamaños corporales grandes para aumentar la longevidad y el control de su homeostasis; la unión íntima entre los élitros a lo largo de la sutura y también con los esternitos abdominales y la presencia de una cavidad subelital que ayuda al control de la pérdida de agua por los espiráculos. Esta cavidad subelital se desarrolló como consecuencia de la pérdida del segundo par de alas, que los convierte en ápteros (Zachariassen, 1996; Cloudsley-Thompson, 2001). El apterismo les confiere, por un lado, una alta exposición a predadores, por lo que

representan uno de los principales recursos alimenticios de muchos vertebrados de zonas desérticas (Flores, 1998; Donadio et al., 2004; Superina et al., 2009) y por otro lado, un bajo poder de dispersión, por lo que son uno de los grupos de insectos con mayor endemividad de los ambientes áridos (Watt, 1974; Flores, 1998); por esta característica fueron utilizados para delimitar áreas de endemismo en el sur de América del Sur (Roig-Juñent y Flores, 2001; Morrone et al., 2002; Domínguez et al., 2006; Morrone, 2006). Debido a estas evidencias, el conocimiento de las especies de tenebriónidos epigeos que habita una región y sus patrones de distribución son de suma importancia para ser considerados en políticas de conservación.

Con base en datos provenientes de 40 años de recolecciones en la península Valdés, alojados en varias colecciones biológicas de museos y de varios viajes de recolección efectuados a la zona desde 2005, los objetivos de este trabajo son: 1), presentar la primera lista exhaustiva de tenebriónidos epigeos que habitan el ANP-PV, consignando el grado de adaptación a la aridez de cada especie y analizando sus patrones de distribución, con la identificación de las especies endémicas y la distribución regional de las que viven en la península y no son endémicas; 2), estimar la calidad del inventario y la riqueza total de especies y evaluar el patrón espacial de la riqueza observada y 3), valorar la existencia de áreas con mayor riqueza significativa respecto de la riqueza observada (*i.e.*, *hotspots* de diversidad), y con base en los resultados obtenidos considerar las implicancias que éstos tienen en acciones de conservación. Es importante notar que si bien la lista de especies de tenebriónidos epigeos que se provee en este trabajo puede incrementarse en el futuro, esta clase de investigaciones representan un buen punto de partida para entender la evolución de los ensambles de insectos y para establecer comparaciones con patrones peninsulares de otros taxones (Johnson y Ward, 2002).

Materiales y métodos

Área de estudio. El ANP-PV está ubicada al nordeste de la provincia de Chubut en la República Argentina entre los 42° 05' S y 42° 53' S y los 63° 05' O y 64° 37' O. El área consiste en una meseta de 3 625 km² rodeada por las aguas del océano Atlántico; geológicamente, está formada por sedimentos marinos oligomiocénicos y una cubierta de sedimentos eólicos con gravas cuartáricas (Súnico et al., 1994; Haller et al., 2001). La configuración actual del relieve se habría originado durante el Pleistoceno debido a la conjunción de la densidad de fallas existentes en el basamento paleozoico, la movilización de sedimentos por erosión hidráulica y eólica y la acción de intensos vientos de la región que habrían provocado la deflación de los

golfos Nuevo y San José (Kostadinoff, 1992; Haller et al., 2001). El clima es árido y tiene una temperatura media anual de 14° C, con temperaturas máximas y mínimas absolutas de 44° C y -12° C y precipitaciones medias anuales de 175 mm en la zona costera, oscilando en el interior entre 200 y 225 mm (Súnico et al., 1994).

El paisaje general es una planicie con áreas deprimidas (salinas) y cordones medanosos en su tercio austral (Rostagno, 1981). La fisonomía dominante es una estepa arbustiva de *Chuquiraga avellanadae* Lorentz (Asteraceae), *Ch. erinacea* ssp. *hystrix* D. Don (Asteraceae), *Condalia microphylla* Cav. (Rhamnaceae), *Brachyclados megalanthus* Speg. (Asteraceae), *Lycium chilense* Miers ex Bertero (Solanaceae), *Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera (Anacardiaceae) y *Prosopidastrum globosum* (Gillies ex Hook. et Arn.) Burkart (Mimosaceae). El tapiz de gramíneas presenta una cobertura variable, siendo las especies más comunes *Nassella tenuis* (Phil.) Barkworth (Poaceae), *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack. (Poaceae) y *Poa ligularis* Nees ex Steud. (Poaceae) (Bertiller et al., 1981). Entre las hierbas se encuentran *Hoffmannseggia trifoliata* Cav. (Fabaceae), *Paronychia chilensis* DC. (Caryophyllaceae), *Daucus pusillus* Michx. (Apiaceae) y *Plantago patagonica* Jacq. (Plantaginaceae). Hacia el sur, la estepa arbustiva da paso a una estepa herbácea de *Sporobolus rigens* (Trin.) E. Desv. (Poaceae), *N. tenuis*, *Pappostipa speciosa* (Trin. et Rupr.) Romaschenko var. *speciosa* (Poaceae), *Panicum urvilleanum* Kunth (Poaceae), *Poa lanuginosa* Poir. (Poaceae) y *P. napostaense* acompañados de *Ch. avellanadae* y *Hyalis argentea* D. Don ex Hook et Arn (Asteraceae) (Bertiller et al., 1981; León et al., 1998). **Base de datos.** Las colecciones en las cuales está basada la lista de tenebriónidos epigeos del ANP-PV son: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza; Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires; Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires; Instituto Superior de Entomología Dr. Abraham Willink, Fundación e Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán; Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Puerto Madryn, Chubut, todas de Argentina. Como ha sido anotado en la introducción, la mayoría de los tenebriónidos terrestres son ápteros; sin embargo, existen pocas especies que poseen el segundo par de alas y no tienen los élitros fusionados pero desarrollan su vida como insectos terrestres que viven debajo de troncos y piedras (Aalbu et al., 2002a). Teniendo en cuenta estas características, en este estudio se tomó la decisión de incluir tenebriónidos epigeos tanto ápteros como con alas.

Se revisaron 2 757 ejemplares, los cuales fueron identificados de acuerdo con sus datos de colecta y localización geográfica, considerando la latitud y longitud del sitio (georreferenciación). Cabe destacar que los ejemplares que

se encontraron con la misma información fueron considerados como duplicados y se ingresaron a la base de datos como un solo registro. Si bien esta decisión hizo disminuir a menos del 15% la cantidad de registros de especies en el área (en total quedaron 378 registros válidos), se aceptó como lo apropiado para evitar seudorreplikas en los datos.

Para identificar las especies se siguieron las revisiones y claves de Kulzer (1955, 1958, 1963) y Flores (1999, 2004), y se compararon con material depositado en la colección entomológica de IADIZA. La clasificación propuesta por Bouchard et al. (2005) se tomó como base para asignar las especies a tribus y subfamilias.

Luego, utilizando el sistema de información geográfica (GIS) mediante el programa DIVA-GIS (Hijmans et al., 2005), se procedió a dividir el ANP-PV en celdas geográficas de 0.05° × 0.05° (*i.e.*, aproximadamente 25 km²), en las que se volcaron los registros georreferidos de las especies. La resolución de considerar el tamaño de celda de 25 km² se debió a que el ANP-PV está dividido en promedio por parcelas o cuadros de ese tamaño (Organismo Provincial de Turismo, 2001) y que, de acuerdo con lo que se conoce, pueden ser interpretadas como una unidad de manejo para la conservación. Toda celda en la cual no se contabilizó registro de especies alguno fue eliminada del análisis, por lo que quedaron un total de 60 celdas válidas.

A partir de los registros asignados a cada celda se construyeron 2 matrices: una de incidencias y otra de frecuencias. Ambas matrices están representadas por las especies en las filas (*i*) y por las celdas geográficas en las columnas (*j*), pero difieren en los elementos (*i, j*) que contienen: la matriz de incidencias considera como elemento los datos de presencia o ausencia de especies en cada celda (*i.e.*, valores 1 y 0 respectivamente); en cambio, la matriz de frecuencias, considera como elementos (*i, j*) el número de ejemplares registrados por especie por celda. Estas matrices fueron utilizadas para extraer tanto la información de riqueza de especies por celda geográfica (α_j), mediante la suma de los elementos de cada columna de la matriz de incidencia, y el esfuerzo de recolección por celda (*h*), mediante la suma de los elementos de la columna de la matriz de frecuencias (como en Garcillán et al., 2003).

Adaptaciones a la aridez. Los tenebriónidos epigeos que habitan el ANP-PV se agruparon según su capacidad para soportar las condiciones desérticas considerando los 3 grupos propuestos por Sánchez-Piñero y Aalbu (2002): los tenebriónidos muy altamente adaptados a los ambientes áridos, que están caracterizados por la presencia de élitros fusionados, cavidad subelital, ausencia de glándulas defensivas y condición áptera; los altamente adaptados, caracterizados en la misma forma que los anteriores pero con la presencia de glándulas defensivas, y los menos adaptados, que están caracterizados por la presencia del

segundo par de alas y provistos a menudo de glándulas defensivas.

Intervalos geográficos. Se estimó el intervalo de distribución de cada especie dentro de la península como el número de celdas ocupado por una especie, para esto se sumaron los elementos por fila de la matriz de incidencia. Con base en los intervalos de distribución del conjunto total de especies del ANP-PV, se calculó el área de distribución promedio de las especies, se identificaron las que presentaron una distribución geográfica restringida (considerando como tales aquellas cuyos intervalos de distribución fueron menores al primer cuartil) y las que poseen amplia distribución geográfica (considerando como tales, aquellas cuyos intervalos de distribución fueron mayores al tercer cuartil). Además, se analizó la distribución estadística de los intervalos de distribución de las especies de tenebriónidos, comparándolos con una distribución log-normal, bajo la hipótesis nula de que los intervalos geográficos de distribución, como estimadores de las abundancias poblacionales, están distribuidos de forma log-normal (Preston 1962; Garcillán et al., 2003). Para este último análisis se utilizó el módulo *nortest* (Groos, 2006) dentro del programa estadístico *R* (R Development Core Team [2010]). Finalmente, con base en datos complementarios extraídos de las colecciones, fue identificada la distribución regional de las especies que habitan en el ANP-PV para conocer la existencia de especies endémicas, o de especies con distribución en alguna de las 2 provincias biogeográficas más cercanas a la península, Patagonia o Monte, o de ambas, o de especies cuya distribución geográfica se extiende más allá de la Patagonia y Monte.

Evaluación de la calidad del inventario y estimación de la riqueza de especies. Debido a que el relevamiento de los tenebriónidos epigeos es incompleto, resulta necesario hacer una evaluación de la calidad del inventario existente para estimar cuán completo y fiable es. En este caso, la evaluación se hizo mediante la utilización de curvas de acumulación de especies que relacionan la aparición de nuevas especies con el inventario, de acuerdo con una medida de esfuerzo de muestreo (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Una vez obtenida la curva de acumulación, se evaluó la calidad del inventario, ajustando la ecuación de Clench a dicha curva (Soberón y Llorente, 1993; Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Esta ecuación se define como:

$$S_n = an/(1+bn) \quad \text{eq. 1,}$$

donde S_n es el número medio de especies en una área, n es la unidad de esfuerzo de muestreo, siendo a un parámetro que representa la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario y b un parámetro relacionado con la forma de la curva (véase Jiménez-Valverde y Hortal,

2003). A partir de la eq. 1 se puede, por un lado, derivar una función para estimar la proporción de especies registrada con el esfuerzo realizado, lo que permite a su vez evaluar la calidad del inventario [$S_{prop} = S_{obs}/(a/b)$], donde S_{prop} es la proporción de la riqueza inventariada, S_{obs} es la riqueza observada; y, por otro, derivar una función para estimar la riqueza total de especies esperadas en el área [$S_e = a/b$], donde S_e es la riqueza esperada.

En este estudio se considera como unidad de esfuerzo cada una de las unidades de muestreo ($n = 60$ celdas) en las cuales se distribuyen los 378 registros de tenebriónidos epigeos. Debido a que distintas formas de curvas de acumulación pueden obtenerse de acuerdo con el orden de entrada de las unidades de esfuerzo, resulta necesario suavizar la curva. Para construir la curva de acumulación de especies de tenebriónidos se utilizó el programa *EstimateS* 7.52 (Colwell, 2005) que permitió replicar 100 veces las curvas de acumulación y obtener una curva resultante del promedio de esas 100 (i.e., curva suavizada). Para el ajuste y estimación de los parámetros de la ecuación de Clench se utilizó el programa estadístico *R* con la función *nls* dentro del paquete *stats* (R Development Core Team, 2010). Sumado a la ecuación de Clench, se estimó la riqueza aplicando Chao₂ que utiliza algoritmos estadísticos derivados del método de captura-recaptura (Chao, 1987) mediante el programa *EstimateS*.

Patrones de riqueza de especies. Primero se evaluó si el patrón observado de riqueza de especies (α) en el ANP-PV se distribuye en forma agrupada, uniforme o azarosa en el espacio. Para esto se aplicó la prueba de cociente entre varianza y media (CVM; Cox y Lewis, 1966) por el que, bajo el supuesto de que la riqueza se distribuye según una distribución Poisson, se considera que si el valor de CVM es igual a 1, la riqueza se distribuye de forma aleatoria, si el valor de CVM es significativamente < 1 , la riqueza se distribuye regularmente y que si el valor de CVM es > 1 , la riqueza está distribuida de forma agrupada. Para evaluar si el valor resultante de la prueba de CVM es significativamente diferente de 1, será aplicada una prueba de t bajo la fórmula: $[t = (O_{(CVM)} - E_{(CVM)})/SE_{(CVM)}]$; donde $O_{(CVM)}$ es el valor observado del cociente entre varianza y media, $E_{(CVM)}$ es el valor esperado del cociente entre varianza y media según una distribución de Poisson (i.e., 1) y $SE_{(CVM)}$ es el error estándar del cociente entre varianza y media.

También se evalúa el ajuste a los datos de 2 modelos comúnmente utilizados como explicaciones del patrón de riqueza de especies en penínsulas. Por un lado, se consideró el modelo del “efecto península” (EP) y por otro, el de “efecto del dominio medio” (EDM). El EP postula una disminución de la riqueza de especies desde la base de la península hasta su punta (Simpson, 1964) debido al equilibrio entre procesos de inmigración-extinción de

individuos de diferentes especies que decrece a mayores distancias a lo largo de la península y al tamaño del área que previene extinciones (MacArthur y Wilson, 1967). Por el contrario, la hipótesis EDM postula la influencia de los límites geográficos de la península como un factor estocástico que determina la riqueza de especies (Colwell y Lees, 2000), por lo que bajo este supuesto se espera encontrar una mayor riqueza de especies en las celdas del centro de la península que en las celdas de la periferia (i.e., las celdas cercanas al mar; Ferrer-Castán y Vetaas, 2005).

Para evaluar estos 2 modelos se utilizó el programa BioGeoSim (Gotelli et al., 2007) que simula el emplazamiento estocástico de las especies a lo largo de un área heterogénea. Este programa, a partir de un dominio grillado estima la riqueza de especies esperada bajo repetidas simulaciones de la ubicación de los rangos de distribución de esas especies (Rahbek et al., 2007). Finalmente, esta riqueza esperada es ajustada mediante una regresión estándar a la riqueza observada. Debido a que las simulaciones se basan en un valor asignado a cada grilla del dominio, es necesario traducir los modelos EP y EDM en valores para cada una de las celdas de 25 km² en las que fue dividida la península. Para asignar el valor a cada celda según EP, se consideró el efecto inverso que tiene la distancia de cada celda al continente (d_{ij}) y el efecto directo que tiene el tamaño del área de cada celda (a_{ij}) sobre la riqueza de especies; por lo que el valor de cada celda (P_{ij}) será $P_{ij} = (1/d_{ij})a_{ij}$. Para el EDM, al ser la riqueza de especies influenciada únicamente por los límites geográficos las probabilidades de cada grilla son constantes, i.e., $P_{ij} = 1$ (Rahbek et al., 2007). En total, los efectos de estas hipótesis fueron evaluados mediante la repetición de 500 simulaciones, considerando el total de dominio, con un algoritmo de dispersión contiguo. Debido a que el efecto de la autocorrelación espacial en los datos de riqueza de especies por celda hace que muchos de ellos no sean independientes, para estimar la significancia en la relación entre riqueza observada y esperada se aplicó la corrección de Dutilleul (1993) mediante el programa SAM (Rangel et al., 2010). La estimación tanto de la distancia entre las celdas a la base de la península y el área disponible en cada celda se hizo mediante el uso de GIS.

Hotspots de diversidad. Se identificaron las celdas dentro del ANP-PV que presentaron la mayor riqueza de especies de tenebriónidos (α). Para conseguir este objetivo se siguió la metodología propuesta por Garcillán et al. (2003), donde los datos de riqueza observada fueron comparados estadísticamente con la riqueza esperada, de acuerdo con la corrección de 2 factores: el esfuerzo dispar en la recolección de especies por celda y la variación en el tamaño de área por celda. Por lo que las celdas con una significativa

mayor riqueza que la esperada bajo la corrección de estos 2 factores fueron consideradas *hotspots* de diversidad de tenebriónidos.

Para corregir la riqueza observada por el efecto del esfuerzo de recolección se ajustó una función lineal que considera el número de especies observado en cada celda por la cantidad de registros encontrados en ella:

$$s_i^* = k + dp_i \quad \text{eq. 2,}$$

donde s_i^* es la riqueza corregida por esfuerzo de recolección, ρ_i que se define como $1 - (s/h)$; donde s es número de especies encontrados en cada celda y h es el número de registros encontrados en cada celda, y k y d son constantes. En esta regresión lineal se ajusta la riqueza de las 60 celdas (α_i) de la península contra la redundancia del esfuerzo de colección de cada celda (ρ_i).

Para corregir la riqueza observada por el área disponible en cada celda se consideró la función de potencia de la relación especies-área (Preston, 1962; MacArthur y Wilson, 1967):

$$S = cA^z \quad \text{eq. 3,}$$

donde S es el número de especies presentes en un área de tamaño A , z y c son constantes. A partir de esta expresión deriva una función que considere la riqueza esperada luego de corregir por el esfuerzo de colección, y que estime un tamaño de estándar de área (A_0) y use ese valor como corrector de la riqueza observada por celda:

$$\alpha_{i*} = s_i^* \left(\frac{A_i}{A_0} \right)^z \quad \text{eq. 4,}$$

donde, α_{i*} es la riqueza esperada, s_i^* es la riqueza corregida por el esfuerzo de recolección de una celda de tamaño estándar conocida (A_0) y A_i es el área de cada celda. El valor de área estándar (A_0) se obtiene a partir del promedio

$$A_0 = \left(\frac{\sum s_i^* A_i^z}{\sum s_i^*} \right)^{(1/z)} \quad \text{eq. 5,}$$

ponderado exponencialmente de todas las celdas consideradas en el estudio:

Para obtener el valor de A_0 es necesario estimar primero el valor de z , por lo que para obtenerlo se seleccionó al azar desde 1 hasta 30 celdas sumando el área y la riqueza obtenida para crear 30 muestras; luego, a partir de estas muestras, se ajustó la versión logarítmica de la eq. 3 ($\log S = \log c + z \log A$) y se estimó el exponente z con el cual se resolvió la eq. 5. Finalmente, se identificó

cuáles valores de la riqueza observada fueron significativamente mayores que los α_{i*} esperados, por medio de la eq. 6, constituyéndose en *hotspots* de diversidad. Para esto, se calcularon los residuos de Pearson (\mathcal{E}) entre los valores observados y predichos de riqueza de especies.

$$(\mathcal{E} = (\alpha_i - \alpha_{i*}) / \sqrt{\alpha_{i*}}).$$

Debido a que los valores de riqueza de especies son conteos discretos con una distribución esperada de Poisson, estos residuos deberían comportarse asintóticamente como desviaciones normales, por lo que su significancia pudo ser evaluada desde la distribución normal (Garcillán et al., 2003).

Resultados

En total se encontraron 25 especies de tenebriónidos epigeos que habitan el ANP-PV de las cuales sólo 3 poseen el segundo par de alas y no tienen los élitros fusionados, y las restantes fueron especies ápteras (Cuadro 1). De las 10 subfamilias de Tenebrionidae (Bouchard et al., 2005) sólo 2 están representadas en el ANP-PV: Pimeliinae, que reúne el 80% ($n = 20$), y Tenebrioninae, el 20% ($n = 5$) del total de especies de la península.

Las 25 especies encontradas están agrupadas en 8 tribus, 6 de Pimeliinae: Nycteliini que representa el 36% de las especies ($n = 9$), Praocini el 28% ($n = 7$); Edrotini, Physogasterini, Stenosini y Trilobocarini, cada una con 4% ($n = 1$); 2 de Tenebrioninae: Scotobiini con 16% ($n = 4$), y Opatrini con 4% ($n = 1$). Respecto a los 15 géneros presentes en la península, 9 están representados sólo por 1 especie y 6 poseen más de 1 especie (*Nyctelia* Latreille y *Praocis* Eschscholtz con 4 especies, y *Patagonogenius* Flores, *Calymmophorus* Solier, *Leptynoderes* Solier y *Emmallodera* Blanchard, cada uno con 2 especies). De acuerdo con el grado de adaptación a la aridez propuesto por Sánchez-Piñero y Aalbu (2002) (Cuadro 1) se reconoció que el 72% de las especies están muy altamente adaptadas (comprendiendo las especies agrupadas en las tribus Nycteliini, Physogasterini, Praocini y Stenosini), el 16% están altamente adaptadas (especies agrupadas en la tribu Scotobiini) y el 12% menos adaptadas (especies de las tribus Edrotini, Trilobocarini y Opatrini).

En promedio, el intervalo de distribución de cada especie fue de 11.24 celdas (equivalentes a 281 km²), hubo 8 especies de distribución restringida y 6 de amplia distribución (Cuadro 1). Los intervalos de los tenebriónidos epigeos no demostraron ser significativamente distintos de los de una distribución log-normal (Kolmogorov-Smirnov normal test, $D = 0.1$, $p = 0.53$).

Examinando la distribución regional de las especies que habitan la península se pudo conocer que sólo 3 especies son endémicas del ANP-PV, 8 especies sólo habitan la provincia biogeográfica del Monte, 7 únicamente la provincia biogeográfica de la Patagonia, 3 habitan tanto Monte como Patagonia (Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2006) y 4 tienen una distribución que se extiende más allá de del Monte y Patagonia (véase Cuadro 1). Debe notarse que de estas 4 especies una es áptera (*Nyctelia nodosa* Germar) y 3 con alas (*Hylithus tentyroides* Lacordaire, *Salax lacordairei* Guérin-Méneville y *Blapstinus punctulatus* Solier). La especie áptera se extiende hasta Uruguay (Kulzer, 1963) y las aladas hasta Chile, al oeste de la cordillera de Los Andes (Peña, 1966). Se piensa que los géneros de estas especies aladas no fueron afectados por el levantamiento de la cordillera (Flores y Pizarro-Araya, 2006).

La evaluación de la calidad del inventario de tenebriónidos epigeos del ANP-PV demostró que este es completo y altamente fiable. Esta aseveración resultó del ajuste significativo del modelo Clench ($S_n = 3.72n / 1 + 0.14n$, $R^2 = 0.99\%$, $p < 0.0001$) que a partir de la estimación de sus parámetros demostró que las especies relevadas conforman el 91.89% del total de especies conocidas para esta área. Se estimó que la riqueza total de tenebriónidos epigeos para el ANP-PV es de 27. La estimación coincidió con el resultado encontrado por el método Chao₂ (Fig. 2). Esta concordancia en la riqueza total por diferentes métodos otorga consistencia al resultado encontrado.

La riqueza promedio de tenebriónidos por celda observada en el ANP-PV fue de 4.68. El valor encontrado por la prueba de CVM fue de 1.37 siendo significativamente mayor que 1 ($p < 0.001$). Este resultado sugiere que la distribución espacial de la riqueza está agrupada en la península; sin embargo, ninguno de los 2 modelos propuestos explicó los patrones de riqueza, ya que ambos mostraron una baja y no significativa correlación entre la riqueza observada (S_o) y esperada (S_e); i.e., EDM ($S_o = 1.50 - 0.12 S_{e(EDM)}$, $R = -0.01$, $p = 0.67$) y EP ($S_o = 2.51 - 0.87 S_{e(EP)}$, $R = -0.28$, $p = 0.62$). Estos resultados indican que según el ajuste al modelo EDM, la riqueza de especies no está agrupada en las celdas del centro de la península más que en las de la periferia (Fig. 3a). Además indican que según el ajuste al modelo EP no existe un agrupamiento de la riqueza en la base de la península más que en la punta; por el contrario, existe la tendencia no significativa a encontrar un agrupamiento de la riqueza de especies en la punta más que en la base; i.e., por el valor negativo de la pendiente (Fig. 3b). Resumiendo, la riqueza de especies de tenebriónidos en el ANP-PV no estuvo influenciada por el efecto aleatorio de los límites geográficos.

Cuadro 1. Lista de especies con su posición taxonómica, distribución regional y grado de adaptación a la aridez de los tenebriónidos epigeos que habitan el Área Natural Protegida – Península Valdés, Argentina

<i>Subfamilia</i>	<i>Tribu</i>	<i>Especie</i>	<i>Distribución</i>	<i>Adaptados a la aridez</i>
Pimeliinae	Edrotini	<i>Hylithus tentyroides</i> * (+)	Monte, Chile norte, Chaco	Menos adaptado
	Nycteliini	<i>Epipedonota cristallisata</i> (+)	Monte, Patagonia (Argentina)	Muy altamente adaptado
		<i>Mitragenius araneiformis</i> (+)	Patagonia (Argentina y Chile)	Muy altamente adaptado
		<i>Nyctelia circumundata</i>	Monte	Muy altamente adaptado
		<i>Nyctelia darwini</i> (-)	Patagonia (Argentina y Chile)	Muy altamente adaptado
		<i>Nyctelia dorsata</i> (+)	Monte y Patagonia (Argentina)	Muy altamente adaptado
		<i>Nyctelia nodosa</i> (+)	Monte, Chaco, Pampa (Argentina y Uruguay)	Muy altamente adaptado
		<i>Patagonogenius collaris</i>	Monte	Muy altamente adaptado
		<i>Patagonogenius quadricollis</i> (-)	Patagonia (Argentina)	Muy altamente adaptado
		<i>Psectracelis sulcicollis</i>	Monte, Patagonia (Argentina)	Muy altamente adaptado
	Physogasterini	<i>Pimelosomus sphaericus</i> (-)	Monte	Muy altamente adaptado
	Praociini	<i>Calymmophorus patagonicus</i> (-)	Monte	Muy altamente adaptado
		<i>Calymmophorus peninsularis</i> (-)	Endémica	Muy altamente adaptado
		<i>Plathestes kuscheli</i>	Patagonia (Argentina)	Muy altamente adaptado
		<i>Praocis (Orthogonoderes) argentina</i> (-)	Patagonia (Argentina)	Muy altamente adaptado
		<i>Praocis (Hemipraocis) sellata granulipennis</i>	Monte	Muy altamente adaptado
	Stenosini	<i>Praocis (Hemipraocis) sellata peninsularis</i>	Endémica	Muy altamente adaptado
		<i>Praocis (Hemipraocis) sp.</i> (-)	Endémica	Muy altamente adaptado
		<i>Ecnomoderes bruchi</i>	Monte	Muy altamente adaptado
		<i>Salax lacordairei</i> * (-)	Monte, Chile norte, Chaco	Menos adaptado
Tenebrioninae	Opatrini	<i>Blapstinus punctulatus</i> *	Monte, Chile Central, Chaco	Menos adaptado
	Scotobiini	<i>Emmallodera crenatocostata crenatocostata</i>	Patagonia (Argentina)	Altamente adaptado
		<i>Emmallodera hirtipes</i> (+)	Monte	Altamente adaptado
		<i>Leptynoderes strangulata</i>	Monte	Altamente adaptado
		<i>Leptynoderes tuberculata</i>	Patagonia (Argentina)	Altamente adaptado

Especie: * presenta alas, (-) de distribución restringida, (+) de amplia distribución en la península, las especies de Monte son todas endémicas de Argentina.

ficos ni por el balance entre inmigración-extinción, siendo otros factores los que gobiernan la distribución agrupada de los tenebriónidos en el área.

El efecto de la intensidad de recolección por celdas mostró ser significativo, ya que la redundancia en la recolección se comportó de forma significativa como el modelo lineal esperado ($S^* = 4.08 + 3.80 \rho$, $R = 0.30$, $p = 0.019$), y el cálculo del tamaño de A_0 fue de 22.58 km². Luego de corregir la redundancia de recolección y el tamaño de área se encontraron 10 celdas que presentaron

significativamente una mayor riqueza que la observada (Fig. 4 a). De acuerdo con su ubicación, fue posible notar que estas celdas estuvieron situadas cerca o incluyeron parte de la costa (*i.e.*, en la periferia de la península). En estas celdas, identificadas como *hotspots*, estuvo representado el 88% de las especies que fueron relevadas en el ANP-PV (*i.e.*, 22 de las 25 especies relevadas).

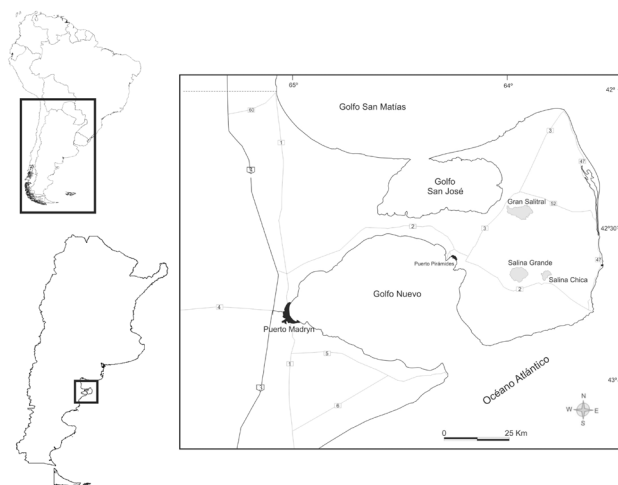


Figura 1. Ubicación geográfica de la península Valdés, Argentina.

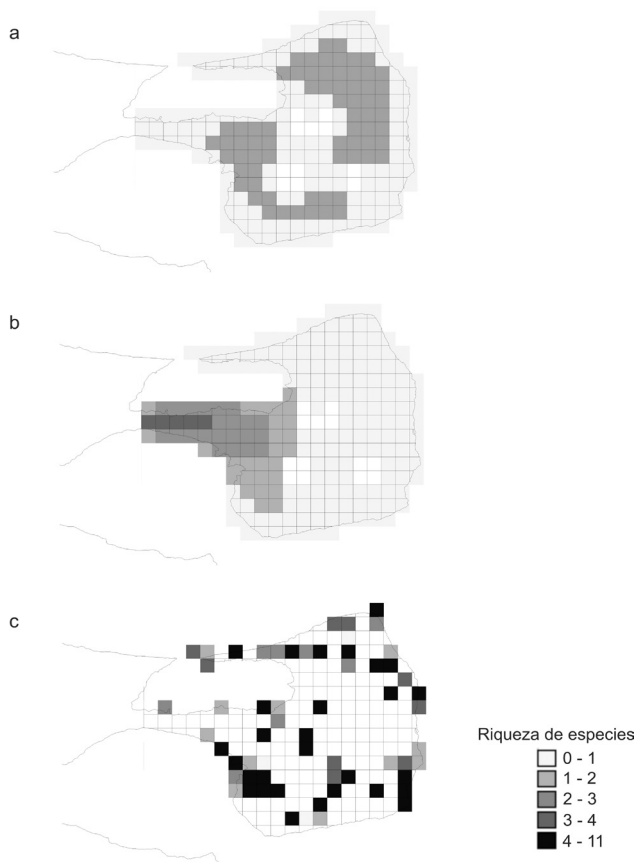


Figura 3. Modelos espacialmente explícitos utilizados para evaluar el patrón espacial de distribución de riqueza de especies de tenebriónidos epigeos en la península Valdés: a, riqueza esperada por unidad de muestreo bajo la hipótesis del efecto del dominio medio; b, riqueza esperada por unidad de muestreo bajo la hipótesis del efecto península, y c, riqueza observada en este estudio por unidad de muestreo.

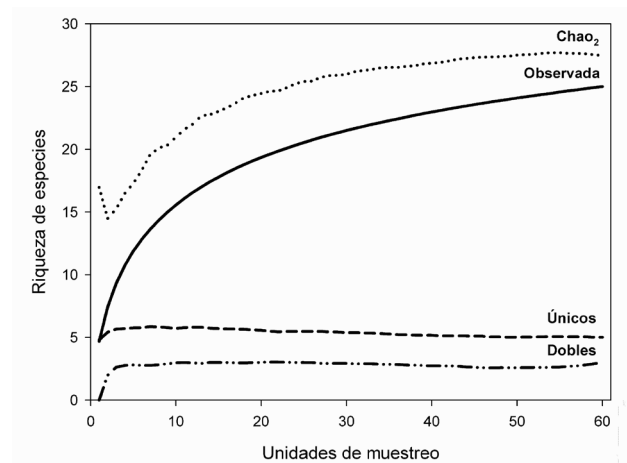


Figura 2. Curvas de acumulación de riqueza de especies por unidad de muestreo; donde Observada, curva de riqueza de especies observada en península Valdés; $Chao_2$, curva de riqueza estimada a partir del estimador $Chao_2$; Únicos, cantidad de especies que sólo están presentes en una unidad de muestreo y Dobles, cantidad de especies que sólo están presentes en 2 unidades de muestreo.



Figura 4. Península Valdés con la distribución espacial de los datos de tenebriónidos epigeos, mostrando: a, celdas consideradas como de mayor riqueza significativa de diversidad de tenebriónidos epigeos (*hotspots*) y b, línea punteada que representa aproximadamente la zona intangible de 5 km propuesta por los autores.

Discusión

La lista de 25 especies provista en este trabajo releva casi en su totalidad las especies de tenebriónidos epigeos que habitan el ANP-PV. El 80% de estas especies están agrupadas en 3 tribus: Nycteliini, Praocini y Scotobiini, lo que concuerda con Sackmann y Flores (2009) quienes observaron que estas 3 tribus representaron el 82% de la comunidad de tenebriónidos epigeos. Previamente, Kuschel (1969) afirmó que los tenebriónidos de la estepa patagónica están representados principalmente por estas 3 tribus neotropicales. La presencia en la península Valdés del 88% de tenebriónidos epigeos, altamente adaptados a la aridez, es comparable con los resultados obtenidos para tenebriónidos de la península e islas de baja California (Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002). Los hallazgos dan cuenta de cómo el estrés hídrico ambiental condiciona la presencia de tenebriónidos, por lo que sólo pueden sobrevivir en estos ambientes las especies que han desarrollado estrategias contra la pérdida de agua. Esta afirmación se sustenta también con la escasa presencia de especies menos adaptadas a la aridez, probablemente debido a la alta susceptibilidad que presentan a la desecación, por conservar sus alas y no poseer los élitros fusionados ni la cavidad subelital (Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002).

La riqueza de tenebriónidos epigeos encontrada en el ANP-PV sugiere que, en relación con su superficie, esta área aloja un importante número de especies del total de tenebriónidos epigeos que habitan la República Argentina. Esto surge de la lista de especies por géneros provista por Flores (1998), a partir de la cual se pudo determinar que en Argentina (con una superficie de 3 761 274 km²), habitan 264 especies de tenebriónidos epigeos, por lo que en el ANP-PV (con 3 625 km²), habita aproximadamente el 10% de esos tenebriónidos. Gracias a esta investigación, el número de especies conocidas de tenebriónidos epigeos de la península aumentó más de 3 veces ($n = 8$; Cheli et al., 2010); no obstante, de acuerdo con el ajuste del modelo Clench a los datos de la curva de acumulación, si se aplicara mayor esfuerzo de recolección en el área serían encontradas aún más especies. En otra investigación, también a escala regional, efectuada en el límite oeste de la estepa patagónica Argentina (a unos 600 km al oeste del ANP-PV; Sackmann y Flores, 2009), se encontraron 28 especies de tenebriónidos epigeos. Aunque esta riqueza es casi similar a la observada en península Valdés, es interesante que sólo 3 especies se comparten entre ambas regiones (*Blapstinus punctulatus* e *Hylithus tentyroides*, ambas aladas, y *Mitragenius araneiformis* Curtis especie áptera). Este alto recambio de especies entre un área y otra sugiere la existencia de distintos procesos históricos que sumados a factores

ecológicos pueden haber tenido lugar en la evolución espacial de la Patagonia (Morrone et al., 2002).

La distribución espacial de la riqueza de tenebriónidos epigeos por celda dentro de la península está agregada y esta agregación está causada por factores ambientales distintos al equilibrio entre inmigración-extinción. La ausencia del EDM sostiene que el patrón de riqueza observado lo causan factores ambientales (Ferrer-Castán y Vetaas, 2005). Si bien el ajuste del EDM puede estar influenciado por no incluir en el análisis únicamente especies endémicas, como fue propuesto originalmente por Colwell y Hurr (1994), este resultado es confiable porque el EDM también se aplica a especies no endémicas que habitan una península y que no están influenciadas por las poblaciones de la misma especie que existen fuera de ella (Ferrer-Castán y Vetaas, 2005). La falta de significancia del EP y la tendencia a encontrar más riqueza de tenebriónidos en la punta que en la base de la península, implica que el equilibrio entre los procesos de colonización desde el continente y el efecto del área previniendo extinciones no actúan como factores dinámicos que promueven la riqueza observada. Jenkins y Rinne (2008) sugieren que puede existir un efecto dual o reverso en el EP si existen colonizaciones desde el continente hacia otras zonas de la península (e.g., a la punta de la península). En este caso, se desestima que el patrón de riqueza tenga relación alguna con el equilibrio entre inmigración-extinción, debido a que los tenebriónidos epigeos tienen bajo poder de dispersión al ser principalmente ápteros (i.e., únicamente pueden colonizar la península desde el continente y no volando).

De acuerdo con lo observado, se sugiere que una posible causa detrás del patrón de riqueza puede estar relacionada con el efecto de la variación en la calidad de suelo y vegetación de la península. Particularmente, la península Valdés presenta 2 tipos de suelos superficiales dominantes: arenosos y gravosos (Rostagno, 1981; Bouza et al., 2007), cuya dureza condiciona, por un lado, la vegetación que lo habita (Bertiller et al., 1981; Rostagno, 1981), y por lo tanto la disponibilidad de alimento para los tenebriónidos, y por otro lado, su reproducción, ya que su ovipositora es subterránea (Tschinkel y Doyen, 1980; Flores, 1998). Apoyando esta sugerencia, se observó que el 100% de las especies del ANP-PV habitan en áreas costeras que presentan suelos arenosos y vegetación herbáceo-arbustiva; mientras que sólo un 68% fueron encontradas en áreas del centro con suelos gravosos y vegetación arbustiva. En diversos trabajos ha sido discutida la influencia del suelo y la vegetación como variables que afectan los ensambles de tenebriónidos (Botes et al., 2007 y referencias allí citadas), por lo que un análisis que considere a ambos como limitantes de la distribución de tenebriónidos epigeos del ANP-PV puede conducir a interesantes resultados.

Los intervalos de distribución de los tenebriónidos demostraron seguir una distribución log-normal, indicando que dentro de la península la mayor parte de ellos habita áreas reducidas y la menor parte ocupa áreas extensas. A menudo se ha considerado que el intervalo de distribución de una especie es consecuencia directa de su abundancia poblacional (Brown, 1995); así en la península, hay muchas especies poco abundantes y pocas muy abundantes. Esta información es particularmente importante en conservación, ya que a partir del conocimiento de la distribución de frecuencias que siguen los intervalos de distribución de las especies y sus abundancias poblacionales es posible considerar cuáles son raras y por lo tanto tienen mayor posibilidad de extinción (Preston, 1962; Lande, 1993). Incluso, al concentrarse la mayoría de los intervalos de distribución de los tenebriónidos en pocas celdas bien definidas como *hotspots*, es posible considerar estas áreas como prioritarias en conservación.

El patrón de distribución regional de los tenebriónidos epigeos que habitan la península indica que la alta diversidad encontrada en el ANP-PV puede estar relacionada con las características fitogeográficas que ésta posee. Debido a que en la península Valdés confluyen elementos de vegetación representativos tanto de la provincia biogeográfica de la Patagonia como del Monte (Bertiller et al., 1981), también confluyen tenebriónidos epigeos cuya distribución regional se extiende principalmente en estas 2 provincias (el 84% de los tenebriónidos). Esto sugiere que la riqueza de tenebriónidos del ANP-PV está influenciada positivamente por la coexistencia de organismos que han experimentado distintas historias evolutivas. Estas evidencias, desde un punto de vista zoogeográfico, podrían contribuir a esclarecer el debate que aún existe sobre la identidad biogeográfica de la península Valdés; ya que para algunos autores, esta área corresponde a la provincia biogeográfica del Monte (Cabrera y Willink, 1980; Roig, 1998; Roig et al., 2009), para otros a la provincia de la Patagonia (Soriano, 1956; Súnico et al., 1994; Morrone, 2006) y para otros más constituye una unidad particular definida como ecotono Monte-Patagonia (León et al., 1998; Elissalde et al., 2002). De acuerdo con los resultados obtenidos, la distribución regional de los tenebriónidos apoyaría la idea de que biogeográficamente la península constituiría un ecotono entre el Monte y la Patagonia, aunque para confirmar esta hipótesis se requieren estudios específicos.

Los 3 taxones endémicos encontrados (Flores et al., 2011) caracterizan a la península como un área de porcentaje de endemidad relativamente bajo (*i.e.*, 12% de endemidad). Este hallazgo puede ser comparado con otras áreas donde se ha reconocido que el aislamiento del continente influye positivamente sobre el número de

especies endémicas de un área (*i.e.*, penínsulas e islas; Simpson, 1964; MacArthur y Wilson, 1967; Huston, 1994); en este contexto, el 12% de endemidad encontrado en este estudio resultó ser sustancialmente menor al encontrado en la península de Baja California (53%; Aalbu et al., 2002b) e islas del mar de Cortés (23%; Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002); pero fue mayor al encontrado en el archipiélago de Choros (7%; Alfaro et al., 2009). Una explicación para este bajo porcentaje de endemismos en el ANP-PV puede estar relacionada con su historia ambiental. El área donde está emplazada la península Valdés data del Mioceno tardío (9-6.8 millones de años antes del presente; Dozo et al., 2010), cuando era un cabo o punta que ingresaba al océano Atlántico sin la presencia de los golfos San José y Nuevo (Fig. 1). Es posible que desde su génesis el área fuera colonizada por los tenebriónidos adaptados a la aridez, ya que por la distribución actual de tribus se puede inferir que habitaban las zonas desérticas de América del Sur austral, previo al levantamiento de Los Andes, de 14-11 millones de años antes del presente (Kulzer, 1955; Flores y Pizarro-Araya, 2006); y porque las condiciones atmosféricas en la región fueron propicias para la subsistencia de estos organismos ya que durante el Mioceno tardío comenzó a tener un clima seco (Barreda y Palazzesi, 2007) que fue acentuándose hasta lograr las condiciones de aridez que hoy presenta (Hartley, 2003). Posiblemente bajo este escenario de conquista temprana del área por parte de los tenebriónidos epigeos, las poblaciones de especies estaban conectadas entre sí, pero durante el Pleistoceno (aproximadamente 1 millón de años antes del presente) el cabo comenzó a modificarse debido a la formación de 2 depresiones, que a partir del aumento definitivo del nivel del mar en el final de la última gran glaciación (19 mil años antes del presente) conformaron los 2 golfos, originando así la península Valdés (Codignotto, 2008). A partir de ese momento pudo ocurrir un aislamiento entre las poblaciones de las mismas especies dentro y fuera de la península por la formación del istmo, aunque probablemente es muy reciente como para originar procesos de especiación y la generación de un alto grado de endemidad dentro de península Valdés. Esta suposición, además, se basa en la ausencia de un equilibrio dinámico en la península entre colonizaciones y extinciones (supuestos del EP).

Implicancias para la conservación. Aunque la conservación de la diversidad de tenebriónidos es importante en sí misma, porque forma parte de la biodiversidad global, también lo es porque estos insectos tienen valor como recurso biológico en el funcionamiento de los ecosistemas, *e.g.*, participan en la descomposición de la materia orgánica, son importantes constituyentes de la cadena

trófica, sobre todo en ambientes áridos (Flores, 1998) y, al ser vulnerables a las modificaciones del hábitat, pueden ser considerados como indicadores de cambios ambientales (Marcuzzi, 1951). Si bien la península presenta un número bajo de especies endémicas, muchas de las especies de tenebriónidos epigeos que la habitan representan endemismos de Argentina (76%), de Argentina y Chile (20%), y de Argentina y Uruguay (4%), lo que indica que al conservar los tenebriónidos de península Valdés también se conservan especies únicas que sólo habitan estos países. Además, la lista de tenebriónidos epigeos provista en esta investigación constituye el primer eslabón de la cadena de acciones que promueven la conservación, ya que en ella se presenta de forma confiable y precisa la identidad y relaciones taxonómicas de las especies que es la información necesaria para desarrollar programas de monitoreo (Groom et al., 2006).

Debido a que el ANP-PV fue clasificado como categoría VI entre las unidades de conservación de la Unión Mundial para la Naturaleza, dentro de ella está permitido el manejo del recurso turístico y ganadero. Se ha realizado un estudio sobre el efecto del pastoreo en la comunidad de insectos del ANP-PV, aún inédito (Cheli, 2009), y a la fecha no existen publicaciones acerca del impacto que tienen estas actividades sobre la comunidad de tenebriónidos de la península.

Los autores de este estudio consideramos que tanto el pastoreo como el turismo pueden afectar negativamente la diversidad. La presencia de 360 000 turistas por año en las costas de la península Valdés (www.estadistica.chubut.gov.ar), donde está la mayor riqueza de tenebriónidos, produce la alteración del hábitat, excesiva cantidad de basura y ocasionales incendios. De la misma forma, el disturbio por pastoreo produce un marcado deterioro del hábitat (Gardner et al., 1995; Molina et al., 1999; Deslippe et al., 2001; González-Megías et al., 2004). A nuestro entender, profundizar los estudios de cómo estas 2 actividades en la península afectan la diversidad de tenebriónidos es prioritaria, ya que la degradación del hábitat conlleva a una reducción de los nichos disponibles para estos coleópteros y, por consiguiente, puede promover la extinción local de las especies (Lawton y May, 1995).

Como la totalidad de tenebriónidos epigeos habitan zonas cercanas al mar, se pueden reforzar las acciones de conservación focalizándose no sólo en los *hotspots* sino en esas zonas de la península. De hecho, como en el plan de manejo del ANP-PV las costas de la península se han considerado como zona intangible, en pos de proteger los vertebrados marinos y terrestres, recomendamos ampliar esta zona de intangibilidad 5 km desde la costa hacia adentro de la península, como una acción que protegería a todas las especies de tenebriónidos epigeos (Fig. 4b).

Agradecimientos

A Lucía A. Puppo Byant, por su aporte en el diseño de las figuras, Al Ministerio de Comercio Exterior, Turismo e Inversiones (Dirección General de Conservación de Áreas Protegidas) y al Ministerio de Industria, Agricultura y Ganadería (Dirección de Fauna y Flora Silvestre) de la Provincia de Chubut (Argentina), por otorgar los permisos de recolección y alojamiento en el ANP-PV. Al proyecto de la Fundación BBVA (España): «Diseño de una red de reservas para la protección de la biodiversidad en América del Sur Austral, utilizando modelos predictivos de distribución con taxones hiperdiversos» por el uso de la base de datos de Tenebrionidae (Coleoptera). Este estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina) y por el proyecto PIP 112-200801-00162 (CONICET, Argentina). Finalmente, a la Fundación Vida Silvestre Argentina por su colaboración en la logística de la campaña 2010 en el ANP-PV.

Literatura citada

- Aalbu, R. L., C. A. Triplehorn, J. M. Campbell, K. W. Brown, R. A. Somerby y D. B. Thomas. 2002a. Family 106. Tenebrionidae Latreille 1802. In *American beetles*, vol. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley, and J. H. Frank (eds.). CRC, Boca Raton, Florida. p. 463-509.
- Aalbu, R. L., G. E. Flores y C. A. Triplehorn. 2002b. Tenebrionidae. In *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 499-512.
- Alfaro, F. M., J. Pizarro-Araya y G. E. Flores. 2009. Epigeal Tenebrionids (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Choros Archipelago (Coquimbo Region, Chile). *Entomological News* 120:125-130.
- Barreda, V. y L. Palazzesi. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: Origin of arid-adapted floras. *The Botanical Review* 73:31-50.
- Beeskow, A. M., H. del Valle y C. M. Rostagno. 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la provincia del Chubut. SECYT (Secretaría de Ciencia y Técnica), Universidad de Buenos Aires. 173 p.
- Bertiller, M., A. M. Beeskow y M. D. Irisarri. 1981. Caracteres florísticos y fisonómicos de la vegetación del Chubut. 2. Península Valdés e Istmo F. Ameghino. *Contribución* 41, Centro Nacional Patagónico. p. 1-20.
- Botes, A., M. McGeoch y S. Chown. 2007. Ground-dwelling beetle assemblages in the northern Cape Floristic Region:

- Patterns, correlates and implications. *Austral Ecology* 32:210-224.
- Bouchard, P., J. Lawrence, A. Davies y A. Newton. 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. *Annales Zoologici* 55:499-530.
- Bouza, P. J., M. Simón, J. Aguilar, H. del Valle y M. Rostagno. 2007. Fibrous-clay mineral formation and soil evolution in Aridisols of northeastern Patagonia, Argentina. *Geoderma* 139:38-50.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago. 269 p.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. *Biogeografía de América Latina*, segunda edición, Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 120 p.
- Cepeda-Pizarro, J., J. Pizarro-Araya y H. Vásquez. 2005a. Composición y abundancia de artrópodos epigeos del Parque Nacional Llanos de Challe: impactos del ENOS de 1997 y efectos del hábitat pedológico. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:635-650.
- Cepeda-Pizarro, J., J. Pizarro-Araya y H. Vásquez. 2005b. Variación en la abundancia de Artrópoda en un transecto latitudinal del desierto costero transicional de Chile, con énfasis en los tenebriónidos epigeos. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:651-663.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43:783-791.
- Cheli, G. H. 2009. Efectos del disturbio por pastoreo ovino sobre la comunidad de artrópodos epigeos en península Valdés (Chubut, Argentina). Tesis, Doctorado Universidad Nacional del Comahue - Centro Regional Universitario Bariloche, Río Negro. 256 p.
- Cheli, G. H., J. C. Corley, O. Bruzzone, M. D. Brío, F. Martínez, N. M. Román y I. Ríos. 2010. The ground-dwelling arthropod community of Península Valdés in Patagonia, Argentina. *Journal of Insect Science* 10:50.
- Cloudsley-Thompson, J. 2001. Thermal and water relations of desert beetles. *Naturwissenschaften* 88:447-460.
- Codignotto, J. 2008. Península Valdés, entre el mar y la tierra. *In* Sitios de interés geológicos de la República Argentina, Anales 46, II, CSIGA (eds.). Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires. p. 683-696.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, ver. 7.5, <http://purl.oclc.org/estimates>; última consulta: 02.II.2010.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144:570-595.
- Colwell, R. K. y D. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:70-76.
- Cox, D. R. y P. A. Lewis. 1966. *The statistical analysis of series of events*. Methuen, London. 271 p.
- Crawford, C. y M. Seely. 1987. Assemblages of surface-active arthropods in the Namib dunefield and associated habitats. *Revue de Zoologie Africaine* 101:397-421.
- Deslippe, R. J., J. R. Salazar y Y. J. Guo. 2001. A darkling beetle population in West Texas during the 1997-1998 El Niño. *Journal of Arid Environments* 49:711-721.
- Domínguez, M. C., S. Roig-Juñent, J. J. Tassin, F. C. Ocampo y G. E. Flores. 2006. Areas of endemism of the Patagonian steppe: an approach based on insect distributional patterns using endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33:1527-1537.
- Donadio, E., S. Di Martino, M. Aubonea y A. Novarob. 2004. Feeding ecology of the year hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 56:709-718.
- Dozo, M. T., P. Bouza, A. Monti, L. Palazzesi, V. Barreda, G. Massaferró, R. A. Scasso y C. P. Tambussi. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297:100-109.
- Dutilleul, P. 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. *Biometrics* 49:305-314.
- Elissalde, N., J. M. Escobar y V. Nakamatsu. 2002. Inventario y evaluación de pastizales naturales de la zona árida y semiárida de la Patagonia. EEA (Estación Experimental Agropecuaria), INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), Chubut-PAN, 45 p.
- Ferrer-Castán, D. y O. Vetaas. 2005. Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography* 14:155-165.
- Flores, G. E. 1998. Tenebrionidae. *In* Biodiversidad de artrópodos argentinos: una perspectiva biotaxonomía. J. J. Morrone y S. Coscarón (eds.). Sur, La Plata, Buenos Aires. p. 232-240.
- Flores, G. E. 1999. Systematic revision and cladistic analysis of the Neotropical genera *Mitragenius* Solier, *Auladera* Solier and *Patagonogenius* gen. n. (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomologica Scandinavica* 30:361-396.
- Flores, G. E. 2004. Systematic revision and cladistic analysis of the Patagonian genus *Platysthes* (Coleoptera: Tenebrionidae). *European Journal of Entomology* 101:591-608.
- Flores, G. E. y J. Pizarro-Araya. 2006. The Andes mountain range as a vicariant event in the Pimeliinae (Coleoptera: Tenebrionidae) in southern South America. *Cahiers Scientifiques* 10:95-102.

- Flores, G. E., S. J. Lagos y S. A. Roig-Juñent. 2004. Artrópodos epigeos que viven bajo la copa del algarrobo (*Prosopis Flexuosa*) en la Reserva Telteca (Mendoza, Argentina). *Multequina* 13:71-90.
- Flores, G. E., R. Carrara y G. H. Cheli. 2011. Three new Praociini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Peninsula Valdés (Argentina), with zoogeographical and ecological remarks. *Zootaxa* 2965: 39-50.
- Garcillán, P. P., E. Ezcurra y H. Riemman. 2003. Distribution of species richness of woody dryland legumes in Baja California, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 14:473-486.
- Gardner, S. M., M. R. Cabido, G. R. Valladares y S. Diaz. 1995. The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science* 6:349-356.
- González-Megías, A., J. M. Gómez y F. Sánchez-Piñero. 2004. Effects of ungulates on epigeal arthropods in Sierra Nevada National Park (southeast Spain). *Biodiversity and Conservation* 13:733-752.
- Gotelli, N. J., G. L. Entsminger, C. Rahbek, R. K. Colwell y G. R. Graves. 2007. BioGeoSim ver. 1.0. Acquired intelligence & Keesey-Bear, Jericho, Vermont. , <http://www.garyentsminger.com/biogeosim/biogeosim.htm>; última consulta: 10.VI.2010.
- Groom, M. J., G. K. Meffe y C. R. Carroll. 2006. Principles of conservation biology, tercera edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 699 p.
- Groos, J. 2006. Nortest: tests for normality, ver.1.0. R package. University of Dortmund.
- Haller, M., A. J. Monti y C. M. Meister. 2001. Hoja geológica 4363-I, península Valdés. Provincia del Chubut. Boletín 26. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires. 25 p.
- Hartley, A. 2003. Andean uplift and climate change. *Journal of Geological Society* 160:7-10.
- Hijmans, R. J., L. Guarino, A. Jarvis, R. O'Brien y P. Mathur. 2005. DIVA-GIS ver. 5.4, <http://www.diva-gis.org>; última consulta: 05.III.2010.
- Huston, M. A. 1994. Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. 708 p.
- Jenkins, D. G. y D. Rinne. 2008. Red herring or low illumination? The peninsula effect revisited. *Journal of Biogeography* 35:2128-2137.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.
- Johnson, R. A. y P. S. Ward. 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *Journal of Biogeography* 29:1009-1026.
- Koch, C. 1961. Some aspects of abundant life in the vegetationless sand of the Namib Desert dunes, positive psammotropism in Tenebrionid beetles. *Journal of the South West Africa Scientific Society* 15:8-34.
- Kostadinoff, J. 1992. Estudio geofísico de la estructura de la península Valdés y los golfos nordpatagónicos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47:229-236.
- Kulzer, H. 1955. Neue Tenebrioniden aus Südamerika. (Elfter Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey* 6:479-485.
- Kulzer, H. 1958. Monographie der südamerikanischen Tribus Praocini (Col.) (16 Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey* 9:1-105.
- Kulzer, H. 1963. Revision der südamerikanischen Gattung *Nyctelia* Latr. (Col. Teneb.) (24 Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey* 14:1-71.
- Kuschel, G. 1969. Biogeography and ecology of South American Coleoptera. In *Biogeography and ecology in South America*, vol. 2, E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe y H. Sioli (eds.). Junk, The Hague. p. 709-722.
- Lawton, J. H. y R. M. May. 1995. Extinction rates. Oxford University Press, New York. 233 p.
- Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142:911-927.
- León, R., D. Bran, M. Collantes, J. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, New Jersey. 203 p.
- Marcuzzi, G. 1951. Tenebrionidi come indicatori del clima. *Rivista di Biologia di Perugia* (n.s.) 43:399-437.
- Molina, S. I., G. R. Valladares, S. Gardner y M. R. Cabido. 1999. The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid Chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments* 42:29-42.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Morrone, J. J., S. A. Roig-Juñent y G. E. Flores. 2002. Delimitation of biogeographic districts in central Patagonia (southern South America), based on beetle distributional patterns (Coleoptera: Carabidae y Tenebrionidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n.s.* 4:1-6.
- Nabte, M., S. Saba y A. Monjeau. 2009. Mamíferos terrestres de la península Valdés: lista sistemática comentada. *Mastozoología neotropical* 16:109-120.

- Organismo Provincial de Turismo. 2001. Plan de Manejo del Área Protegida Sistema Península Valdés. Programa para la elaboración de los planes de manejo de las áreas naturales protegidas provinciales. Chubut. 203 p.
- Pardiñas, U., P. Teta, S. Cirignoli y D. Podestá. 2003. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical* 10:69-113.
- Peterson, T. A., S. L. Egbert, V. Sánchez-Cordero y K. P. Price. 2000. Geographic analysis of conservation priority: Endemic birds and mammals in Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 93:85-94.
- Peña, L. E. 1966. Catálogo de los Tenebrionidae (Coleoptera) de Chile. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey* 17:397-453.
- Polis, G. A. 1991. The ecology of desert communities. University of Arizona Press, Tucson. 456 p.
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness y rarity: Part I. *Ecology* 43:185-215.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing, <http://www.r-project.org>.
- Rahbek, C., N. J. Gotelli, R. K. Colwell, G. L. Entsminger, T. F. Rangel y G. R. Graves. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 274:165-174.
- Rangel, T. F., J. A. Diniz-Filho y L. M. Bini. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46-50.
- Roig, F. A. 1998. La vegetación de la Patagonia. In *Flora Patagónica. Colección Científica*, M. M. Correa (ed.). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires. p. 48-174.
- Roig, F. A., S. A. Roig-Juñent y V. Corbalán. 2009. Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73:164-172.
- Roig-Juñent, S. A. y G. E. Flores. 2001. Historia biogeográfica de las áreas áridas de América del Sur. In *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 257-266.
- Rostagno, C. M. 1981. Reconocimiento de suelos de península Valdés. Contribución 44. Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut. p. 1-24.
- Sackmann, P. y G. E. Flores. 2009. Temporal and spatial patterns of tenebrionid beetle diversity in NW Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 12:1095-1102.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13:57-73.
- Soberón, J. M. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 10:323-347.
- Superina, M., F. Fernández-Campón, E. L. Stevani y R. Carrara. 2009. Summer diet of the pichi *Zaedyus pichiy* (Xenarthra: Dasypodidae) in Mendoza Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:683-686.
- Sánchez-Piñero, F. y R. L. Aalbu. 2002. Tenebrionid Beetles. In *A new island biogeography of the Sea of Cortes*, T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra (eds.). Oxford University Press, New York. p. 129-153.
- Súnico, A., H. del Valle, P. Bouza, L. Videla, C. Cano y A. Monti. 1994. Guía de Campo Península Valdés y Centro-Este del Chubut. VII Reunión de campo del Comité Argentino de Investigación del Cuaternario (CADINQUA). Puerto Madryn, Chubut. 75 p.
- Tschinkel, W. y J. Doyen. 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors y female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 9:321-368.
- Watt, J. C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology* 1:381-452.
- Zachariassen, K. E. 1996. The water conserving physiological compromise of desert insects. *European Journal of Entomology* 93:359-369.



Distribución actual y potencial de la guacamaya verde en Michoacán, México

Present and potential distribution of the military macaw in Michoacán, Mexico

Tiberio C. Monterrubio-Rico[✉], Miguel Ángel De Labra-Hernández, Juan Manuel Ortega-Rodríguez, Ramón Cancino-Murillo y José Fernando Villaseñor-Gómez

¹Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Calle de Los Bosques 351, campestre La Huerta, 58194 Morelia Michoacán, México.

✉ tiberio@umich.mx

Resumen. La guacamaya verde (*Ara militaris*) es una especie considerada en peligro de extinción en México y ha desaparecido en estados del Pacífico sur. Sin embargo, no existen estudios actualizados sobre su distribución en los estados donde todavía se puede encontrar. El objetivo principal de este estudio fue conocer su distribución en Michoacán. Se evaluaron 215 localidades de 3 regiones fisiográficas que presentan condiciones de aptitud ecológica para la guacamaya durante el periodo 2002-2008. Su distribución actual se analizó mediante sistemas de información geográfica y su distribución potencial se obtuvo mediante el algoritmo genético para producción de reglas (GARP). Se evaluó la coincidencia entre registros de campo y la distribución de condiciones ecológicas propicias (elevación, vegetación) para la especie, generadas mediante modelaje ecológico de nicho. Se confirmó su presencia en los municipios de La Huacana, Churumuco y Arteaga, su distribución en 2 359 km² de la región conocida como bajo Balsas y se obtuvieron registros en la sierra Madre del Sur; sin embargo, todavía existen grandes extensiones que requieren verificación de campo, por lo que la distribución de la guacamaya para esta zona todavía está considerada como potencial. La guacamaya verde habitó en la costa michoacana hasta 1980, actualmente ha sido extirpada de un área que se estima en 1 303 km². Considerando la superficie de distribución confirmada y la superficie con aptitud que no ha sido verificada, la especie podría contar con 8 285 km² de distribución en el estado. Adicionalmente se localizaron 7 áreas de descanso y anidación de la especie. El área conocida como Chorros del Varal, en el municipio de Los Reyes colinda con el estado de Jalisco y podría ser un área de contacto entre poblaciones de guacamayas de los 2 estados. Este es el primer estudio estatal en el país que combina registros de campo actuales y modelos ecológicos de nicho para estimar la distribución real y potencial de la especie.

Palabras clave: *Ara militaris*, distribución confirmada y potencial, áreas de anidación, área de extirpación.

Abstract. The military macaw (*Ara militaris*) is an endangered species in Mexico, it has disappeared from states on the south Pacific. However, actual studies providing distribution information on the different states are inexistent. The main objective of this study was to provide information concerning its actual distribution on Michoacán. We evaluated 215 localities from 3 physiographic regions that present suitable ecological conditions during the 2002-2008 period. Its actual distribution was analyzed using geographic information systems, and its potential distribution was obtained with the genetic algorithm for rule set prediction (GARP). We evaluated the coincidence between field records and the distribution of suitable ecological conditions (elevation, vegetation) for the species, generated by ecological niche modeling. We confirmed its presence on the Municipalities of La Huacana, Churumuco, and Arteaga, confirming its distribution on 2 359 km² from the region known as the lower Balsas basin. In addition, we obtained records on the Sierra Madre del Sur, however there are large areas from this region that require field confirmation, and the distribution for this region can still be considered as potential. The military macaw inhabited the Michoacán coast in 1980, today the species has been extirpated from an estimated area of 1 303 km². Considering the extent of the confirmed distribution, and the extent of the area with suitable ecological conditions that require field confirmation, we assume that the species may have 8 285 km² of distribution on the state. Additionally we localized 7 roosting and nesting areas of the species. The area known as Chorros del Varal, in the municipality of Los Reyes is important because is on the border limits with Jalisco state and could be a contact area between macaw populations of the 2 states. This is the first state level study in the country that combines actual field records and ecological niche modeling to estimate the species actual and potential distribution.

Key words: *Ara militaris*, actual and potential distribution, nesting localities, extirpation area.

Recibido: 13 noviembre 2009; aceptado: 25 marzo 2011

Introducción

Ante la carencia de información actual de campo para la mayoría de especies en peligro de extinción, como es el caso de la guacamaya verde (*Ara militaris*), recientemente se han desarrollado un conjunto de metodologías en las que se estima la distribución potencial de las especies mediante el uso de modelos ecológicos de nicho. En estos modelos se evalúan cambios hipotéticos en la distribución de las especies asociados a cambios en sus hábitats dentro de áreas aptas para su presencia (Peterson et al., 2006; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2009). En estas metodologías generalmente se utilizan datos de colecciones científicas de las especies de interés, capas digitales de las variables ambientales y algoritmos como GARP, en Sistemas de Información Geográfica que permiten generar hipótesis sobre la posible distribución de estas especies. Entre sus congéneres, la guacamaya verde (*Ara militaris*) es la especie que presenta la distribución más norteña en el continente americano. Aparece catalogada como vulnerable y en peligro de extinción en la lista internacional y en la nacional de especies amenazadas, respectivamente (Snyder et al., 2000; INE-SEMARNAP, 2000). En México, su distribución histórica se daba en el Pacífico, desde el sur de Sonora a lo largo de la sierra Madre Occidental y sierra Madre del Sur, incluyendo algunas regiones costeras en tierras bajas, hasta los estados de Oaxaca y Chiapas, donde se estima que fue extirpada a inicios del siglo pasado (Álvarez del Toro, 1952; Gardner, 1972; Binford, 1989). Su distribución en el golfo de México incluyó la sierra Madre Oriental desde el este de Nuevo León hasta el noreste de Querétaro (Forshaw 1989; Howell y Webb, 1995; Russell y Monson, 1998). En el país habita en bosques tropicales deciduos, subdeciduos y subperenifolios, desde el nivel del mar hasta los 1 500 m y en áreas templadas de pino-encino hasta los 2 200 m. También habita en ambientes semiáridos de la depresión del Balsas, centro de Sonora y la región de Tehuacán-Cuicatlán en Oaxaca. Anida en cavidades de árboles emergentes y acantilados (Baker, 1958; Binford, 1989; Carreón-Arroyo, 1997; De Labra-Hernández, 2007; Rivera-Ortiz et al., 2008).

En México, el potencial de estas metodologías se ilustró con 2 estudios recientes a escalas geográficas muy amplias con aves de las familias Corvidae y Psittacidae, en los que se analizan los cambios de la cobertura vegetal en diferentes periodos y su coincidencia con la distribución hipotética de las especies generada con modelos ecológicos de nicho (Peterson et al., 2006; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2009). Estos estudios plantean hipótesis de cambios en la distribución asociados a cambios en la cobertura del hábitat primario de las especies. Se estimó

que 8 de 11 especies de Corvidae analizadas han perdido hasta un 35% de hábitat en sus distribuciones potenciales en los casos más drásticos. Un resultado similar se estimó para la familia Psittacidae en México, con pérdida de hábitat para 19 de 22 especies analizadas, hasta del 85% en los casos más drásticos. Sin embargo, el método presenta algunas limitaciones, al realizarse a gran escala se pierden detalles locales y se puede sobrestimar o subestimar la distribución de las especies. Por ejemplo, en el caso de los Psitácidos, una especie puede ser extirpada de una región aún en presencia de hábitat primario. Este caso se documentó para el loro cabeza amarilla, *Amazona oratrix*, en la costa de Michoacán, donde se estimó que la tercera parte de pérdida de distribución de la especie no se debió a la reducción del hábitat y cambios de uso de suelo, sino al fuerte comercio ilegal y saqueo de nidos, ya que áreas donde fue extirpada todavía presentaban hábitat para su presencia (Monterrubio-Rico et al., 2007).

En el caso de *Ara militaris*, su pérdida de distribución en la costa del Pacífico de México se ha dado desde principios de la década de 1980, registrándose declive y desaparición de sus poblaciones sin que existieran estudios específicos que proporcionaran más detalles (Ridgely, 1981). Además de la pérdida de distribución confirmada en Oaxaca y Chiapas, se estima que la especie ha sido extirpada de extensas áreas de zonas costeras de Sinaloa, Nayarit, Jalisco y Michoacán en los últimos 30 años (Ridgely, 1981; Villaseñor-Gómez, 1988; Navarro-Sigüenza, 1998; INE-SEMARNAP, 2000). El estudio realizado para todo el país por Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza (2009), basado en modelos ecológicos de nicho y cambios de uso de suelo, estimó que la guacamaya verde ha perdido el 29% de su hábitat y que presenta distribución potencial en 160 000 km². Sin embargo, no existen todavía estudios de campo que confirmen las predicciones para los estados y se desconoce aún su distribución en cada estado y región del país.

En el caso de Michoacán, se desconoce la distribución de la guacamaya verde, existe una preocupación particular por la pérdida de distribución en Guerrero, Oaxaca y Chiapas y por la elevada deforestación experimentada en la costa del Pacífico mexicano (Ridgely, 1981; Navarro-Sigüenza, 1998; Trejo y Dirzo, 2000).

Ante la vulnerabilidad de la especie, su conservación requiere de información actual y precisa sobre su distribución, por lo que se ha actualizado la información para el estado de Michoacán, combinando en un enfoque metodológico modelos ecológicos de nicho y registros actuales de campo. Por lo inaccesible y peligroso de ciertas regiones, se indican las áreas que presentan capacidad ecológica para la distribución potencial de la especie y que requieren de verificación en campo.

En este estudio se proporcionan estimaciones de distribución confirmada de la guacamaya verde y se indican las áreas donde la especie ha sido extirpada, así como los sitios de descanso y anidación. En México existen pocos estudios de los estados donde los resultados de modelos ecológicos de nicho sean validados con registros de campo, por lo que aquí se ilustran los beneficios de combinar trabajo de campo y modelos de distribución geográfica.

Materiales y métodos

Se consultaron bases de datos del Laboratorio de Investigación en Ornitología de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y se evaluaron las regiones que presentaban registros históricos y condiciones para la presencia potencial de la especie, como elevación, topografía y vegetación (Howell y Webb, 1995). Se realizaron recorridos exploratorios y conteos durante el periodo 2001-2008 en 3 regiones fisiográficas del estado de Michoacán (Fig. 1). Los métodos en campo incluyeron conteos matutinos mediante una técnica mixta de puntos de conteo y transectos, se establecieron rutas de 2.4 km, a lo largo de las cuales se realizaron 12 puntos de conteo, con distancia de 200 m entre puntos. También se anotaron las observaciones generadas durante el trayecto entre puntos. Los conteos se realizaron de 7:00. a 10:30, horas de actividad en las especies de psitácidos. Cada punto de conteo duró 10 minutos; se registró número de individuos, hora de avistamiento, distancia y orientación

del observador al ave detectada, actividad (percha, forrajeo o vuelo) y observaciones adicionales, como las especies de árboles que utilizaron para perchar o alimentarse y se de registraron las coordenadas geográficas y la altitud del inicio y final del transecto (Bibby et al., 2000).

También se efectuaron conteos vespertinos desde puntos fijos elevados, desde sitios con un ángulo de visión entre 180° y 360° y por encima del dosel de la vegetación; las parvadas que se dirigían a los sitios de alimentación vespertina, descanso o anidación se observaron con mayor precisión. En cada detección se registraron las mismas variables que en los puntos de conteo. Los conteos se realizaron de las 17:30 a las 19:30 horas (Bibby et al., 2000). Por último, se realizó búsqueda intensiva de sitios de anidación con el apoyo de habitantes de la región, quienes ocasionalmente capturan pollos para su comercialización. Se buscó conducta reproductiva, como la actividad intensa de parejas en torno a cavidades de los acantilados, inspección y permanencia por más de 20 minutos en cavidades, vuelo de tríos en la etapa de reclutamiento, distinguiéndose el vuelo errático de las supuestas crías (Rivera-Ortíz et al., 2008). Se documentó también la presencia de pollos en caseríos cercanos.

Las regiones estudiadas fueron: las tierras bajas (≤ 500 m) de la costa del Pacífico (Municipios de Coahuayana, Aquila y Lázaro Cárdenas), la cuenca baja del río Balsas (Churumuco, La Huacana, Arteaga), los municipios de Periban y Los Reyes alrededor de los 1 000 m snm, en las inmediaciones del Tancitaro y diversas localidades

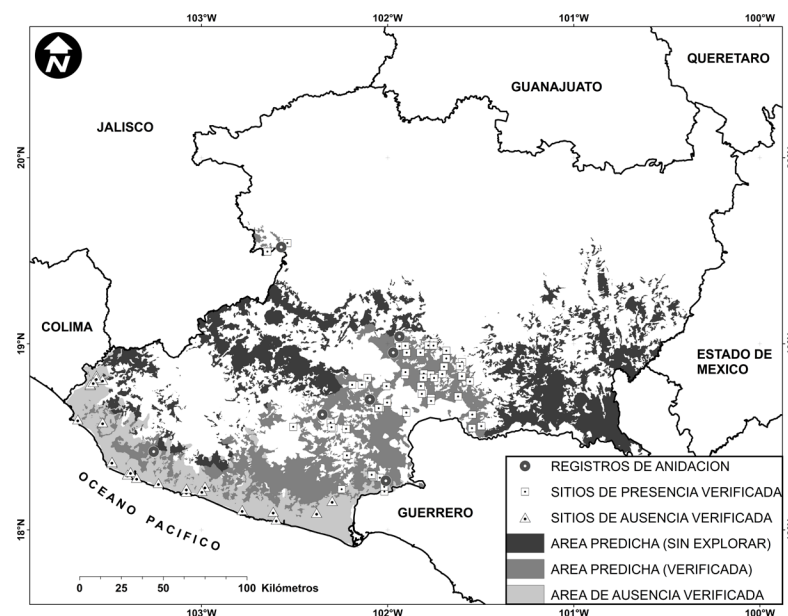


Figura 1. Distribución de la guacamaya verde en Michoacán, se indican áreas de distribución confirmada, distribución potencial y áreas de extirpación.

de la sierra Madre del Sur (Chinicuila, suroeste de Tumbiscatio, suroeste de Arteaga y parte alta de Aquila). El esfuerzo de campo fue similar entre la época reproductiva (marzo-junio) y la no reproductiva (agosto-febrero), con 50 días por temporada para la región de la costa (2002-2007) y 90 días por temporada para la región del bajo Balsas (2006-2008). Para la región de la sierra Madre del Sur ($\geq 1\ 000\text{ m}$), se realizó un esfuerzo de campo de 30 días durante 2007-2008. Debido a los altos niveles de inseguridad registrados en Aguililla, Coalcomán, Tepalcatepec y Apatzingán, las áreas con cobertura de bosques tropicales conservados de estos municipios no fueron visitadas en campo. Sin embargo, se exploraron las tierras bajas ($\leq 1\ 000\text{ m}$) de la vertiente del Pacífico de la sierra Madre del Sur desde la costa en Aquila y desde el bajo Balsas en Arteaga. Las localidades visitadas se seleccionaron de acuerdo con criterios ecológicos (vegetación y elevación adecuadas), de accesibilidad (camino rurales, brechas, ríos) y de seguridad.

Modelos predictivos. Se utilizó un modelo de nicho ecológico (ENM) para generar una estimación sobre la distribución potencial de la especie, con base en la proyección de las condiciones de aptitud ecológica asociadas a la distribución observada de la especie en los municipios accesibles y prediciendo en el interior de municipios inaccesibles. El modelado de nicho ecológico se considera actualmente el enfoque más completo para predecir distribuciones potenciales de las especies, condiciones de aptitud ecológica para las especies, o disponibilidad del hábitat adecuado (Guisan y Zimmermann, 2000; Peterson, 2001; Guisan y Thuiller, 2005; Soberón y Peterson, 2005). Para una especie como la guacamaya verde, asociada a vegetación donde anida y se alimenta, el empleo de registros recientes de áreas de hábitat remanente y modelar su distribución se considera el mejor enfoque para estimar su distribución actual (Chen y Peterson, 2000).

Modelado de nicho ecológico de la guacamaya verde. Se seleccionó GARP entre los algoritmos existentes, porque bajo condiciones difíciles es preciso, presentando un buen desempeño en estudios comparativos (Papes y Gaubert, 2007; Peterson et al., 2007; Tsoar et al., 2007); se utilizaron los procedimientos estándar de la metodología GARP (Stockwell y Peterson, 2002; Anderson et al., 2003). En los modelos se emplearon 7 capas ambientales (proyecciones geográficas y datum WGS84), incluyendo 4 obtenidas de la base de datos Hydro1k (<http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/index.html>): elevación, aspecto, pendiente y un compuesto de índice topográfico; además, 3 capas de campo continuo de vegetación VCF (<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/vcf/index.shtml>), el cual contiene estimaciones proporcionales de los tipos de cobertura vegetal: vegetación arbolada, herbácea y suelo desnudo, todos

derivados de imágenes de satélite MODIS. Una vez contruidos los modelos, se evaluaron los tipos de vegetación utilizando la información digital del Inventario Forestal Nacional 2000 y la información de campo (Velásquez et al., 2002). Las capas de datos se ajustaron a $30''$ de tamaño de celda ($\approx 1\text{ km}$). Para generar los modelos se utilizó el 50% de los registros de campo, de los cuales internamente GARP utilizó el 60% de los puntos para *training* y el 40% para *testing*. Se generaron 100 modelos, seleccionándose los 10 con el menor error de omisión ($<0.05\%$ de omisión intrínseca). Con el auxilio de sistemas de información geográfica, los 10 modelos seleccionados se sumaron para obtener un mapa compuesto (mapa de congruencias o aptitudes), en el cual el valor de cada celda (pixel) representa el número de modelos independientes que proyectaron presencia de la especie para la celda (Anderson et al., 2003). Para la validación externa de los modelos se sobrepuso el 50% de los registros de presencia; un modelo utilizable es el que anticipa la distribución del conjunto de registros independientes (Peterson, 2001). Cuando se trata de una especie en peligro de extinción, es recomendable que los modelos tengan el menor nivel de error de comisión, es decir, que no sobreestimen la distribución y utilicen un umbral conservador respecto a las áreas de presencia proyectada (Papes y Gaubert, 2007). Se estableció un umbral analizando la coincidencia de los registros de campo con el número de modelos independientes que proyectaron presencia de la especie en nivel de pixel. En los modelos más precisos el 97% de los registros de campo coincidieron con 8-10 modelos que proyectaron presencia potencial. Por lo que se considera como el área de mayor presencia potencial a la superficie (píxeles) donde coinciden de 8 a 10 modelos.

Para cuantificar los tipos de vegetación y usos de suelo presentes en las áreas de aptitud que proyectaron los modelos y posteriormente analizarlos en base a su disponibilidad como hábitat potencial para la guacamaya verde, se utilizaron las estadísticas de vegetación y uso de suelo del Inventario Forestal Nacional (Velásquez et al., 2002). En este estudio se consideran 4 categorías: bosques templados, tanto conservados como perturbados (combinaciones de bosques de coníferas y encinares), tierras agropecuarias (todos los tipos de agricultura, ganadería y huertas), bosque tropical caducifolio (conservado y perturbado) y bosque tropical subcaducifolio y subperenifolio, incluyendo aquellos que aparecen en el inventario como perturbados.

Resultados

Distribución potencial actual. Se visitó un total de 215 localidades (coordenadas únicas) en 3 regiones del estado. La presencia de la especie se confirmó en 65 localidades

(30%) de las regiones del bajo Balsas y sierra Madre del Sur. En la del bajo Balsas, se observó en 58 de las 94 (59.2%) localidades, de los municipios de La Huacana, Churumuco y Arteaga y que constituyen su distribución confirmada en campo. Para la región de la Costa no se obtuvo ningún registro de la especie en 82 localidades visitadas. Respecto a la sierra Madre del Sur, se confirmó que la especie está presente en el municipio de Tumbiscatio; se le observó en 6 de 35 localidades evaluadas (Cuadro 1). Las observaciones de las guacamayas ocurrieron entre los 160 y los 1 500 m, con el 44% de los registros entre los 160 y los 400 m y el 20.6% entre los 880 y 1 500 m. En la región del bajo Balsas se le observó entre los 160 m y 1 268 m; en el municipio de los Reyes, al límite con Jalisco, entre los 890 m y 1 000 m y en la sierra Madre del Sur entre los 890 m y los 1 500 m.

El modelo ecológico de nicho generó una predicción de condiciones ecológicas aptas para la presencia potencial de la especie en el estado en 9 588 km². La región para la que se proyectó una mayor extensión fue el bajo Balsas con 5 485 km² (57% de la superficie en el estado con aptitud ecológica), seguido de la sierra Madre del Sur con 2 800 km² y la región de la Costa con 1 303 km². Sin embargo, en el muestreo de campo se confirmó que la especie ha sido extirpada de la región de la Costa Michoacana, de zonas a baja elevación (≤ 800 m) de los 3 municipios (Coahuayana, Aquila y Lázaro Cárdenas). Por lo que la superficie que los modelos ilustran con aptitud ecológica para la especie se consideró como superficie de pérdida de distribución, ya que existe evidencia de su presencia hace 30 años (Villa-señor, 1988). En el municipio de Aquila se obtuvo un registro, pero a una elevación de 890 m, por lo que fisiográficamente corresponde a la sierra Madre del Sur (Fig. 1). En la superficie con aptitud proyectada en el bajo Balsas, sólo se consideraron como superficie confirmada 2 359 km², que corresponden al área de coincidencia de registros de campo para los municipios de Huacana, Churumuco y Arteaga. Esta superficie representa el 43% de la predicción para esta región, quedando pendiente de verificación una superficie de 3 126 km² en los municipios de Huetamo, San Lucas, Carácuaro, Nocupétaro, Tiquicheo, Turicato y el sur de Tacámbaro. En la sierra Madre del Sur el esfuerzo de campo es todavía poco representativo. La ubicación de las localidades no cubrieron la totalidad del municipio de Tumbiscatio, por lo que no se considera como distribución confirmada el área que presenta condiciones de aptitud con base en el modelo. En esta región quedan pendientes de verificación de campo los municipios de Aguililla, Coalco-mán, Tepalcatepec y suroeste de Apatzingán. Eliminando la distribución potencial proyectada para la Costa, la especie presenta una distribución confirmada de 2 359 km² y una distribución potencial adicional de 5 926 km².

Distribución observada y potencial por tipo de vegetación. El mayor porcentaje de observaciones de la especie se obtuvo en bosque tropical caducifolio ($n= 36$); representan el 55.3% del total de registros, con 33 registros de la región del Bajo Balsas y 3 de Tumbiscatio (Sierra Madre del Sur). Estos últimos ocurrieron en ecotonos con presencia de bosque templado de pino-encino. Los bosques templados fueron el segundo tipo de vegetación natural, donde las guacamayas se observaron desde los 890 m en ecotonos con bosque tropical caducifolio, hasta bosques de pino-encino a los 1 500 m (Cuadro 1); 3 se registraron en la Sierra Madre del Sur y 3 en la región del Bajo Balsas. Sólo 4 de los registros se obtuvieron en bosque tropical subperenifolio-subcaducifolio, en el extremo noroeste de la depresión del Balsas, municipios de Los Reyes y Periban, al límite con el eje neovolcánico transversal. En superficie agropecuaria se obtuvieron 19 registros (Cuadro 1). En las áreas de aptitud ecológica que proyectaron los modelos para la presencia potencial de la especie, los tipos de vegetación fueron: bosque tropical caducifolio (49.3%), superficie agropecuaria (34%), bosque tropical subperenifolio-subcaducifolio (11%) y bosques templados (4.6%).

Además de los registros, se localizaron 7 localidades de descanso y anidación de la guacamaya verde, 5 en cavidades de acantilados de montañas escarpadas en los municipios de La Huacana (2) y Arteaga (1) en el Bajo Balsas, 2 en la sierra Madre del Sur, en Aquila (1) y Tumbiscatio (1) y en 2 localidades en paredes de cañadas de los municipios de Los Reyes y La Huacana, respectivamente (Fig. 1). Las zonas fueron visitadas durante 3 años al inicio de la época reproductiva (febrero-marzo). Los tipos de vegetación en 2 sitios de anidación de La Huacana correspondieron a bosque de encino-pino y bosque tropical subperenifolio respectivamente. En las localidades de Aquila y Tumbiscatio las cavidades se encontraron en un ecotono de bosque tropical caducifolio y bosque de encino-pino. El sitio de anidación del municipio de Los Reyes, es una cañada (820 a 1 160 m snm), en cuyo fondo

Cuadro 1. Registros de campo por tipo de vegetación y porcentajes de cobertura potencial de cada categoría de vegetación en el modelo ecológico de nicho de guacamaya verde

<i>Tipos de vegetación</i>	<i>Núm. registros (%)</i>	<i>Porcentaje en modelo</i>
Bosque tropical caducifolio	36 (55.3)	49.3
Bosque tropical subperenifolio-subcaducifolio	4 (6.1)	11
Bosques templados	6 (9.2)	4.6
Superficie agropecuaria	19 (29)	34

convergen los ríos Apupatario e Itzicuaro. La cañada presenta cavidades de alrededor de 70 m respecto al fondo, donde predomina el bosque tropical subperenifolio. En el tercer sitio de anidación de La Huacana, que corresponde a una cañada, se encontró una mezcla de bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperenifolio.

Discusión

En este estudio se confirma la presencia de la especie en 2 regiones de Michoacán, distribuyéndose de manera potencial sobre una superficie relativamente extensa en 2 de las 3 regiones de su presencia histórica. Sin embargo, la distribución confirmada sólo equivale al 29% de la superficie que los modelos indican con condiciones aptas para la especie. Todavía se requiere verificación de campo sobre extensas áreas de la región del bajo Balsas y la sierra Madre del Sur. Si se confirmara su presencia en la totalidad del área faltante de distribución potencial no verificada, la especie podría presentar una extensión de 8 286 km² que es el 28.4% del área de las 3 regiones incluidas en el análisis.

A pesar de sus limitaciones, éste es el primer estudio de escala estatal en México que proporciona cifras actualizadas sobre la distribución de la especie, e identifica la contracción en su distribución de manera precisa. En la región de la costa se desarrolló un esfuerzo extensivo de muestreo y los resultados revelaron que la especie ha desaparecido de esa región. Se plantea la hipótesis de que la especie ha sido extirpada de una extensión equivalente a la que los modelos proyectan con aptitud ecológica y que representa el 13.5% del área potencial total para la especie en el estado.

Es importante destacar que en la costa la guacamaya ha sido extirpada en presencia de extensas áreas de bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperenifolio, tipos de vegetación en que se generaron registros en las otras 2 regiones de estudio y que son significativas para la conservación de la especie en otras partes del país (Carreón-Arroyo, 1997; Rivera-Ortiz et al., 2008), por lo que su pérdida en la costa Michoacana no se puede atribuir únicamente a pérdida de hábitat. Adicionalmente, puede atribuirse a otras causas como el saqueo para el mercado de mascotas, la caza y la introducción de depredadores y enfermedades (Snyder et al., 2000). Los habitantes de mayor edad en la región refieren haber visto parvadas de guacamayas verdes en los municipios de Aguila y Lázaro Cárdenas, todavía durante los años de 1970.

El registro de la localidad llamada Chorros del Varal, en el municipio de Los Reyes, es particularmente importante por su ubicación. Además de colindar con Jalisco, es una zona donde también convergen montañas y cañadas que se conectan en distintas direcciones y regiones. Aunque fisio-

gráficamente corresponde al extremo más noroccidental de la depresión del Balsas, también es una zona donde colinda la depresión del Tepalcatepec y el Eje Neovolcánico Transversal. La presencia de guacamayas en las barrancas de esta localidad permiten plantear la hipótesis de una posible conectividad entre poblaciones de Michoacán y Jalisco que utilizan las cañadas para desplazarse. Esta hipótesis debe verificarse, ya que la especie está perdiendo distribución en el sur, por el Pacífico y es importante identificar áreas de contacto entre poblaciones de estados vecinos para establecer una estrategia de conservación.

Los diagnósticos estatales sobre especies en peligro de extinción, como el aquí presentado, complementan los análisis del país, ya que proporcionan mayor detalle y permiten confirmar o corregir las hipótesis de distribución generadas a mayor escala, aportando datos locales y municipales. El modelo predictivo generado en este estudio es preciso, ya que los registros de campo empleados en validación externa al modelo coincidieron con las áreas geográficas de aptitud ecológica proyectadas. Por esta razón, las áreas con predicción de aptitud ecológica para la especie, pueden considerarse como áreas para su distribución potencial. Ante la carencia de datos, este criterio es importante, ya que permite evaluar regiones inaccesibles. Considerando como distribución actual sólo aquellas áreas donde en campo se verificó la presencia de la especie, la utilización de un enfoque que integra datos de campo recientes y modelos predictivos permitió tener un diagnóstico para todo el estado que incluye áreas inaccesibles y peligrosas que de otra forma no se hubieran podido evaluar. Este enfoque también permitió identificar 3 tipos de áreas asociadas a la distribución de la especie: 1), de distribución actual confirmada; 2), de extirpación de la especie y 3), de distribución potencial que requieren verificación de campo. La identificación de estas áreas permite visualizar acciones concretas de investigación y conservación para cada una de ellas. La estimación de distribución y su modelo asociado pueden ser más precisos a medida que se disponga de más información proveniente de los municipios que no han sido verificados en campo.

La distribución de la guacamaya verde observada en el estado coincide poco con áreas importantes para la conservación de *Amazona oratrix* y *Amazona finschi*. En la localidad de Los Reyes la guacamaya comparte la barranca donde anida con el loro *Amazona finschi* y en algunas partes de La Huacana e Infiernillo coincide en barrancas y sitios de registro de *Amazona oratrix*. Sin embargo, las 2 especies de loro presentan sus áreas de anidación y poblaciones más importantes en la región de la costa y en la sierra Madre del Sur en el municipio de Arteaga (Monterrubio-Rico et al., 2007; Monterrubio-Rico et al., 2009; Alvares-Jara, 2010), mientras que la mayoría de los

registros y sitios de anidación de la guacamaya verde se presentaron en el bajo Balsas y en la sierra Madre del Sur en Tumbiscatio. Para la guacamaya verde se requiere conservar áreas que coinciden poco con áreas de anidamiento de loros Amazona.

Por las diferencias de muestreo entre regiones y tipos de vegetación, no es posible realizar análisis estadísticos de uso y disponibilidad entre los tipos de vegetación disponibles, los utilizados y los porcentajes de vegetación en que se proyecta aptitud para distribución potencial de la guacamaya en los modelos. Sin embargo, existieron importantes coincidencias y las diferencias existentes son pequeñas. Los registros de campo y la vegetación con mayor extensión en los modelos predictivos coincidieron en el bosque tropical caducifolio como el principal tipo de vegetación. Aunque la superficie agrícola ocupa una extensión importante en las áreas de distribución de la guacamaya (segunda categoría en los modelos), en este estudio no se obtuvo evidencia de que sean utilizados como hábitat, los registros fueron relativamente pocos y no se le observó alimentándose en cultivos o huertos. Tampoco se le observó perchar en árboles de pastizales ganaderos. A las guacamayas se les observó volar sobre matrices de paisaje fragmentado con presencia de vegetación nativa y superficie agrícola. En contraste, aunque los bosques templados en los modelos ocuparon un porcentaje relativamente bajo de la distribución potencial de la especie, en estos y en ecotonos con bosque tropical caducifolio, se obtuvo un porcentaje de registros mayor que el porcentaje en que se proyectó en los modelos. La sierra Madre del Sur cuenta con amplias zonas de contacto entre bosques templados y bosques tropicales, ya que colinda con las regiones costa y depresión del Balsas, a medida que se verifique a la especie en esta región, se podrá evaluar mejor el valor de importancia de los bosques templados para la especie. El bosque tropical subperenifolio-subcaducifolio presentó en los modelos un porcentaje mayor que el porcentaje de registros de campo. En presente estudio se obtuvieron pocos registros de la especie en este tipo de vegetación; sin embargo, es la vegetación que predomina en el área de anidación de Chorros del Varal en Los Reyes y es donde se le observó alimentándose. Las diferencias pueden atribuirse a que estos bosques se localizan principalmente en la región de la costa, que es la región donde la especie ha sido extirpada. El bosque tropical subperenifolio es un hábitat importante para la conservación de *Amazona finschi* y *Amazona oratrix* por la disponibilidad de árboles nido y también se ha registrado como importante para la guacamaya verde en otros estados del país, como en Jalisco (Carreón-Arroyo, 1997). Es posible que si de manera efectiva se conservan áreas para las 2 especies de loros en la región de la costa, también se beneficie en el mediano y largo plazo la guacamaya verde,

mediante una potencial reintroducción y si se identifican y corrigen las causas que originaron su desaparición. Existen experiencias exitosas de reintroducción de guacamayas esmeralda (*Ara macao*) en tipos de vegetación de Costa Rica que por estacionalidad y estructura son similares a los de la costa michoacana (Myers y Vaughan, 2004; Brightsmith et al., 2005). En políticas gubernamentales, la región de la costa está destinada a ser un polo de desarrollo en ecoturismo, por lo que el establecimiento de poblaciones de guacamayas en la región constituiría un atractivo que podría contar con un amplio apoyo de las comunidades.

El diagnóstico del estado es importante para el país, ya que de agravarse las tendencias de desaparición de la especie en Guerrero, Michoacán podría constituirse en el área con distribución confirmada de mayor extensión al sur, en el Pacífico, y por su ubicación podría ser estratégica para la conservación de la especie en todo el occidente (Ridgely, 1981; Navarro-Sigüenza, 1998).

En Michoacán, la investigación sobre esta especie debe completar el diagnóstico sobre su distribución actual en la sierra Madre del Sur, e inventariar sitios de anidación en el estado. Adicionalmente, debe conocerse la relación entre disponibilidad de hábitat y alimento con la abundancia de la especie. Es recomendable generar nuevos modelos de distribución a medida que se disponga de información proveniente de las regiones y municipios donde se predicen condiciones ecológicas aptas para la especie. Por último, se debe analizar la viabilidad de programas de reproducción en semicautiverio, para su posterior reintroducción en la región de la costa Michoacana, ya que con base en la disponibilidad de hábitat, sería una región idónea.

Agradecimientos

Este proyecto no hubiese sido posible sin la asistencia y colaboración de un amplio número de personas, particularmente Edna López Córdova, Beneiza Fabián Turja, Berenice Santiago Valencia, Lorena Téllez García, Alejandra Huerta Heredia, Karla Patricia Parra Noguez, Ismael Carrillo Acevedo, Margarito Álvarez Jara, Oliverio Delgado Carrillo, Guillermo Alberto Sánchez Rivera, Salvador Amezcua Ceja y Mario Suárez Suárez. Se contó con apoyo financiero del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental CONACYT-SEMARNAT, otorgado al proyecto "Ecología y situación actual de las especies prioritarias de psitácidos de la vertiente del Pacífico mexicano", CONACYT-SEMARNAT-2002-C0021. Agradecemos a la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo el continuo apoyo y a la Dirección General de Vida Silvestre por proporcionar los permisos de investigación.

Literatura citada

- Alvares-Jara, M. 2010. Ecología y distribución potencial de la familia Psittacidae en una zona de transición templado-tropical en el bajo Balsas, Michoacán. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 54 p.
- Álvarez del Toro, M. 1952. New records of birds from Chiapas, Mexico. *Condor* 54:112-114.
- Anderson, R. P., D. Lew y A. T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162:211-232.
- Baker, R. H. 1958. Nest of the military macaw in Durango. *Auk* 75:98.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D. A. Hill y S. H. Mustoe. 2000. Bird census techniques, segunda edición.. Academic, London. 302 p.
- Binford, L. 1989. A distribution survey of the birds of the state of Oaxaca. *Ornithological Monographs* 43. The American Ornithologists' Union, Washington, D. C. 418 p.
- Brightsmith, D., J. Hilburn, A. del Campo, J. Boyd, M. Frisius, R. Frisius, D. Janik y F. Guillen. 2005. The use of hand raised psittacines for reintroduction: a case study of scarlet macaws (*Ara macao*) in Peru and Costa Rica. *Biological Conservation* 121:465-472.
- Carreón-Arroyo, G. 1997. Estimación poblacional, biología reproductiva y ecología de la nidificación de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en una selva estacional del oeste de Jalisco, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 67.
- Chen, G. J. y A. T. Peterson. 2000. A new technique for predicting distribution of terrestrial vertebrates using inferential modeling. *Zoological research* 21:231-237.
- De Labra-Hernández, M. A. 2007. Distribución potencial de la guacamaya verde (*Ara militaris*), en el municipio de La Huacana, Michoacán. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 49 p.
- Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world, tercera edición. Silvio Mattachione, Ontario. 616 p.
- Gardner, A. L. 1972. The occurrence of *Streptoprocne zonaris albicincta* and *Ara militaris* in Chiapas, México. *Condor* 74:480-481.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distributions: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- Guissan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling* 135:147-186.
- Hansen, M., R. DeFries, J. R. Townshend, M. Carroll, C. Dimiceli y R. Sohlberg. 2006. Vegetation Continuous Fields MOD44B, 2001 Percent Tree Cover, Collection 4, University of Maryland, College Park, Maryland.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, New York. 851 p.
- INE-SEMARNAP (Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y de Pesca). 2000. Proyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de los psitácidos en México. México, D. F. 145 p.
- Monterrubio-Rico, T. C., J. M. Ortega-Rodríguez, M. C. Marín-Togo, A. Salinas-Melgoza y K. Renton. 2009. Nesting habitat of the Lilac-crowned Parrot in a modified Landscape. *Biotropica* 41:361-368.
- Monterrubio-Rico, T. C., L. E. Villaseñor-Gómez, M. C. Marín-Togo, E. A. López-Cordova, B. Fabián-Turja y V. Sorani-Dalbón. 2007. Distribución histórica y actual del loro cabeza amarilla (*Amazona oratrix*) en la costa central del Pacífico mexicano: ventajas y limitaciones en el uso de GARP en especies bajo fuerte presión de tráfico. *Ornitología Neotropical* 18:263-276.
- Myers, M. C. y C. Vaughan. 2004. Movement and behavior of scarlet macaws (*Ara macao*) during the post-fledging dependence period: implications for in situ versus ex situ management. *Biological Conservation* 118:411-420.
- Navarro-Sigüenza, A. G. 1998. Distribución geográfica y ecológica de la avifauna del estado de Guerrero, México. Tesis, doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 182 p.
- Papes, M. y P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia: Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions* 13:890-902.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103: 599-605.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A. G. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling* 195:229-236.
- Peterson, A. T., M. Papes y M. Eaton. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30:550-560.
- Ridgely, R. S. 1981. The current distribution and status of mainland neotropical parrots. In *Conservation of New World parrots*. R. F. Pasquier (ed.) Smithsonian Institution Press/ICBP, Washington, D. C. p. 233-384.
- Ríos-Muñoz, C. A. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitología Neotropical* 20:491-509.
- Rivera-Ortiz, F. A., A. M. Contreras-González, C. A. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet y M. del Coro-Arizmendi. 2008. Seasonal abundance and breeding chronology of the

- military macaw (*Ara militaris*) in a semiarid region of central Mexico. *Ornitología Neotropical* 19:255-263.
- Russell, S. M. y G. Monson. 1998. The birds of Sonora. The University of Arizona Press. Tucson. 360 p.
- Snyder, N. F. R., P. Mc Gowan, J. Gilardi y A. Grajal. 2000. Parrots. Status survey and conservation action plan 2000-2004. IUCN The World Conservation Union, Oxford, 180 p.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Stockwell, D. R. B. y T. A. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148:1-13.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Tsoar, A., O. Allouche, O. Steinitz, D. Rotem y R. Kadmon. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distributions. *Diversity and Distributions* 13:397-405.
- USGS. 2001. HYDRO1k Elevation Derivative Database, http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/gtopo30/hydro. U.S. Geological Survey, Washington; última consulta: 03.XI.2009.
- Velázquez, A., J. F. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. L. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso de suelo en México. *Gaceta Ecológica* 62:21-37.
- Villaseñor-Gómez, J. F. 1988. Aves costeras de Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Tesis Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. 63 p.



Nota científica

Nuevos registros de ofiuroides (Echinodermata: Ophiuroidea) para localidades de Zihuatanejo (Guerrero) y Puerto Escondido (Oaxaca), Pacífico mexicano

New records of ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea) from localities at Zihuatanejo (Guerrero) and Puerto Escondido (Oaxaca), Mexican Pacific

M. Rebeca Granja-Fernández¹ y R. Andrés López-Pérez² ✉

¹Programa de Biología Marina, Universidad del Mar, Puerto Ángel. Apartado postal 47, 70902, Oaxaca, México.

²Instituto de Recursos, Universidad del Mar, Puerto Ángel. Apartado postal 47, 70902, Oaxaca, México.

✉ alopez@angel.umar.mx

Resumen. Se presentan nuevos registros de ofiuroides para localidades de Zihuatanejo, Guerrero y de Puerto Escondido, Oaxaca en el Pacífico mexicano. Mediante recolectas realizadas en diversos sustratos se obtuvieron 12 especies, de las cuales *Ophiocoma alexandri* Lyman, 1860 y *Ophiothela mirabilis* (Verrill, 1867) fueron las más ampliamente distribuidas. Este número de especies, el más alto registrado respecto a trabajos previos, se atribuye a la mayor amplitud espacial del esfuerzo de muestreo y a la mayor diversidad de sustratos explorados. Se dan a conocer nuevos sustratos habitados por *O. mirabilis* y *Ophioderma panamensis* Lütken, 1859. Se presenta el primer registro de asociación de un organismo juvenil de *O. alexandri* con un hidrozoo del orden Leptothecata en el Pacífico oriental. A pesar del incremento en el número de especies reconocidas para las localidades, se sugiere llevar a cabo una prospección más amplia del Pacífico tropical mexicano y un mayor esfuerzo de muestreo en diversos sustratos con el fin de incrementar el conocimiento de la biodiversidad de ofiuros en la zona.

Palabras clave: equinodermos, Pacífico mexicano, nuevos registros, sustrato.

Abstract. New records of ophiuroids from localities at Zihuatanejo, Guerrero and Puerto Escondido, Oaxaca in the Mexican Pacific are presented. Based on specimens collected on diverse substrata, 12 species were identified; *Ophiocoma alexandri* Lyman, 1860 and *Ophiothela mirabilis* (Verrill, 1867) being the most widely distributed. The larger number of recorded species compared to previous studies may result from a spatially broader sampling and a more thorough survey involving a larger variety of substrata. New substrata for *O. mirabilis* and *Ophioderma panamensis* Lütken, 1859 are reported. We document, for first time, the relationship between a juvenile of *O. alexandri* and a hydrozoan of the order Leptothecata in the Eastern Pacific. Although this paper documents a significant increase in the number of recorded species in the study area, we highlight the need for a large scale survey in the tropical Mexican Pacific, along with a more thorough sampling on a larger number of substrata in order to increase our knowledge about ophiuroids in the area.

Key words: echinoderms, Mexican Pacific, new records, substratum.

En el Pacífico sur de México, el conocimiento de las distintas clases dentro del grupo de los equinodermos es desigual; mientras que las estrellas y erizos de mar han sido ampliamente estudiados (Caso 1961, 1978, 1980, 1983; Solís-Marín et al., 1993; Benítez-Villalobos et al., 2008; Honey-Escandón et al., 2008; Zamorano y Leyte-Morales, 2009), grupos menos carismáticos, como el de los ofiuroides, han sido parcialmente relegados a menciones incidentales dentro de publicaciones y tesis

referentes a invertebrados (Salcedo-Martínez et al., 1988; Sandoval-Díaz, 1988; Rodríguez-Palacios, 1989; Mitchell-Arana, 1994; Vásquez-Delfín, 2008). A la fecha se han realizado 5 trabajos donde se incluye la clase Ophiuroidea para el complejo Ixtapa-Zihuatanejo (Caso, 1951, 1961; Salcedo-Martínez et al., 1988; Anzo-Martínez, 1994; Vásquez-Delfín, 2008) y sólo 1 para Puerto Escondido (Benítez-Villalobos, 2000). Excepto por los de Caso (1951) y Anzo-Martínez (1994), ninguno de estos trabajos está particularmente enfocado a este grupo de equinodermos. Dado el escaso conocimiento de la clase Ophiuroidea en la región, el objetivo de este trabajo es presentar nuevos

Recibido: 14 octubre 2010; aceptado: 23 febrero 2011

registros de los equinodermos recolectados en localidades cercanas a Zihuatanejo y Puerto Escondido con la finalidad de contribuir al conocimiento del grupo en la zona costera de Guerrero y Oaxaca.

Durante 2009 se realizaron muestreos en 9 localidades de Zihuatanejo, Guerrero y de Puerto Escondido, Oaxaca. En Guerrero, las localidades muestreadas fueron Zacatoso (17°39'13.97" N, 101°37'20.51" O), El Chato (17°39'0.42" N, 101°37'14.48" O), Sacramento (17°37'57.74" N, 101°36'34.07" O), Manzanillo (17°37'14.32" N, 101°31'26.24" O), Caleta de Chon (17°36'54.72" N, 101°33'17.71" O) y Morros de Potosí (17°31'58.43" N, 101°29'26.60" O). En Oaxaca, las localidades fueron El Faro (15°51'24.38" N, 97°03'58.63" O), El Zapatito (15°51'12.51" N, 97°04'19.70" O) y Punto de Presión (15°51'10.50" N, 97°04'1.24" O). La recolecta de ofiuroides se llevó a cabo en diversos sustratos (arena, rocas, corales pétreos y blandos, esponjas e hidrozoos) y hasta una profundidad de 26 metros. La clasificación sistemática está basada en Matsumoto (1915), Fell (1960) y Stöhr y O'Hara (2007). Los organismos fueron depositados en la Colección de Equinodermos del Museo de Historia Natural de la Universidad del Mar, Oaxaca (MHN-UMAR).

De acuerdo con la revisión de los ejemplares recolectados (526 organismos), se identificó un total de 12 especies de ofiuroides distribuidas en 9 localidades (Cuadro 1). Las especies más ampliamente distribuidas son *Ophiocoma alexandri* Lyman, 1860 y *Ophiothela mirabilis* (Verrill, 1867) (en las 9 localidades), mientras que *Ophioderma teres* (Lyman, 1860) y *Ophioderma panamensis* Lütken, 1859 sólo fueron registradas en El Faro y Morros de Potosí, respectivamente. En general, excepto por Manzanillo en la zona de Ixtapa (Caso, 1951, 1961; Salcedo-Martínez et al., 1988; Anzo-Martínez, 1994; Vásquez-Delfin, 2008), el resto de las localidades nunca se había muestreado con la finalidad de recolectar ofiuroides, por lo que las especies que aquí se consignan corresponden a registros nuevos y únicos para las mismas. Del total de especies encontradas en este trabajo, sólo el registro de *O. mirabilis* para Manzanillo es nuevo para esa localidad.

Respecto al área de Zihuatanejo, los valores de riqueza registrados para las localidades de Sacramento, Morros de Potosí y Zacatoso en esta contribución (Cuadro 1) son superiores a los de Chololo, Godornia, isla Ixtapa, Morro Tierra, Morro Tigre, Playa Pedregosa, Playa de Las Ropas y Playa del Almacén (Caso 1951, 1961; Salcedo-Martínez et al., 1988; Anzo-Martínez, 1994; Vásquez-Delfin, 2008). Por su parte, para la región de Puerto Escondido, El Faro posee tanta riqueza (Cuadro 1) como la registrada por Benítez-Villalobos (2000) para Puerto Angelito, pero superior a la que el mismo autor registra para Casa Mixteca, La Entrega, Jicaral-Chachacual, La Mina y Puerto

Ángel, en la costa de Oaxaca. Aun cuando la comparación de la riqueza de especies entre este trabajo (Cuadro 1) y los realizados previamente en la región deben ser considerados con cautela, pues el esfuerzo de muestreo entre trabajos es heterogéneo, la comparación es valiosa en tanto que pone de manifiesto: *a)* el potencial biológico, en términos de ofiuroides, de la zona sur del Pacífico mexicano y *b)* la utilidad de prospecciones espaciales y temporales más amplias en la determinación de valores de riqueza de especies.

La importancia de realizar esfuerzos de muestreo espaciales y temporales más intensivos para determinar la riqueza de especies, queda de manifiesto en el amplio número de sustratos nuevos para los cuales fue registrada la presencia de ofiuros en la región (Cuadro 1). Por ejemplo, para la zona de Zihuatanejo, sólo los trabajos de Salcedo-Martínez et al. (1988) y Anzo-Martínez (1994) consignan el sustrato en el que fueron encontrados ofiuroides, mientras que en este trabajo se registran nuevos sustratos para *O. mirabilis* (corales pétreos, gorgonias, esponjas) y *O. panamensis* (rocas) para dicha región. De la misma manera, para Puerto Escondido sólo existen registros de ofiuroides asociados a corales pétreos (Benítez-Villalobos, 2000), mientras que aquí se registra por primera vez su presencia en arena, rocas, corales blandos, esponjas e hidrozoos. Respecto a este último sustrato, la asociación entre ofiuroides [*Sigsbeia conifera* Koehler, 1914; *Ophiothrix angulata* (Say, 1825); *Ophiothrix orstedii* Lütken, 1856; *Ophiothrix suensonii* Lütken, 1856] y especies de hidrocorales (*Stylaster* Gray, 1831; *Millepora* Linnaeus, 1758), aunque rara, ha sido ampliamente documentada en el Caribe y golfo de México (Hendler et al., 1995); incluso, se tiene conocimiento de la relación simbiótica de hidrozoos (*Hydractinia* van Beneden, 1841) asociados a la epidermis de 2 ofiuroides (Ophiolipidae) polares (Svoboda et al., 1997). No obstante, la presente contribución es el primer registro para el Pacífico oriental de la asociación entre una especie de ofiuroides (organismo juvenil de *O. alexandri* recolectado a 21 m de profundidad) y un hidrozoo (organismo colonial sésil del orden Leptothecata).

Por otra parte, además de que el Cuadro 1 provee información respecto al tipo de sustrato donde es posible localizar ofiuros, la frecuencia con la que se encuentran en los sustratos podría sugerir preferencia por alguno. Por ejemplo, las especies de los géneros *Ophiocoma* y *Ophioderma* prefieren zonas rocosas, mientras *O. mirabilis*, *Ophiactis savignyi* (Müller y Troschel, 1842) y *Ophiactis simplex* (Le Conte, 1851) pueden encontrarse asociadas a una mayor variedad de sustratos (roca, esponja, corales pétreos y blandos) comparadas con el resto de las especies (Cuadro 1). La información respecto al tipo de

Cuadro 1. Distribución de ofiuroideos por localidad y sustrato para la zona de Zihuatanejo, Guerrero y Puerto Escondido, Oaxaca, México

<i>Especies¹</i>	<i>Zihuatanejo</i>						<i>Puerto Escondido</i>		
	<i>Zacatoso</i>	<i>El Chato</i>	<i>Sacramento</i>	<i>Manzanillo</i>	<i>Caleta de Chon</i>	<i>Morros de Potosí</i>	<i>El Faro</i>	<i>El Zapatito</i>	<i>Punto de Presión</i>
<i>Ophiactis savignyi</i>	2		5	2,4,5*		2,5	2		5
<i>Ophiactis simplex</i>	2		2,4	2,5*			2	2	
<i>Ophiocoma aethiops</i>	2		2	2*	2		2	2	2
<i>Ophiocoma alexandri</i>	2	2	2	2*	2	2	2,6	2	2
<i>Ophioderma</i> sp.		2					2		2
<i>Ophioderma teres</i>							2		
<i>Ophioderma panamensis</i>						2			
<i>Ophiolepis pacifica</i>						1	1		1
<i>Ophionereis annulata</i>			2	2*	1,2	2	2		
<i>Ophiothela mirabilis</i>	3	3,5	3,4,5	5	3	3,5	3	5	5
<i>Ophiothrix (Ophiothrix) rudis</i>				2*				2,5	
<i>Ophiothrix (Ophiothrix) spiculata</i>	2	2	5		2	2,5	2	2,5	2,5

¹Todas las especies corresponden a nuevos registros, a excepción de las señaladas con asterisco (*) para Manzanillo.
Sustratos. 1, arena; 2, roca; 3, coral blando (gorgonias); 4, coral pétreo; 5, esponja; 6, hidrozoo.

sustrato y la frecuencia de la asociación es de gran valía para comprender mediante futuros estudios procesos como la alimentación, reproducción y predación en ofiuros, ya que el establecimiento de larvas, la supervivencia de juveniles y el uso de refugios están altamente ligados al tipo de sustrato (Hendler et al., 1995; Turon et al., 2000).

Finalmente, además de que este trabajo presenta una importante adición al conocimiento de la riqueza de especies de ofiuros para la zona de Zihuatanejo, Guerrero y Puerto Escondido, Oaxaca, también evidencia la importancia de una prospección intensiva en una amplia variedad de sustratos donde potencialmente pudieran presentarse los ofiuros.

Agradecemos a Claudia Tatiana Galindo Martínez y a Sergio David Guendulain García (ICMyL-UNAM) por el apoyo en el trabajo de campo, así como a Alejandra Hernández Herrejón (ICMyL-UNAM) por la ayuda taxonómica. Se agradecen los comentarios de los revisores anónimos y del editor. Este estudio se realizó mediante el soporte económico del proyecto SEMARNAT-CONACYT “Vulnerabilidad de los arrecifes coralinos de las costas mexicanas por efecto del cambio global y posibles consecuencias socioambientales” otorgado a Luis Calderón (CICESE), y el proyecto CONABIO “Inventario de corales pétreos, anélidos, crustáceos decápodos, moluscos, equinodermos y peces óseos de los arrecifes coralinos de Guerrero y Oaxaca” otorgado a Andrés López (UMAR).

Literatura citada

Anzo-Martínez, A. D. 1994. Los ofiuroideos (Echinodermata: Ophiuroidea) de las playas Pedregosa y Manzanillo, Zihuatanejo, Guerrero, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo,

Morelia, Michoacán. 47 p.

Benítez-Villalobos, F. 2000. Comunidad de equinodermos asociados a la zona arrecifal Puerto Escondido-Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis, Universidad del Mar, Oaxaca, Oaxaca. 55 p.

Benítez-Villalobos, F., E. Castillo-Lorenzana y G. S. Gonzáles-Espinosa. 2008. Listado taxonómico de los equinodermos (Echinodermata: Asteroidea y Echinoidea) de la costa de Oaxaca en el Pacífico sur mexicano. *Revista de Biología Tropical* 56:75-81.

Caso, M. E. 1951. Contribución al conocimiento de los ofiuroideos de México. I. Algunas especies de ofiuroideos litorales. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 22:219-312.

Caso, M. E. 1961. Estado actual de los conocimientos acerca de los equinodermos de México. Tesis, doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 388 p.

Caso, M. E. 1978. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte 1. Órdenes Cidaroidea y Aulodonta; Parte 2. Órdenes Stiridonta y Camarodonta. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación especial* 1:1-244.

Caso, M. E. 1980. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte tercera. Orden Clypeasteroida. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación especial* 4:1-252.

Caso, M. E. 1983. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte cuarta. Órdenes Cassiduloida y Spatangoida. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación especial* 6:1-200.

Fell, H. B. 1960. Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. *Zoology Publications from Victoria University of Wellington* 20:1-44.

- Honey-Escandón, M., F. A. Solís-Marín y A. Laguarda-Figueras. 2008. Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico mexicano. *Revista de Biología Tropical* 56:57-73.
- Hendler, G., J. E. Miller, D. L. Pawson y P. M. Kier. 1995. Sea stars, sea urchins, and allies. *Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution, Hong Kong. 390 p.
- Matsumoto, H. 1915. A new classification of Ophiuroidea with descriptions of new genera and species. *Natural Sciences of Philadelphia* 67:43-93.
- Mitchell-Arana, L. M. 1994. Perfil del coral y especies asociadas en La Entrega, Bahías de Huatulco, Oax. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 74 p.
- Rodríguez-Palacios, C. A. 1989. Caracterización de dos comunidades asociadas a facies rocosa, en las bahías "El Maguey" (Huatulco) y de Puerto Ángel, Oaxaca (distribución, diversidad y abundancia). Tesis, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 94 p.
- Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa-Contreras y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México 15:73-95.
- Sandoval-Díaz, G. 1988. Estudio de las comunidades bénticas de la zona rocosa litoral y sublitoral de localidades en bahías de Huatulco, Oaxaca. Tesis, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 96 p.
- Solís-Marín, F. A., M. D. Herrero-Pérezrul, A. Laguarda-Figueras y J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y Equinoideos de México (Echinodermata). In *Biodiversidad marina y costera de México*, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México, D. F. p. 91-105.
- Stöhr, S. y T. O'Hara. 2007. World Ophiuroidea database. Disponible en www.marinespecies.org/ophiuroidea/; última consulta: 1.IX.2010.
- Svoboda, S., S. Stepanjants e I. Smirnov. 1997. Two polar Hydractinia species (Cnidaria), epibiotic on two closely related brittle stars (Echinodermata): an example for a taxonomy and ecological bipolarity. In *Antarctic communities: species, structure and survival*, B. Battaglia, J. Valencia y D. W. H. Walton (eds.). Cambridge University Press. p. 22-25.
- Turon, X., M. Codina, I. Tarjuelo, M. J. Uriz y M. A. Becerro. 2000. Mass recruitment of *Ophiothrix fragilis* (Ophiuroidea) on sponges: settlement patterns and post-settlement dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 200:201-212.
- Vásquez-Delfín, E. F. 2008. Diagnóstico general de la biodiversidad marina de la región Ixtapa-Zihuatanejo, Guerrero: Bases para su conservación. Tesis Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 193 p.
- Zamorano P. y G. E. Leyte-Morales. 2009. Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 38:7-28.



Research note

New records of Mexican Tardigrada

Nuevos registros de Tardigrada mexicanos

Łukasz Kaczmarek¹✉, Dawid Diduszko¹ and Łukasz Michalczyk²

¹Department of Animal Taxonomy and Ecology, A. Mickiewicz University, Umultowska 89, 61-614 Poznań, Poland.

²School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich Research Park, Norwich NR4 7TJ, United Kingdom.

✉ kaczmar@amu.edu.pl

Abstract. In 9 moss samples collected from Mexico, 6 tardigrade species, including 4 new records for the country, were found. The new records raise the number of known Mexican water bear species to forty-one. We provide a full list of the known Mexican tardigrade species and discuss some biogeographical and taxonomic issues.

Key words: Eutardigrada, Heterotardigrada, fauna.

Resumen. En 9 muestras de musgo recolectadas en México, se encontraron 6 especies de tardígrados, incluyendo 4 nuevos registros para el país. Los nuevos registros incrementaron a 41 el número de especies de tardígrados mexicanos conocidos. Se proporciona una lista completa de tardígrados mexicanos conocidos y se discuten algunas cuestiones biogeográficas y taxonómicas.

Palabras clave: Eutardigrada, Heterotardigrada, fauna.

The tardigrade fauna of Mexico has been studied occasionally and in consequence it is very poorly known. To date 37 tardigrade species have been reported from only 8 of the 31 Mexican states, and 7 papers have been published on tardigrade fauna of Mexico: Heinis (1911), May (1948), Schuster (1971), Beasley (1972), Claps and Rossi (2002), Pilato and Lisi (2006), and Beasley et al. (2008). In this paper we provide a full list of tardigrade species previously reported from Mexico and include 4 new records found during this study. Additionally, some biogeographical and taxonomical remarks are provided on the species reported from the country.

Nine moss samples were collected by the second author from Campeche, Chiapas, Mexico and Oaxaca states in the southern part of Mexico (North and Central America). Tardigrades and/or their eggs were found only in 3 samples (see the list below). All specimens were mounted on microscopic slides in Hoyer's medium. Observations and photomicrographs were taken using Phase Contrast Microscopy (PCM). Species were determined mainly on the basis of the key to the World Tardigrada (Ramazzotti and Maucci, 1983) and original descriptions.

The list of localities from which positive samples were collected is as follows. 1, Chiapas State, San Juan Chamula, mosses from soil, 29.10.2007: 24 specimens + 5 eggs. 2, Chiapas State, Palenque, mosses from stone, 15.10.2007: 48 specimens + 10 eggs. 3, Oaxaca State, Monte Alban, ancient ruins of the Zapoteca culture, mosses from soil, 10.10.2007: 56 specimens + 3 eggs.

(*new record for Mexico)

Echiniscus viridissimus Péterfi, 1956*

Material examined in this study: 19 specimens.

Locality: 3.

Remarks. New species report for Mexico. Up to now it has been recorded only from Europe, and South and North America (McInnes, 1994).

Milnesium cf. tardigradum tardigradum Doyère, 1840

Material examined in this study: 3 specimens.

Locality: 2.

Remarks. Cosmopolitan species, recorded from many localities throughout the world; however, older reports should be verified given recent descriptions of many new species within the genus (Tumanov, 2006).

Macrobiotus alvaroi Pilato and Kaczmarek, 2007*

Material examined in this study: 35 specimens and 8 eggs.

Recibido: 24 enero 2011; aceptado: 14 marzo 2011

Locality. 2.

Remarks. This is the second report of this species and also the first report outside the type locality (Costa Rica) (Pilato and Kaczmarek, 2007).

Macrobotus coronatus de Barros, 1942

Material examined in this study: 37 specimens and 3 eggs.

Locality. 3.

Remarks. Species recorded from many localities in Europe, Asia, New Zealand, North, Central and South America and Antarctica (McInnes, 1994). According to Pilato et al. (2000), the only confirmed localities are in South America. This is the first confirmed record of this species in Central America.

Macrobotus persimilis Binda and Pilato, 1972*

Material examined in this study: 24 specimens and 5 eggs.

Locality. 1.

Remarks. New species for Mexico. Up to now this species was known only from southern Europe, northern Africa, Australia and Greenland (McInnes, 1994).

Macrobotus terminalis Bertolani and Rebecchi, 1993*

Material examined in this study: 10 specimens and 2 eggs.

Locality. 3

Remarks. New species for Mexico. Up to now this species was known only from southern Europe (Bertolani and Rebecchi, 1993).

This paper adds 4 new records to a short list of known Mexican tardigrade species (41 species). All these species were reported from only 8 Mexican states whereas in other 23 states data are lacking (Table 1). Moreover, nearly half (16) of the known species are considered cosmopolitan, which means that these records are doubtful and need to be confirmed.

Interestingly, 5 species were reported only once from their type localities. The remaining species are known from a range of biogeographical regions: Neotropical (10 species), Nearctic (6), Palearctic (6), Holarctic (3), Afrotropical and Australian (1). A large proportion of Neotropical species suggests a major influence of this region on the tardigrade fauna of Mexico, and the presence of species from the Palearctic, Nearctic and Neotropical regions indicates that Mexico is situated on the border of 2 large biogeographical regions, the Nearctic and Neotropical. Nevertheless, the low number of known Mexican tardigrade species currently prevents any biogeographical analysis.

We are grateful to Alvaro Herrera (INBio, Costa Rica) for his translation of the title and abstract of this manuscript to Spanish. The research was partially supported by The Polish Ministry of Science and Higher Education via the programme “Iuventus plus”, grant no. IP2010 015570 to ŁK

Table 1. A list of all known Mexican tardigrade species with their localities (states) and biogeographic and taxonomic comments

Species	States	Source	Remarks
<i>Cornechiniscus lobatus</i> (Ramazzotti, 1943)	Sinaloa	4	Recorded from the Holarctic realm
<i>Diphascon</i> (<i>Diphascon</i>) <i>chilenense</i> Plate, 1888**	Chihuahua	3	Cosmopolitan
<i>D. (D.) nodulosum</i> (Ramazzotti, 1957)	Mexico	4	Recorded from the Nearctic region and New Zealand
<i>Doryphoribius evelinae</i> (Marcus, 1928)	Chihuahua	3	Recorded from the Holarctic realm and the Neotropical region
<i>D. flavus</i> (Iharos, 1966)	Chiapas	6	Recorded from the Palearctic and Neotropical regions
<i>D. gibber</i> Beasley and Pilato, 1987	Chiapas	6	Nearctic species
<i>D. mexicanus</i> Beasley, Kaczmarek and Michalczyk, 2008	Oaxaca	7	Recorded only from the type locality
<i>Echiniscus kerguelensis</i> Richters, 1904	Mexico and Morelos	4	Cosmopolitan species (excluding South America and Asia)
<i>E. kofordi</i> Schuster and Grigarick, 1966	Chiapas	6	Recorded from the Neotropical and Nearctic regions
<i>E. siegristi</i> Heinis, 1911	Oaxaca	1	Recorded only from the type locality
<i>E. tamus</i> Mehlen, 1969	Chihuahua	3	Nearctic species
<i>E. viridis</i> Murray, 1910	Chihuahua	3	Recorded from the Holarctic realm and the Neotropical region (Pilato et al. 2007 and 2008)
<i>E. viridissimus</i> Péterfi, 1956	Oaxaca	8	Recorded from the Holarctic realm and the Neotropical region (Pilato et al. 2007 and 2008)
<i>Haplomacrobotus hermosillensis</i> May, 1948	Sonora	2	Nearctic species
<i>Hypsibius convergens</i> (Urbanowicz, 1925)**	Chihuahua	3	Cosmopolitan

Table 1. Continues

Species	States	Source	Remarks
<i>H. pallidus</i> Thulin, 1911**	?	5	Cosmopolitan
<i>Isohypsibius sattleri</i> (Richters, 1902)	Chiapas	6	Cosmopolitan
<i>I. sculptus</i> (Ramazzotti, 1962)	Morelos	4	Recorded from the Palearctic and Neotropical regions
<i>Itaquascon umbellinae</i> de Barros, 1939	Chihuahua	3	Recorded from the Palearctic and Neotropical regions, and New Zealand
<i>Macrobiotus alvaroi</i> Pilato and Kaczmarek, 2007	Chiapas	8	This is the only record apart from the type locality in Costa Rica
<i>M. ascensionis</i> Richters, 1908	?	5	Recorded from Caucasus
<i>M. contii</i> Pilato and Lisi, 2006	Chiapas	6	Recorded only from the type locality
<i>M. coronatus</i> de Barros, 1942	Chihuahua and Oaxaca	3, 8	Cosmopolitan
<i>M. echinogenitus</i> Richters, 1904**	Mexico	4	Cosmopolitan. A doubtful record based on a single specimen (without eggs)
<i>M. h. harmsworthi</i> Murray, 1907**	Sinaloa and Oaxaca	1, 4	Cosmopolitan
<i>M. h. hufelandi</i> C.A.S. Schultze, 1833**	Chihuahua, Mexico, and Oaxaca	1, 3, 4	Cosmopolitan
<i>M. persimilis</i> Binda and Pilato, 1972	Chiapas	8	Palearctic species, but also known from Australia
<i>M. rubens</i> Murray, 1907	Oaxaca	1	Recorded from the Neotropical, Afrotropical, Australian and Palearctic regions
<i>M. terminalis</i> Bertolani and Rebecchi, 1993	Chiapas	8	Up to now recorded only from the Palearctic region
<i>Milnesium t. tardigradum</i> Doyère, 1840**	Chihuahua, Mexico, Morelos	3, 4, 8	Cosmopolitan
<i>Minibiotus continuus</i> Pilato and Lisi, 2006	Chiapas	6	Recorded only from the type locality
<i>M. furcatus</i> (Ehrenberg, 1859)	Mexico and Morelos	4	Cosmopolitan
<i>M. intermedius</i> (Plate, 1888)**	Chihuahua	3	Cosmopolitan
<i>Paramacrobiotus areolatus</i> (Murray, 1907)**	Chihuahua	3	Cosmopolitan
<i>P. richtersi</i> (Murray, 1911)**	Chihuahua	3	Cosmopolitan
<i>Pseudechiniscus facettalis</i> Petersen, 1951	Chihuahua	3	Cosmopolitan species (excluding Asia)
<i>P. gullii</i> Pilato and Lisi, 2006	Chiapas	6	Recorded only from the type locality
<i>P. juanita</i> de Barros, 1939	Chiapas	6	Recorded from the Palearctic and Neotropical regions
<i>P. suillus</i> (Ehrenberg, 1853)	Oaxaca	1	Cosmopolitan
<i>Ramazzottius baumanni</i> (Ramazzotti, 1962)	Mexico, Michoacán, Morelos	4	Recorded from the Nearctic and Neotropical regions, and New Zealand
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i> (Doyère, 1840)**	Mexico and Michoacán	4	Cosmopolitan

1, Heinis (1911); 2, May (1948); 3, Schuster (1971); 4, Beasley (1972); 5, Ramazzotti and Maucci (1983); 6, Pilato and Lisi (2006); 7, Beasley, Kaczmarek and Michalczyk (2008), 8, current study. **Doubtful species, now considered as groups of very similar taxa (i.e. all older reports should be confirmed).

Literature cited

- Beasley, C. W. 1972. Some tardigrades from Mexico. *Southwestern Naturalist* 17:21-29.
- Beasley, C. W., Ł. Kaczmarek and Ł. Michalczyk. 2008. *Doryphoribius mexicanus*, a new species of Tardigrada (Eutardigrada, Hypsibiidae) from Mexico (North America). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 121:34-40.
- Bertolani, R. and L. Rebecchi. 1993. A revision of the *Macrobiotus hufelandi* group (Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic characters of eutardigrades. *Zoologica Scripta* 22:127-152.
- Claps, M. C. and G. Rossi. 2002. Tardigrada: 171-186. In *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. III, J. Llorente-Bousquets and J. J. Morrone (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. p. 171-186.
- Heinis, F. 1911. Beitrag zur Kenntnis der zentralamerikanischen Moosfauna. *Revue Suisse de Zoologie* 19:253-266.
- May, R. M. 1948. Nouveau genre et espèce de tardigrade du Mexique: *Haplomacrobiotus hermosillensis*. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 73:95-97.
- McInnes, S. J. 1994. Zoogeographic distribution of terrestrial/freshwater tardigrades from current literature. *Journal of Natural History* 28:257-352.

- Pilato, G. and L. Kaczmarek. 2007. *Macrobiotus alvaroi*, a new species of eutardigrade (Tardigrada, Macrobiotidae) of the *polyopus* group from Costa Rica (Central America). Zootaxa 1479:1-7.
- Pilato, G. and O. Lisi. 2006. Notes on some tardigrades from southern Mexico with description of three new species. Zootaxa 1236:53-68.
- Pilato, G., M. G. Binda, A. Napolitano and E. Moncada. 2000. The specific value of *Macrobiotus coronatus* DeBarros 1942, and description of two new species of the *harmsworthi* group (Eutardigrada). Bollettino delle sedute dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali 33:103-120.
- Pilato, G., P. Fontoura and O. Lisi. 2007. Remarks on the *Echiniscus viridis* group, with the description of a new species (Tardigrada, Echiniscidae). In Proceedings of the Tenth International Symposium on Tardigrada, G. Pilato and L. Rebecchi (guest editors). Journal of Limnology 66:33-39.
- Pilato, G., P. Fontoura and O. Lisi. 2008. New description of *Echiniscus viridis* Murray, 1910 and remarks on the *viridis* group. New Zealand Journal of Zoology 35:85-92.
- Ramazzotti, G. and W. Maucci. 1983. Il Phylum Tardigrada. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia 41:1-1012.
- Schuster, R. O. 1971. Tardigrada from Barranca del Cobre, Sinaloa and Chihuahua, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington 84:2130-224.
- Tumanov, D. V. 2006. Five new species of the genus *Milnesium* (Tardigrada, Eutardigrada, Milnesiidae). Zootaxa 1122:1-23.



Research note

Rediscovery of *Bouteloua vaneedenii* (Gramineae: Chloridoideae): endemic species from the West Indies

Redescubrimiento de *Bouteloua vaneedenii* (Gramineae: Chloridoideae): especie endémica de las Indias Occidentales

María Elena Siqueiros-Delgado¹✉, Ramona Oviedo-Prieto², Rosa Cerros-Tlatilpa³, Rafael del Risco-Villalobos⁴ and Iralis Ventosa-Rodríguez⁴

¹Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Aguascalientes. Av. Universidad 940, Col. Cd. Universitaria, 20100 Aguascalientes, Aguascalientes, México.

²Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA. Carretera de Varona km. 31/2, Capdevila, Boyeros, Apartado postal 8029, 1080 Ciudad de La Habana, Cuba.

³Laboratorio de Sistemática y Morfología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62210 Cuernavaca, Morelos, México.

⁴Universidad Pedagógica José Martí, de Camagüey, Crta. de Circunvalación Km. 5,5, 74650 Camagüey, Cuba.

✉ masiquei@correo.uaa.mx

Abstract. *Bouteloua vaneedenii* is an endemic and extremely rare grass of the West Indies. Very few collections are known, and the most recent collection is from 1922. With the aim of finding the species, a team of Mexican and Cuban agrostologists conducted a field trip and found *B. vaneedenii* in the same locality where it was collected in 1922 on dry limestone rocks. Although it was stated that *B. vaneedenii* probably was extinct from Cuba, vigorous populations remain in at least 2 localities in Pastelillo. Further exploration may lead to the discovery of additional populations and the reevaluation of its current conservation status.

Key words: *Bouteloua vaneedenii*, Chloridoideae, Cuba, Gramineae, endemic, West Indies.

Resumen. *Bouteloua vaneedenii* es un pasto extremadamente raro, nativo de Las Indias Occidentales y del que muy pocas recolectas se conocen hasta ahora, la última se realizó en 1922. Con el objetivo de encontrar la especie, un equipo de agrostólogos mexicanos y cubanos condujeron un viaje de campo en busca de *B. vaneedenii*, la cual fue hallada en la misma localidad donde se recolectó sobre rocas calizas en 1922, a pesar de que se había señalado como probable extinta para Cuba. Se ubicaron 2 poblaciones en buenas condiciones; no obstante, es necesaria una exploración más intensa confirmar su estado actual de conservación.

Palabras clave: *Bouteloua vaneedenii*, Chloridoideae, Cuba, Gramineae, endémica, Antillas Menores.

Pilger described a new species of *Bouteloua* (Chloridoideae), *B. vaneedenii* Pilg. ex Urban, in honor of Beato Van Eeden; its description was published in *Symbolae Antillanae* (Urban, 1909). The species is based on *Boldingh 3512B* (1906 [US holotype fragment]) collected in St. Christopher-Nevi, Anguilla I (Urban, 1909). It is endemic to the West Indies, and very few collections are known: Pastelillo, Cuba (*Ekman 1013* [GH, TAES, HNC]), Leeward Islands, Anguilla (*Boldingh 3512B* [US]), Guadeloupe (*Galla 2542* [NY]), and 2 collections from Venezuela (*H. Pittier 11338* and *Scorza 26197*). Upon revision by the authors, the

Venezuelan specimens turned out to be *B. disticha* (Kunth) Benth. In 1946, León recorded *B. vaneedenii* for Cuba from the *Ekman 15407* and *15546* collections made in October 1922; this represents the most recent vouchered collection of the species. Although the US herbarium voucher of *B. vaneedenii* is commonly cited as *Ekman 1013* (Catasús, 1997; Gould, 1980; Siqueiros-Delgado, 2001), this number is actually the US herbarium accession number. According to the HNC (National Herbarium of Cuba) record, this accession number corresponds to the collection number *Ekman 15546*.

Bouteloua vaneedenii is a member of the *Bouteloua curtipendula* complex, a group of 11 closely related American species (Siqueiros-Delgado, 2001, 2007)

Recibido: 26 agosto 2010; aceptado: 31 marzo 2011

characterized by multiple (12–80) pendulous, unilateral branches, deciduous at maturity, falling intact with the branch rachis, and 1–9 spikelets per branch. *Bouteloua vaneedenii* (Figs. 1a, b) is a perennial herb, caespitose, with conspicuous rhizomes; culms 30–50 cm long and erect; leaves filiform, ashy, and involute, 6–10 cm long and 0.5–1.5 wide; inflorescence composed of unilateral racemes with 15–35 branches, each branch with 2 or 3 spikelets, each with 1 fertile and 1 reduced floret (Fig. 1c); glumes of the fertile floret shorter than the spikelets, purple, 1-veined, keeled; lower glume slightly shorter than the upper; fertile lemma ovate, coriaceous, 3.5–5 mm long, keeled, 3-veined, trifid at the apex, or with 3 short awns; rudimentary floret with lemmas 3-awned, the central one longer than the lateral; anthers orange; caryopsis with adherent pericarp (Clayton et al., 2002). The diagnostic morphological characters that differentiate *B. vaneedenii* from other species of the complex are the filiform, ashy, and involute leaves, the small ligule 0.5 mm long, and its preference for calcareous soils. There are no chromosome counts for *B. vaneedenii*. Gould and Kapadia (1964) suggested a strong relationship between pollen size and ploidy level in the *Bouteloua curtipendula* complex, and pollen size in *B. vaneedenii* might indicate diploidy. Gould (1980), based on leaf morphology, proposed a close relationship between *B. vaneedenii* and *B. warnockii* Gould et Kapadia, whereas Griffiths (1912) proposed a relationship with *B. uniflora* Vasey. Nevertheless, molecular evidence does not support these hypotheses, suggesting instead a close relationship with *B. curtipendula* (Michx.) Torr. var. *curtipendula* and *B. disticha* (Siqueiros-Delgado, 2001).

The conservation status of *B. vaneedenii* is controversial. Berazaín-Iturralde et al. (2005), based on an extensive field and herbarium work, considered this taxon as near-threatened (“casi amenazado”), as it is restricted to the fast-disappearing coastal xeromorphic habitat. On the other hand, Borhidi and Muñiz (1983) categorized this taxon as “rare” (R), because it is distributed only in the Cuban province of Camagüey. Catasús (1997) surmised that *B. vaneedenii* could even be extinct in Cuba, and the IUCN (2001) listed *B. vaneedenii* as critically endangered (CR 1a), based on its reduced distribution and fragmented habitat. Its current conservation status needs to be re-assessed.

With the aim of finding the most elusive member of the *Bouteloua curtipendula* complex, *Bouteloua vaneedenii*, a team of Mexican and Cuban agrostologists traveled in 2006 to the locality of Pastelillo in the Pastelillo Peninsula, 4.8 km N of Nuevitas in the Bay of Nuevitas, N of Camagüey, and within the Archipelago of the same name in Cuba. We reached Punta Gorda, a small community of scattered houses overlooking Nuevitas Bay and facing the Ballenato Islands. Punta Gorda is traversed by old train tracks running

parallel to the rocky edge of the sea, close to the petroleum terminal of Pastelillo, at 21° 32' 29" N and 77° 13' 15" W (Fig. 2). The old train station was apparently built to facilitate import and export of products such as syrup and petroleum during the 1920s. Large storage tanks serve as a useful geographic reference to locate the area. We walked to a white calcareous slope, facing south along the seashore. With little difficulty, we discovered a healthy, ashy, stiff *Bouteloua* in the piedmont. A vigorous population of *B. vaneedenii* was growing in the same locality where Ekman collected it in 1922, on dry limestone rocks.

We looked for other localities nearby with similar attributes and found additional populations of the species along the road from Varadero to Bahía Honda, ca. 2 km from Pastelillo; *Bouteloua vaneedenii* covered slopes with exactly the same characteristics as in the previous locality at 21° 32' 23" N and 77° 14' 17" W.

In both places, *Bouteloua vaneedenii* grows in open, sunny areas, particularly on inaccessible calcareous rocky slopes, from the piedmont to around 25 m in elevation (Fig. 3). Interestingly, populations of *B. vaneedenii* face south and are exposed to the sea breeze. The surrounding vegetation consists of thorny, coastal xeromorphic shrubs, usually accompanied by deciduous and sclerophyllous shrubs or small trees. Palms, succulents and lianas are common elements in this habitat. Among the representative species of this community are: *Aristida* spp., *Brya ebenus* (L.) DC., *Bourreria cuneifolia* O. E. Schulz, *Bursera inaguensis* Britton, *Caesalpinia vesicaria* L., *Caesalpinia pauciflora* (Griseb.) C. Wright ex Sauvalle, *Chiococca alba* (L.) Hitchc., *Coccothrinax salvatoris* León, *Diospyros crassinervis* (Krug et Urban) Standl., *Encyclia* spp., *Exostema caribaeum* (Jacq.) Roem. et Schult., *Galactia striata* (Jacq.) Urban, *Heliotropium microphyllum* Sw., *Lantana* spp., *Neea shaferi* Standl., *Pilosocereus* aff. *millspaughii* (Britton) Byles et G. D. Rowley, *Plumeria tuberculata* Lodd., *Rondeletia camarioca* C. Wright, *Savia bahamensis* Britton, *Stigmaphyllon diversifolium* (Kunth) A. Juss., *Tillandsia* spp., *Thrinax radiata* Lodd. ex Schult. et Schult. f., *Urechites lutea* (L.) Britton, *Zamia pumila* L., *Ziziphus acutifolia* (Griseb.) M. C. Johnst. This plant community is currently highly fragmented and influenced by secondary and invasive elements such as *Acacia farnesiana* (L.) Willd., *Dichanthium annulatum* (Forssk.) Stapf, *Dichrostachys cinerea* (L.) Wight et Arn., *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit, *Paspalum millegrana* Schrad., *Sporobolus indicus* (L.) R. Br., and *Waltheria indica* L.

Bouteloua vaneedenii is an extremely rare plant in Cuba and probably throughout the West Indies. We confirm the rediscovery of *B. vaneedenii* in Cuba in the same locality where it was originally collected by Ekman 84 years ago, as well as its presence in nearby areas. Future exploration in



Figure 1. *Bouteloua vaneedenii*. A, plant habit; B, inflorescence; C, inflorescence branch showing 2 spikelets. Vertical bars in A and B= 1 cm, C= 1 mm.



Figure 2. Old train tracks in Punta Gorda, Pastelillo Peninsula, Camagüey, Cuba.



Figure 3. Habitat of *Bouteloua vaneedenii*. Calcareous slopes facing the bay.

the West Indies will give evidence of its current distribution and abundance, and will assist to assess its conservation status. This discovery may allow Cuban environmental authorities to implement control policies to protect and preserve *B. vaneedenii*, given that the West Indies provide a unique natural habitat for this endemic species.

The authors thank the authorities of the Universidad Autónoma de Aguascalientes and the Universidad Autónoma de Morelos in México, and the Instituto de Ecología y Sistemática, and the Universidad Pedagógica “José Martí” Camagüey, in Cuba, for facilitating this field trip. We also thank V. Ashworth and other reviewers for their helpful suggestions to improve the manuscript.

Literature cited

- Berazaín-Iturralde, R., F. A. Areces-Berazaín, J. C. Lazcano-Lara and L. R. González-Torres. 2005. Red list of Cuban vascular flora. Documentos 4. Jardín Botánico Atlántico, Gijón. 86 p.
- Borhidi, A. and O. Muñiz. 1983. Catálogo de plantas cubanas amenazadas o extinguidas. ACC, Instituto de Botánica, La Habana. 85 p.
- Catasús, L. 1997. Poaceae de Cuba, I. Fontqueria 46:70-75.
- Clayton, W. D., K. T. Harman and H. Williamson. 2002. World grass species: descriptions, identification, and information retrieval. The Board of Trustees, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. 389 p.
- Gould, F. W. 1980. The genus *Bouteloua* (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 66:348-416.
- Gould, F. W. and Z. J. Kapadia. 1962. A new *Bouteloua* from the Southwest. Southwestern Naturalist 7:176-181.
- Gould, F. W. and Z. J. Kapadia. 1964. Biosystematic studies in the *Bouteloua curtipendula* complex. II. Taxonomy. Brittonia 16:182-207.
- Griffiths, D. 1912. The grama grasses: *Bouteloua* and related genera. Contributions from the United States National Herbarium 14:343-428.
- International Union for Conservation of Nature. 2001. IUCN red list categories, version 3.1. Gland.
- León, H. 1946. Flora de Cuba I. Contribuciones Ocasionales del Museo de Historia Natural del Colegio De La Salle 8:120.
- Siqueiros-Delgado, M. E. 2001. Phylogenetics of the *Bouteloua curtipendula* complex (Gramineae: Chloridoideae). Ph.D dissertation, Claremont Graduate University and Rancho Santa Ana Botanic Garden, California. 140 p.
- Siqueiros-Delgado, M. E. 2007. *Bouteloua vaneedenii* Pilg. ex Urban, una especie endémica de las Antillas Menores y Cuba. Investigación y Ciencia 38:9-13.
- Urban, I. 1909. Fundamenta Florae Indiae Occidentalis. Symbolae Antillarum 6:2.



Research note

Parasites of the Green-backed Firecrown (*Sephanoides sephaniodes*) in Chile

Parásitos del picaflor chico (*Sephanoides sephaniodes*) en Chile

Daniel González-Acuña¹✉, Carolina Silva¹, Marta Soto¹, Sergei Mironov², Lucila Moreno¹, Paulina L. González-Gómez^{3,4}, Hasan Badrul^{5,6} and Mike Kinsella⁷

¹Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad de Concepción, Departamento de Ciencias Pecuarias, Casilla 537, 3780000 Chillán, Chile.

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya quay 1, Saint Petersburg 199034, Russia.

³Department of Neurobiology, Physiology and Behavior, UC Davis, One Shield Avenue, Davis CA 95616, USA.

⁴Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad, Los Alerces 3024, Santiago, Chile.

⁵Faculty of Veterinary Medicine, Chittagong Veterinary and Animal Sciences University, Pahartali, Chittagong 4202, Bangladesh.

⁶Section for Zoonotic Ecology and Epidemiology, School of Pure and Applied Natural Sciences, Linneaus University, SE - 391 82 Kalmar, Sweden.

⁷Helm West Laboratory, 2108 Hilda Avenue, Missoula, MT 59801, USA.

✉ danigonz@udec.cl

Abstract. Gastrointestinal and external parasites from 12 Green-backed Firecrown (*Sephanoides sephaniodes*) were collected between January 2004 and December 2008 from the Biobío Region south-central Chile and Santiago (central Chile). Helminths collected included 1 trematode species (*Mosesia* sp.) and 1 cestode species (*Hymenolepis trinidadensis*). The mite *Proctophyllodes huitzilopchtlii* was the only ectoparasite species found. All these parasites represent new records for Chile and the first parasites reported for this host species.

Key words: birds, mites, helminths, trematodes, cestodes, Chile.

Resumen. Se recolectaron parásitos internos (gastrointestinales) y externos de 12 picaflores (*Sephanoides sephaniodes*) entre enero del 2004 y diciembre del 2008, de la región del Biobío en el centro-sur de Chile y en Santiago, en la región central de Chile. Los helmintos recolectados incluyeron 1 especie de trematodo (*Mosesia* sp.) y 1 de cestodo (*Hymenolepis trinidadensis*). Únicamente se encontró 1 especie de ectoparásito, el ácaro *Proctophyllodes huitzilopchtlii*. Todos los parásitos mencionados representan nuevos registros para Chile y se registran por primera vez para este hospedero.

Palabras clave: aves, ácaros, helmintos, trematodos, cestodos, Chile.

The Green-backed Firecrown (*Sephanoides sephaniodes* Molina, 1782) is a migratory hummingbird which ranges from south Atacama Desert and west Argentina to Tierra del Fuego, including a substantial population on Robinson Crusoe Island off the coast of Chile. Green-backed Firecrowns inhabit forests, glades, thickets and gardens, from the sea level to above 2 000 m (del Hoyo et al., 1999). Typically they find nectar varying in quality from 0.25 to 1.21 M (Fraga et al. 1997; Smith-Ramirez and Armesto, 1998) which is complemented with a 5% arthropod in the diet (Lopez-Calleja et al., 2003).

Previous records of helminths from South American hummingbirds are restricted to cestodes, including *Anonchotaenia trochili* Fuhrmann, 1908 in the Swallow-tailed Hummingbird *Eupetomena macroura* (Gmelin,

1788); *Anomaloporus hesperiphonae* Voge et Davis, 1953 and *Arostellina reticulata* Neiland, 1955 in the Scaly-breasted Hummingbird *Phaeochroa cuvierii roberti* Peters, 1945, and *Hymenolepis* (= *Amazilolepis*) *trinidadensis* Schmidt and Dailey, 1992 in the Copper-rumped Hummingbird *Amazilia tobaci* (Gmelin, 1788). Records of ectoparasites in firecrowns are restricted to a few species of lice distributed in 2 families: Menoponidae with 5 species: *Leremenopon fisheri* Dalglish and Price, 2003, *L. sanchezi* Dalglish and Price, 2003, *L. donnaldorum* Dalglish and Price, 2003, and *L. obermani* Dalglish and Price, 2003, and *Myrsidea imbricata* Neumann, 1891; and Trochiliphagidae with the genera *Trochiloecetes* Paine and Mann, 1913 with 30 species, and *Trochiliphagus* Carriker, 1960 with 13 species. In this study, we report for the first time both external and internal parasites from Green-backed Firecrowns collected in central and south central Chile.

Recibido: 25 octubre 2010; aceptado: 02 marzo 2011

From January 2004 to December 2008 we obtained 22 injured Green-backed Firecrowns from different localities in the Biobío region, south central Chile, and Santiago, central Chile. The birds were sent to the Wildlife Rehabilitation Center at the Veterinary Faculty of Concepción University. Causes of injury were attacks by cats and collisions with windows and vehicles. Birds were euthanized when injuries were too severe to treat. Carcasses were stored in a freezer until further examination. Mites were collected from feathers and preserved in 70 % ethanol and later they were cleared in Nesbitt solution (40 g chloral hydrate, 25 ml distilled water and 2.5 ml of concentrated HCl) for 72 hr and mounted on slides in Berlese solution (Krantz, 1978). References by Gaud and Atyeo (1996) and Atyeo and Braasch (1966) were used for identification of mites.

Each bird was dissected and their organs examined under a stereomicroscope to obtain endoparasites. Helminths collected were preserved in 70% ethanol or 10% formalin. Cestodes and trematodes were stained with carmine or hematoxylin, dehydrated and mounted in Canada balsam (Prichard and Kruse, 1982). For trematode identification, we used the keys of Yamaguti (1958, 1959), and for cestodes those of Czaplinski and Vaucher (1994). Ecological infection parameters (prevalence, mean intensity, abundance, and mean abundance) were calculated following Bush et al. (1997). Specimens were deposited at the Collection of the Laboratory of Zoology of the Veterinary Faculty of Concepción University, Chillán, Chile.

Two endoparasite species (1 trematode and 1 cestode) and 1 species of ectoparasite (Acari) representing 227 individuals in total, were collected from 12 Green-backed Firecrowns (Table 1). We found 18 specimens of *Mosesia* sp. (Trematoda: Phanerosolidae) in the small intestine of 3 hosts, and 34 cestodes (*Hymenolepis trinidadensis* (Schmidt and Dailey, 1992) [Cestoidea: Hymenolepididae]) in the same habitat of 5 birds (Table 1). Likewise, 175 individuals

of the feather mite *Proctophyllodes huitzilopchtlii* (Atyeo et Braasch, 1966) (Acarina: Proctophylloidae) were found. These findings represent the first record of these 3 parasite species in this host and new records for the fauna of Chile.

The only species of the genus *Mosesia* reported from South America is *Mosesia mosesi* Travassos, 1921, collected from an unidentified bird in Brazil by Travassos (1921). Our specimens somewhat resemble *M. mosesi*, but differ in the size and position of the cirrus sac, and the shape of the ovary. It is possible that they represent an undescribed species, but because all are highly gravid and the eggs hid internal morphology, identification to the specific level could not be carried out. Stoneflies and mayflies are involved as infective intermediate hosts by species of *Mosesia* (McMullen, 1936; Besprozvannyk, 1994).

Hymenolepis trinidadensis was described as *Amazilepis trinidadensis* from the small intestine of the Copper-rumped Hummingbird in Trinidad, West Indies, by Schmidt and Dailey (1992); subsequently Czaplinski and Vaucher (1994) considered *Amazilepis* a synonym of *Hymenolepis* Weinland, 1858. Most hummingbirds feed principally on nectar although they also eat small insects (Wolf and Hainsworth, 1971; Pyke, 1980), which can be between 2% to 15% of their daily time budgets (Grass and Montgomerie, 1981; Pyke, 1980). Insects are the principal intermediate hosts of the trematodes and cestodes found in hummingbirds. The arthropods associated with flowers usually have mouth structures incapable of ingesting bird feces and the limited ability of these insects to ingest tapeworm oncospheres probably accounts for the paucity of cestodes in this family of about 320 species of birds (Schmidt and Dailey, 1992).

Atyeo and Braasch, 1966 described a new species of feather mites *P. huitzilopchtlii* in Blue-Throated Hummingbird *Lampornis clemenciae* (Lesson, 1829) as type host and 12 other hummingbird species as additional hosts: *Amazilia beryllina* Deppe, 1830, *A. rutila* Delattre,

Table 1. Infection and infestation parameters of helminths and mites collected from 22 Green-backed Firecrowns from south-central Chile

Parasites species	Location in Host	Prevalence (%)	Mean intensity (\pm SE)	Abundance	
				Mean	Total
Trematoda					
<i>Mosesia</i> sp.	P, SI	13.6	6.0 \pm 4.4	0.8	18
Cestoda					
<i>A. trinidadensis</i>	SI	22.7	6.8 \pm 4.7	1.5	34
Acari					
<i>P. huitzilopchtlii</i>	F	18.2	43.8 \pm 29.1	8.0	175

P= proventriculus, SI= small intestine, F= feather

1843, *A. violiceps* (Gould, 1859), *Chlorostilbon canivettii* (Lesson, 1832), *Colibri thalassinis* (Swainson, 1827), *Cyananthus latirostris* (Swainson, 1827), *C. sordidus* (Gould, 1859), *Eugenes fulgens* (Swainson, 1827), *Hylocharis leucotis* Vieillot, 1818, *Selasphorus platycercus* (Swainson, 1827), *S. rufus* (Gmelin, 1788), and *S. sasin* (Lesson, 1829). This mite has recently been reported from the Glittering-throated Emerald *Amazilia fimbriata* (Gmelin, 1788) and the Glittering-bellied Emerald *Chlorostilbon lucidus* (Shaw, 1812) in the Cerrado Region, Brazil (Kanegae et al., 2008), and it is the only species of the genus *Proctophyllodes* Robin, 1877 known from the family Trochilidae. It is possible that the mites from all these hosts could represent a complex of several cryptic species; however, more studies are required to resolve this question. *P. huitzilopchtlii* is relatively rare on the firecrowns in the explored region (Table 1). Taking into account that this is the only species of Proctophyllodinae occurring on hummingbirds, while the absolute majority of the species-rich genus *Proctophyllodes* is distributed on passerines (Atyeo and Braasch, 1966), it is quite reasonable to conclude that the ancestor of this species was transferred to hummingbirds from some passerine hosts.

The absence of any representatives of Pterodectinae, the second proctophyllodid subfamily, on the Green-backed Firecrown in the explored region is quite surprising. Pterodectine feather mites are very common ectoparasites of hummingbirds, and 1 host species usually bears several different species from this subfamily (Park and Atyeo, 1975). All pterodectines associated with hummingbirds constitute the tribe Rhamphocaulini which include 8 genera (Mironov, 2009): *Allodectes* Park et Atyeo, 1972, *Rhamphocaulus* Park et Atyeo, 1971, *Schizodectes* Park et Atyeo, 1973, *Sclerodectes* Park et Atyeo, 1973, *Syntomodectes* Park et Atyeo, 1971, *Toxerodectes* Park et Atyeo, 1971, *Trochilodectes* Park et Atyeo, 1971, *Xynonodectes* Park et Atyeo, 1971. Mironov (2009) proposed a preliminary hypothesis about the origin and dispersion of mites of the subfamily Pterodectinae on their hosts. He suggested that this subfamily originated on the ancestors of Passeriformes. The origin and subsequent diversification of 2 major phylogenetic branches of pterodectines (Pterodectini and Rhamphocaulini) was correlated with 2 main taxonomic group of avian hosts, passerines (Passeriformes) and hummingbirds (Apodiformes: Trochilidae) respectively, although on the latter hosts these mites are of secondary origin. In the phylogeny, host associations and geographic distribution of pterodectines predominantly associated with passerines generally correspond to the phylogeny and historical biogeography of the order Passeriformes. The current distribution of pterodectines among passerines

was realized by cospeciation with their hosts, and also by numerous cases of switching to new host taxa, mainly within Passeriformes, but also to birds of other orders (Mironov, 2009).

The effect of parasite infection on the energetic balance of hummingbirds is completely unknown. Studies have demonstrated that parasites can increase (Nilsson, 2003; Devevey et al., 2008) or decrease (Heaworth et al., 1988) host metabolism. An increase of metabolic rate could be achieved indirectly through the reduction of plumage insulation due to the ectoparasite infection (Booth et al., 1993) or a direct effect of gastrointestinal parasites (Kristan and Hammon, 2000). An increase of energy expenditures in hummingbirds inhabiting temperate zones could decrease dramatically their chances of survival, especially in winter. In order to assess the magnitude of the parasite impact on *S. sephaniodes* more studies are needed.

Literature cited

- Atyeo, W. T. and N. L. Braasch. 1966. The feather mite genus *Proctophyllodes* (Sarcoptiformes: Proctophyllodidae). Bulletin of the University of Nebraska State Museum 5:1-354.
- Besprozvannyk, V. V. 1994. The life cycle of *Mosesia longicirrus* sp. n. (Trematoda: Lecithodendriidae) in the south of the Russian Far East. Parazitologiya 28:99-104.
- Booth, D. T., D. H. Clayton and B. A. Block. 1993. Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 253:125-129.
- Bush, A., K. Lafferty, J. Lotz and A. Shostack. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. Journal of Parasitology 83:575-583.
- Czaplinski, B. and C. Vaucher. 1994. Family Hymenolepididae Ariola, 1899. In Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates, L. F. Khalil, A. Jones and R. A. Bray (eds.). The Natural History Museum London. CAB International. U.K. p. 595-663.
- Dalgleish, R. C. and R. D. Price. 2003. Two new species of *Myrsidea* (Phthiraptera: Amblycera: Menoponidae) from hummingbirds (Apodiformes: Trochilidae). Occasional Papers of the Western Foundation of Vertebrate Zoology 6:1-9.
- Del Hoyo, J., A. Elliot and J. Sargatal. 1999. Handbook of the birds of the world. Vol. 5. Barn owls to Hummingbirds. Lynx Editions. España, Barcelona. 759 p.
- Devevey, G., H. Niculita-Hirzel, F. Biollaz, C. Yvon, M. Chapuisat and P. Christe. 2008. Developmental, metabolic and immunological costs of flea infestation in the common vole. Functional Ecology 22:1091-1098.
- Fraga, R. M., A. E. Ruffini and D. Grigera. 1997. Interacciones

- entre el picaflor rubí *Sephanoides sephanioides* y plantas del bosque subantártico en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Hornero* 14:224-234.
- Grass, C. L. and R. D. Montgomerie. 1981. Hummingbird foraging behavior: decision-making and energy regulation. *In* Foraging Behavior: Ecological, ethological and psychological approaches, A. C. Kamil and T. D. Sargent (eds.). Garland STMP. New York p. 159-194.
- Gaud, J. and W. T. Atyeo. 1996. Feather mites of the world (Acarina, Astigmata): the supraspecific taxa. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, Annales, Sciences Zoologiques* 277:1-193.
- Hayworth, A. M., C. van Riper III and W. W. Weathers. 1987. Effects of *Plasmodium relictum* on the metabolic rate and body temperature in canaries (*Serinus canarius*). *Journal of Parasitology* 77:850-853.
- Kanegae, M. F., M. P. Valim, M. A. Fonseca, M. A. Marini and N. M. S. Freire. 2008. Feather mites (Acari: Astigmata) on birds of Cerrado in Distrito Federal, Brazil. *Biota Neotropica* 8:31-39.
- Krantz, G. W. 1978. A manual of acarology (2nd. ed.). Oregon State University Bookstores. Corvallis. Oregon. 509 p.
- Kristan, D. H. and K. A. Hammond. 2000. Combined effects of cold exposure and sub-lethal intestinal parasites on host morphology and physiology. *Journal of Experimental Biology* 203:3495-3504.
- Lopez-Calleja, M. V., M. J. Fernandez and F. Bozinovic. 2003. The integration of energy and nitrogen balance in the hummingbird *Sephanoides sephanioides*. *Journal of Experimental Biology* 206:3349-3359.
- McMullen, D. B. 1936. A note on the life cycle of *Mosesia chordeilesia* n. sp. (Lecithodendriidae). *Journal of Parasitology* 22:295-298.
- Mironov, S. V. 2009. Phylogeny of feather mites of the subfamily Pterodectinae (Acariformes: Proctophyllodidae) and their host associations with passerines (Passeriformes). *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 313:97-118.
- Nilsson, J. 2003. Ectoparasitism in marsh tits: costs and functional explanations *Behavioral Ecology* 14:175-181.
- Park, C. K. and W. T. Atyeo. 1975. The pterodectine feather mites of hummingbirds: The genus *Xynonodectes* Park and Atyeo. *Journal of the Georgia Entomological Society* 10:128-144.
- Pyke, G. H. 1980. Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal Behavior* 29:861-867.
- Pritchard, M. H. and G. O. Kruse. 1982. The collection and preservation of animal parasites. University of Nebraska. Lincoln. 141 p.
- Schmidt, G. D. and M. D. Dailey. 1992. *Amazilolepis trinidadensis* gen. n., sp. n. (Cestoidea: Hymenolepididae) from the copper-rumped hummingbird, *Amazilia tobaci*, in Trinidad, West Indies. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 59:117-119.
- Smith-Ramirez, C. and J. A. Armesto. 1998. Nectivoria y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteacea) en Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:51-63.
- Travassos, L. 1921. Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica Brasileira. XV. Sobre as espécies brasileiras da Família Lecithodendriidae Oehner, 1911. *Archivos da Escola Superior de Agricultura e Medicina Veterinária, Niteroi* 1:73-79.
- Wolf, L. L. and F. R. Hainsworth. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology* 52:980-988.
- Yamaguti, S. 1958. *Systema Helminthum*. Volume 1. The Digenetic Trematodes of Vertebrates-Part 1. Interscience Publishers Inc. New York. 1575 p.
- Yamaguti, S. 1959. *Systema Helminthum*. The Cestodes of vertebrates. Vol II. Interscience Publishers Inc. New York. 860 p.



Research note

First record of the chytrid fungus in *Lithobates catesbeianus* from Argentina: exotic species and conservation

Primer registro del hongo quitridio en *Lithobates catesbeianus* de Argentina: especies exóticas y conservación

Romina Ghirardi^{1,2}✉, Javier Alejandro López^{2,3}, Pablo Augusto Scarabotti^{2,3}, Mónica Mirta Steciow^{1,4} and María Gabriela Perotti⁵

¹Instituto de Botánica Spegazzini, FCNyM-UNLP. Calle 53 N° 477, (1900) La Plata, Argentina.

²Instituto Nacional de Limnología, UNL-CONICET. Ciudad Universitaria, Paraje El Pozo, (3000) Santa Fe, Argentina.

³Departamento de Ciencias Naturales. Facultad de Humanidades y Ciencias, UNL. Ciudad Universitaria, Paraje El Pozo, (3000) Santa Fe, Argentina.

⁴Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. Av. 60 y 122, (1900) La Plata, Argentina.

⁵Laboratorio de Fotobiología, INIBIOMA (UNCOMA-CONICET). Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Argentina.

✉romighirardi@yahoo.com.ar

Abstract. Chytridiomycosis, a disease caused by the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* (*B.d.*), is recognized as one of the major factors of amphibian decline. Global trade of amphibians has been identified as one of the causes of *B.d.* spread, involving hundreds of species world wide. In this work we detected the presence of *B.d.* through histological examination on 5 out of 9 analyzed specimens of bullfrogs (*Lithobates catesbeianus*) from a farm in Santa Fe City (Argentina), deposited since 1993 in the herpetological collection of the Provincial Museum of Natural Sciences "Florentino Ameghino". Our finding represents the oldest record of *B.d.* for Argentina and the first case of the chytrid fungus infecting the exotic bullfrog in this country. We emphasize the importance of determining and monitoring the distribution and spread of *B.d.* in Argentina, particularly in areas where feral bullfrog populations have already been identified.

Key words: chytridiomycosis, biological invasion, Museum historical records, Argentina.

Resumen. La quitridiomycosis, enfermedad emergente producida por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (*B.d.*), es reconocida como uno de los factores causantes de la declinación de anfibios. El comercio mundial de anfibios ha sido señalado como una de las fuentes de dispersión de *B.d.* En este trabajo se detectó la presencia de *B.d.* en la especie exótica rana toro (*Lithobates catesbeianus*) mediante cortes histológicos en 5 de 9 ejemplares provenientes de un criadero de la ciudad de Santa Fe (Argentina), depositados y conservados desde 1993 en la Colección Herpetológica del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino". Este registro representa el hallazgo más antiguo de *B.d.* en Argentina y el primer caso de este hongo en la rana toro exótica en el país; por lo que enfatizamos la importancia de determinar y monitorear la distribución y dispersión de *B.d.*, particularmente en los sitios donde ya se han detectado poblaciones silvestres de rana toro.

Palabras clave: quitridiomycosis, invasiones biológicas, registros históricos de museos, Argentina.

There is increasing evidence that the amphibians trade is responsible for the spread of the global amphibian disease named chytridiomycosis, caused by the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* (*B.d.*) (Daszak et al., 2004; Fisher and Garner, 2007). Several works report the presence of *B.d.* in the pet trade, in Zoo animals, in introduced species, and in the laboratory animal trade,

among others (e.g. Mazzoni et al., 2003; Hanselmann et al., 2004; Garner et al., 2006; Picco and Collins, 2008).

The North American bullfrog *Lithobates catesbeianus*, is native to southeastern Canada, the eastern United States, and probably northeast Mexico, but it has been accidentally and intentionally introduced in at least 41 countries (Laufer et al., 2008). Introduced populations have been reported in several South America countries, where some *B.d.* infections were also recorded (Mazzoni et al., 2003; Hanselmann et al., 2004).

Recibido: 20 octubre 2010; aceptado: 11 mayo 2011

In the 1980s, a significant introduction of *L. catesbeianus* began with government promotion for aquaculture in Argentina. Nevertheless, by the mid 1990s few of the original farms remained active (Luchini, 1995) and no control programs were implemented for preventing frog escapes or releases from closed farms. Since 2005, several feral populations have been detected in natural and artificial wetlands of Argentina (Sanabria et al., 2010 and citations therein).

It is known that bullfrogs infected by *B.d.* are asymptomatic, and they spread the disease into new geographic regions (Mazzoni et al., 2003; Daszak et al., 2004; Hanselmann et al., 2004). With this knowledge, and considering the past and present *L. catesbeianus* farms in Argentina, we decided to study bullfrog specimens in Museum collections to track the historical presence of *B.d.* in the country. we report the oldest record of chytridiomycosis in Argentina.

We analyzed *B.d.* presence in 9 adult specimens of *L. catesbeianus* deposited in the herpetological collection of the Provincial Museum of Natural Sciences "Florentino Ameghino" (Santa Fe City, Argentina). The specimens came from a farm located in a suburban area in the north of Santa Fe (31° 30' S, 60° 40' W), and were donated to the Museum in 1993 (MFA-ZV 376, MFA-ZV 724 to 731; MFA-ZV: Museo Florentino Ameghino - Zoología de Vertebrados).

Skin patches of abdominal and ventral hind limbs were examined to detect fungal zoosporangia developing. Tissues were routinely processed for histology: 2 patches per individual (5 x 10 mm) were embedded in paraffin, and sectioned at 5 µm thickness with a rotation microtome (Reitcher), resulting in 90 samples -crystals- (5 slides per patch) that were stained with hematoxylin and eosin. The corneous epithelium of the tissue samples was examined for zoosporangia employing a stereo microscope (Leica DM 2500) following Berger et al. (1999).

Histological examination revealed the presence of *B.d.* in 5 out of 9 analyzed specimens. Infected specimens presented zoosporangia at different developmental stages at the stratum corneum. In addition, we observed some empty zoosporangia and zoosporangia with a discharge papilla oriented toward the skin surface (Figs. 1A, B and C).

Although it is unknown which amphibian species, if any, are immune to chytridiomycosis, experimental data show that bullfrogs are among the species capable of being infected by *B.d.* without progression to clinical disease symptoms or death (Daszak et al., 2004).

Bullfrogs are part of an increasingly centralized and expanded trade of live animals for food within South America and between South America and the United States (Mazzoni et al., 2003; Hanselmann et al., 2004). In

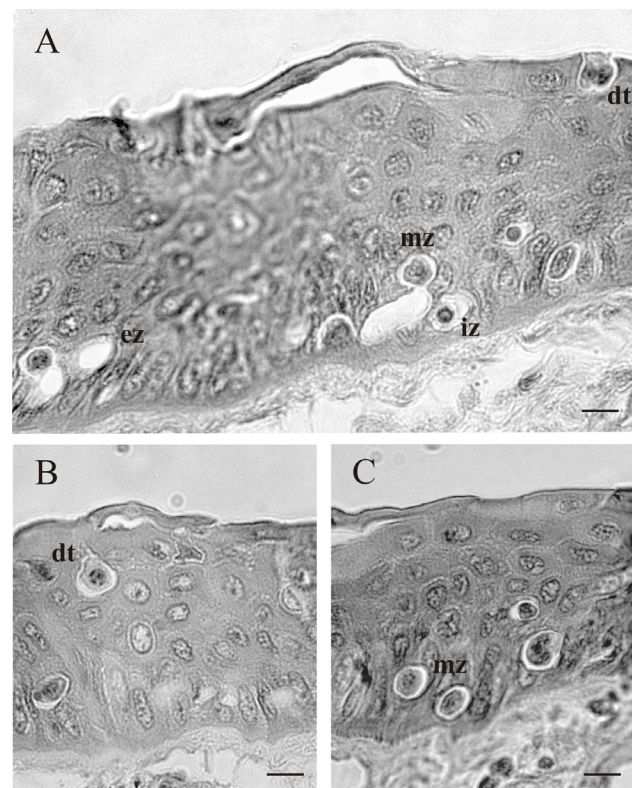


Figure 1. *Lithobates catesbeianus* skin sections. (A), zoosporangia at different developmental stages: immature zoosporangia (iz), mature zoosporangia (mz), empty zoosporangia (ez), and mature zoosporangia projecting discharge tube (dt). (B), detail of mature zoosporangia developing discharge tube (dt) oriented toward skin surface. (C), mature zoosporangia (mz). Scale bar= 12 µm.

Argentina, even though chytridiomycosis represents one of the most dangerous emerging diseases for this group of organisms, veterinary control of introduced amphibians to detect *B.d.* or ranavirus (another amphibian infectious disease, see Schloegel et al., 2009) are not on the agenda of governmental agencies.

On the one hand, the first account of chytridiomycosis in Argentina was detected by Herrera et al. (2005) in a dead native amphibian, *Leptodactylus latrans*, collected in 2002. Since then, specimens belonging to 6 different native species were found infected in the country (Arellano et al., 2009; Ghirardi et al., 2009 and citations therein). On the other hand, feral populations of *L. catesbeianus* have been found in or near 5 of the localities where the chytrid fungus was found infecting native species (Sanabria et al., 2010 and citations therein).

As bullfrogs are effective invaders and vectors of several diseases, testing the infection's prevalence in bullfrogs, and monitoring their trade and release, will further contribute to understanding the role of the commercial trade in moving

of pathogens in our ecosystems (Brooks et al., 2006; Picco and Collins, 2008). The spread of this disease may affect the persistence of native vertebrates in natural habitats (Sigala-Rodriguez and Greene, 2009).

We cannot conclude that the bullfrog introduction is the origin of *B.d.* presence in Argentina, because not every location with positive records of chytridiomycosis experienced bullfrog invasions and because more exhaustive monitoring is necessary to evaluate whether there is a correlation between bullfrog and *B.d.* presence in Argentina. But the introduced and farmed amphibians can be released accidentally or escape with the consequent risk for native fauna (Laufer et al., 2008). So, we emphasize the importance of monitoring the distribution and spread of *B.d.* in Argentina, focusing on conservation efforts to native anuran species and, particularly, on those areas where feral bullfrog populations have been identified. Strict regulations for the transportation and farm breeding of bullfrogs should be implemented to prevent the potential spreading of *B.d.* by *L. catesbeianus*.

We thank the Provincial Museum of Natural Sciences "Florentino Ameghino", Santa Fe, Argentina, for allowing us to examine their Herpetological Collection. This study was funded by a grant to M. G. Perotti from CONICET, Argentina (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) (PIP 01-00513).

Literature cited

- Arellano, M. L., D. P. Ferraro, M. M. Steciow and E. O. Lavilla. 2009. Infection by the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in the yellow belly frog (*Elachistocleis bicolor*) from Argentina. *Herpetological Journal* 19:217-220.
- Berger, L., R. Speare and A. Kent. 1999. Diagnosis of chytridiomycosis in amphibians by histologic examination. <http://www.jcu.edu.au/school/phtm/PHTM/frogs/histo/chhisto.htm>. Accessed: 13.VII. 2010.
- Brooks, D. R., D. A. McLennan, V. León-Régagnon and E. Hoberg. 2006. Phylogeny, ecological fitting and lung flukes: helping solve the problem of emerging infectious diseases. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:225-233.
- Daszak, P., A. Strieby, A. A. Cunningham, J. E. Longcore, C. C. Brown and D. Porter. 2004. Experimental evidence that the bullfrog (*Rana catesbeiana*) is a potential carrier of chytridiomycosis, an emerging fungal disease of amphibians. *Herpetological Journal* 14:201-207.
- Fisher, M. C. and T. W. J. Garner. 2007. The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced amphibians species. *Fungal Biology Review* 21:2-9.
- Garner, T. W. J., M. W. Perkins, P. Govindarajulu, D. Seglie, S. Walker, A. A. Cunningham and M. C. Fisher. 2006. The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letters* 2006:1-5.
- Ghirardi, R., J. N. Lescano, M. S. Longo, G. Robledo, M. M. Steciow and M. G. Perotti. 2009. *Batrachochytrium dendrobatidis* in Argentina: first record in *Leptodactylus gracilis* and another record in *Leptodactylus ocellatus*. *Herpetological Review* 40:175-176.
- Hanselmann, R., A. Rodriguez, M. Lampo, L. Fajardo-Ramos, A. A. Aguirre, A. M. Kilpatrick, J. P. Rodriguez and P. Daszak. 2004. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in Venezuela. *Biological Conservation* 120:115-119.
- Herrera, R. A., M. M. Steciow and G. S. Natale. 2005. Chytrid fungus parasitizing the wild amphibian *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) in Argentina. *Diseases of Aquatic Organisms* 64:247-252.
- Laufer, G., A. Canavero, D. Nuñez and R. Maneyro. 2008. Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) invasion in Uruguay. *Biological Invasions* 10:1183-1189.
- Luchini, L. 1995. Situación de la ranicultura en la República Argentina. *Technofrog* 95:3-14.
- Mazzoni, R., A. A. Cunningham, P. Daszak, A. Apolo, E. Perdomo and G. Speranza. 2003. Emerging pathogen of amphibians in frogs (*Rana catesbeiana*) farmed for international trade. *Emerging Infectious Diseases* 9:995-998.
- Picco, A. M. and J. P. Collins. 2008. Amphibian commerce as a likely source of pathogen pollution. *Conservation Biology* 22:1582-1589.
- Sanabria, E. A., Y. Ripoll, M. Jordan, L. B. Quiroga, M. Ariza, M. Guillemain, M. Perez and H. Chávez. 2011. A new record for American Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in San Juan, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:311-313.
- Schloegel, L. M., A. M. Picco, A. M. Kilpatrick, A. J. Davies, A. D. Hyatt and P. Daszak. 2009. Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation* 142:1420-142.
- Sigala-Rodriguez, J. J. and H. W. Greene. 2009. Landscape change and conservation priorities: Mexican herpetofaunal perspectives at local and regional scales. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:231-240.



Research note

New localities and altitudinal records for the snakes *Oxyrhopus petolarius*, *Spilotes pullatus*, and *Urotheca fulviceps* in Talamanca, Costa Rica

Nuevas localidades y registros de elevación de las serpientes *Oxyrhopus petolarius*, *Spilotes pullatus* y *Urotheca fulviceps* en Talamanca, Costa Rica

José F. González-Maya³✉, Josue Cardenal-Porras¹, Sarah A. Wyatt^{1,2} and Juan Mata-Lorenzen¹

¹Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras, ProCAT Internacional. Las Alturas, Coto Brus & Finca Bellavista, La Florida, Osa, Puntarenas, Costa Rica.

²Yale School of Forestry and Environmental Studies, 195 Prospect Street, New Haven, CT 06511, USA.

³Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria. Apartado postal 70-275, 04510 México, D. F., México.

✉jfgonzalez@procat-conservation.org

Abstract. Distribution records are the basis for conservation planning and species conservation assessments. New locality and elevation records are reported for 2 dipsadid snakes (*Oxyrhopus petolarius* and *Urotheca fulviceps*) and 1 colubrid (*Spilotes pullatus*) from the Talamanca mountain range of Costa Rica as established by direct sightings. These new records represent important additions to the knowledge of the species and more generally for the Talamanca ecoregion.

Key words: Calico, Colubridae, Dipsadidae, Glasstail, La Amistad, rat-snake.

Resumen. Los registros de distribución de especies son la base para la planificación y evaluación del estado de conservación de éstas y los ecosistemas en que habitan. Se presentan 3 nuevas localidades y registros de elevación de 2 especies de dipsádidos (*Oxyrhopus petolarius* y *Urotheca fulviceps*) y 1 especie de colúbrido (*Spilotes pullatus*) en la cordillera de Talamanca, con base en observaciones directas. Estos registros representan importantes adiciones tanto para la ecoregión de Talamanca, como para el aumento significativo en el conocimiento de estas especies.

Palabras clave: Calico, Colubridae, Dipsadidae, Glasstail, La Amistad, serpiente ratonera.

Distribution records are the basis for species status assessment and conservation planning, and accurate information about species' ranges is necessary for understanding assemblages, biogeography and natural history (Anderson et al., 2003, Drechslera et al., 2007). Snake species in the tropics are, in general, poorly known due to the low research interest in the group, particularly their ecology, distribution, and conservation (Wasko and Sasa, 2008); therefore, there are important gaps in the information necessary to better understand the real conservation status of these reptiles.

The family Colubridae is comprised of 234 genera globally (J. Craig Venter Institute, 2010) and 19 in Costa Rica, with 39 species confirmed in the country (Bolaños et al., 2009). The family Dipsadidae includes 700 species distributed in 92 genera globally (Vidal et al., 2010) and 65 species in 24 genera for Costa Rica (Bolaños et al.,

2009). *Oxyrhopus petolarius* is an uncommon, terrestrial, oviparous snake distributed from Veracruz, México to Brazil, Perú, Bolivia, and Argentina (Solórzano, 2004). In Costa Rica, it inhabits the Caribbean and Pacific lowlands with most confirmed records from the Northeastern Caribbean slope (Savage, 2002). *Urotheca fulviceps* is a rare and patchily distributed species ranging from Costa Rica to western Ecuador and northwestern Venezuela; in Costa Rica, it is only known from few localities on the Central Pacific slope, the Osa Peninsula (Savage, 2002), and the Tilarán Mountains (Solórzano, 2004). *Spilotes pullatus* is a large snake distributed from Tamaulipas, México, to Bolivia, Ecuador, Paraguay, and Argentina (Solórzano, 2004); in Costa Rica, it is present on both the Pacific and Caribbean slopes, mainly in the lowlands and driest portions of the northwestern region (Savage, 2002) with some color differences for the few specimens known from the humid portions of the country (Solórzano, 2004). The geographic ranges of *O. petolarius* and *S. pullatus*

Recibido: 08 agosto 2010; aceptado: 14 febrero 2011

are relatively well known in Costa Rica with multiple confirmed records in several localities, while there is little information and few records of *U. fulviceps* in the country. Information on the altitudinal distribution of the 3 species is scarce; however, on the basis of location records and the literature, it is inferred that *O. petolarius* is distributed from sea-level to 1 200 m and *S. pullatus* from sea-level to 1 500 m (Solorzano, 2004). There is variable information on the altitudinal range of *U. fulviceps* with records at 20 and 80 m in Costa Rica, 0-600 m in Venezuela, and unconfirmed records in pre-montane zones (800-2 023 m) of Colombia (Myers, 1974).

All 3 species are relatively easy to identify in the field because they have prominent identifying characteristics. *S. pullatus* is a large snake (total maximum length of 260 cm) with a typical color that is unique to the species; in Costa Rica, it can only be confused with larger species (i.e. *Chironius grandisquamis*, *Clelia clelia*, *Drymarchon melanurus*, *Lampropeltis triangulum*, and *Pseustes poecilonotus*; Solorzano, 2004), but its distinctive coloration makes for easy field identification. *O. petolarius* is a medium-sized snake (total maximum length of 120 cm) with similar coloration to false coral snakes (i.e. *Erythrolampis bizona*, *E. mimus*, *Liophis ephinephalus*, *Rhinobothryum bovallii*, *Scaphiodontophis annulatus*, *Siphlophis compressus*, *Tantilla supracincta*, and *Urotheca euryzona*; Solorzano, 2004); however, its distinct color pattern, size, and scale configuration make it difficult to confuse with similar species. Lastly, *U. fulviceps* is a

small snake (maximum total length 65 cm) only confused with other species in the same genus; however, it has a distinctively striped dorsum and head cap extended from 3 to 4 scales onto the neck and presents temporal 1+2 (Solórzano, 2004).

The Talamanca mountain range, or Talamanca eco-region, ranging from 0 to 3 280 m a.s.l., is located in southeastern Costa Rica and western Panama, and it separates the Pacific and Caribbean sides of both countries. The area, also known as La Amistad (the name of both a National Park and a Biosphere Reserve in Costa Rica), encompasses the largest remaining area of montane rainforest in southern Mesoamerica and is on several global conservation priority lists, including UNESCO World Natural Heritage, UNESCO Man and the Biosphere Reserve, WWF Global 200 Ecoregions, among others (González-Maya and Mata-Lorenzen, 2008).

During extensive conservation planning field work in the Talamanca mountain range from 2006 to 2010, *O. petolarius* and *U. fulviceps* were each seen once, while individuals of *S. pullatus* were seen twice on the Pacific slope. An adult male *O. petolarius* was captured in 2006 in Altamira, Buenos Aires, Puntarenas at 9° 1' 45.71" N and 83° 0' 29.82" W at 1 334 m a.s.l. (Figs. 1, 2c). An adult female of *U. fulviceps* was captured in 2008 at Finca Las Alturas del Bosque Verde, Sector La Escuadra, near Las Alturas, Coto Brus, Puntarenas at 9° 0' 13.43" N and 82° 56' 6.19" W at 1 578 m a.s.l. (Figs. 1, 2b). Lastly, 2 male adults of *S. pullatus* were captured at Finca Las Alturas

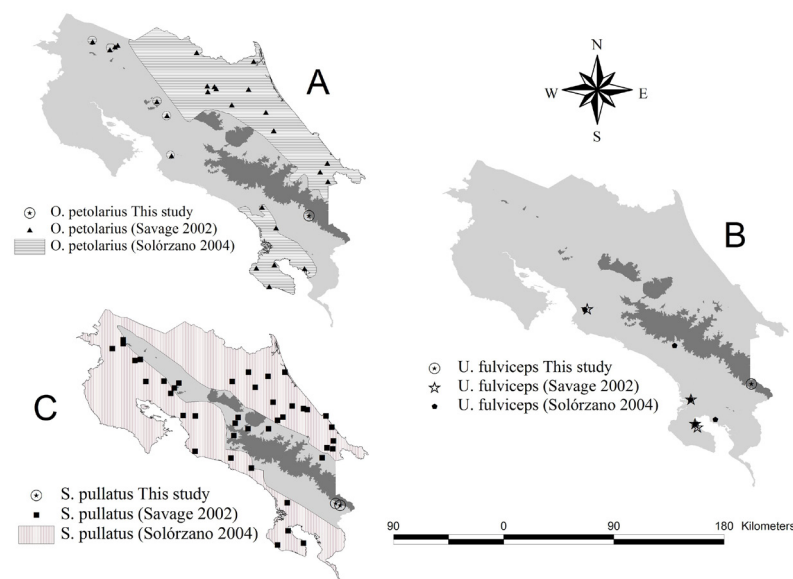


Figure 1. Maps of Costa Rica showing previously recorded locations and new localities from this article for *S. pullatus*, *U. fulviceps*, and *O. petolarius*.

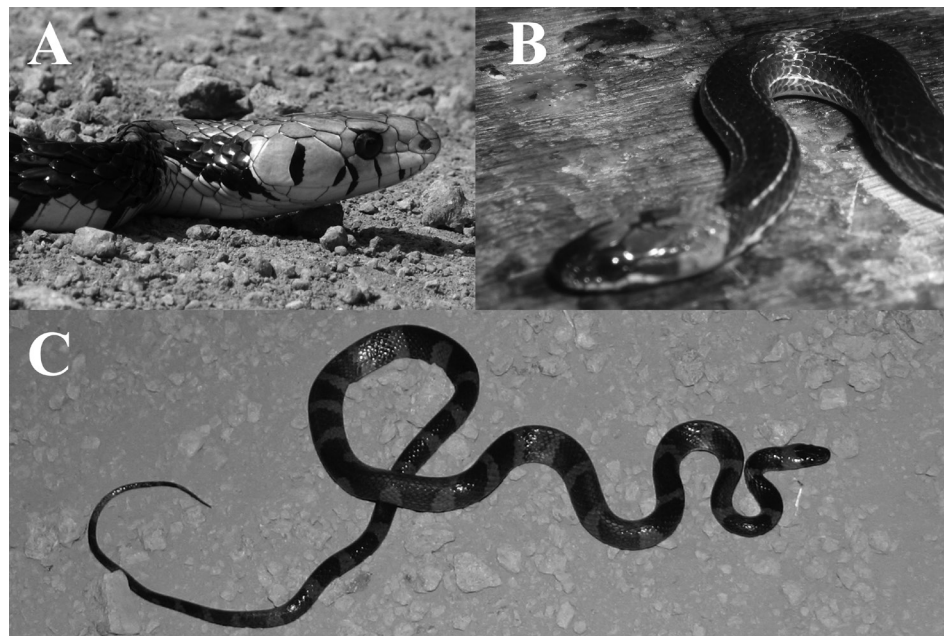


Figure 2. Specimens of *S. pullatus* (A), *U. fulviceps* (B), and *O. petolari* (C) from Finca Las Alturas (A, B) and Altamira (C).

del Bosque Verde, Las Alturas, Coto Brus, Puntarenas; the first specimen was captured in 2008 at 8° 56' 28.86" N and 82° 50' 17.42" W at 1 372 m a.s.l., and another was captured in 2010 at 8° 56' 8.96" N and 82° 49' 28.36" W at 1 370 m a.s.l. (Figs. 1, 2a).

These records add 3 new species to the known herpetofauna of the Talamanca eco-region. In addition to increasing the known geographic range of these species for Costa Rica, the records for *U. fulviceps* and *O. petolari* represent new altitudinal records, expanding the altitudinal range of these 2 species in the country to 1 498 m a.s.l and 636 m a.s.l., respectively.

We would like to thank the administration, owner, and staff of Finca Las Alturas del Bosque Verde for their continued support and partial funding of the projects included in this note. Also, thank you to all MINAET park guards and staff, especially from ACLA-P. Special thanks to Nelson Elizondo and Luis Sanchez for their continued support of our work. Thanks to Daniel Corrales for his support and assistance and to Amancay Cepeda, Jan Schipper, and Mauricio González for their valuable support and input on this manuscript.

Literature cited

- Anderson, R., D. Lewc and T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162:211-232.
- Bolaños, F., J. M. Savage and G. Chaves. 2009. Amphibians and Reptiles of Costa Rica. *Listas Zoológicas Actualizadas* UCR. Museo de Zoología UCR. San Pedro, Costa Rica. Last updated on October 15, 2009. <http://museo.biologia.ucr.ac.cr/Listas/LZAPublicaciones.htm>; last access: 01.VIII.2010
- Drechsler, M., F. Wätzold, K. Johst, H. Bergmann and J. Settele. 2007. A model-based approach for designing cost-effective compensation payments for conservation of endangered species in real landscapes. *Biological Conservation* 140:174-186.
- González-Maya, J. F. and J. Mata-Lorenzen. 2008. Dung-beetles from the Zona Protectora Las Tablas, Talamanca, Costa Rica. *Checklist* 4:458- 463.
- J. Craig Venter Institute. 2010. The Reptiles Database. Online: <http://www.jcvi.org/reptiles/search.php>; last access: 10.X.2010.
- Myers, C. W. 1974. Systematics of *Rhadinaea* (Colubridae), a genus of new world snakes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153:1-262.
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica*. University of Chicago Press, Chicago and London. 954 p.
- Solórzano, A. 2004. *Serpientes de Costa Rica: distribución, taxonomía e historia natural*. Instituto Nacional de Biodiversidad. 792 p.
- Vidal, N., M. Dewynter and D. J. Gower. 2010. Dissecting the major American snake radiation: A molecular phylogeny of the Dipsadidae Bonaparte (Serpentes, Caenophidia). *Comptes Rendus Biologies* 333:48-55.
- Wasko, D. and M. Sasa. 2008. Activity patterns of a neotropical ambush predator: spatial ecology of the Fer-de-lance (*Bothrops asper*, Serpentes: Viperidae) in Costa Rica. *Biotropica* 41:241-249.



Nota científica

Conocimiento actual sobre la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en el estado de Durango, México

Current status of knowledge on the neotropical otter (*Lontra longicaudis annectens*) in Durango, Mexico

Juan F. Charre-Medellín¹✉, Celia López-González², Abraham Lozano² y Ana Fabiola Guzmán³

¹Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Ciudad Universitaria, 58194 Morelia Michoacán, México.

²CIIDIR Unidad Durango, Instituto Politécnico Nacional. Sigma 119, Fracc. 20 de Noviembre II, 34220 Durango, Durango, México.

³Laboratorio de Arqueozoología M. en C. Ticul Álvarez Solórzano, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia. Moneda 16, Col. Centro, 06060 México, D. F., México. Dirección actual: Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prol. Carpio y Plan de Ayala, 11340 México, D. F., México.

✉jfcharre@yahoo.com.mx

Resumen. Se revisó el estado del conocimiento sobre la distribución de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) para el estado de Durango, México, con base en bibliografía previa y 2 nuevos registros basados en excretas. Sólo 3 de los reportes históricos disponibles estuvieron documentados con evidencia física u observaciones. El análisis de las excretas reveló principalmente restos de peces, en su mayoría nativos. *Catostomus plebeius*, *Campostoma ornatum*, *Gila conspersa*, *Carassius auratus* y *Scartomyzon austrinus* no se habían registrado previamente en la dieta de *L. longicaudis* en México. La presencia de la nutria neotropical en las partes altas y media de 3 grandes cuencas (Mezquital-San Pedro, Nazas y Grande de Santiago) apunta a la importancia de preservar las cabeceras de estos ríos, donde la nutria puede persistir aún cuando sus partes bajas tengan un fuerte efecto antropogénico.

Palabras clave: registros, distribución, dieta, río Mezquital, río Nazas, río Grande de Santiago.

Abstract. An update on the state of knowledge on the neotropical otter (*Lontra longicaudis*) for the state of Durango, Mexico is presented based on the revision of literature reports and the addition of 2 new records. Upon revision, only 3 of the previous reports are supported by physical evidence or observations; and 2 more are newly documented records based on scats. Analysis of these samples indicated that the main items consumed by otters in Durango were mostly native fishes. *Catostomus plebeius*, *Campostoma ornatum*, *Gila conspersa*, *Carassius auratus* and *Scartomyzon austrinus* had not been recorded previously in the neotropical otter's diet. Neotropical otters are able to persist at the headwaters of at least 3 major basins (San Pedro-Mezquital, Nazas, and Grande de Santiago) even though strong anthropogenic disturbances have already occurred downstream, thus pointing to the need of effective conservation strategies for these areas.

Key words: otter records, distribution, diet, Río Mezquital, Río Nazas, Río Grande of Santiago.

La nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) presenta una amplia distribución, desde el norte de México hasta el sur de Uruguay, Paraguay y a lo largo de la porción norte de Argentina, hasta la provincia de Buenos Aires (Larivière, 1999). En México se distribuye la subespecie *annectens*, que se encuentra por la vertiente del Pacífico desde Chihuahua hasta Oaxaca, en donde su distribución se amplía a la vertiente del golfo de México hasta Tamaulipas, (Gallo, 1997).

Lontra longicaudis se encuentra asociada principalmente a cuencas de ríos con aguas claras, se presenta también en lagunas de agua dulce, y en algunas lagunas costeras de Sinaloa, Guerrero, Veracruz y Yucatán (Sánchez et al., 2007). Comúnmente habita ríos de corriente lenta o relativamente rápida, caudalosos o incluso arroyos secundarios (Sánchez et al., 2007). A menudo se halla desde los 300 hasta los 1 500 m sobre el nivel del mar, en México ha sido registrada arriba de los 2 000 m (Santos-Moreno et al., 2003; Servín et al., 2003), siendo 3 000 m la mayor altitud en la cual se ha observado en Argentina (Eisenberg y Redford, 1999; Larivière, 1999).

Recibido: 15 septiembre 2010; aceptado: 26 enero 2011

Esta especie es versátil, tolera modificaciones ambientales y ocupa áreas cercanas a zonas de actividad humana; sin embargo, las mayores densidades poblacionales se encuentran en áreas con extensas redes acuáticas, baja contaminación química y orgánica, y bajas densidades humanas (Larivière, 1999). Se alimentan principalmente de peces, crustáceos y moluscos y son consumidoras oportunistas de pequeños mamíferos, aves, reptiles, insectos e inclusive frutos (Larivière, 1999; Quadros y Monteiro-Filho, 2000; Gallo et al., 2008).

La información disponible sobre nutrias en Durango se restringía a sólo 3 localidades que registra Gallo (1997) y 1 de Servín et al. (2003). Como parte de los trabajos de campo en el estado de Durango en 1994 y 2009, se recolectaron muestras de excretas de *L. longicaudis* en 2 localidades más, una en el sur y otra en el centro del estado, en 2 cuencas distintas.

La lectura de la información presentada por autores previos y la revisión de la bibliografía en la que Gallo (1997) se basó revelan algunas inconsistencias. Por ello, los objetivos de este trabajo son: 1), documentar los 2 nuevos registros de *L. longicaudis* en Durango con algunos datos sobre su dieta y 2), reevaluar los registros de la bibliografía con el fin de establecer su confiabilidad.

Sitios de estudio. Se recolectó una muestra de excretas ($n=19$) de *L. longicaudis* el 6 de mayo de 1994 en el cañón de Pichagua (río Ramos), municipio de Santiago Papasquiaro, 22.7 km N, 3.0 km O Santiago Papasquiaro, altitud aproximada sobre el nivel del mar 1 660 m ($25^{\circ}14'57.5''N$, $105^{\circ}27'3.5''O$). Una segunda muestra consistió de una excreta tomada el 10 de mayo de 2009 sobre el río Mezquital, 14.5 km N, 2.25 km E Candelaria del Alto, municipio de Mezquital, Durango, 1 092 m ($23^{\circ}12'7''N$, $104^{\circ}30'55.3''O$, Fig. 1). Con el fin de aportar elementos sobre la alimentación de *L. longicaudis* en Durango, las 2 muestras fueron llevadas para su análisis al laboratorio, donde se disgregaron en agua para separar los componentes óseos con ayuda de un cernidor metálico con luz de malla de 0.425 mm. El material óseo se enjuagó con agua amoniacal, luego con agua corriente, y se dejó secar a temperatura ambiente. Esta técnica, que es empleada en el Laboratorio de Arqueozoología para analizar excretas que no presentan pelo o músculo, evita aumentar la fragilidad de los huesos con tratamientos más agresivos. Los elementos fueron separados y clasificados por grupos, y se identificaron hasta donde fue posible, en la colección osteológica de comparación del Laboratorio de Arqueozoología M. en C. Ticul Álvarez Solórzano, del Instituto Nacional de Antropología e Historia en la ciudad de México. Para la nomenclatura de los peces se siguió a Miller et al. (2005).

Se examinó la bibliografía disponible con el fin de evaluar los registros previos de la especie para el estado de

Durango. La revisión más reciente sobre el conocimiento de las nutrias en México es la de Gallo (1997); presenta un mapa en el que se muestran 3 registros para el estado de Durango e incluye una lista de localidades en México donde las nutrias estaban presentes hasta ese momento. Para Durango se indican 3 sitios que no corresponden exactamente con los puntos del mapa: 1), río San Diego, cerca de Pueblo Nuevo, “perros de agua numerosos” (Baker y Greer, 1962); 2), río Nazas, Melchor Ocampo, rastros (Leopold, 1959) y 3), río Mezquital, Reserva de La Michilía; este último es una comunicación personal de J. Servín, quien “obtuvo una piel de nutria cazada ahí en 1986”. Posteriormente, Servín et al. (2003) registraron una nutria más del arroyo El Alemán “ $23^{\circ}20'2''N$, $104^{\circ}10'20''W$; 2 200 m de elevación”. Sin embargo, al examinar las referencias originales de estos registros, se encontraron algunas inconsistencias:

1. Río San Diego (Baker y Greer, 1962). Esta cita se refiere a comentarios que los pobladores de Pueblo Nuevo hicieron a Baker y Greer durante su trabajo de campo en esa región. Los autores no registran avistamientos o ejemplares, sólo la referencia oral de la gente del lugar: “*At the present time residents of western Durango report that this animal still lives in the deep canyons in streams that flow westwards. People living near Pueblo Nuevo described the otter as being numerous on the río San Diego, which flows southward to join the río de Acaponeta in Sinaloa*” (p.140), por lo que no se trata de un registro documentado por evidencia física ni por observación de expertos.

2. Río Nazas, Melchor Ocampo, rastros (Leopold, 1959). En Leopold (1959) no se encontró referencia alguna de nutrias para Durango; no obstante, en Hall y Kelson (1959) aparece la cita como “Durango: Melchor, Río Nazas (Pohle, 1920:95)”. Esta misma cita se da nuevamente en Baker y Greer (1962) y Hall (1981). Aunque en toda la bibliografía consultada la referencia al trabajo de Pohle da como año de publicación 1920, la publicación misma está fechada 1919. Al revisar el trabajo resultó evidente que la cita no se refiere a un rastro, sino a un ejemplar (BZM30624) depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Berlín, Alemania. Consultando con los encargados de dicho museo, se confirmó la existencia del ejemplar, un cráneo sin piel, recolectado el 26 de abril de 1900. El ejemplar que registra Pohle (1920) es un macho adulto, insólitamente grande, con peso de 14.75 kg, longitud basilar 113 mm y ancho zigomático 85 mm, capturado en “*Melchor, Zufluß des Río Nazas*” (Pohle, 1920). El único sitio sobre la cuenca del Nazas que de alguna manera corresponde a esta localidad es Melchor Ocampo, Durango ($25^{\circ}21'51.9''N$, $105^{\circ}15'27.6''O$, aproximadamente 1 650 m snm); se encuentra en la ribera del río Muñoz (SCT,

1994), afluente del Ramos, que actualmente desemboca en la Presa Lázaro Cárdenas (El Palmito), la cual, a su vez, vierte en el río Nazas. El ejemplar de Pohle (1920) fue capturado antes de la construcción de la presa (1946, Comisión Nacional del Agua, 2008), cuando el río Ramos se unía directamente al Nazas.

3. Río Mezquital, Reserva de La Michilía. Este registro es una comunicación personal de J. Servín a J. P. Gallo (1997), en la cual el primero dice haber obtenido una piel de nutria cazada en la reserva en 1986. Este ejemplar no parece estar depositado en ninguna colección, ni ha sido registrado formalmente en la literatura; sin embargo, se incluye por ser la observación de un experto.

4. Arroyo el Alemán, Reserva de la Michilía. El ejemplar registrado por Servín et al. (2003) es el CNMA38226, que se encuentra depositado en la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la UNAM y que fue examinado por uno de los autores de esta nota (A. Lozano). Se trata de una piel curtida, en buenas condiciones, de un animal cazado el 2 de enero de 1994. En la etiqueta del ejemplar se da como localidad: "Durango: Arroyo el Alemán, 45 km W Vicente Guerrero, Mpio. de SÚchil, 2 300 m". Ésta y la fecha coinciden con los datos que aparecen en el catálogo de preparador; no obstante, la publicación informa que el ejemplar fue cazado en "el Alemán creek (23°20'2"N, 104°10'20"W; 2 200 m elevation) in the municipality of SÚchil, 85 km SSE from Durango city, and 52 km west of Vicente Guerrero." Servín et al. (2003) señalan que éste es el único registro para Durango documentado con un ejemplar; si bien hay uno previo basado en el cráneo arriba mencionado, el de Servín y colaboradores ciertamente se refiere al único ejemplar depositado en colecciones mexicanas. Para tratar de establecer sin ambigüedad el sitio su captura, se estimaron las coordenadas de las 2 localidades que los autores registran (Servín et al., 2003) utilizando Google Earth 4.3.7284.3916 (beta), y se mapearon las coordenadas que ellos mismos proporcionan en su trabajo. Estas últimas corresponden, en efecto, al arroyo el Alemán, dentro de la Reserva de la Michilía, 2 200 m; sin embargo, de las 3 localidades mencionadas por distancia en kilómetros ninguna corresponde al arroyo el Alemán: "45 km W Vicente Guerrero" (23°44'20.4"N, 104°25'26.4"O, 1 658 m) se ubica sobre el río Temohaya y cerca del poblado de Boca del Mezquital; "52 km W Vicente Guerrero" (23°43'54.84"N, 104°25'26.4"O, 1 428 m) se localiza más al oeste, cerca del poblado de Los Bayos y "85 km SSE Durango [Capital]" se encuentra en 23°18'34.2"N, 104°19'41.1"O, 2 730 m, siendo la más cercana al arroyo el Alemán (aproximadamente 16 km OSO del mismo, aunque a mayor elevación). Consideramos que la localidad válida es la que se expresa como coordenadas en Servín et al (2003).

Resumiendo, después de revisar los datos disponibles se concluye que previo a los registros de *L. longicaudis* aquí presentados, existen 3 documentados para el estado de Durango: el de Servín, registrado por Gallo (1997) para la Reserva de La Michilía; el de Servín et al. (2003) de arroyo el Alemán (23°20'2"N, 104°10'20"O; 2 200 m), tributario de la cuenca del río Grande de Santiago, y el de Pohle (1920) de Melchor Ocampo, sobre el río Muñoz, afluente del Nazas (25°21'51.9"N, 105°15'27.9"O, aproximadamente 1 650 m). A ellos se agregan las 2 localidades aquí presentadas, la del río Ramos (25°14'57.5"N, 105°27'3.5"O), muy cercana a la de Pohle (1920) y en la misma cuenca, y la del río Mezquital (23°12'6.9" N, 104°30'55.3"O, 1 092 m) (Fig. 1).

Comentarios sobre la dieta y registros nuevos. El cañón del Pichagua se encuentra aproximadamente a medio camino entre la población de Santiago Papasquiaro y la presa Lázaro Cárdenas siguiendo el cauce del río. En la pared este de la parte sur del cañón se forma una pequeña playa asociada a un abrigo rocoso, en la que se encontraron las excretas de nutria. El examen macroscópico de las excretas reveló la presencia de varios individuos de diferente tamaño de los peces *Ictalurus pricei*, *Catostomus plebeius*, *Camptostoma ornatum*, *Gila conspersa* y *Carassius auratus*. Aunque en esta parte de la cuenca se capturaron e identificaron en 1994 y 1995 peces introducidos, como la trucha (*Micropterus salmoides*), el bagre (*Ictalurus punctatus*) y la carpa (*Carassius auratus*), el inventario de las especies identificadas indica que la mayoría son formas nativas.

La cuenca del río Mezquital-San Pedro tiene una longitud aproximada de 350 km a partir de la población de Nombre de Dios, Durango, hasta su desembocadura en la planicie costera del Pacífico, cerca de la ciudad de Tuxpan, Nayarit. La excreta se recolectó en una cañada rodeada de matorral subtropical; se encontró sobre una roca parcialmente inmersa a la mitad de una pequeña poza que forma el cauce del río (Fig. 2) y que está flanqueada por sabinos (*Taxodium mucronatum*). De la muestra se obtuvieron 327 elementos de los cuales 86 fueron identificables. La mayor parte de los componentes identificados fueron peces nativos de las especies *I. pricei* (1.2%), *Ictalurus* sp. (32.5%) y *Scartomyzon austrinus* (13.9%), así como el bagre introducido *Ictalurus punctatus* (4.6%). Los restos no identificables fueron de peces, ranas, un arácnido y pequeños crustáceos (47.8%).

A pesar de existir evidencia de que la nutria neotropical presenta una dieta muy variada, desde frutos en Brasil (Quadros y Monteiro-Filho, 2000), hasta aves en México (Gallo et al., 2008), la mayoría de los registros indican la presencia de peces y crustáceos como fuente principal de alimentación (Gallo-Reynoso, 1989; Macías-Sánchez, 2003; Botello

et al., 2006; Casariego-Madorell et al., 2008). En las muestras recolectadas y analizadas durante el presente trabajo la mayor parte de los componentes fueron peces nativos, a excepción de *Ictalurus punctatus* y *Carassius auratus*, que son introducidos. Las especies identificadas representan los primeros registros de estos peces dentro de la dieta de la nutria neotropical; 2 de éstos, (*Scartomyzon australinus* y *Catostomus plebeius*) no se localizan en la otra cuenca norteña estudiada en trabajos de dieta previos (Gallo et al., 2008; río Yaqui) ni en otras cuencas registradas por Gallo (1997) en el sur y este del país.

Actualmente, la Comisión Federal de Electricidad (2008) ha propuesto represar el cauce del río Mezquital-San Pedro en su parte baja; en caso de llevarse a cabo este plan, podría afectar de manera directa las poblaciones de la nutria que habitan a lo largo del cauce y sus afluentes, ya que son organismos que toleran poco la perturbación y contaminación de los cuerpos de agua donde habitan y dependen del estado de conservación de los mismos para sobrevivir (Soler, 2002). Así, se les ha considerado indicadores de alteración de las condiciones de los sistemas acuáticos, por lo que los estudios sobre esta especie proveen información oportuna sobre el estado de conservación de estos sistemas. El hecho de que la nutria neotropical se distribuya en las partes altas y medias de por lo menos 3 grandes cuencas (Nazas, Mezquital-San Pedro y Grande de Santiago) en el estado de Durango, indica que éstas se encuentran en buen estado de conservación y por lo tanto requieren de mayores esfuerzos para su protección. A pesar de que a través del tiempo las cuencas del Nazas y

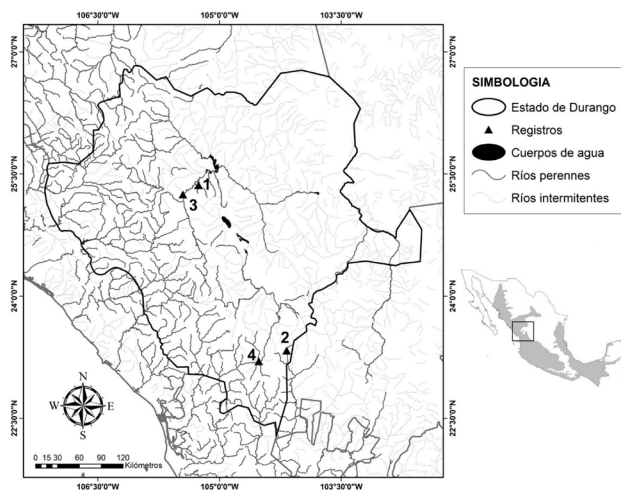


Figura 1. Distribución de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*, sombreado). Registros para el estado de Durango: 1, Pöhle (1920); 2, Servín et al. (2003); 3, río Ramos; 4, río Mezquital. Se omite el de J. Servín citado por Gallo (1997) por no contarse con la localidad exacta (modificado de Gallo-Reynoso, 2008).

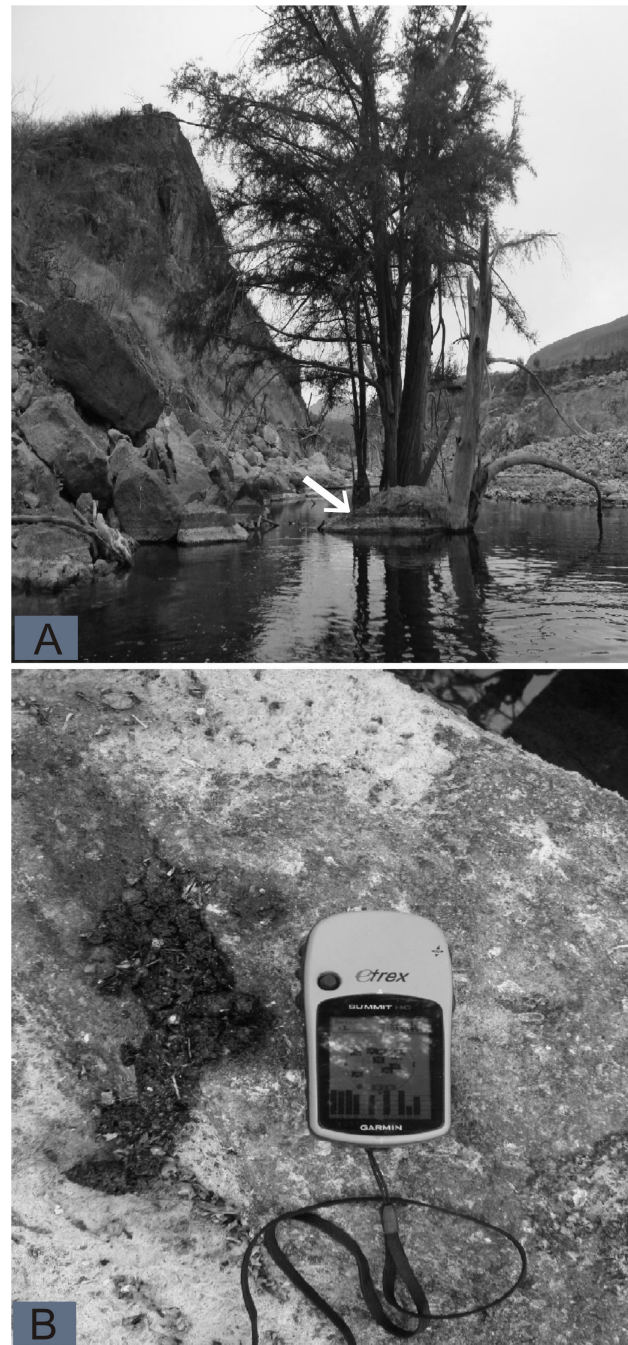


Figura 2. Sitio de recolección de la excreta de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) en el cauce del río Mezquital, en el estado de Durango, México. A, roca parcialmente inmersa a la mitad de una pequeña poza que forma el cauce del río, donde se recolectó la excreta (flecha); B, excreta *in situ*.

la del Grande de Santiago han sido altamente modificadas por efecto antropogénico, en sus partes altas y medias aún existen condiciones favorables para que las poblaciones de la nutria *L. longicaudis* se mantengan.

El presente trabajo fue financiado por CONABIO (Proyecto GT015) e Instituto Politécnico Nacional (SIP 2009-0443) a CLG. Agradecemos a las autoridades y habitantes de Candelaria del Alto, Durango, por permiternos trabajar en su comunidad; a F. Mayer y S. Janke, del Museo de Zoología de la Universidad de Berlín, y a F. A. Cervantes y Y. Hortelano de la Colección Nacional de Mamíferos, UNAM, por permitirnos el acceso a los ejemplares a su cargo. H. Jaik Urreza colaboró en la toma de muestras del río Mezquital, Ó. J. Polaco[†], en las del río Nazas. Miriam Espino prestó apoyo técnico para separar y clasificar las muestras del río Ramos. Agradecemos a J. P. Gallo y un revisor anónimo por los comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este manuscrito.

Literatura citada

- Baker, R. H. y J. K. Greer. 1962. Mammals of the Mexican state of Durango. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series 2:29-159.
- Botello, F., J. M. Salazar, P. Illoldi-Rangel, M. Linaje, G. Monroy, D. Duque y V. Sánchez-Cordero. 2006. Primer registro de la nutria neotropical de río (*Lontra longicaudis*) en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:133-135.
- Casariago-Madorell, M. A., R. List y G. Ceballos. 2008. Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens*) en la costa de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* 24:179-200.
- Comisión Federal de Electricidad. 2008. Cambio climático: acciones y oportunidades. Documento en línea <http://www.cfe.gob.mx/Paginas/Home.aspx>; última consulta: 15.IX.2009.
- Comisión Nacional del Agua. 2008. Tabla de las principales presas de México indicando capacidad de almacenamiento y uso, con características de la presa y serie de volumen útil almacenado anualmente al 1 de octubre para el periodo 1990-2007. Subdirección General de Programación. Elaborado a partir de datos de la Subdirección General Técnica, 2008. Documento en línea. http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Noticias/TM_PRESAS_PPALLES.xls; última consulta: 15.IX.2009.
- Eisenberg, J. F. y K. H. Redford. 1999. Mammals of the Neotropics, The Central Neotropics, vol. 3. University of Chicago Press, Illinois. 609.
- Gallo-Reynoso, J. P. 1989. Distribución y estado actual de la nutria o perro de agua (*Lontra longicaudis annectens* Major, 1897) en la sierra Madre del Sur, México. Tesis, maestría Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 196 p.
- Gallo, J. P. 1997. Situación y distribución de las nutrias en México, con énfasis en *Lontra longicaudis annectens* Major, 1897. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2:10-32.
- Gallo-Reynoso, J. P. 2008. Los perros de agua, perspectivas históricas. Conferencia magistral, IX Congreso Nacional de Mastozoología, 22 a 26 de septiembre de 2008, Autlán de La Grana, Jalisco.
- Gallo, J. P., N. N. Ramos-Rosas y O. Rangel-Aguilar. 2008. Depredación de aves acuáticas por la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*), en el río Yaqui, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:275-279.
- Hall, E. R. y K. R. Kelson. 1959. The mammals of North America, vol. 1. Ronald, New York. 1083 p.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America, vol. 1, segunda edición. John Wiley & Sons, New York. 600 p. + 90.
- Larivière, S. 1999. *Lontra longicaudis*. *Mammalian Species* 609:1-5.
- Leopold, A. S. 1959. Fauna silvestre de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D. F. 600 p.
- Macías-Sánchez, S. 2003. Evaluación del hábitat de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis* Olfers, 1818) en dos ríos de la zona centro de Veracruz. Tesis, maestría Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz.
- Miller, R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005. Freshwater fishes of Mexico. University of Chicago Press, Illinois. 490 p.
- Pohle, H. 1920. Die unterfamilie der Lutrinae. *Archiv für Naturgeschichte* 85A:1-247.
- Quadros, J. y L. A. Monteiro-Filho. 2000. Fruit occurrence in the diet of the Neotropical otter, *Lontra longicaudis* in southern Brazilian Atlantic forest and its implication for seed dispersion. *Mastozoología Neotropical* 7:33-36.
- Sánchez, O., R. A. Medellín, A. Aldama, B. Goettsch, J. Soberón y M. Tambutti. 2007. Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER). Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 170 p.
- Santos-Moreno, J. A., M. Briones-Salas, G. González-Pérez y T. de J. Ortiz. 2003. Noteworthy records of two rare mammals in sierra Norte de Oaxaca, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 48:312-313.
- SCT (Secretaría de Comunicaciones y Transportes). 1994. Carta estatal Durango, esc. 1:250,000, SCT, México, D. F.
- Servín, J., E. Chacón, N. Alonso-Pérez y C. Huxley. 2003. New records of mammals from Durango, México. *The Southwestern Naturalist* 48:136-138.
- Soler, A. 2002. Nutrias por todo México. *Biodiversitas* 43:13-14.



Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note

Desplazamientos en el nicho y la anisotropía del espacio ambiental: una nota precautoria

Jorge Soberón  and A. Townsend Peterson

Biodiversity Institute and Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas, Dyche Hall, 1345 Jayhawk Boulevard, Lawrence, KS 66045 USA.

 jsoberon@ku.edu

Abstract. The anisotropic structure of climatic space may cause significant (and to a large extent unappreciated) non-evolutionary niche shifts. This can be seen mostly in the context of spatial transferability of ecological niche models. We explore this effect using a virtual species in the United States. We created a simple virtual species by postulating its fundamental niche as an ellipse in a two-dimensional realistic climatic space. The climatic combinations defined by the ellipse were projected in the geography of the United States and 2 regions of equal area were selected. The structure of niche in the 2 areas is compared. It is shown that the 2 regions have differently positioned subsets of the environmental space, which creates “shifts” in the realized niches despite the fact that no evolution and no biotic interactions are present. The most parsimonious hypothesis when ecological niche modeling reveals shifts in the realized niche is that environmental space is heterogeneous. Without considering differences in the structure of environmental space no speculation about niche evolution or the role of competitors should be attempted.

Key words: fundamental niche, realized niche, existing niche, ecological niche modeling, species distribution modeling, environmental space.

Resumen. La estructura anisotrópica del espacio climático puede causar desplazamientos significativos no evolutivos en los nichos de las especies. Este efecto poco apreciado en la literatura se manifiesta con gran claridad cuando se realizan transferencias espaciales de modelos de nicho ecológico. Se explora este efecto utilizando una especie virtual en los Estados Unidos. Se creó una especie virtual simplificada postulando su nicho fundamental en forma de una elipse en un espacio realista de 2 dimensiones. Las combinaciones climáticas definidas por la elipse se proyectaron en la geografía de los Estados Unidos y se seleccionaron 2 regiones de igual superficie espacial. Se compara la estructura del nicho en las 2 regiones, mostrando que estas 2 regiones espaciales presentan subconjuntos distintos del espacio de variables ambientales, lo cual induce “desplazamientos” en los nichos realizados, a despecho de que no existió evolución del nicho fundamental y de que no hay competidores ni otras interacciones bióticas presentes. Al modelar nichos ecológicos y transferirlos espacialmente, si se revelan desplazamientos en los nichos realizados, la hipótesis más parsimoniosa para explicar los desplazamientos es que el espacio ambiental tiene diferente estructura en las diferentes localidades. Sin considerar la estructura del espacio ambiental no debe especularse sobre evolución del nicho, ni sobre posibles efectos bióticos sobre él.

Palabras clave: nicho fundamental, nicho realizado, nicho existente, modelación de nichos ecológicos, modelación de distribuciones de especies, espacio medioambiental.

Introduction

Ecological niche modeling (ENM) is increasingly being used to predict potential ranges of invasive species (Soberón et al., 2001; Peterson, 2003; Thuiller et al., 2005; Ficetola et al., 2007). An important assumption in making such exercises feasible is that of conservatism in the ecological niche characteristics (Peterson et al., 1999; Ackerly, 2003; Wiens and Graham, 2005; Peterson, 2011): in essence, the

idea that the position and shape of the fundamental ecological niche evolve slowly relative to the invasion process. If the fundamental niche of a species is not conserved, a species would be able to invade novel regions of the world presenting environmental conditions very different from the original ones, and predictivity of the phenomenon would be nil. Similar reasoning applies to many other applications of the niche modeling idea: forecasting effects of global climate change (Thomas et al., 2004), hindcasting historical distributions (Waltari et al., 2007), etc.

Several recent studies have concluded that particular species invasions are associated with niche shifts

Recibido: 15 marzo 2011; aceptado: 11 junio 2011

(Broennimann et al., 2007; Fitzpatrick et al., 2007; Medley, 2010). These shifts are evidenced by displacements in the position of clouds of invaded-range occurrence points in environmental space relative to the environmental space of the native range. Niche shifts have been attributed to evolution of the fundamental niche, or to changes in its expression owing to presence of competitors, predators, or pathogens (Randin et al., 2006; Broennimann et al., 2007). However, another possible cause is simply that the structure of the environmental space differs between the 2 regions where the species is being studied (Elith and Graham, 2009). This last possibility is not always considered carefully, although the problem was recognized in the early niche measurement literature (Colwell and Futuyma, 1971; Green, 1971; Carnes and Slade, 1982). Nonetheless, this point has deep implications for niche modeling and for analysis of niche conservatism and shifts.

To clarify the issue, we begin by establishing some terminology. Using terminology and symbols may appear unnecessary, if not downright pedantic, but in the end it helps significantly to prevent confusion when referring to complex relationships between concepts. Ecological niche modeling moves in a duality (Colwell and Rangel, 2009) of a geographic space (\mathbf{G}) and the space (\mathbf{E}) of environmental combinations of scenopoetic variables (Hutchinson, 1978), as illustrated in Figure 1. \mathbf{G} , the geographic region relevant to the problem at hand is divided into a grid, and for every cell g in \mathbf{G} , we have a vector $\vec{e}(g)$ of environmental variables. Geographic information systems allow mapping from portions of \mathbf{G} to \mathbf{E} and *vice versa* (Guisan and Zimmermann, 2000). Typically, E-spaces are anisotropic (in the sense that its aspect changes with direction: see scatterplot in Fig. 1) and very irregular in shape, mostly at large geographic

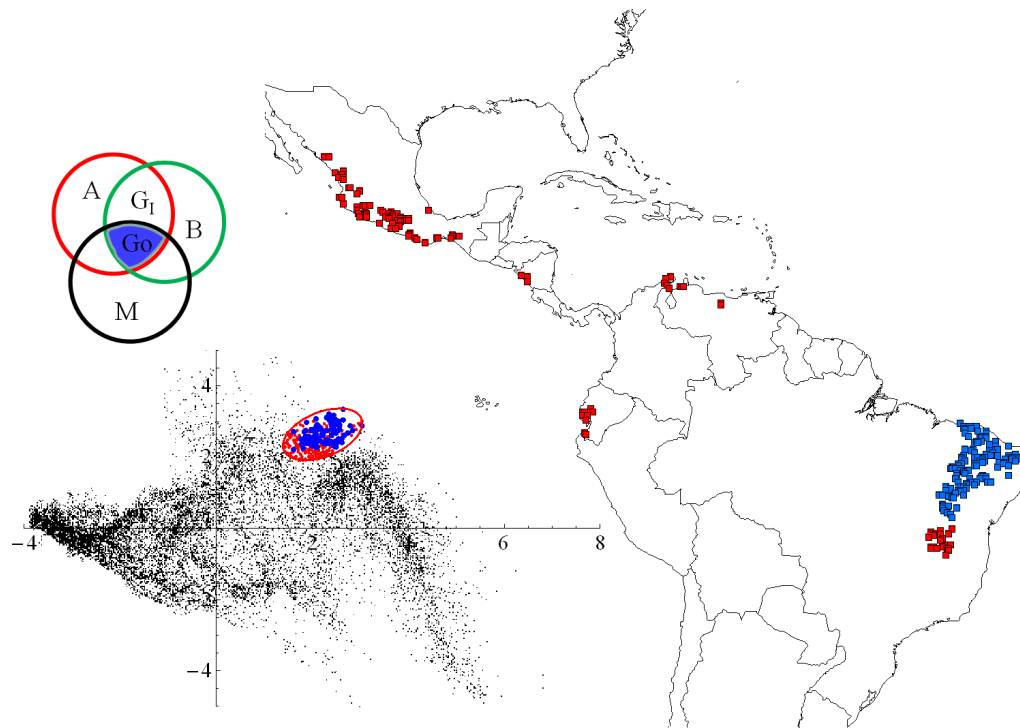


Figure 1. Major symbols used in the paper and their correspondence in geographic and environmental spaces. The first 2 principal components of the environmental space \mathbf{E} of the Americas are represented. The Venn diagram is an abstract representation of the geographic space \mathbf{G} . The green circle (B) represent the regions of the planet that are biologically favorable to the species and the black (M) circle the regions that have been accessible to the species over an appropriate period of time. The red circle, in the Venn diagram, symbolized with an A, represents regions with environments within the fundamental niche (the red points inside the ellipse). In the map these correspond to the red and the blue points. In environmental space the existing points inside \mathbf{N}_f constitute the existing fundamental niche. The blue points in the map represent those areas that are: i) environmentally favorable, ii) accessible, and iii) biologically suitable. This is the occupied area \mathbf{G}_o . Finally, depending on biological suitability, all (or none) of the remaining, unoccupied red points represents a potentially invadable region (\mathbf{G}_i).

extents, a quality not frequently mentioned in the niche modeling literature.

The fundamental niche, \mathbf{N}_F (Hutchinson, 1957), is the multivariate range of physiological tolerances to variables like temperature, water availability, etc., within which a species will have positive intrinsic population growth rates (Birch, 1953; Hooper et al., 2008). It is feasible to transform such biophysical, microclimatic ranges into broader climatic terms (Kearney and Porter, 2009), allowing one to express niches in terms of coarse-grained environmental variables. Jackson and Overpeck (2000) identified the idea of a “potential niche”, which we denote by \mathbf{N}_F^* . This is the intersection of the fundamental niche with the available environmental space (Green, 1971): $\mathbf{N}_F^* = \mathbf{N}_F \cap \mathbf{E}$. In other words, \mathbf{N}_F^* is the set of climatic features actually existing on the relevant landscape and time, that coincides with the physiological requirements of the species. Notice that \mathbf{E} and therefore \mathbf{N}_F^* depend on the focal region under study: the same fundamental niche in a changed reference region may produce a different \mathbf{N}_F^* . As illustrated in Figure 1, geographically, the environments in \mathbf{N}_F^* are found in the actual occupied range (blue regions denoted by \mathbf{G}_O), and also in the remaining regions in \mathbf{G} that potentially could be invaded because they are also suitable (denoted by \mathbf{G}_I) but still inaccessible. The realized niche, \mathbf{N}_R , is the subset of \mathbf{E} in the occupied area (\mathbf{G}_O) of the species. In symbols

$$\mathbf{N}_R = \eta(\mathbf{G}_O) \subseteq \mathbf{N}_F^* \subseteq \mathbf{N}_F \quad (1)$$

Where the symbol $\eta(\mathbf{G}_O)$ represents the environments in \mathbf{G}_O . This simple set relation expresses that the environments constituting the realized niche are equal to the environments in the actual, occupied area of distribution, and in turn these are a subset of those existing environments in the area of reference that intersect with the fundamental niche. This is a very important equation that may be regarded as the fundamental hypothesis of niche modeling, and verbally it has been known since Hutchinson (1957). He proposed that \mathbf{N}_R would be smaller than \mathbf{N}_F owing only to the effect of negative biotic interactions (Colwell and Futuyma, 1971; Austin, 1999). More recent authors have stressed that \mathbf{N}_R should be a subset of \mathbf{N}_F , because, first, what has geographic existence is \mathbf{N}_F^* , which almost certainly is smaller than \mathbf{N}_F , and second, because \mathbf{N}_F^* can be reduced by interactions like competition, or not expressed fully by lack of dispersal capacities of the species (Jackson and Overpeck, 2000; Pulliam, 2000; Svenning and Skov, 2004; Soberón and Peterson, 2005; Pearson, 2007; Colwell and Rangel, 2009). Operationally, \mathbf{N}_F may only be measured experimentally, or based on first principles of physiology and biophysics (Kearney and Porter, 2009), taking into

account the fact that adaptation to local conditions may create subpopulations with slightly different ranges of tolerances (Labra et al., 2009), and that strictly speaking, one cannot ever measure the fundamental niche, but only assess the probability that an environment is part of it (Godsoe, 2009). On the other hand, \mathbf{N}_R can only be estimated from unbiased observations of both presences and absences, since the results of interactions are difficult to anticipate. The difference between \mathbf{N}_F and \mathbf{N}_R , taking into account the actual structure of \mathbf{E} , is major, so failing to consider it confuses interpretation considerably.

For the sake of simplicity and illustration, we assume that \mathbf{N}_F can be represented using convex shapes that contain environments favorable for the species (Maguire, 1973). Notice, however, that neither \mathbf{N}_F^* nor \mathbf{N}_R should be expected to be convex in shape, since \mathbf{N}_F^* might have been distorted by the shape of \mathbf{E} , and \mathbf{N}_R by movement limitations or biological interactions. The 3 sets \mathbf{N}_F , \mathbf{N}_F^* and \mathbf{N}_R can be measured in terms of their position, shape and size (Jackson and Overpeck, 2000; Pearman et al., 2007; Rangel et al., 2007); what matters most from the perspective of niche conservatism is whether the position of \mathbf{N}_F within \mathbf{E} is changing, and at what speed (Soberón and Nakamura, 2009).

However, as we said before, measuring the \mathbf{N}_F can only be done, generally speaking, mechanistically or experimentally (Kearney, 2006; Soberón, 2007; Kearney and Porter, 2009). The widely used correlative methods estimate vaguely defined objects: an area of distribution somewhere between the actual and the potential (Jiménez-Valverde et al., 2008), and thus the corresponding environmental subsets lie between \mathbf{N}_F^* and \mathbf{N}_R , as expressed in equation (1). Unfortunately when presence-only data is used, without extra information it is impossible to assess where exactly the position of the estimate lies (Soberón, 2010). If, however, distributions are modeled using correlative methods that include unbiased data documenting absences, most likely one gets an estimation of the actual occupied area of the species, \mathbf{G}_O , with associated $\mathbf{N}_R = \eta(\mathbf{G}_O)$. At the other extreme, lacking data on absences and resorting only to envelope methods, it is likely that estimates shift towards the potential area of distribution ($\mathbf{G}_O \cup \mathbf{G}_I$), and therefore the environmental space associated with $\eta(\mathbf{G}_O \cup \mathbf{G}_I)$ shifts more towards \mathbf{N}_F^* (Jiménez-Valverde et al., 2008). In any case, correlative methods clearly do not provide immediate evidence about shifts in the \mathbf{N}_F , but only, indirectly, about \mathbf{N}_F^* and \mathbf{N}_R .

Observing displacements in \mathbf{N}_R estimates for the native and invaded ranges of *Centaurea maculosa*, Broennimann et al. (2007) suggested 2 explanations: (i) genuine evolutionary change in \mathbf{N}_F , or (ii) actions of ecological factors like lack of suitable habitat or presence

of competitors are modifying the N_R . In a paper discussing transferability of predictions of species distributions, Randin et al. (2006) also explained niche shifts by differences in land-use history, phenotypic plasticity, and the ranges of environmental predictors being different. Dormann et al. (2010), studying climatic niche conservatism in European mammals, were also aware of the possibility that differences in niche space may affect results, and developed a test to check whether “climate niches” (without specification of whether it is the fundamental, the realized or an intermediate) of sister species are affected by the underlying structure of E-space. Their test appears to be valid as regards to realized niches, but perhaps not so if used as evidence of fundamental niche conservatism.

Finally, in a very recent paper, Godsoe (2010) used virtual species with identical environmental requirements (i.e., fundamental niches) to explore how gradients and dispersal limitations affect the capacity of different methods to detect differences in both fundamental and realized niches. His results further illustrate the difficulties of making inferences about the fundamental niches on the basis of observed distributional data.

These results are very recent, and the implications of anisotropy of E-space for studying fundamental niche conservatism have not been appreciated widely. The structure of existing environmental combinations may vary radically from 1 region of G to another, and through time as well, so species with conserved N_F may have N_R significantly shifted in different regions, just because the environmental combinations available in 2 regions of the planet are different. This point is key in interpreting niche conservatism, as we will show below.

Materials and methods

We illustrate the effect of differences in existing conditions on N_R by constructing a virtual species with a known hypothetical fundamental niche, in a world with no biotic interactions, and unlimited ability to expand within a given region. To construct the E space, we start with the 19 bioclimatic variables in WorldClim (Hijmans et al., 2005) for the Western Hemisphere, at a spatial resolution of $5'$. To reduce dimensionality and standardize variables, we performed a z-transformation of the data and then a PCA analysis. The first 5 components explain almost 98% of the variance, but we used just the first 2 axes (which explain around 90%) in order to simplify the figures. We assumed a 2-dimensional ellipsoid as the fundamental niche for the hypothetical species using the following equation:

$$(\mathbf{x} - \boldsymbol{\mu}) \boldsymbol{\Sigma}^{-1} (\mathbf{x} - \boldsymbol{\mu})' = 1$$

where \mathbf{x} are vectors of 2 coordinates, $\boldsymbol{\mu} = (-0.295, 0.4407)$ is the centroid of N_F , and

$$\boldsymbol{\Sigma} = \begin{bmatrix} 0.0147 & -0.0135 \\ -0.0135 & 0.0540 \end{bmatrix}$$

is a covariance matrix with eigenvectors and eigenvalues determining the directions of the axes of the N_F and its area (Legendre and Legendre, 1998). The above parameters define the ellipse illustrated in Figures 2 and 3. Its intersection with the 2-dimensional E space (N_F^*) is projected to geographic space as a potential distributional area. For the sake of illustration, we selected 2 equal-sized regions in the United States (Figs. 3A, B), each containing environments within N_F .

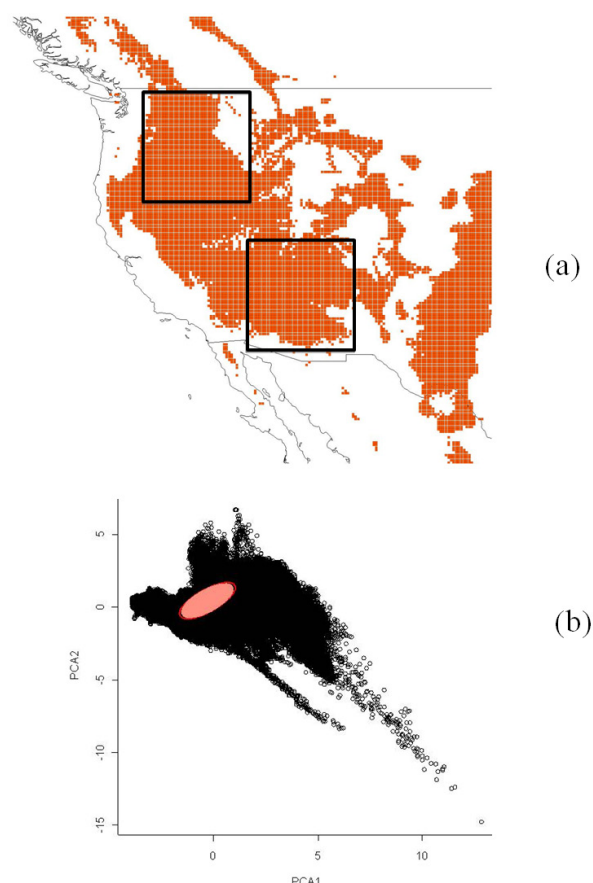


Figure 2. Representation of the distributional area of the virtual species. Western North America showing a distributional area (A) corresponding to the climates within the ellipse contained in the bottom panel. The niche space (B) is illustrated with the first 2 principal components of the bioclimatic variables described in the text. The ellipse represents the fundamental niche of a hypothetical species.

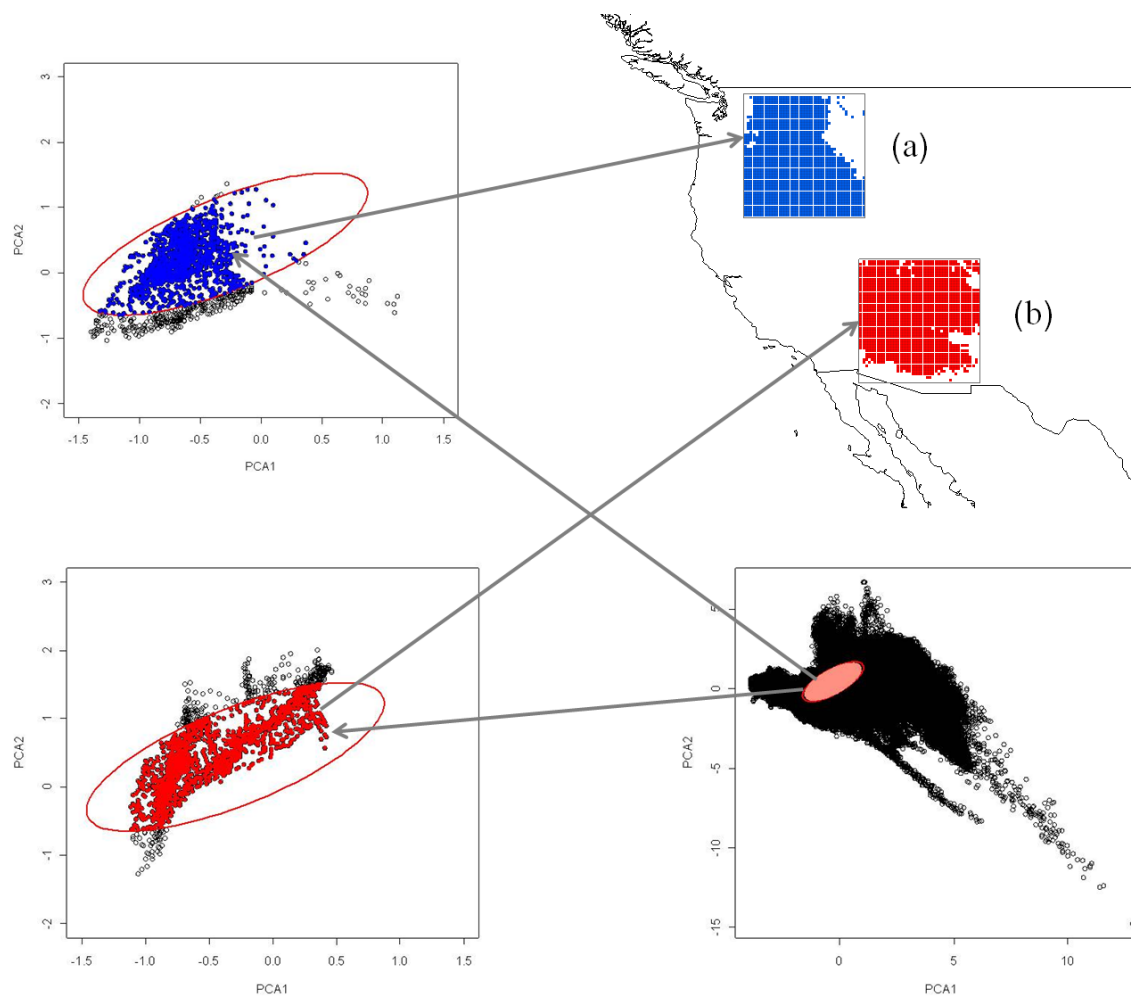


Figure 3. Anisotropic structure of the E-space in 2 different regions of the USA. The cloud of points in the lower right represents the combinations of the first 2 principal components of the climates in the Americas. A hypothetical N_F of a species is represented by the red ellipse. The structure of climatic variables is very different in the northern (A) and southern (B) regions. Despite the assumptions of total fundamental niche conservatism, no competitors, and full dispersion equilibrium within the regions enclosed in the squares in the map, obvious shifts in the composition of $N_R = N_F$ in the North and South are displayed. This effect is entirely due to the anisotropies in E.

To compare results we followed Broennimann et al. (2007) and analyzed the data using between-classes inertia analysis (Doledec et al., 2000) with the ade4 package of R which gave an inter-inertia ratio of 0.273, with a $p < 10^{-5}$, obtained by Monte Carlo simulation with 10 000 replicates. Inertia analysis explores the position and shape of clouds of points in environmental space by studying their distance to the centroid of the entire available space, and the degree of scatter on a vector linking the global centroid to the centroid of one particular cloud of points. Other methods to compare niche shifts exist (Warren et al., 2008), but we wanted to use one that has already been used to document niche shifts in an evolutionary context.

Results

The occurrence points falling in N_F^* of the species in the northern and southern regions in the map, respectively, are shown as blue and red in Figure (3), respectively. Despite wide overall overlap, the climatic combinations corresponding to the 2 ranges are different, and a species capable of reaching every grid cell would have different N_F^* (and thus realized niche) in the northern and the southern regions. This result holds true even assuming: (i) constant N_F , (ii) no competitors or interactors of any kind, and (iii) full dispersal equilibrium within each subregion.

We plot the N_F^* of the 2 regions (Fig. 4), showing substantial niche shift between them. This result parallels

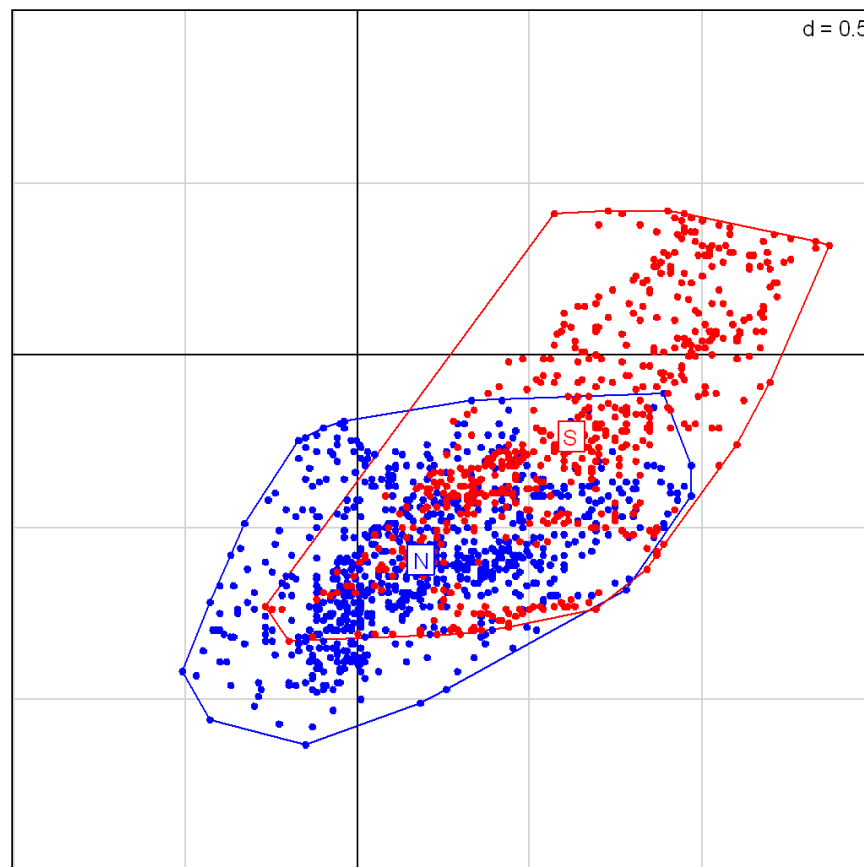


Figure 4. Co-inertia analysis of niche shift due to environmental space anisotropy. The northern and southern existing niche spaces are compared. The between classes inertia-ratio is 0.273, and a Monte Carlo simulation indicates that $p < 5 \times 10^{-5}$.

strikingly the niche shifts observed by Broennimann et al. (2007) when analyzing invasion by *Centaurea*, which they explained in evolutionary or ecological terms. Our example, however, mimics realized niche shifts resulting only from the anisotropy of E-space, which may be frequently be a more parsimonious explanation for niche shifts.

Discussion

The conclusion is straightforward: documenting shifts in an estimated realized niche, which is what correlative methods most likely do, yields little information about the evolution of the fundamental niche, since shifts in N_R result from combinations of evolutionary, ecological and geographic effects. Without ancillary information, documenting shifts in estimates of N_R does not inform about changes in the physiologically- defined N_F , nor about ecological changes in N_F^* . The correct null hypothesis when transferring niche predictions spatially should be lack of change in the centroids of the N_R conditioned

to the anisotropies in E ; in other words, appropriate comparisons will include considerations of the structure and composition of the E space in each region. Such tests have been implemented in the background similarity tests of Warren et al. (2008), which consider niche differences relative to a specific area of interest, and see also Dormann et al. (2010) and Godsoe (2010). Notice, however, that documenting stasis in the N_R probably implies stasis in N_F as well.

Beginning with Broennimann (2007) and Fitzpatrick et al. (2007), numerous studies have addressed the question of niche shifts during the invasion process (Pearman et al., 2007; Broennimann and Guisan, 2008; Rödder and Lötters, 2009; Dormann et al., 2010; Medley, 2010). In general, they have concluded that niche shifts are occurring, an idea with which we concur if the understanding is that they refer to the realized niche. As should be clear from the example we have presented herein, the question of which niche is shifting is crucial. It is clear that the *same* fundamental niche N_F , expressed in different regions with correspondingly distinct environmental spaces E' and

E'' will produce different *existing* fundamental niches and therefore, in all likelihood, different N_R , even in the absence of competitors and evolutionary processes.

The idea that niche comparisons should be performed in relation to available ecological space is not new. The literature of niche measures very often makes explicit reference to available ecological space (Colwell and Futuyma, 1971; Green, 1971; Doledec et al., 2000; Elith and Burgman, 2002; Hirzel et al., 2002; Calenge et al., 2008; Warren et al., 2008; Dormann et al., 2010). It is important that niche modelers appreciate more fully the fact that environmental spaces are highly heterogeneous and that attempts to understand changes in either N_F or N_R must therefore take into account the structure of the available environmental space E . The problem of the definition of the available niche space is a deep one, which is the subject of a separate treatment (Barve et al., 2011).

Acknowledgements

We thank our colleagues in the KU Niche Modeling Group for helpful discussions, and to David Ackerly, Olivier Broennimann and 2 anonymous referees for their comments. This work was partially financed by a Microsoft Research grant.

Literature cited

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164:S165-S184.
- Austin, M. 1999. A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. *Oikos* 86:170-178.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberón and F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222:1810-1819.
- Birch, L. C. 1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects: I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology* 34:698-711.
- Broennimann, O. and A. Guisan. 2008. Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters* 4:585-589.
- Broennimann, O., U. A. Treier, H. Muller-Schaerer, W. Thuiller, A. T. Peterson and A. Guisan. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10:701-709.
- Calenge, C., G. Darmon, M. Basille, A. Loison and J. M. Jullien. 2008. The factorial decomposition of the Mahalanobis distances in habitat selection studies. *Ecology* 89:555-566.
- Carnes, B. A. and N. Slade. 1982. Some comments on niche analysis in canonical space. *Ecology* 63:888-893.
- Colwell, R. K. and D. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-576.
- Colwell, R. K. and T. F. Rangel. 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:19644-19650.
- Doledec, S., D. Chessel and C. Gimaret-Carpentier. 2000. Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology* 81:2914-2927.
- Dormann, C. F., B. Gruber, M. Winter and D. Hermann. 2010. Evolution of climate niches in European mammals? *Biology Letters* 6:229-232.
- Elith, J. and M. Burgman. 2002. Predictions and their validation: Rare plants in the central highlands, Victoria. *In* Predicting species occurrences: issues of scale and accuracy, J. M. Scott, P. J. Heglund and M. L. Morrison (eds.). Island Press, Washington, D.C. p. 303-313.
- Elith, J. and C. Graham. 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32:66-77.
- Ficetola, G. F., W. Thuiller and C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species -- The American bullfrog. *Diversity and Distributions* 13:476-485.
- Fitzpatrick, M. C., J. E. Weltzin, N. Sanders and R. R. Dunn. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 16:24-33.
- Godsoe, W. 2009. I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos* 119:53-60.
- Godsoe, W. 2010. Regional variation exaggerates ecological divergence in niche models. *Systematic Biology* 59:298-306.
- Green, R. H. 1971. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve molluscs of central Canada. *Ecology* 52:544-556.
- Guisan, A. and N. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Hijmans, R. J., S. Cameron, J. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel and N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83:2027-2036.
- Hooper, H., R. Connon, A. Callaghan, G. Fryer, S. Yarwood-Buchanan, J. Biggs, S. Maund, T. Hutchinson and R. M. Sibly. 2008. The ecological niche of *Daphnia magna*

- characterized using population growth rate. *Ecology* 89:1015-1022.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven. 260 p.
- Jackson, S. T. and J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26 (Supplement):194-220.
- Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo and J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concept in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14:885-890.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115:186-191.
- Kearney, M. and W. P. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12:334-350.
- Labra, A., J. Pienaar and T. F. Hansen. 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist* 174:204-220.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Second Edition. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. 853 p.
- Maguire, B. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* 107:213-246.
- Medley, K. A. 2010. Niche shifts during the global invasion of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae), revealed by reciprocal distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 19:122-133.
- Pearman, P. B., A. Guisan, O. Broennimann and C. Randin. 2007. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 23:149-158.
- Pearson, R. G. 2007. *Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners*. Synthesis. American Museum of Natural History, New York. 50 p.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78:419-433.
- Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* In press.
- Peterson, A. T., J. Soberón and V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Pulliam, R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349-361.
- Randin, C. F., T. Dirnbock, S. Dullinger, N. Zimmermann, M. Zappa and A. Guisan. 2006. Are niche-based models transferable in space? *Journal of Biogeography* 33:1689-1703.
- Rangel, T. F., J. A. Diniz-Filho and R. K. Colwell. 2007. Species richness and evolutionary niche dynamics: a spatial pattern-oriented simulation experiment. *American Naturalist* 170:602-616.
- Rödder, D. and S. Lötters. 2009. Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography* 18:674-687.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123.
- Soberón, J. 2010. Niche and distributional range: a population ecology perspective. *Ecography* 33:159-167.
- Soberón, J., J. Golubov and J. Sarukhan. 2001. The importance of *Opuntia* in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist* 84:486-492.
- Soberón, J. and M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:19644-19650.
- Soberón, J. and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Svenning, J. C. and F. Skov. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7:565-573.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. Van Jaarsveld, G. E. Midgely, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
- Thuiller, W., D. M. Richardson, P. Pysek, G. F. Midgley, G. O. Hughes and M. Rouget. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11:2234-2250.
- Waltari, E., R. J. Hijmans, A. T. Peterson, A. Nyári, S. L. Perkins and R. P. Guralnick. 2007. Locating Pleistocene refugia: comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE* 2:e563.
- Warren, D., R. Glor and M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883.
- Wiens, J. and C. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36:519-539.



Aromas florales y su interacción con los insectos polinizadores

Floral scents and their interaction with insect pollinators

Julietta Grajales-Conesa¹, Virginia Meléndez-Ramírez¹✉ y Leopoldo Cruz-López²

¹Universidad Autónoma de Yucatán, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Km. 15.5 carretera Mérida-Xmatkuil. Apartado postal 4-116, Col. Itzimná, 97100 Mérida, Yucatán, México.

²El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula. Carretera Antiguo Aeropuerto Km. 2.5, 30700 Tapachula, Chiapas, México.

✉ virmelen@uady.mx

Resumen. Las plantas emplean diversas señales visuales y olfativas con la finalidad de atraer a los polinizadores que en su mayoría son insectos. Algunas plantas han desarrollado mecanismos, basándose en mensajes olfativos que los hacen únicos para sus polinizadores específicos. Estos mecanismos, así como las variaciones intra- e interespecíficas en el perfil de los aromas florales han evolucionado para determinadas especies. Los aromas florales son un conjunto de compuestos volátiles orgánicos y para su estudio hay varios métodos que requieren de técnicas que cada vez son más eficientes. El uso de estos aromas podría ser una opción en determinados sistemas de polinización, utilizándolos como atrayente de polinizadores o de depredadores y/o herbívoro para incrementar la producción y disminuir los daños por plagas. En este trabajo se revisan las distintas interacciones de los insectos y los aromas florales, los sistemas específicos planta-polinizador, los métodos de análisis, así como algunos patrones o tendencias de estas interacciones y su aplicación e importancia.

Palabras clave: aromas florales, polinizadores, interacción planta-insecto.

Abstract. Plants use visual and olfactory cues to attract pollinators and to allow them to detect the presence of flowers, which most of them are insects. Some plants have evolved with their pollinators, based on the olfactory messages, which make them unique for their specific pollinators. These mechanisms have evolved in certain plants in relation to their pollinators, and there are also inter and intra-specific variation in fragrance cues which show specific chemical profile for each plant species, so insects attracted are specific to them. Most of the floral scents are organic compounds identified with techniques and methodologies which become more specific and efficient along the time. The application of floral scent could be used as a tool in pollination and pest management. In these studies, insect interaction with floral scent is reviewed and specificity of plant-pollinator, additionally the method of analysis, some patterns and trends in these interactions, the application and its importance are examined.

Key words: floral scent, pollinators, insect-plant interaction.

El estudio de los aromas florales en diversas plantas ha permitido entender la relación existente entre éstos y sus polinizadores, así como las fuerzas evolutivas que conllevan a estas complejas interacciones. Sin embargo, es necesario entender que la respuesta de los polinizadores a los aromas florales es un sistema dinámico que depende del ambiente y del comportamiento de los visitantes (Raguso, 2008). En la naturaleza las diversas interacciones ecológicas son mediadas por señales visuales, olfativas, acústicas y térmicas. Específicamente, las plantas emplean la forma, el color, la estructura y textura, el néctar y los aromas florales para su defensa y reproducción (Raguso, 2004; Niemeyer y Teiller, 2007; Pacini et al., 2008).

Las sustancias químicas que producen las plantas se clasifican como compuestos primarios y secundarios. Los primarios tienen diversas funciones vitales y los secundarios son importantes para la defensa, como el látex y las resinas (debido al contenido de sustancias tóxicas y/o repelentes) o para la atracción de polinizadores, como el aroma y el néctar de las flores, teniendo un papel importante en la reproducción (Pichersky y Gershenzon, 2002; Hans-Walter, 2005; Gershenzon y Dudareva, 2007; Pacini et al., 2008). Las enzimas y los genes implicados en la biosíntesis de los compuestos secundarios asociados a la reproducción se expresan en los tejidos de los pétalos, el estigma y el estilo de las flores (Dudareva y Pichersky, 2000; Kolosova et al., 2001). Dentro de estos compuestos secundarios, los volátiles de los aromas florales constituyen una antigua e importante forma de comunicación entre las angiospermas

Recibido: 25 enero 2010; aceptado: 29 enero 2011

con sus polinizadores, enemigos naturales y herbívoros (Knudsen et al., 1993, 2001; Dobson, 1994; Dobson y Bergström, 2000; Pichersky y Gershenzon, 2002; Piechulla y Pott, 2003; Raguso, 2008). Generalmente los aromas florales están compuestos de mezclas de terpenos, derivados de ácidos grasos, compuestos aromáticos y otras sustancias emitidas por las flores (Pichersky y Gershenzon, 2002).

Los aromas florales, además de su función en la reproducción, pueden operar como defensa para repeler insectos o detener la colonización de bacterias y hongos fitopatógenos, y para atraer enemigos naturales de herbívoros (Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Hasta ahora, más de 1 700 compuestos orgánicos volátiles han sido identificados en cerca de 1 000 especies de plantas comprendidas en 100 familias (Knudsen et al., 2006), lo cual evidencia un gran avance en este tema. En particular, los estudios de las interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro se han centrado en la atracción del polinizador a los caracteres florales o a la disuasión floral de los florívoros como defensa de la planta. Estas interacciones son importantes en términos evolutivos y ecológicos, y por su posible aplicación en la agricultura. Con este enfoque, este trabajo tuvo la finalidad de revisar las investigaciones realizadas de la interacción de los insectos polinizadores y los aromas florales; presentar algunos métodos de análisis; destacar algunos patrones o tendencias que se presentan en los sistemas de polinización más estudiados, e indicar las futuras aplicaciones que pueden existir en los sistemas de polinización.

Interacción de aromas florales y polinizadores. Cada especie de planta produce un aroma único que comprende una mezcla compleja de compuestos volátiles orgánicos, y el reconocimiento de este aroma por los insectos polinizadores optimiza esta interacción. Algunas veces, las distintas especies de plantas comparten muchos componentes químicos, aunque la combinación y concentración es distinta para cada especie, formando un “código de aroma” único (Dudareva y Pichersky, 2000; Cunningham et al., 2006). Debido a su diversidad y abundancia, la mayoría de organismos que interactúan con las plantas son insectos (Dobson 1994) que detectan los compuestos orgánicos volátiles por medio de sensilas localizadas en las antenas y ocasionalmente en las partes bucales (Pichersky, 2004). En algunos casos el reconocimiento de los aromas es “aprendido” lo que optimiza la eficiencia del forrajeo de los insectos (Cunningham et al., 2006).

Dentro de las interacciones de las plantas y los insectos se encuentran la depredación de las plantas, la relación de las plantas con ciertos animales para prevenir o reducir la depredación, la depredación de insectos por las plantas (plantas carnívoras), el mutualismo, e incluso el “engaño” a los animales por las plantas para la disper-

sión de estructuras reproductivas. Las plantas son presa de los animales, aunque la evolución de ciertas moléculas de éstas funcionan para reducir o evitar la depredación (Pacini et al., 2008). Algunos estudios han demostrado que la exhibición y las recompensas florales pueden atraer tanto a antagonistas como mutualistas (Ashman et al. 2004; Adler y Bronstein, 2004) y la mayoría de las plantas actúan recíproca y simultáneamente con una gran variedad de polinizadores y de herbívoros que podrían ejercer presiones selectivas que sitúan en conflicto los caracteres de la planta (Strauss y Whittall, 2006; Adler, 2007). Los estudios de estas interacciones de manera aislada carecen de una comprensión adecuada de los costos y ventajas de los caracteres fenotípicos que median interacciones con los herbívoros y los polinizadores (Gómez y Zamora 2000; Herrera, 2000; Adler et al., 2006). Consecuentemente, la atracción de polinizadores y repulsión de herbívoros es un reto para las plantas con flores que requieren de la polinización por animales para reproducirse.

En investigaciones recientes se indica que, dependiendo de la ontogenia del individuo, los compuestos volátiles de los aromas de las flores pueden variar y afectarse con la hora del día, la temperatura y humedad relativa del ambiente, la temperatura de la flor, su exposición al sol y si ha sido o no polinizada (Azuma et al., 1999; Terry et al., 2004; Niemeyer y Teiller, 2007). Algunos ejemplos se observan en el cardo cundidor (*Cirsium arvense*) y el cardo de montaña (*C. repandum*), donde la velocidad de emisión de volátiles disminuye en plantas que ya han sido polinizadas (Theis y Raguso, 2005), mientras que en otras especies, como la granada natural (*Ophrys sphegodes*), se observa un incremento de los componentes específicos, que actúan como repelentes de los polinizadores cuando ya han sido polinizadas (Schistl y Ayasse, 2001).

Por otro lado, para direccionar el comportamiento de sus insectos asociados, las plantas han evolucionado una serie de estrategias paralelas a las señales que ya tienen un papel en los sistemas animales de comunicación (Dudareva y Pichersky, 2000; Schiestl, 2010). En el análisis de los patrones evolutivos de los 71 compuestos orgánicos volátiles florales más comunes, presentes en 96 familias de plantas y 87 familias de insectos, se indicó una superposición del 87%. Entre los órdenes de insectos polinizadores, los compuestos orgánicos aromáticos fueron más comunes en lepidópteros que en himenópteros, mientras que en monoterpenos no tuvieron diferencias (Schiestl, 2010).

Estos patrones sugieren que las plantas e insectos convergen en los patrones generales de la producción de compuestos volátiles, tanto para la atracción como para la defensa (Strauss y Whittall, 2006; Adler, 2007). Los monoterpenos parecen haber evolucionado principalmente para la defensa en la selección de los herbívoros, mientras

que los aromáticos evolucionaron en funciones de atracción en las plantas con flores (Adler, 2007; Raguso, 2008; Schiestl, 2010). Las preferencias preexistentes de los insectos pueden haber desempeñado un papel fundamental en la generación de patrones similares de volátiles en las plantas y los distintos polinizadores (Strauss y Whittall, 2006; Schiestl, 2010).

Métodos de análisis de aromas florales. Actualmente, para el análisis químico de los aromas florales se emplean diversos métodos de aislamiento y separación, que deben ser adecuados para el tipo de material biológico que se investiga. El material capturado es sólo una fracción de los aromas que se perciben y los métodos que se emplean van desde los más sencillos, como la extracción con solventes, hasta los más avanzados, como la cromatografía de gases *headspace* que permite identificar en laboratorio, en el mismo día, los compuestos volátiles que las flores liberan, siendo ésta una ventaja del método; no obstante, este método requiere mayor cantidad de material y de tiempo de muestreo (Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Otra técnica es la de microextracción en fase sólida (Tholl et al., 2006), con la que los volátiles se capturan en diferentes medios, como agua, aire, suelo, sin la necesidad de emplear solventes.

A la fecha, algunos trabajos han empleado diferentes técnicas para la obtención de aromas florales (de flores completas, tejidos de pétalos o anteras) con la finalidad de clasificar e identificar la composición química de los aromas de las flores de diversas especies de plantas (Dudareva et al., 1998; Knudsen, 2002; Bernhardt et al., 2003; Jürgens y Dötterl, 2004). Por ejemplo, la identificación química de cromatografía de gases y espectrometría de masas se ha empleado para determinar posibles variaciones entre poblaciones, como en el caso del aroma floral de *Geonoma macrostachys* (Arecaceae), el cual es importante en la atracción de polinizadores. De los 108 compuestos registrados en 5 poblaciones, 28 fueron compartidos, y aunque no hubo diferencias en los promedios, los resultados sugieren que son parte de una metapoblación en la cual hay flujo genético (Knudsen, 2002). De la misma forma, estudios realizados en poblaciones de *Magnolia kobus* (Magnoliaceae) (Azuma et al., 2001), *Silene latifolia* (Caryophyllaceae) (Dötterl et al., 2005) y *Yucca filamentosa* (Agavaceae) (Svensson et al., 2005) muestran que la mezcla de compuestos no difiere entre las poblaciones que cuentan con distintos polinizadores. En cambio, en 34 especies del género *Salix* sí se observó variabilidad intraespecífica en los componentes de los aromas florales (Füsel et al., 2007).

Otros estudios han tenido como objetivo observar las respuestas olfativas de los insectos a los volátiles de las plantas y una de las técnicas empleadas es la SCR GC (*single cell recording gas chromatography*), la cual consiste

en una celda sensorial unida a un cromatógrafo de gases, donde se registran las respuestas olfativas de los insectos (Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Para estudios de habilidades cognitivas en condiciones controladas con abejas se emplea la técnica PER (*proboscis extension response*), la cual consiste en observar el reflejo de la extensión de la proboscis a los estímulos de los aromas florales. Por ejemplo, en el trabajo de McCabe et al. (2007) se evaluó la respuesta gustativa y la capacidad de aprendizaje para discriminar aromas florales de 3 especies de abejas altamente sociales, *Melipona quadrifasciata*, *Scaptotrigona aff. depilis* y *Apis mellifera*. Los resultados obtenidos con ese método mostraron diferencias entre las especies; *A. mellifera* discriminó más los aromas florales, que *M. quadrifasciata*, en tanto que *S. aff. depilis* no tuvo ningún tipo de discriminación.

Las anteriores son algunas de las técnicas empleadas para la identificación química de aromas florales y los métodos de evaluación en la interacción insecto-planta que permiten elucidar la importancia de los aspectos de la ecología química en la reproducción de las plantas. Actualmente, los métodos de análisis y de aislamiento químico son cada vez más eficaces y pueden modificarse y ajustarse de acuerdo con los objetivos de la investigación. **Especificidad de aromas-polinizadores.** La evolución de las plantas con flores, ha estado mediada por la capacidad del polinizador para aprender a asociar las señales de las flores con los recursos que ofrece. Es así que el aroma es un componente de alta complejidad del fenotipo floral, con patrones dinámicos de emisión y composición química. El contenido informativo de los compuestos volátiles es altamente dependiente del entorno ambiental, el aroma puede funcionar de manera directa o indirecta, desde escala de paisaje hasta la intrafloral (Raguso, 2008).

Algunos polinizadores están altamente relacionados con rasgos florales particulares, lo cual indica una especialización en la relación planta-polinizador. Esta interacción mutualista se observa claramente en la relación específica entre las especies de *Ficus* (Moraceae) y sus polinizadores (avispa de Chalcidoidea y Agaonidae) (Apéndice 1). (Hossaert-McKey et al., 1994; Gibernau et al., 1998; Grisson et al., 1999; Grison-Pigé et al., 2002), donde el componente principal del aroma floral es diferente en cada especie de planta, y aunque la mezcla de compuestos se comparte, la proporción de cada uno varía entre las especies (Grison-Pigé et al., 2002). Este patrón de especificidad también se observa en plantas como la yuca (*Yucca* spp.) y sus palomillas (*Tegeticula* y *Parategeticula*) (Pellmyr, 2003; Althoff et al., 2005; Svensson et al., 2005; 2006), las palomillas senita en el cactus senita (*Lophocereus scotti*) (Fleming y Holland, 1998) y las palomillas del género *Epicephala* en plantas de la fami-

lia Phyllanthaceae (Kato et al., 2003; Kawakita y Kato, 2004).

El aroma floral también puede promover la polinización cruzada o el aislamiento reproductivo al promover la constancia de las visitas florales (Johnson et al., 2004). Esto se basa en diversos mecanismos, incluyendo la imitación de feromonas de insectos, la intensidad, complejidad y composición del aroma, y la asociación con los estímulos visuales (Salzmann et al., 2007, Raguso 2008). En particular, el aroma floral que imita las feromonas es una señal sexual sujeta a las mismas presiones selectivas y modos de evolución de los insectos, que depende de la intensidad de la señal, la unidad sensorial y la explotación sensorial (Jürgens et al. 2006; Edwards y Yu, 2007, Raguso 2008).

Como se puede apreciar, el aroma floral es importante en la especificidad de los polinizadores, el cual podría proporcionar una ventaja selectiva tanto para los polinizadores como para las plantas; por ejemplo, sobre aquellas que sólo usan la señal visual, lo que a su vez actuaría en la evolución del sistema de apareamiento de la planta, a través de los caracteres que rigen los patrones de conducta específica en las visitas florales por polinizadores (Raguso, 2008; Wright y Schiestl, 2009).

Aromas e insectos polinizadores. El aroma de las flores es una propiedad esencial para atraer a sus polinizadores y a menudo se correlaciona con el polinizador que la visita. Por ejemplo, las flores polinizadas por abejas suelen producir aromas que el ser humano percibe como dulces, suaves y agradables, las polinizadas por polillas suelen ser dulces y fuertes, y aquellas polinizadas por moscas suelen producir aromas que, al menos para el ser humano, son desagradables (Proctor et al., 1996; Niemeyer y Teiller, 2007; Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Enseguida se mencionan las características de la atracción de los aromas florales a los insectos polinizadores (Apéndice 1).

Abejas. Las abejas son atraídas por aromas de diversas especies de plantas y a la fecha se han realizado algunos estudios para entender como son atraídas por las flores, ya que los insectos las emplean en diferentes formas, principalmente en la ubicación de las flores y en la comunicación social (Robertson y Wanner, 2008). Las abejas seleccionan flores entre múltiples especies de plantas, todas con distintos patrones de colores y aromas. Después de una sola visita a las flores con recompensa, el aroma es asociado y consiguen identificarlo hasta un 90% de las veces (Galizia y Menzel, 2000, 2001). Lo anterior sugiere que pequeños cambios en los caracteres florales, aún aquellos producidos por mutación, pueden afectar substancialmente el comportamiento del polinizador (Chittka y Raine, 2006). El forrajeo está relacionado con la conducta de las abejas en el uso de estos aromas florales, como en el caso de las abejas que emplean los aromas como feromonas sexuales

(aromas de las orquídeas), o los aceites que pueden emplearse en la elaboración de sus nidos.

Un tercio de todas las especies de orquídeas no producen recompensa (Jeksáková et al., 2006) y logran reproducirse engañando a los polinizadores; se les reconoce su alta variación inusual en las señales florales, como el color, la forma y el aroma (Salzmann et al., 2007). En estudios para la caracterización de aromas florales de especies de *Orchis* (*O. mascula*, *O. pauciflora*, y su híbrido *O. x colemanii*) y de *Anacamptis* (*A. coriophora* y *A. morio*) (Salzmann et al., 2007), se observó que presentan diferencias en las cantidades y tipos de compuestos que integran los aromas de las flores, los cuales son específicos para los polinizadores de estas orquídeas (Apéndice 1). Recientemente, un estudio realizado en la orquídea *Myrmecophila christinae* mostró el curso de la producción del aroma de las flores, la mayor producción se observó en la mañana y se relacionó con la visita de las abejas *Xilocopa* sp. (polinizadores) y la emisión fue disminuyendo en el transcurso del día (Parra-Tabla et al., 2009). Entre los principales compuestos de los aromas florales se registran salicilato de metilo, benzotiazol y p-cresol (Apéndice 1); de éstos, el salicilato de metilo en las orquídeas se considera atrayente a distancia para las abejas (Eltz y Lunau, 2005).

Algunas especies de orquídeas producen aromas que son atrayentes para polinizadores específicos. Los machos de las abejas de euglosinos (tribu Euglossini) colectan los volátiles de las flores y las almacenan en la parte trasera de sus patas, para posteriormente emplearlas como feromonas en el momento del cortejo (Schiestl y Roubik, 2003; Eltz et al., 2003, 2005; Zimmermann et al., 2006; Del Mazo y Damon, 2007). La polinización de algunas orquídeas de la familia Orchidaceae se realiza por medio del “engaño sexual” a los machos de las abejas. Se ha observado que las flores de *Orchis* imitan a las hembras de los polinizadores en forma, en color y principalmente en el aroma, por lo que los machos son atraídos a estas flores que confunden con las hembras, y al tratar de copular efectúan la polinización (Jeksáková et al., 2006). En esta interacción, se identificó el ipsdienol, un compuesto que se relaciona con la feromona femenina de ciertas abejas euglosinas (Salzmann, 2007). También se ha registrado una relación altamente específica en diferentes especies del género (Ayasse et al., 2000, 2003; Ayasse, 2007; Stökl et al., 2005, 2007, 2008), así como en *Chiloglottis trapeziformis* (Schiestl et al., 2003) y especies del género *Cryptostylis* (*C. erecta*, *C. subulata*) (Schiestl et al., 2007). En este sistema de polinización, que ha sido estudiado por varios años, se observa la tendencia de los aromas de las flores y de las abejas a ser similares en sus componentes a las especies interactuantes. Los estudios realizados en estas interacciones de aromas florales y polinizadores sugieren que los cambios en los aromas podrían

llevar a una hibridación y posiblemente a la especiación (Stökl et al., 2008), lo cual es muy importante en términos evolutivos y por lo tanto una perspectiva de investigación.

Alrededor de 2 400 especies de plantas en 10 diferentes familias producen aceites florales por medio de órganos específicos denominados elaióforos, los cuales normalmente sustituyen a los nectarios (Dötterl y Schächler, 2007). El aceite es la principal recompensa, lo colectan ca. 320 especies de abejas especializadas y junto con el polen es empleado para alimentar a las larvas y como material de construcción de los nidos (Cane et al., 1983). Las abejas del género *Macropis* (Mellitinae) colectan únicamente aceite y polen de las flores de las especies de género *Lysimachia* (Myrsinaceae); estas abejas son atraídas por los aromas florales de *L. punctata* que esta conformado por compuestos como (Z)-3-acetato de hexenilo y el (E)- β -occimeno, entre otros (Dötterl y Schächler, 2007) (Apéndice 1).

En diversos estudios se han caracterizado los compuestos volátiles de los aromas florales relacionados con los sistemas de polinización y el desarrollo de frutos en plantas con importancia económica, como alfalfa (*Medicago sativa*) (Pecetti y Tava, 2000; Pecetti et al., 2002), café (*Coffea arabica*) (Vázquez et al., 2003), rambután (*Nephelium lappaceum*) (Mérida et al., 2003), cebolla (*Allium cepa*) (Silva et al., 2003), calabaza (*Cucurbita moschata*) (Andrews et al., 2007) y canola (*Brassica napus*) (Wright et al., 2002). Estos trabajos revelan el efecto de los volátiles en las abejas que son atraídas a las flores por recompensas como el polen, néctar o aceites. Por ejemplo, en la alfalfa (*M. sativa*), el occimeno se ha registrado como uno de los compuestos principales en la atracción de *Apis mellifera* (Pecetti et al., 2002), aunque además de occimeno se han registrado mircenol, linalol y fenilacetaldéhid, entre otros, que intervienen en la atracción de las abejas (Apéndice 1). Sin embargo, no se puede afirmar que estos compuestos sean exclusivos para las abejas, o que exista un patrón asociado a éstos, ya que pueden percibirlos y ser importantes para otras especies de insectos.

Palomillas. Comúnmente se sabe que las palomillas atraídas a las fuentes de néctar son guiadas a las flores por aromas específicos (Grant, 1983). Se conoce que *Clarkia breweri* y *C. concina* (Raguso y Pichersky, 1995), especies de tabaco (*Nicotiana*, Solanaceae) (Raguso et al. 2003), *Cestrum nocturnum* (Solanaceae) (Heath et al., 1992), especies de *Dianthus* y *Saponaria* (Caryophyllaceae) (Jürgens et al., 2003) y *Datura wrightii* (Riffel et al. 2004) son polinizadas por palomillas (Apéndice 1).

El análisis de los aromas florales de 13 especies del género *Silene* con floración nocturna (Caryophyllaceae) reveló que bencenoides junto con isoprenoides dominan el aroma en todas las especies y siguen el patrón general de los compuestos del aroma típico de las flores polinizadas

por palomillas, con componentes de alcoholes acíclicos, terpeno (linalol), alcoholes aromáticos (alcohol bencílico, 2-feniletanol) y ésteres derivados de éstos, así como pequeñas cantidades de compuestos que contienen nitrógeno (Jürgens et al., 2002) (Apéndice 1).

Entre otros estudios con *Helicoverpa armigera* se investigó el aprendizaje de las palomillas a las fuentes florales (Cunningham et al., 1998, 2004, 2006; Burquiere et al., 2001). Inicialmente se alimentó a las palomillas en determinadas plantas (tomate y tabaco), para después evaluar su preferencia al estar presentes las plantas hospederas (*Argyranthemum frutescens*, *Cajanus cajan* o *Nicotiana tabacum*). Los resultados mostraron que las palomillas con experiencia de alimentación en algunas especies de plantas hospederas en particular, prefirieron forrajear y ovipositar en éstas (Cunningham et al., 1998). Sin embargo, aún se requiere de investigaciones de campo que puedan aportar conocimientos sobre el aprendizaje del comportamiento de forrajeo y su influencia en el comportamiento de oviposición (Cunningham et al., 1998, 2004, 2006). La aplicación de este aprendizaje e identificación de aromas florales permitirá desarrollar trampas cebadas con compuestos atractivos para especies de palomillas consideradas plagas agrícolas (Meagher, 2002).

Escarabajos y moscas. Generalmente, a los insectos de los órdenes Coleoptera y Diptera (escarabajos y moscas respectivamente), para ovipositar o alimentarse, los atraen flores que emiten aromas desagradables (desde la percepción humana), parecidos a material orgánico descompuesto, carroña y estiércol (Proctor et al., 1996). La atracción de las moscas a sitios que semejan sitios de cría y alimento es un síndrome de polinización por engaño, denominado sapromiofilia (Jürgens et al., 2006). Las flores que presentan este mecanismo de atracción presentan adaptaciones en la forma, color, textura y aroma (Proctor et al., 1996). La mayoría de los estudios de análisis comparativos de aromas florales se han desarrollado en Araceae (Kite, 1995; Kite y Hetterscheid, 1997) y en 15 especies de 11 géneros de las subtribus Asclepiadoideae, Ceropegieae y Stapeliinae (Jürgens et al., 2006). A la fecha, también se han caracterizado los aromas florales en especies de Magnoliaceae (Azuma et al., 1999; Daffni et al., 2000) con la finalidad de entender la biología floral de las especies polinizadas por moscas, así como la naturaleza química de cada uno de estos aromas.

La interacción aroma floral-moscas también puede ejemplificarse con el trabajo de Beaman et al., (1988), quienes estudiaron la atracción de las flores de *Rafflesia* sp. que son polinizadas por las moscas de la especie *Lucilia papuensis* (Calliphoridae). En el estudio, las moscas estuvieron presentes un 95% de las veces cuando se encontraban las señales visuales y olfativas. Cuando se removió

el color y únicamente quedó la señal olfativa las moscas estuvieron presentes en un 35% de las veces, y cuando se removió ésta y permaneció el color, las moscas acudieron de 7 a 47% de las veces. Lo cual indica que para que los polinizadores sean atraídos y encuentren las flores se requiere tanto del color como del aroma de las flores.

Aplicación de los aromas florales. La importancia de identificar y caracterizar los compuestos volátiles de los aromas de las flores de distintos cultivos así como de realizar bioensayos en campo y laboratorio es que pueden emplearse como una opción en los sistemas de polinización. El reconocimiento de compuestos activos volátiles que favorezcan la atracción de polinizadores eficientes podría incrementar la tasa de visita y por ende la polinización y el número de frutos y semillas, ya sea por incrementar los volátiles específicos en los cultivos o por medio de la inducción de polinizadores a cultivos diferentes a los de su área de forrajeo (Ashman et al., 2004). Los herbívoros también pudieran ser atraídos por los aromas, y se necesitan experimentos cuidadosos antes de su aplicación, como en el caso que en seguida se expone.

Los llamados escarabajos rayados del pepino (*Acalymma vittatum*), se alimentan de cucurbitáceas y son atraídos por varios volátiles emitidos por las flores de la calabaza (*Cucurbita* spp.) (Apéndice 1). Con un experimento para determinar la atracción de las abejas (*Peponapis pruinosa*) así como del herbívoro *A. vittatum*, Andrews, et al. (2007) evaluaron 3 volátiles encontrados previamente para atraer escarabajos. Los resultados indicaron que uno de los compuestos (1, 2, 4-trimetoxibenceno) atrajo tanto al polinizador como al herbívoro; otro (indol), fue atractivo únicamente para el herbívoro y el último (E-cinamaldehído), sólo para el polinizador. No se encontraron interacciones entre los volátiles en la atracción del polinizador y los herbívoros. Los resultados también mostraron que la emisión reducida del indol podría beneficiar las plantas y disminuir la atracción del herbívoro sin la pérdida de la polinización, y sugieren que el compuesto atractivo para los herbívoros y polinizadores pudo estar bajo presión selectiva en el conflicto mutualista-antagonista. Aparentemente algunos compuestos tienen influencia sólo en un tipo de interacción, mientras que otros pueden afectar ambas interacciones y dar lugar a posibles compensaciones. Este tipo de estudios permite conocer el uso potencial de la fragancia floral para aumentar la producción agrícola.

Por otra parte, estudios con volátiles florales de *Alocasia odora* (Araceae) y sus polinizadores específicos, *Colocasiomyia alocasiae* y *C. xenalocasiae* (Drosophilidae), revelaron que al eliminar la fuente de los compuestos volátiles el desarrollo de los frutos disminuyó, puesto que la ausencia de aromas conlleva una polinización insu-

ficiente al no ser atraídos los polinizadores (Miyake y Yafuso, 2003, 2005). Roy y Raguso (1997) indican que las señales olfativas son importantes atrayentes. En sus experimentos observaron que los insectos visitantes acudieron a flores artificiales, y que el aroma puede ser un atrayente a larga distancia para las moscas.

Se ha analizado el aroma floral del mango (*Mangifera indica*). El aroma es una mezcla de 14 compuestos terpenoides, de los cuales, el más abundante fue el 3-careno, seguido por α -pineno y limoneno. Con un olfatómetro se probó la atracción de los compuestos en el escarabajo *Epiragus sallaei* (Tenebrionidae), que se alimenta de las flores del mango y se considera plaga del cultivo. El compuesto 3-careno fue el que más escarabajos atrajo, mientras que los otros compuestos tuvieron una baja respuesta. Lo anterior sugiere que el 3-careno puede tener aplicaciones para controlar los escarabajos herbívoros en las plantaciones de mango (Cruz-López et al., 2001).

Los aromas florales son importantes moduladores del comportamiento de los polinizadores, y una vez caracterizados e identificados los compuestos volátiles activos, el siguiente reto consistirá en la capacidad para manipular los genes que expresen a estos volátiles en beneficio de la humanidad (Pichersky, 2004).

Conclusiones

Las investigaciones sobre los aromas florales indican que la interacción de los volátiles de cada planta y sus polinizadores es muy estrecha y algunas veces específica. Sin embargo, aún se requieren estudios de estas asociaciones en una escala más fina; por ejemplo, entre especies de plantas del mismo género que permitan explicar la magnitud y los patrones de las respuestas evolutivas de las señales químicas en las plantas y los insectos.

Además, son necesarios estudios experimentales donde se pruebe la respuesta de los insectos a los aromas de las flores y cómo esto influye en la adecuación de las plantas y de los insectos. Así, una visión más completa e integradora de la evolución de las señales florales en respuesta a los polinizadores podría explicar los procesos evolutivos que intervinieron en las interacciones planta-insecto.

Los métodos para el estudio de los aromas son variados y cada uno requiere de técnicas específicas. En años recientes se ha progresado mucho, cada vez son más eficientes y con gran potencial para adaptarse a diversos estudios. Ahora son más sofisticados, los resultados más precisos y se obtienen en corto tiempo.

El uso de los aromas florales tiende a ser una opción en algunos sistemas de polinización con importancia económica. Sin embargo, es necesario identificar los polinizadores, así como colectar y caracterizar los compuestos

volátiles de los aromas florales y realizar bioensayos en condiciones de laboratorio y campo. Finalmente, se puede destacar que hay compuestos clave en los aromas florales para determinados insectos que pueden utilizarse como atrayente de polinizadores, de depredadores y/o herbívoros, para incrementar la producción agrícola y disminuir los daños por determinadas plagas.

Agradecimientos

A los revisores anónimos por todas sus sugerencias y valiosos comentarios en una versión temprana de este documento. De manera especial al Dr. Andreas Jürgens, por toda la literatura facilitada para esta revisión. Al CONACYT y a la Universidad Autónoma de Chiapas, por la beca otorgada a J. Grajales Conesa durante la formación de doctorado en la Universidad Autónoma de Yucatán.

Literatura citada

- Adler, L. S. y J. L. Bronstein. 2004. Attracting antagonists: Does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecology* 85:1519-1526.
- Adler, L. S., M. Wink, M. Distl y A. Lentz. 2006. Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids. *Ecological Letter* 9:960-967.
- Adler, L. S. 2007. Selection by pollinators and herbivores on attraction and defence. In *Specialization, speciation and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects*, K. J. Tilmon (ed.). University of California Press, Berkley. p. 162-173.
- Althoff, D., K. Segraves y O. Pellmyr. 2005. Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca filamentosa*. *Ecology* 86:905-913.
- Andrews, E., N. Theis y L. Adler. 2007. Pollinator and herbivore attraction to *Cucurbita* floral volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 33:1682-1691.
- Ashman, T. L., D. H. Cole y M. Bradburn. 2004. Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. *Ecology* 85:2550-2559.
- Ayasse, M., F. Schiestl, H. Paulus, C. Löfsftedt, B. Hansson, F. Ibarra y W. Francke. 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*; how does flower-specific variation for odor signals influence reproductive success?. *Evolution* 54:1995-2006.
- Ayasse, M., F. Schiestl, H. Paulus, F. Ibarra y W. Francke. 2003. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:517-522.
- Ayasse, M. 2007. Chemical mimicry in sexually deceptive orchids of the genus *Ophrys*. *Phyton* 46:221-223.
- Azuma, H., L. Thien y S. Kawano. 1999. Floral scents, leaf volatiles and therogenic flowers in Magnoliaceae. *Plant Species Biology* 14:121-127.
- Beaman, R. S., P. J. Decker y J. H. Beaman. 1988. Pollination of *Rafflesia* (Rafflesiaceae). *American Journal of Botany* 75:1148-1162.
- Bernhardt, P., T. Sage, P. Weston, H. Azuma, M. Lam, L. Thien y J. Bruhl. 2003. The pollination of *Trimenia moorei* (Trimeniaceae): floral volatiles, insect/wind pollen vectors and stigmatic self-incompatibility in basal angiosperm. *Annals of Botany* 92:445-458.
- Blight, M., M. Le Métayer, M. Pham Delégue, J. Pickett, F. Marion-Poll y L. Wadhams. 1997. Identification of floral volatiles involved in recognition of oilseed rape flowers, *Brassica napus* by honeybees, *Apis mellifera*. *Journal of Chemical Ecology* 23:1715-1727.
- Burquiere, L., F. Marion-Pool y A. Cork. 2001. Electrophysiological responses of female *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic host odours. *Journal of Insect Physiology* 47:509-514.
- Caissard, J. C., A. Meekijronroj, S. Baudino y M. Anstett. 2004. Localization of production and emission of pollinator attractant on whole leaves of *Chamaerops humilis* (Arecaceae). *American Journal of Botany* 91:1190-1199.
- Cane, J., G. Eickwort, F. Wesley y J. Spielholz. 1983. Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *American Midland Naturalist* 110:257-264.
- Chittka, L. y N. Raine. 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9:428-435.
- Cruz-López, L., J. A. Jiménez-Zúñiga, A. Santiésteban-Hernández y A. Virgen-Sánchez. 2001. Response of *Epitagus sallaei* (champion) (Coleoptera: Tenebrionidae) to the odor of *Mangifera indica* flowers. *Southwestern Entomologist* 26:165-170.
- Cunningham, J., S. West y D. Wright. 1998. Learning in the nectar foraging behaviour of *Helicoverpa armigera*. *Ecological Entomology* 23:363-369.
- Cunningham, J., C. Moore, M. Zalucki y S. West. 2004. Learning, odour preference and flower foraging in moths. *The Journal of Experimental Biology* 207:87-94.
- Cunningham, J., C. Moore, M. Zalucki y B. Cribb. 2006. Insect odour perception: recognition of odour components by flower foraging moths. *Proceedings of the Royal Society* 273:2035-2040.
- Dafni, A., M. Hesse y E. Pacini. 2000. Pollen and pollination. Springer, Wien, New York. 336 p.
- Del Mazo, A. y A. Damon. 2007. Fragrance analysis of Euglossinae bee pollinated orchids from Soconusco South-East Mexico. *Plant Species Biology* 22:129-134.
- Dobson, H. E. M. 1994. Floral volatiles in insect biology. In *Insect-plant interactions*, E. A. Bernays (ed.). CRC,

- London. p. 47-81.
- Dobson, H. y G. Bergström. 2000. The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematics and Evolution* 222:63-87.
- Dötterl, S., L. Wolfe y A. Jürgens. 2005. Qualitative and quantitative analyses of flower scent in *Silene latifolia*. *Phytochemistry* 66:203-213.
- Dötterl, S. y I. Schaffler. 2007. Flower scent of floral oil-producing *Lysimachia punctata* as attractant for the oil-bee *Macropis fulvipes*. *Journal of Chemical Ecology* 33:441-445.
- Dudareva, N. y E. Pichersky. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiology* 122:627-633.
- Dudareva, N., R. Raguso, J. Wang, J. Ross y E. Pichersky. 1998. Floral scent production in *Clarkia breweri*. III. Enzymatic synthesis and emission of benzenoid esters. *Plant Physiology* 116:599-604.
- Edwards, D. P. y D. Yu. 2007. The roles of sensory traps in the origin, maintenance and breakdown of mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1321-1327.
- Eltz, T. y K. Lunau. 2005. Antennal response to fragrance compounds in male orchid bees. *Chemoecology* 15:135-138.
- Eltz, T., D. Roubik y M. Whitten. 2003. Fragrance, male display and mating behaviour of *Euglossa hemiclora*: a flight cage experiment. *Physiological Entomology* 28:251-260.
- Fleming, T. y J. Holland. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* 114:368-375.
- Füssel, U., S. Dötterl, A. Jürgens y G. Aas. 2007. Inter- and intra-specific variation in floral scent in the genus *Salix* and its implication for pollination. *Journal of Chemical Ecology* 33:749-765.
- Galizia, C. G. y R. Menzel. 2001. The role of glomeruli in the neural representation of odours: results from optical recording studies. *Journal of Insect Physiology* 47:115-130.
- Gershenson, J. y N. Dudareva. 2007. The function of terpene natural products in the natural world. *Nature Chemical Biology* 3:408-414.
- Gibernau, M., M. Hossaert-Mckey, J. Frey y F. Kjellberg. 1998. Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? *Ecoscience* 5:306-311.
- Gómez, J. M. y R. Zamora. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist* 155:657-668.
- Grant, V. 1983. The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora. *Botanical Gazette* 144:439-449.
- Grison, L., A. Edwards y M. Hossaert-Mckey. 1999. Interspecific variation in floral fragrances emitted by tropical *Ficus* species. *Phytochemistry* 52:1293-1299.
- Grison-Pigé, L., J. Bessière y M. Hossaert-Mckey. 2002. Specific attraction of fig-pollinating wasps: role of volatile compounds released by tropical figs. *Journal of Chemical Ecology* 28:283-295.
- Hans-Walter, H. 2005. *Plant biochemistry*. Elsevier, New York. 657 p.
- Heath, R., B. Landolt, B. Dueben y B. Lenczewski. 1992. Identification of floral compounds of night-blooming jessamine attractive to cabbage looper moths. *Environmental Entomology* 21:854-859.
- Herrera, C. M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: Evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81:2170-2176.
- Hossaert-Mckey, M., M. Gibernau y J. Frey. 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substances produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 70:185-191.
- Johnson, S., C. Peter y J. Agren. 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the nonrewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings of the Royal Society* 271:803-809.
- Jürgens, A., T. Witt y G. Gottsberger. 2002. Flower scent composition in night-flowering *Silene* species (Caryophyllaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 30:383-397.
- Jürgens, A., T. Witt y G. Gottsberger. 2003. Flower scent composition in *Dianthus* and *Saponaria* species (Caryophyllaceae) and its relevance for pollination biology and taxonomy. *Biochemical Systematics and Ecology* 31:345-357.
- Jürgens, A. y S. Dötterl. 2004. Chemical composition of anther volatiles in Ranunculaceae: genera-specific profiles in *Anemone*, *Aquilegia*, *Caltha*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*, and *Trollius* species. *American Journal of Botany* 91:1969-1980.
- Jürgens, A., S. Dötterl y U. Meve. 2006. The chemical nature of fetid floral odours in stapeliads (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Ceropegieae). *New Phytologist* 172:452-468.
- Kato, M., A. Takimura y A. Kawakita. 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:5264-5267.
- Kawakita, A. y M. Kato. 2004. Obligate pollination mutualism in *Breynia* (Phyllanthaceae): further documentation of pollination mutualism involving *Epicephala* moths (Gracillariidae). *American Journal of Botany* 91:1319-1325.
- Kite, G. C. 1995. The floral odour of *Arum maculatum*. *Biochemical Systematics and Ecology* 23:343-354.
- Kite, G. C. y W. Hetterscheid. 1997. Inflorescence odours of *Amorphophallus* and *Pseudodracontium* (Araceae). *Phytochemistry* 46:71-75.
- Knudsen, J. T. y L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry

- in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113:63-284.
- Knudsen, J. T., L. Tollsten y F. Ervik. 2001. Flower scent and pollination in selected neotropical palms. *Plant Biology* 3:642-653.
- Knudsen, J. 2002. Variation in floral scent composition within and between populations of *Geonoma macrostachys* (Arecaceae) in the western Amazon. *American Journal of Botany* 89:1772-1778.
- Knudsen, J., R. Eriksson, J. Gershenzon y B. Stahl. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review* 72:1-120.
- Kolosova, N., D. Sherman, D. Karlson y N. Dudareva. 2001. Cellular and subcellular localization of S-adenosyl-L-methionine benzoic acid carboxyl methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methylbenzoate in snapdragon flowers. *Plant Physiology* 121:956-964.
- Malo-Rivera, E., L. Cruz-López, J. Toledo, A. Del Mazo, A. Virgen y J. C. Rojas. 2005. Behavioural and electrophysiological responses of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) to guava volatiles. *Florida Entomologist* 88:364-371.
- Marín-Loaiza, J. y C. Céspedes. 2007. Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista Fitotécnica Mexicana* 30:327-351.
- McCabe, S. I., K. Hartfelder y W. Santana. 2007. Odor discrimination in classical conditioning proboscis extension in two stingless bee species in comparison to Africanized honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*. 193:1089-1099.
- Meagher, R. 2002. Trapping noctuid moths with synthetic floral volatile lures. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 103:219-226.
- Mérida, J., M. Rincón, E. Malo, J. Rojas y L. Cruz-López. 2003. Volátiles emitidos por las flores del rambután (*Nephelium lappaceum* L.) y su efecto sobre la abeja sin aguijón *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Meliponinae). III Seminario Mesoamericano sobre abejas sin aguijón, 6-9, noviembre, Tapachula, Chiapas. p. 83-85.
- Miyake, T. y M. Yafuso. 2003. Floral scents affect reproductive success in fly-pollinated *Alocasia odora* (Araceae). *American Journal of Botany* 90:370-376.
- Miyake, T. y M. Yafuso. 2005. Pollination of *Alocasia cucullata* (Araceae) by two *Colocasiomyia* flies known to be specific pollinators for *Alocasia odora*. *Plant Species Biology* 20:201-208.
- Niemeyer, H. y S. Teillier. (2007). Aromas de la flora nativa de Chile. Gobierno de Chile. Fundación para la innovación agraria. Ministerio de agricultura. 448 p.
- Omata, A., S. Nakamura, S. Hashimoto y K. Furukawa. 2006. Volatile components of *Plumeria* flowers. Part 2. *Plumeria rubra* L. CV. "Irma Bryan". *Flavour and Fragrance Journal*. 7:33-35.
- Pacini, E., L. Viegi y G. Franchi. (2008). Types, evolution and significance of plant-animal interactions. *Rendiconti Lincei* 19:75-101.
- Parra-Tabla, V., L. Abdala-Roberts, J. Rojas, J. Navarro y L. Salinas-Peba. 2009. Floral longevity and scent respond to pollen manipulation and resource status in the tropical orchid *Myrmecophila christinae*. *Plant Systematics and Evolution*. 282:1-11.
- Pecetti, L. y A. Tava. 2000. Effect of flower color and sampling time on volatile emanation in alfalfa flowers. *Crop Science* 40:126-130.
- Pecetti, L., A. Tava, A. Felicioli, M. Pinzauti y E. Piano. 2002. Effect of three volatile compounds from lucerne flowers on their attractiveness towards pollinators. *Bulletin of Insectology* 5:21-27.
- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90:35-55.
- Pichersky, E. 2004. Plant Scents. *American Scientist* 92:514-521.
- Pichersky, E. y J. Gershenzon. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology* 5:237-243.
- Piechulla, B. y M. Pott. 2003. Plant scents – mediators of inter- and intraorganismic communication. *Planta* 217:687-689.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins, London. 479 p.
- Raguso, R. A. 2004. Flowers as sensory billboards: progress towards an integrated understanding of floral advertisement. *Current Opinion in Plant Biology* 7:434-440.
- Raguso, R. A. 2008. Wake up and smell the roses: The ecology and evolution of floral scent. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 39:549-569.
- Raguso, R. y E. Pichersky. 1995. Floral volatiles from *Clarkia breweri* and *C. concinna* (Onagraceae): recent evolution of floral scent and moth pollination. *Plant Systematics and Evolution* 194:55-67.
- Raguso, R., R. Levin, S. Foose, M. Holmberg y L. McDade. 2003. Fragrance chemistry, nocturnal rhythms and pollination "syndromes" in *Nicotiana*. *Phytochemistry* 63:265-284.
- Riffel, J., R. Alarcón, L. Abrell, G. Davidowitz, J. Bronstein y J. Hilderand. 2004. Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth-flower interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:3404-3409.
- Robertson, H. y K. Wanner. 2008. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome*

- Research 16:1395-1403.
- Roy, B. A. y R. A. Raguso. 1997. Olfactory versus visual cues in a floral mimicry system. *Oecologia* 109:414-426.
- Salzmann, C., A. Nardella, S. Cozzolino y F. Schiestl. 2007. Floral scent in food-deceptive orchids: species specificity and sources of variability. *Plant Biology* 9:720-729.
- Schiestl, F. 2010. The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters* 13:643-656.
- Schiestl, F. P. y M. Ayasse. 2001. Post-pollination emission of a repellent compound in a sexually deceptive orchid: new mechanism for maximising reproductive success? *Oecologia* 126:531-534.
- Schiestl, F. y D. Roubik. 2003. Odour compound detection in male Euglossine bees. *Journal of Chemical Ecology* 29:253-257.
- Schiestl, F., R. Peakall, J. Mant, F. Ibarra, C. Schulz, S. Franke y W. Francke. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science* 302:437-438.
- Strauss, S. Y. y B. Whittall. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In *Ecology and Evolution of Flowers*, L. D. Harder y S. C. H. Barrett (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 120-138.
- Stökl, J., H. Paulus, A. Dafni, C. Schulz, W. Francke y M. Ayasse. 2005. Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. *Plant Systematics and Evolution* 254:105-120.
- Stökl, J., R. Twele, D. Erdmann, W. Francke y M. Ayasse. 2007. Comparison of the flower scent of the sexually deceptive orchid *Ophrys iricolor* and the female sex pheromone of its pollinator *Andrena morio*. *Chemoecology* 17:231-233.
- Stökl, J., P. Schlüter, T. Stuessy, H. Paulus, G. Assum y M. Ayasse. 2008. Scent variation and hybridization cause the displacement of a sexually deceptive orchid species. *American Journal of Botany* 95:472-481.
- Svensson, G., O. Pellmyr y R. Raguso. 2006. Strong conservation of floral scent composition in two allopatric *Yuccas*. *Journal of Chemical Ecology* 32:2657-2665.
- Svensson, G., M. Hickman, S. Bartram, W. Boland, O. Pellmyr y R. Raguso. 2005. Chemistry and geographic variation of floral scent in *Yucca filamentosa* (Agavaceae). *American Journal of Botany* 92:1624-1631.
- Terry, I., C. Moore, G. Walter, P. Forster, R. Roemer, J. Donaldson y P. Machin. 2004. Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia cycads*. *Plant Systematics and Evolution* 8:159-173.
- Theis, N. y R. Raguso. 2005. The effect of pollination on floral fragrance in thistles. *Journal of Chemical Ecology* 31:2581-2600.
- Tholl, D., W. Boland, A. Hansel, F. Loreto, U. Röse y J. Schnitzler. 2006. Practical approaches to plant volatile analysis. *The Plant Journal* 45:540-560.
- Vázquez, R., M. Rincón, J. Rojas, E. Malo y L. Cruz-López. 2003. Respuesta electrofisiológica y conductual de la abeja *Scaptotrigona mexicana* a los volátiles florales de *Coffea canephora* var. *robusta*. III Seminario Mesoamericano sobre abejas sin aguijón. Tapachula, Chiapas. p. 79-82.
- Wright, G. A. y F. P. Schiestl. 2009. Floral scent in a whole-plant context. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signaling of floral rewards. *Functional Ecology* 23:841-851.
- Wright, G. A., B. Skinner y B. Smith. 2002. Ability of honeybee *Apis mellifera* to detect and discriminate odours of varieties of canola (*Brassica rapa* and *Brassica napus*) and snapdragon flowers (*Antirrhinum majus*). *Journal of Chemical Ecology* 28:721-740.
- Zimmermann, Y., D. Roubik y T. Eltz. 2006. Species-specific attraction to pheromonal analogues in orchid bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:833-843.

Apéndice 1. Continúa

<i>Familia de planta</i>	<i>Especie de planta</i>	<i>Aroma floral-compuesto (s) principal (es)</i>	<i>Especie de insectos Orden-Familia</i>	<i>Referencia</i>
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita moschata</i>	(E)-cinamaldehído 1,2,4-trimetoxibenceno	<i>Peponapis pruinosa</i> Hymenoptera-Apidae <i>Acalymna vittatum</i> * Coleoptera- Chrysomelidae	Andrews et al., 2007
Fabaceae	<i>Cajanus cajan</i>	Linalol, (β)-cariofileno, (α)pineno, (β)-mirceno, limoneno	<i>Helicoverpa armigera</i> Lepidoptera-Noctuidae	Cunningham et al., 2006
Labiaceae	<i>Medicago sativa</i>	Occimeno	<i>Apis mellifera</i> Hymenoptera-Apidae	Peceti et al., 2002
Myrsinaceaceae	<i>Lysimachia punctata</i>	(Z)-3-acetato de hexenilo, (E)-β- occimeno	<i>Macropis fulvipes</i> Hymenoptera-Melitidae	Dötterl y Schaffler, 2007
Moraceae	<i>Ficus fulva</i> flor femenina <i>F. microcarpa</i> <i>F. condensa</i> <i>F. deltoidea</i> flor masculina	(β)-cariofileno (α)-copaeno Germacreno D Linalol, germacreno D, (β)- cariofileno	Hymenoptera-Chalcidoidea Agaonidae	Grisson-Pigé et al., 2002
Onagraceae	<i>Clarkia breweri</i> <i>C. concinna</i>	Linalol, oxido de linalol, acetato de bencilo, benzoato de bencilo, eugenol, salicilato de metilo, vanillina <i>trans</i> -(β)-occimeno, mirceno, (α)- pineno, limoneno	<i>Hyles lineata</i> Lepidoptera-Sphingidae <i>Manduca sexta</i> Lepidoptera-Sphingidae Hymenoptera-Apoidea Diptera y Lepidoptera	Raguso y Pichersky, 1995
Orchidaceae	<i>Orchis mascula</i> <i>O. pauciflora</i> <i>Myrmecophila christinae</i>	Ipsdienol, limoneno, occimeno, linalol, mirceno Metilsalicilato, benzotiazol, <i>p</i> -cresol	<i>Euglossa</i> sp. Hymenoptera- Apidae <i>Euglossa</i> sp. <i>Xilocopa</i> sp. Hymenoptera-Apidae	Salzmann et al., 2007 Parra-Tabla et al., 2009
Salicaceae	<i>S. alix acutifolia</i> , <i>S. apennina</i> , <i>S. babylonica</i> , <i>S. bicolor</i> , <i>S. daphnoides</i> , <i>S. glabra</i> , <i>S. gracilistyla</i> , <i>S. repens</i> , <i>S. triandra</i> , <i>S. viminalis</i> <i>S. antrocinerea</i> , <i>S. aurita</i> , <i>S. caprea</i> , <i>S. cinerea</i> . <i>S. mielichhoferi</i> , <i>S. myrsinifolia</i> , <i>S. silesiaca</i> <i>S. pentandra</i> , <i>S. starkeana</i> <i>S. eleagnos</i>	<i>trans</i> -(β)-occimeno 1,4-dimetoxibenceno α- pineno <i>cis</i> -3-hexenil acetato Linalol	Hymenoptera Diptera Coleoptera Lepidoptera	Füssel et al., 2007
Solanaceae	<i>Nicotina tabacum</i>	Linalol, (β)-cariofileno	<i>Helicoverpa armigera</i> Lepidoptera-Noctuidae	Cunningham et al., 2006
Trimeniaceae	<i>Trimenia moorei</i>	8-heptadecano, 2-feniletanol	<i>Exoneura</i> sp. Himenoptera-Apidae <i>Macroglossa itamura</i> Himenoptera-Apidae <i>Lassioglossum</i> spp. Hymenoptera-Halictidae Diptera-Syrphidae Hymenoptera-Pergidae	Bernhardt et al., 2003

* Herbívoro



Reseña

The snakes of Honduras: sytematics, distribution, and conservation McCranie, J. R. 2011. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, 714 p.

Oscar Flores-Villela

Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.
✉ ofvq@unam.mx

Para continuar con la herpetofauna de Honduras, James Randy McCranie ha publicado un segundo volumen sobre las serpientes, esta vez como único autor. El primero, en coautoría con L. D. Wilson, se publicó en 2002.

El libro tiene gran calidad editorial, buena impresión y un diseño tipográfico que facilita la consulta de los capítulos que lo componen; por ejemplo, en el canto lateral del libro, la primera página de cada capítulo lleva impresos los títulos de éstos, con la pestaña del capítulo correspondiente sombreada para su rápida localización; en la Literatura citada, el nombre de un autor que por primera vez aparece en la lista está con negritas, lo cual hace muy cómoda la búsqueda de referencias, y en la misma forma, en los índices al final del texto, cada letra del alfabeto destaca con toda claridad.

La reproducción de las 20 láminas en color es excelente. En términos generales las fotografías son buenas y con buen contraste, no obstante, me parece que algunas, en particular aquellas de los hábitats, están oscuras y las de las especies, aunque de buena calidad, con 10 fotografías por página, la reducción hace que se pierdan detalles que es importante observar. La encuadernación del libro está bien cuidada y la cubierta a color resulta muy atractiva. Todas estas características siguen el mismo formato del volumen anterior.

En el prólogo, escrito por Jay Savage, quien leyó la mayor parte del cuerpo del libro en el manuscrito, previo a su publicación, se anticipa un segundo volumen que comprendería el resto de los reptiles. El autor presenta en el prefacio una breve narrativa sobre sus viajes a Honduras y un recuento de los principales productos publicados que se han derivado de esos estudios, los cuales incluyen el que aquí se reseña.

El libro está organizado en la siguiente forma: Materiales y métodos, Agradecimientos, El ambiente en Honduras,

Breve historia de la recolecta de reptiles en Honduras, Composición de la fauna de serpientes con claves bilingües (inglés y castellano) para las familias de serpientes de Honduras, Apuntes de especies –esta sección está en orden filogenético desde el nivel de familia–, Serpientes de probable distribución en Honduras, Distribución de las serpientes en Honduras, Estado de conservación de las serpientes de Honduras, Epílogo –recuerdos de los viajes de campo–, Láminas a color, Glosario, Nomenclátor de localidades de recolección, Literatura citada, Índice de nombres científicos e Índice de autores.

En la sección de Materiales y métodos, McCranie explica detalladamente la estructura de la parte medular del libro, es decir, los Apuntes por especie –que se inician a partir de familia–, uso de las claves de identificación, acrónimos de museo, ejemplares examinados y literatura consultada en busca del uso de nombre científico. Le siguen dos páginas de agradecimientos.

La parte principal del libro se inicia con el ambiente en Honduras; incluye varios mapas a color y en blanco y negro. Se dan descripciones detalladas, de la fisiografía, el clima, vegetación y generalidades del país.

En la breve historia de la recolección de reptiles en Honduras, McCranie reseña los trabajos que citan ejemplares recolectados en Honduras. Llama la atención que desde el punto de vista de McCranie estos trabajos hayan sido realizados únicamente por extranjeros y sólo unos cuantos por hondureños en colaboración con extranjeros. No hay mención de trabajos realizados sólo por hondureños. Quizá no existen, pero es evidente que en la obra que se reseña tampoco existe mención al libro de Gustavo Cruz Díaz (1987) de serpientes venenosas de Honduras.

Las siguientes dos secciones –Composición de la fauna de serpientes y Apuntes por especie– contienen la información de las 136 especies de serpientes. Están arregladas en 67 géneros y nueve familias. La primera parte, además de las claves para las familias de serpientes hondureñas, incluye un cuadro con las familias, sus géneros y el

Recibido: 19 septiembre 2011; aceptado: 30 septiembre 2011

número de especies en cada uno de ellos. Las claves están bien ilustradas con dibujos o fotografías para identificar los caracteres que se mencionan y están en dos idiomas. Hubiera sido muy útil también traducir al castellano los pies de figura que apoyan estas claves. Revisándolas aleatoriamente, encontré algunos errores en la traducción, que no son atribuibles al autor.

En la sección de Apuntes por especie se hace una pequeña diagnosis de cada infraorden, familia, género y especie. Al nombre de la especie y autor sigue una lista de sinonimias, la distribución geográfica, descripción, diagnosis y especies parecidas –se distingue de otras especies de Honduras–, ilustraciones –referencias de ilustraciones de la especie–, observaciones, comentarios sobre su historia natural, etimología y ejemplares examinados. En esta misma sección hay claves para géneros y especies de los taxones con más de un género y una especie y mapas de distribución de las especies con los puntos de las localidades de recolección, en algunos mapas puede estar la distribución de más de una especie indicada.

No encontré mención de las subespecies reconocidas para cada taxón en los casos que así lo ameritan, lo cual me parece que sería muy importante. Si bien, el concepto de subespecie prácticamente ha caído en desuso (véase Comentarios en Flores-Villela, 1993 y Frost et al., 1992), la taxonomía de las serpientes está llena de nombres subespecíficos. Recientemente se han eliminado muchas subespecies para varios taxones; por ejemplo, entre 1992 y 2009 fueron elevadas a nivel de especie 145 subespecies para la fauna de reptiles de México. De esos nombres, 59 corresponden a serpientes. En relación con las sinonimias, el lector debe tener cuidado, pues como lo aclara McCranie en la sección Materiales y métodos, éstas se refieren a ejemplares provenientes de Honduras y no son listas completas de sinónimos.

De las serpientes que posiblemente se distribuyen en Honduras, McCranie nombra cuatro especies. La parte de distribución de las serpientes es bastante amplia. Analiza la distribución desde diferentes puntos de vista; primero por departamento, los 18 departamentos hondureños –estados, en el caso de otros países de Iberoamérica– en seguida, por tipos de vegetación, con la notación de si la distribución de la especie es amplia, periférica o restringida a determinado tipo de vegetación y, por último, la distribución altitudinal de cada especie.

Dos cuadros resumen la distribución por tipos de vegetación y por pisos altitudinales y dos secciones más completan la distribución por regiones fisiográficas (11) y regiones ecofisiográficas (39). McCranie analiza desde la biogeografía más tradicional e identifica 13 grandes patrones de distribución en la fauna hondureña de serpientes con base en sus límites distribucionales norte y sur. Siguiendo

el esquema originalmente propuesto por Savage (1960), clasifica los géneros de serpientes de Honduras en cuatro unidades históricas. Para finalizar la sección de distribución, McCranie analiza las 50 especies cuya distribución termina en Honduras, sin contar las 20 especies endémicas del país, una introducida y las restantes cuya distribución va más allá de Honduras en ambas fronteras.

La parte de conservación se inicia con un relato poco común para un libro de este estilo, pero que desafortunadamente se ha vuelto muy común en América Latina y en otras partes del mundo. El crecimiento de la destrucción, el desplazamiento de poblaciones humanas nativas de ciertas áreas y el crimen contra los defensores de la naturaleza. McCranie describe un panorama muy completo del estado de conservación de la fauna hondureña de serpientes, y nadie mejor que él para hacerlo.

El análisis concluye que el 22.1% de las serpientes de Honduras son muy vulnerables; no obstante, de acuerdo con el autor, la mayoría de las especies endémicas presentan poblaciones estables. McCranie revisa el estatus de estas especies según la lista roja de la UICN y examina la presencia de las serpientes en las 30 áreas protegidas de Honduras, que muchas veces no funcionan como tales, según nos menciona el autor. Con excepción de 18, las especies de serpientes de Honduras han sido históricamente registradas para alguna de las áreas protegidas. Es de lamentar que para los amantes de la naturaleza y su conservación, el panorama de conservación no sea muy halagüeño en Honduras, como no lo es para muchos otros países de Centro América y del resto del continente. McCranie compara la salvaguardia de las áreas protegidas en Honduras con las de los Estados Unidos de América –dos sistemas que por desgracia no son equiparables–, y la comparación no favorece a Honduras, pues según opina McCranie, y con sobrada razón, el sistema de áreas protegidas de ese país comparte los mismos vicios y defectos de otros países de Latinoamérica.

El cuerpo del libro termina con relatos de las experiencias de campo del autor, quien tiene ya muchas horas de vuelo recolectando anfibios y reptiles en Honduras. En resumen, este libro es una excelente monografía de las serpientes de Honduras, todo aquel interesado en la fauna del Neotrópico, y en particular en este grupo, encontrará una fuente de información abundante. Felicito al autor y espero tener la oportunidad de ver el próximo volumen de los reptiles de Honduras.

Literatura citada

- Cruz-Díaz, G. 1987. Serpientes venenosas de Honduras. Universidad Nacional Autónoma de Honduras, Tegucigalpa. 160 p.

- Flores-Villela, O. 1993. 60 años de herpetología en México. Reseña de "Synopsis of the Herpetofauna of México, vol. VII, Bibliographic addendum IV and index, bibliographic addenda II-IV 1979-1991, por H. M. Smith y R. B. Smith. 1993. University Press of Colorado, 1082 p. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana 5:65-67.
- Frost, D. R., A. G. Kluge y D. M. Hillis. 1992. Species in contemporary herpetology: comments on phylogenetic inference and taxonomy. Herpetological Review 23:46-54.
- McCranie, R. J. y L. D. Wilson. 2002. The amphibians of Honduras. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. 625 p.
- Savage, J. M. 1960. Evolution of a peninsular herpetofauna. Systematic Zoology 9:184-212.